DİJİTAL KÜTÜPHANE KANALI

# Keyifli Okumalar Dileriz

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

RESMİ WEB SİTEMİZ

**https://rantey.org**

Yedek ve Duyuru Kanallarımız
Sitemize erişim engeli gelmesi veya adres değişikliği durumunda aşağıdaki kanallardan güncel giriş adresine erişebilirsiniz:

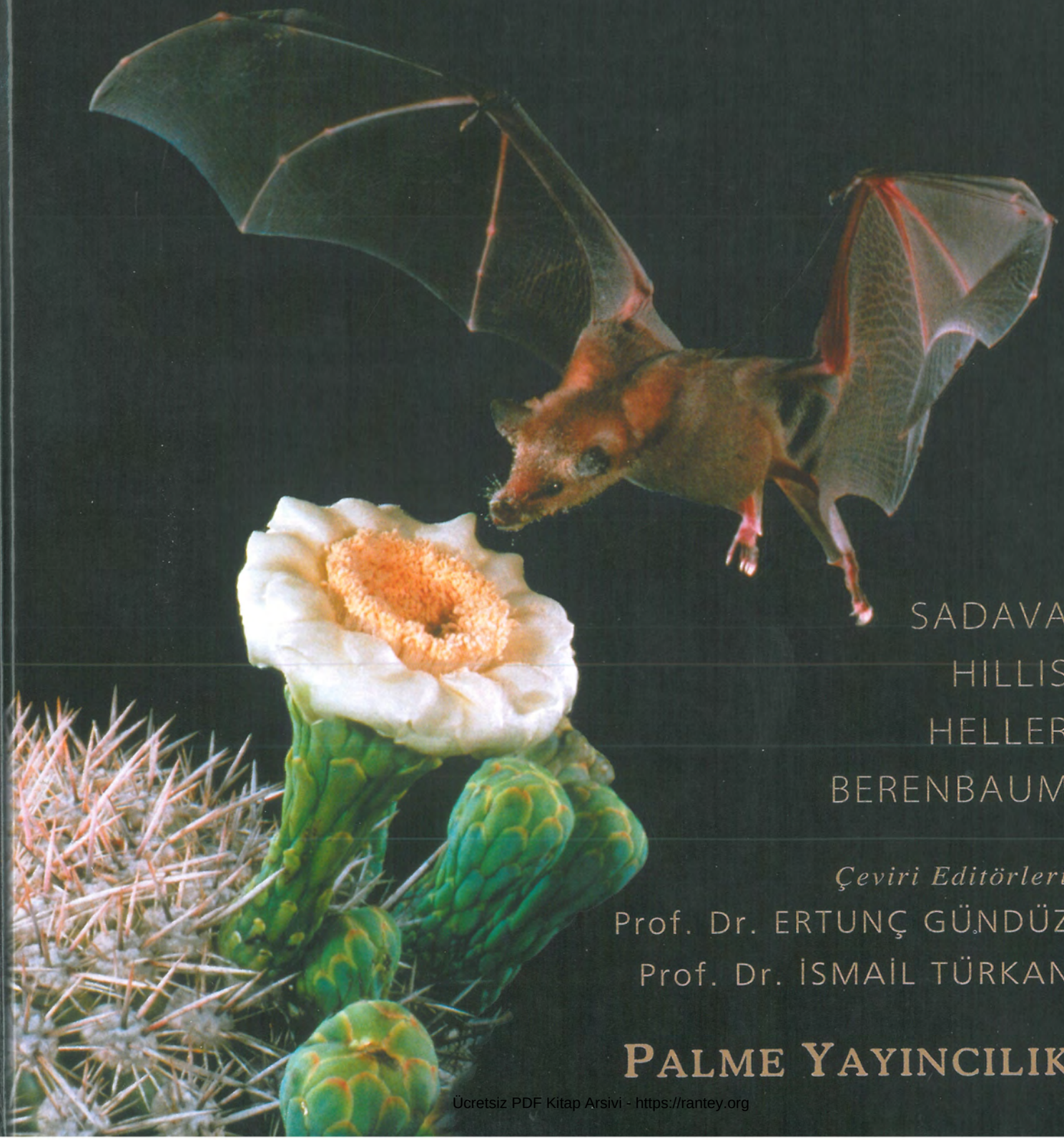
• Telegram: https://t.me/birkitapbir

• WhatsApp Kanalımız : https://whatsapp.com/channel/0029VbDHv8uE50Us4IvMoc0Y

# Yaşam

## Biyoloji Bilimi

DOKUZUNCU BASKIDAN ÇEVİRİ




SADAVA
HILLIS
HELLER
BERENBAUM

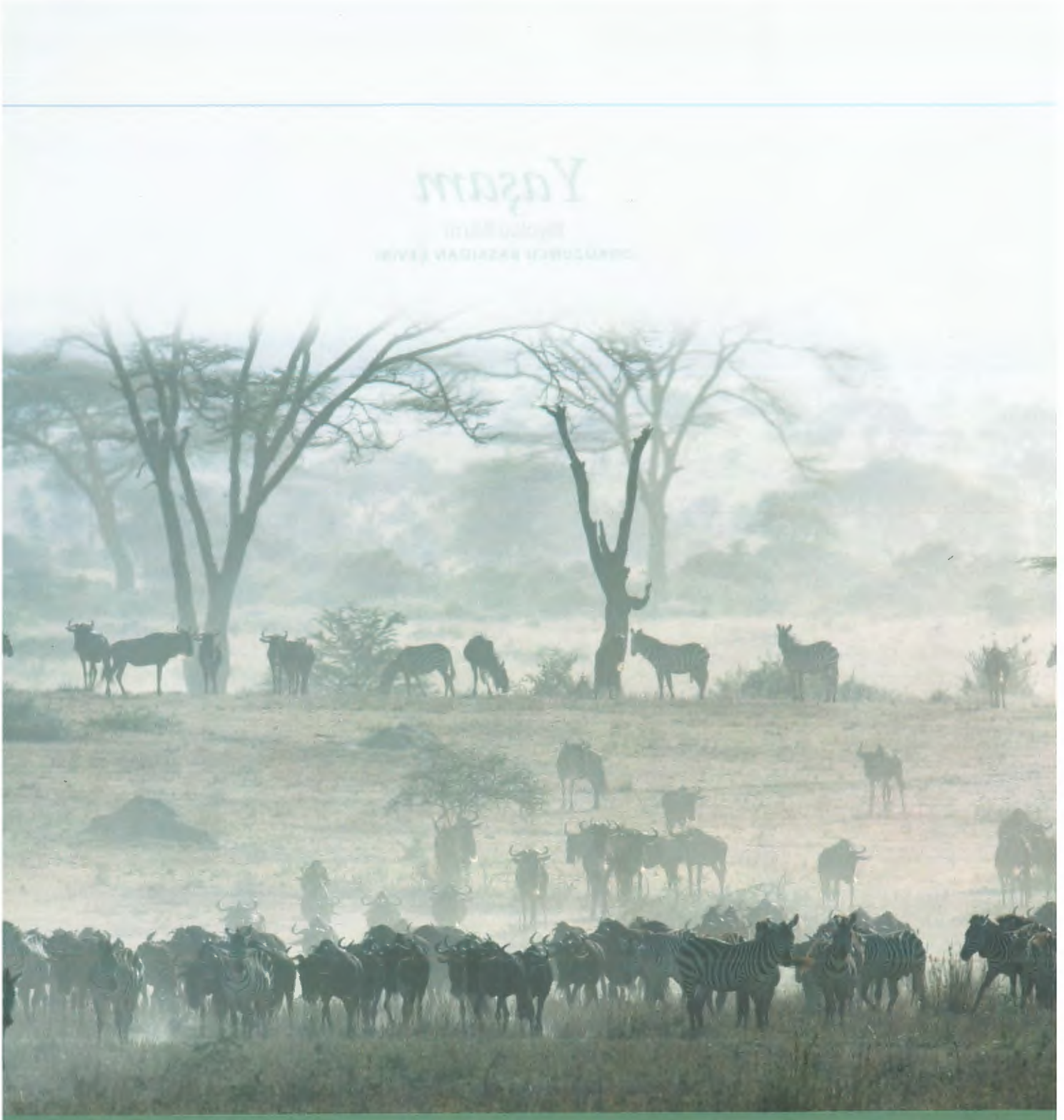
*Çeviri Editörleri*
Prof. Dr. ERTUNÇ GÜNDÜZ
Prof. Dr. İSMAİL TÜRKAN



PALME YAYINCILIK



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



*Çeviri Editörleri*


Prof. Dr. ERTUNÇ
**GÜNDÜZ**
Hacettepe Üniversitesi
Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü

Prof. Dr. İSMAİL
**TÜRKAN**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi
Biyoloji Bölümü


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

DOKUZUNCU BASKIDAN ÇEVİRİ

# Yaşam

## Biyoloji Bilimi




DAVID
**SADAVA**
The Claremont Colleges
Claremont, California

DAVID M.
**HILLIS**
University of Texas
Austin, Texas

H. CRAIG
**HELLER**
Stanford University
Stanford, California

MAY R.
**BERENBAUM**
University of Illinois
Urbana-Champaign, Illinois



PALME YAYINCILIK



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

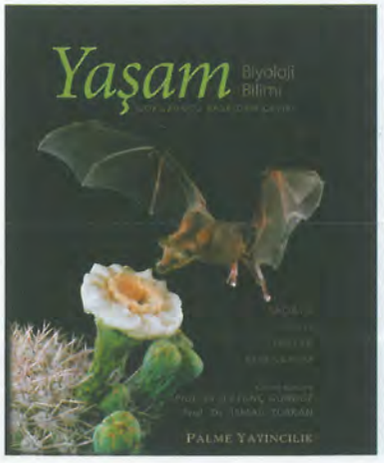
PALME YAYINLARI: 876
**YAŞAM** B y o B m / Dokuzuncu Baskıdan Çeviri
*Yazarları* : David Sadava, David M. Hillis, H. Craig Heller, May R. Berenbaum
*Çeviri Editörleri* : Prof. Dr. Ertunç Gündüz, Prof. Dr. İsmail Türkan
Palme Yayıncılık © 2014
*Yayın Koordinatörü* : H. İbrahim Somyürek
*Yayına Hazırlama* : PALME Dizgi-Grafik Tasarım Birimi / Davut Öztürk
*Yayıncı Sertifika No* : 14142
*ISBN* : 978-605-355-261-1

*Baskı* : Ayrıntı Basım Yayım (Tel: 0 312 394 55 90)
*Basımevi Sertifika No* : 13987

Kitabın Özgün Adı : **LIFE: The Science of Biology,** Ninth Edition
Yazarlar : David Sadava.. [et al.].
Yayıncı Firma : **W. H. Freeman** and **Company,** a division of **Bedford, Freeman** and Worth Publishing Group, LLC, 41 Madison Avenue, New York, New York, United States of America
First published in the United States by W. H. Freeman and Company, New York
Copyright © 2011 by Sinauer Associates, Inc. All rights reserved.
İlk olarak Amerika'da W.H. Freeman and Company, New York tarafından yayımlanmıştır.
Telif hakkı © 2011 Sinauer Associates Kuruşuluna aittir.
Orijinal ISBN : 978-1-4292-1962-4
Türkçe Basım : TURKISH language edition published by PALME YAYINCILIK, Copyright © 2014.
TÜRKÇE baskısı, PALME YAYINCILIK tarafından yayınlanmıştır. Telif hakkı, 2014.

**All rights reserved.** All rights reserved. No part of this publication may be reproduced or transmitted in any form or by any means electronic or mechanical, including photocopy, recording, or any information storage and retrieval system, without permisson in writing from W. H. Freeman and Company.

Bu kitabın Türkiye'deki her türlü yayın hakkı PALME YAYINCILIK Ltd.Şti'ne aittir, tüm hakları saklıdır. Kitabın tamamı ya da bir kısmı 5846 sayılı yasanın hükümlerine göre, kitabı yayınlayan firmanın önceden izni olmadan elektronik, mekanik, fotokopi ya da herhangi bir kayıt sistemiyle çoğaltılamaz. Yayınlanamaz, depolanamaz.




## Kapak Hakkında

*Yaşam*'ın kapağı, kitap boyunca yansıtılmış olan birçok temayı yakalar. Fotoğraf, bir dev kaktüsün tozlaşmasını sağlayan uzun burunlu yarasayı göstermektedir. Bu kaktüs, çok fazla miktarda nektar üreten büyük çiçekler geliştirmiştir. Nektar, aralarında yarasaların yer aldığı pek çok türü cezp ederek kaktüsün tozlaşmasını sağlar. Kaktüsün nektarıyla beslenen yarasaların çiçeğin çevresinde uçarak havada kalma yeteneği, vücut formunun ve fizyolojisinin uyumunun mükemmel bir örneğidir. Adaptasyon, evrim, beslenme, üreme, türler arasında etkileşim, bütünleşmiş yapı ve işlev temalarının tamamı, Yaşam'ın bölümleri boyunca tekrarlanmış fikirlerdir. Fotoğraf telif hakkı© Dr. Merlin D. Tuttle/Photo Researchers, Inc.

## Ön Sayfa

Mavi Afrika antilobu ve Burchell zebraları, Tanzanya'daki Serengeti Ulusal Parkında, birlikte göç ederler. Telif hakkı© Art Wolfe, www.artwolfe.com.

**PALME**
**YAYIN, DAĞITIM, PAZARLAMA, İÇ VE DIŞ TİCARET LTD. ŞTİ.**
**Merkez: A. Adnan Saygun Cad. No: 10/A Sıhhiye-ANKARA**
**Tel: 0.312-433 37 57 • Fax: 0.312-433 52 72**
**www.palmeyayinevi.com e-mail: bilgi@palmeyayinevi.com**

**Ankara Şubesi** : Olgunlar Sok. No: 4/5 Bakanlıklar/ANKARA Tel: 0.312 417 95 28 Faks: 0.312 419 69 64
**İzmir Şubesi** : Kazım Dirik Mah. Ankara Cad. No: 259/C Bornova/İZMİR Tel: 0.232 343 10 77 Faks: 0.232 343 10 78

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

*Müstesna meslektaş, biyolog ve öğretmenler olan*
*LİFE'ın orijinal yazarları Bill Purves ve Gordon Orians'a*

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

# Yazarlar



CRAIG HELLER DAVID HILLIS MAY BERENBAUM DAVID SADAVA

**DAVID SADAVA** Claremont Kolejlerinin üçünün yani Pitzer, Scripps ve Cleremont McKenna'daki Keck Bilim Merkezinde emekli, Pritzker Ailesi Biyoloji Vakfı Profesörüdür. Ayrıca, Umut Tıp Merkezinde Kanser Hücre Biyolojisinin Yardımcı Profesörüdür. İki kez seçkin öğretim üyesi Huntoon Ödülü kazanan Dr. Sadava, biyolojiye giriş, biyoteknoloji, biyokimya, hücre biyolojisi, moleküler biyoloji, bitki biyolojisi ve kanser biyolojisi derslerini vermiştir. *Life: The Science of Biology* kitabına ilave olarak, hücre biyolojisi, bitkiler, genler ve ürün biyoteknolojisi konusunda yazılmış kitapların ortak yazarı ya da yazarıdır. Onun araştırmaları, öğrencileriyle birlikte ortak yazar olarak çok sayıda makalede yayınlanmış olup çalışma konuları bitki biyokimyasından narkotik ağrı kesicilerin farmakolojisine ve insan genetik hastalıklarına kadar değişir. Sadava, son 15 yıldır, insan küçük-hücreli akciğer kanseri hastalığında çoklu-ilaç direnci üzerinde araştırma yapmakta olup bunu anlamaya ve bu klinik sorunun üstesinden gelmeye çalışmaktadır. Umut Tıp Merkezindeki şu andaki çalışması, bitkilerden elde edilen kansere karşı yeni maddeler üzerine odaklanmıştır.

**DAVID HILLIS** Teksas Üniversitesi, Austin'de Sayısal Biyoloji ve Biyoinformatik Merkezinin Müdürü ve Multidisipliner Biyolojide Alfred W. Roark Centennial Profesördür; aynı zamanda Biyolojik Bilimler Okulunu yönetmektedir. Dr. Hillis, biyolojiye giriş, genetik, evrim, sistematik ve biyoçeşitlilik derslerini vermiştir. Dr. Hillis, Ulusal Bilim Akademisi ve Sanat ve Bilimler Amerikan Akademisi üyeliğine seçilmiştir, John D. ve Cathrine T. MacArthur Bursu ile ödüllendirilmiştir; Evrim Çalışmaları Derneğinin ve Sistematik Biyologlar Derneğinin Başkanı olarak hizmet vermiştir. Onun araştırmaları daha çok evrimsel biyoloji ile ilgili olup bunlar arasında virüslerin değişimiyle ilgili deneysel çalışmalar, doğal moleküler evrimle ilgili ampirik çalışmalar, filogenetik uygulamalar, biyoçeşitlilik analizleri ve evrimsel modellemeler yer alır. Hillis, özellikle öğretimle ve evrimsel biyolojinin pratik uygulamaları konusunda araştırma yapma ile ilgilenmektedir.

**CRAIG HELLER** Stanford Üniversitesi Biyolojik Bilimler ve İnsan Biyolojisinde Lorry I. Lokey/Halk ve Basın İlişkileri Profesörüdür. Doktora unvanını1970 yılında Yale Üniversitesi Biyoloji Bölümünden almıştır. Dr. Heller, 1972 yılından beri Stanford'da temel biyoloji derslerini vermektedir ve İnsan Biyolojisinde Program Yöneticisi olarak, Biyolojik Bilimler Bölümünün Başkanı olarak ve Araştırma Dekanı olarak hizmet vermektedir. Dr. Heller, Bilimin Gelişimi için Amerikan Derneği bursunu almıştır ve mükemmel öğretmenlik konusunda Walter J.Gores Ödülünü kazanmıştır. Dr. Heller'in araştırmaları, uykunun nörobiyolojisi ve sirkadiyen ritimler, memelilerde hibernasyon, vücut sıcaklığının düzenlenmesi, insan performansının fizyolojisi ve öğrenmenin nörobiyolojisi ile ilgilidir. Dr. Heller, çok çeşitli hayvanlar üzerinde araştırmalar yapmış olup araştırma yaptığı fizyolojik problemler kanguru sıçanlarını uyumasından başlayıp, derinlere dalan foklara, hibernasyona giren ayılara, fotoperyodik hamsterlere ve egzersiz yapan atletlere kadar uzanmaktadır. İnsan performansı üzerine sıcaklığın etkileri konusunda yapmış olduğu yakın zamandaki bazı çalışmaları, "Fizyoloji, Homeostasis ve Sıcaklık Düzenlemesi" konu başlıklı Bölüm 40'daki açılış sayfasında anlatılmıştır.

**MAY BERENBAUM** İllinois Üniversitesi, Urbana-Champaign'de Entomoloji Bölümünün Başkanı ve Swanlund Profesörü. Dr. Berenbaum, hayvan biyolojisine giriş, entomoloji, böcek ekolojisi ve kimyasal ekoloji derslerini vermiştir; ve Amerikan Entomoloji Derneğinden bölgesel ve ulusal düzeyde seçkin öğretim üyesi ödülünü almıştır. Ulusal Bilim Akademisi, Amerikan Sanat ve Bilim Akademisi ve Amerikan Filozofi Derneğinin üyesi olan Dr. Berenbaum, 2009 yılında Biyolojik Bilimler için Amerikan Enstitüsünün Başkanı olarak hizmet verdi. Onun araştırma konuları, bitki ve böceklerin birlikte evrimleşmesinden başlayıp detoksifikasyon mekanizmalarına ve herbivorluğun komünite yapısı üzerindeki etkilerine kadar uzanır. Dr. Berenbaum ekolojik ve evrimsel prensiplerin pratik uygulamalarıyla ilgili olarak genetik mühendisliğin, küresel iklim değişikliğinin, istilacı türlerin doğal ve tarımsal ekosistemler üzerindeki etkilerini incelemiştir. Dr. Berenbaum, Fen okuryazarlığının teşviki için çok sayıda makale ve genel toplum için böcekler üzerine beş tane kitap yayınlamıştır.

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

# Bölüm Başlıkları


## ÜNİTE BİR ■ CANLI BİLİMİ VE CANLILARIN KİMYASAL TEMELİ

1 Yaşamın Çalışılması 2
2 Küçük Moleküller ve Canlı Kimyası 20
3 Proteinler, Karbonhidratlar ve Lipitler 38
4 Nükleik Asitler ve Yaşamın Kökeni 60

## ÜNİTE İKİ ■ HÜCRELER

5 Hücreler: Yaşamın Çalışma Birimleri 76
6 Hücre Zarları 105
7 Hücre Sinyalizasyonu ve İletişim 128

## ÜNİTE ÜÇ ■ HÜCRELER VE ENERJİ

8 Enerji, Enzimler ve Metabolizma 148
9 Kimyasal Enerjinin Hasat Edildiği Yollar 168
10 Fotosentez: Güneşten Gelen Enerji 189

## ÜNİTE DÖRT ■ GENLER VE KALITIM

11 Hücre Döngüsü ve Hücre Bölünmesi 209
12 Kalıtım, Genler ve Kromozomlar 236
13 DNA ve Onun Kalıtımdaki Rolü 266
14 DNA'dan Proteine: Gen İfadesi 290
15 Gen Mutasyonu ve Moleküler Tıp 316
16 Gen İfadesinin Düzenlenmesi 342

## ÜNİTE BEŞ ■ GENOMLAR

17 Genomlar 365
18 Rekombinant DNA ve Biyoteknoloji 386
19 Gelişimde Ayırımsal Gen İfadesi 405
20 Gelişim ve Evrimsel Değişiklik 426

## ÜNİTE ALTI ■ EVRİMİN MODELLERİ VE SÜREÇLERİ

21 Gelişim ve Evrimsel Değişiklik 440
22 Filogenilerin Yapılması ve Kullanımı 464
23 Türler ve Oluşumları 481
24 Genlerin ve Genomların Evrimi 498
25 Dünya'da Yaşamın Tarihi 518

## ÜNİTE YEDİ ■ ÇEŞİTLİLİĞİN EVRİMİ

26 Bakteriler ve Arkeler: Prokaryotik Domainler 536
27 Ökaryotların Kökeni ve Çeşitlenmesi 560
28 Tohumsuz Bitkiler: Sudan Karaya 588
29 Tohumlu Bitkilerin Evrimi 607
30 Funguslar: Geri Dönüştürücüler, Patojenler, Parazitler ve Bitki Partnerleri 626
31 Hayvanların Kökenleri ve Vücut Planlarının Evrimi 645
32 İlkin Ağızlı Hayvanlar 666
33 İkincil Ağızlı Hayvanlar 692

## ÜNİTE SEKİZ ■ ÇİÇEKLİ BİTKİLER: YAPI VE İŞLEV

34 Bitkinin Yapısı 719
35 Bitkilerde Taşıma 739
36 Bitki Besleme 755
37 Bitki Büyümesinin Düzenlenmesi 771
38 Çiçekli Bitkilerde Üreme 794
39 Bitkilerin Çevresel Değişikliklere Yanıtları 814

## ÜNİTE DOKUZ ■ HAYVANLAR: YAPI VE İŞLEV

40 Fizyoloji, Homeostasis ve Sıcaklık Düzenlemesi 832
41 Hayvan Hormanları 851
42 İmmünoloji: Hayvan Savunma Sistemleri 873
43 Hayvan Üremesi 899
44 Hayvan Gelişimi 922
45 Nöronlar ve Sinir Sistemleri 943
46 Duyu Sistemleri 964
47 Memelilerin Sinir Sistemi: Yapı ve İleri Fonksiyon 985
48 Kas-İskelet Sistemi 1006
49 Hayvanlarda Gaz Değişimi 1025
50 Dolaşım Sistemleri 1045
51 Beslenme, Sindirim ve Emilim 1067
52 Tuz ve Su Dengesi ve Azot Atılımı 1091
53 Hayvan Davranışları 1113

## ÜNİTE ON ■ EKOLOJİ

54 Ekoloji ve Yaşamın Dağılımı 1140
55 Populasyon Ekolojisi 1167
56 Türler Arası Etkileşimler ve Birlikte Evrim 1185
57 Komünite Ekolojisi 1203
58 Ekosistemler ve Küresel Ekoloji 1221
59 Koruma Biyolojisi 1242


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

# ÇEVİRİ KURULU

## Çeviri Editörleri


Prof. Dr. **Ertunç GÜNDÜZ**

*Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, ANKARA*

Prof. Dr. **İsmail TÜRKAN**

*Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, İZMİR*


## Çeviri Kurulu Üyeleri


Prof. Dr. **Afife İZBIRAK**
(Önsöz, Bölüm 1-2 ve Bölüm 14-15)
*Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, ANKARA*

Prof. Dr. **Ertunç GÜNDÜZ**
(Bölüm 3, Bölüm 5-7, Bölüm 11-13, Bölüm 16, Bölüm 27, Bölüm 31-33, Bölüm 40-52, Bölüm 57, Ek A, Ek B, Sözlük, Dizin)
*Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, ANKARA*

Prof. Dr. **İsmail TÜRKAN**
(Bölüm 4, Bölüm 8-10, Bölüm 28-30, Bölüm 34-39, Bölüm 58)
*Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, İZMİR*

Prof. Dr. **Ahu ALTINKUT UNCUOĞLU**
(Bölüm 17-20)
*Marmara Üniversitesi Mühendislik Fakültesi Biyomühendislik Bölümü, İSTANBUL*

Doç. Dr. **Serap MUTUN**
(Bölüm 21)
*Abant İzzet Baysal Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, BOLU*

Prof. Dr. **Hasan Hüseyin BAŞIBÜYÜK**
(Bölüm 22)
*Cumhuriyet Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, SİVAS*

Prof. Dr. **Süphan KARAYTUĞ**
(Bölüm 23)
*Mersin Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, MERSİN*

Prof. Dr. **İslam GÜNDÜZ**
(Bölüm 24)
*Ondokuz Mayıs Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, SAMSUN*

Prof. Dr. **Battal ÇIPLAK**
(Bölüm 25)
*Akdeniz Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, ANTALYA*

Prof. Dr. **Özfer YEŞİLADA**
(Bölüm 26)
*İnönü Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, MALATYA*

Prof. Dr. **Murat BİRİCİK**
(Bölüm 53)
*Dicle Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, DİYARBAKIR*

Prof. Dr. **Ahmet AKSOY**
(Bölüm 54-56, Bölüm 59)
*Akdeniz Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü, ANTALYA*


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

# Çeviri Editörlerinin Önsözü

Canlılar bilimi olarak tanımlanan biyoloji, kendi dinamik yapısı ve teknolojideki gelişmelerin de desteğiyle çağımızda baş döndürücü bir hızla gelişmektedir. Günlük yaşantımızda en pratik etkilerini tıp ve tarımda gördüğümüz biyolojiye insanlığın ilgisi giderek artmaktadır. Bunun nedeni, biyolojinin diğer canlıların yanı sıra insanların yaşamını doğrudan ilgilendirmesidir. Diğer yandan, başta insan gen dizilerinin ve bu genlerin işlevlerinin anlaşılmaya başlanmış olması genom bilimindeki gelişmeler ve küresel çevre sorunları insanların biyolojiye olan ilgisini daha da artırmaktadır. Artış gösteren bu ilgi, biyolojiyi doğal bilimler arasında öne çıkarmaktadır. Günümüzde dünya genelinde temel ve uygulamalı biyoloji alanlarında yapılan pek çok çalışma sonucunda elde edilen yeni bilgiler, yüzyıllar boyunca birikmiş olan bilgilere eklenmektedir. Elde edilen yeni bilgiler, mevcut olanlar ile harmanlanarak, çağdaş modern biyoloji kitapları yazılmakta ve Dünya'nın saygın Üniversitelerinde ders kitabı olarak okutulmaktadır.

David Sadava, David M. Hillis, H. Craig Heller ve May R. Berenbaum tarafından yazılmış olan "Life: The Science of Biology" isimli eser, yukarıda belirtilen özelliklere sahip olup dünya genelinde ders kitabı olarak yaygın olarak kullanılan kitaplardan biridir. Yaşam: Biyoloji Bilimi isimli eserin bu dokuzuncu baskısı, kitabın daha önceki baskılarını başarı kazandıran özellikleri koruyarak biyoloji eğitimine yeni bir yaklaşım getirmektedir. Örneğin, kitabın bu baskısı YAŞAMI ARAŞTIRMAK olarak isimlendirilen ve özel olarak tasarlanmış şekillerle sunulan deneylerle desteklenmiştir. Hipotez oluşturma, Yöntem, Bulgular ve Sonuç kısımlarından oluşan bu şekiller öğrencilerin ilişkili soruları yanıtlamasını sağlayacak deneyler yapmaları için sorular içermektedir. Bu şekillerle ilgili referanslar yourBioPortal.com'da verilmiştir. Bu baskının diğer bir özelliği, biyolojide, alanda kullanılan ve laboratuvar yöntemlerini gösteren **YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER** isimli eklerdir. Ayrıca, her bölümün başındaki **AÇILIŞ HİKAYELERİ** okurlara biyolojinin geçmişi, tıp ya da sosyal açıdan bir kavramlar sunmakta ve ilgili bölümdeki biyolojik bilgileri çevreleri ile ilişkilendirmelerine yardım etmektedir. Her bölümün açılış sayfasının sonunda ilgili bölümde nelerin anlatılıp sorgulanacağı kısa bir özet halinde, **BU BÖLÜMDE** başlığı altında sunulmuştur. Ayrıca her konunun sonunda yer alan ÖZET kısmında konu özetlenerek bilimsel araştırmaya yönelik ilgili sorular sorulmuştur. Her bölümün sonunda ise bölümde yer alan ilgili konuların tümünün tekrarlanmasını sağlayan **BÖLÜM ÖZETİ** verilmiştir. Kitabın her bir bölümünün sonunda ise öğrencilerin öğrendiklerini test etmelerine yönelik **DENEME TESTİ** yer almaktadır.

Bunları göz önünde bulundurarak, kitabın dilimize kazandırılmasının ülkemizin bir bilim toplumu olmasına katkı yapması düşüncesiyle, yaklaşık 2 yıllık bir uğraşı sonunda, Life: The Science of Biology isimli bu eseri Türkçeye çevirmiş olmaktan büyük mutluluk duyuyoruz. Kitabın, Türkçeye kazandırılmasında büyük bir titizlik göstererek özveriyle çalışan, çeviri kurulundaki bütün bilim insanlarına teşekkürü bir borç biliyoruz. Kitabın çeviri ve basımında büyük bir titizlik gösterilmesine rağmen, çeşitli hataların bulunabileceğine inanıyoruz. Değerli okuyucuların belirledikleri hataların, tarafımıza bildirilmesi kitabın sonraki baskılarına önemli katkı sağlayacaktır. Yapacağınız bu yöndeki katkılarınız için siz değerli okuyucularımıza şimdiden teşekkürlerimizi sunuyoruz. Kitabın en az orijinali kadar kaliteli basımında hiçbir fedakârlıktan kaçınmayan PALME YAYINCILIK'a ve bütün çalışanlarına şükranlarımızı sunuyoruz.

Kitabın, başta temel biyoloji ve uygulamalı biyoloji olmak üzere Fen Bilimlerinde öğrenim gören tüm öğrencilere ve bilim insanlarına yararlı olması dileğiyle.

16.05.2014

Prof. Dr. Ertunç GÜNDÜZ-Prof. Dr. İsmail TÜRKAN

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

# Yaşamı Araştırmak/ Yaşamı Araştırmak İçin Aletler

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK


**1.13** Kontrollü Deneylerde Değişken Değiştirilir 15

**1.14** Karşılaştırmalı Deneyler Gruplar Arasındaki Farkları Araştırır 16

**3.9** Birincil Yapı Üçüncül Yapıyı Belirler 47

**4.7** Canlıların Kendiliğinden Oluştuğu Düşüncesinin Çürütülmesi 66

**4.9** Miller ve Urey, Deneysel bir Atmosferde Prebiyotik (canlılık öncesi) Molekülleri Sentezlemişlerdir 68

**5.23** Hücre Hareketinde Mikrofilamentlerin Rolü – Biyolojide Nedeni ve Sonucu Göstermek 99

**6.5** Zar Proteinlerinin Hızlı Difüzyonu 110

**6.13** Akuaporin Suya Karşı Zarın Geçirgenliğini Artırır 119

**7.13** İkinci Habercinin Keşfi 138

**9.10** İki Deney Kemiozmotik Mekanizmanın Varlığını Göstermektedir 180

**10.2** Fotosentezle Üretilen Oksijenin Kaynağı 191

**10.13** $CO_2$'nin İzlediği Yolun Takip Edilmesi 199

**11.4** Hücre Döngüsünün Düzenlenmesi 213

**12.3** Mendel'in Monohibrit Deneyleri 241

**12.6** Homozigot ya da Heterozigot? 243

**12.18** Bazı Aleller Birbirinden Bağımsız Ayrılmaz 254

**13.1** Genetik Transformasyon 268

**13.2** DNA Sayesinde Genetik Transformasyon 269

**13.4** Hershey-Chase Deneyi 271

**13.5** Ökaryotik Hücrelerde Transfeksiyon 272

**13.11** Meselson-Stahl Deneyi 277

**14.1** Bir Gen, Bir Enzim 293

**14.5** Genetik Kodun Çözülmesi 298

**14.9** İntronların Varlığının Gösterilmesi 302

**14.20** Sinyali Test Etmek 311

**15.23** Gen Terapisi: Ex Vivo Yaklaşım 338

**17.8** Minimal Genomu Belirlemek İçin Transpozon Mutagenezinin Kullanımı 375

**18.1** Rekombinant DNA 388

**19.2** Erken Dönemde Kurbağa Embriyosundaki Gelişim Potansiyeli 408

**19.3** Bir Bitkiyi Klonlamak 409

**19.8** Erken Gelişme Döneminde Olan Denizkestanesi Embriyosundaki Asimetri 414

**20.7** Bir Üyenin Biçiminin Değişimi 431

**20.11** Sıcaklığa Bağlı Cinsiyet Belirlemesi, Cinsiyete Özgü Uyum Farklılıklarıyla Bağdaştırılır 434

**21.16** Erkek Dulkuşlarında Eşeysel Seçilim 454

**21.17** Parlak Gaga Sağlıklı Olmaya mı İşaret Ediyor? 455

**21.19** Heterozigot Çiftleşme Avantajı 458

**22.7** Filogenetik Analizin Doğruluğu 472

**23.13** Filogenetik Analizin Doğruluğu 492

**24.4** Heterojen Bir Çevrede Evrimleşme 504

**25.6** Artan Oksijen Düzeyi ve Böceklerde Vücut Büyüklüğü 524

**26.21** Yaşam ile Uyumlu En Yüksek Sıcaklık Hangisidir? 551

**27.6** Sillilerin Sindiriminde Kofulların Rolü 568

**28.9** $CO_2$ Düzeyleri ve Megafillerin Evrimi 598

**29.14** *Mimulus* Çiçeklerinde Stigma Davranışı 618

**35.10** Bekçi Hücrelerinden Potasyum İyonu Derişiminin Ölçülmesi 749

**36.3** Nikel Bitki Büyümesi İçin Esansiyel bir Element midir? 759

**37.8** Darwinlerin Fototropizma Deneyleri 780

**37.9** Went'in Deneyleri 780

**37.20** Tohumların Kırmızı ve Uzak-Kırmızı Işığa Duyarlılıkları 789

**38.13** Gece Uzunluğu ve Çiçeklenme 805

**38.14** Gecenin Kesintiye Uğratılması 806

**38.15** Çiçeklenme Sinyali Yapraktan Tomurcuğa Taşınır 806

**39.7** Nikotin Hebivorlara Karşı Bir Savunma Ajanıdır 821

**39.17** Kuraklık Stresine Karşı Verilen Moleküler Bir Yanıt 827

**40.19** Hipotalamus Vücut Sıcaklığını Düzenler 847

**41.3** Difüze Olabilen Bir Madde Deri Değiştirmeyi Tetikler 855

**42.5** Özgül Bağışıklığın Keşfi 881

**43.16** Prolaktin ve Erkeklerde Cevap Verilmeyen Dönem 917

**44.10** Dorsal Dudak Embriyonik Organizasyonu İndükler 931

**44.12** Farklılaşma, Transkripsiyon Faktörlerinin İnhibisyonundan Dolayı Olabilir 933

**45.17** Tekrarlanan Uyarım **Uzun-Süreli** Potansiyelizasyona (LTP) Neden Olabilir 961

**46.14** Çubuk Hücresi Işığa Cevap Verir 977

**47.11** Göz, Beyne Ne Anlatır? 996

**47.12** Görme Korteksindeki Hücreler, Işığın Belirli Desenlerine Cevap Verir 997

**48.8** Nörotransmitterler, Düz Kas Hücrelerinin Zar Potansiyelini Değiştirir 1013

**49.17** Solunumla İlgili Kontrol Sistemlerinin Duyarlılığı Egzersizle Değişir 1041

**50.5** Otonom Sinir Sistemi Kalp Atış Hızını Kontrol Eder 1054


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

**51.19** Tek Bir Gen Mutasyonu Farelerde Obeziteye Yol Açar 1087

**52.12** Böbrek Tubüllerindeki Bir Amonyum Taşıyıcısı? 1105

**52.17** ADH, Akuaporinlerin Plazma Zarlarına Sokulmasını İndükler 1109

**53.10** Sinekkapanlar Habitatın Kalitesini Değerlendirirken Komşularının Başarısını Dikkate Alırlar 1123

**53.11** Savunak Edinmenin Maliyeti 1124

**53.13** Mavi Solungaçlı Güneşbalıkları Enerjiyi Maksimize Ederler 1126

**53.18** Zamana Göre Ayarlanan Güneş Pusulası 1131

**55.11** Koridorlar Metapopulasyonları Etkileyebilir 1179

**56.14** Karıncalar ve Akasyalar mutualist midir? 1197

**57.10** Ada Biyocoğrafyası Teorisini Test Etmek 1213

**58.18** Azot Fiksasyonu Üzerinde Atmosferdeki $CO_2$'nin Etkileri 1237

**59.14** Tür Zenginliği Sulak alan Restorasyonunu Artırır 1253


## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER


**5.3** Hücreleri İncelemek 80-81

**5.6** Hücre Fraksiyonasyonu 85

**6.4** Zar Proteinleri, Dondurup-Kırma Tekniği ile Ortaya Kondu 109

**12.2** İki bitki arasında bir kontrollü çapraz 239

**14.8** Nükleik Asit Hibridizasyonu 301

**15.8** DNA Parçalarının Jel Elektroforezi İle Ayrıştırılması 325

**15.15** RFLP Belirteçleri 331

**15.16** DNA Parçalarının DNA Jel Blotlaması İle Analiz Edilmesi 332

**15.20** Allele-Özgü-Kesim İle DNA Testi 336

**15.21** Allele-Özgü Oligonükleotid Hibridizasyonu İle DNA Testi 336

**17.1** Genom Dizileme Üst Üste Çakışan Fragmentleri Gerektirir 367

**17.2** DNA Dizilime 368

**17.3** Yüksek Verimli Dizileme 369

**18.4** Bir Geni Etkisizleştirerek Rekombinant DNA işaretleme 391

**18.6** Kütüphane Oluşturma 392

**18.7** Nakavt Fare Oluşturma 394

**18.9** Bir Çip Üzerindeki DNA 396

**19.4** Bir Memeliyi Klonlamak 410

**21.6** Allel Frekanslarını Hesaplama 446

**24.1** Amino Asit Dizilerinin Hizalanması 500

**26.4** Mikrokemostat 540

**35.8** Bir Basınç Odası ile Ksilem Özsuyunun Basıncının Ölçülmesi 747

**36.2** Bitkilerin Hidrofonik Olarak Büyütülmesi 758

**37.3** Bir Genetik Tarama 776

**41.17** İmmünoserolojik Yöntem, Küçük Konsantrasyonların Ölçülmesine İzin Verir 869

**42.10** Monoklonal Antikor Üretimi İçin Hibridoma Yaratmak 887

**45.5** Zar Potansiyelini Ölçmek 949

**45.7** Nernst Eşitliğini Kullanmak 950

**45.8** Parça Çıkarma Tekniği (Patch Clamping) 951

**49.9** Akciğer Ventilasyonu Ölçümü 1033


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

# Önsöz

Biyoloji dinamik, heyecan verici ve önemli bir konudur. Dinamiktir; çünkü canlılar dünyası hakkında her gün yapılan yeni keşiflerle sürekli olarak değişmektedir. (Her ne kadar kesin bir sayı vermek mümkün olmasa da, biyoloji alanında her yıl yaklaşık olarak 1 milyon yeni araştırma makalesi yayınlanmaktadır.) Bu konu heyecanlıdır; çünkü her türlü canlı, insanları daima hayran bırakmıştır. Aktif bilim insanları olarak çok çeşitli alanlarda uzun yıllardır öğreterek ve araştırma yaparak geçirdiğimiz meslek hayatımız nedeniyle, bunu ilk elden biliyoruz.

Tıp ve tarımdaki ilerlemeler üzerine yaptığı etkiler nedeniyle biyoloji insanların gündelik hayatında daima önemli olmuştur. Günümüzde biyoloji bilimi, insanları her zaman olduğundan daha fazla ilgilendiren bir konu olmaktadır; çünkü artık hem genom bilimindeki son gelişmeler, hem de hızla değişen çevrenin karşımıza çıkardığı sorunlarla yüz yüzeyiz.

*Yaşam*'ın yeni baskısı, biyoloji öğretisine yeni bir yaklaşım getirirken, bu kitabı geçmişte başarılı kılan özelliklere sadık kalmaktadır. Önde gelen bir entomolog olan May R. Berenbaum (İllinois Üniversitesi, Urbana, Champaign) yeni bir yazar olarak ekibimize katılmış olup, evrim biyoloğu David Hillis'in (Texas Üniversitesi, Austin) rolü bu baskıda büyük ölçüde artırılmıştır. Yazarların tümü büyük, orta ve küçük ölçekli kurumlardan seçilmiştir. Daha önceki baskıları kullanmış olan çok sayıdaki meslekdaşımızdan ve öğrencilerden gelen geri-bildirimlerin yanı sıra, bizim farklı bakış açılarımız ve uzmanlık alanlarımız da yeni baskıya yaklaşımımızda yol gösterici olmuştur.

## Değiştirilmeyen Özellikler

Temel fikirlerin öğrencilere tanıtılmasında *bilimsel sorgulama süreci* üzerinde durmayı sürdürdük. Belli başlı deneylerin açıklanmasında öncülük etme fikrinden yola çıkarak, özel olarak çizilmiş şekilleri kullanmaya devam ettik ve 79 tane YAŞAMI ARAŞTIRMAK şekli oluşturduk. Bu şekillerin her biri deneyin amacını ortaya koymakta ve deney ile ona ilişkin metin arasında bağlantı kurmaktadır. Dana önceki baskılarda olduğu gibi, bu şekiller şu sırayı izlemektedir: Hipotez, Yöntem, Bulgular ve Sonuç. Bu şekiller genellikle daha ileri araştırma ile ilgili sorular içermekte ve öğrencileri ilgili soruya cevap oluşturacak bir deney tasarlamaya yöneltmektedir. *Yaşamı Araştırmak* şekillerinin her biri BioPortal'a (*yourBioPortal.com*) atıf yapmakta olup, bu bağlantıda orijinal çalışmaya yapılan atıfların yanı sıra, bu çalışmayı izleyen araştırmalara ilişkin ek tartışmalar ve kaynakça bulunmaktadır.

Diğer bir özellik YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER şekilleridir. Bu şekiller, biyolojide kullanılan laboratuvar ve arazi yöntemlerini açıklamaktadır.

On yıldan fazla bir süre önce –*Yaşam*'ın Beşinci Baskısı'nda- yazarlar ve yayıncılar, şekillerde KONUŞMA BALONLARI kullanma konusunda öncülük ettiler. Öğrencilerin çoğu görerek öğrendikleri için, bu uygulamanın bugün de geçerli olduğunu fark ettik. Konuşma Balonları, anlaşılması zor ve karmaşık süreçlere şekil üzerinde doğrudan açıklamar getirmekte ve öğrencilerin şekil, şekilaltı yazısı ve metin arasında tekrar tekrar gidip gelmesine gerek olmadan, bilgi üzerinde yoğunlaşmasına olanak vermektedir.

Biyoloji öğrencileri için hazırlanmış olan *Yaşam*, her bölümü bir hikâye ile başlayan tek ders kitabıdır. Bu BAŞLANGIÇ HİKÂYELERİ tarihsel, tıbbi ya da sosyal içeriklidir ve öğrencilerin bölümün biyolojik konusu ile çevrelerindeki dünya arasında var olan ilişkiyi görmelerine yardımcı olma amacını taşımaktadır. Yeni baskıdaki başlangıç hikâyelerinin tümüne (yaklaşık %70'i yeni) bölüm içinde yeniden değinilmektedir.

Çok iyi gözden geçirilmiş *bölüm organizasyonu*nu geliştirmeye devam ediyoruz. Bölümün başlangıç hikâyesi, daha sonraki temel konuları kısaca özetleyen BU BÖLÜMDE kısmı ile sonuçlanmaktadır. BÖLÜM ÖZETİ kısmında bilimsel sorgulamayı destekleyen sorular sorulmakta ve her sorunun cevabı bölümün temel kısımlarından birinde yer almaktadır. Her kısmın sonundaki ÖZET öğrencinin durup, bir önceki konuyu iyi anlayıp anlamadığını gözden geçirerek, kendini sınayacağı sorular sormaktadır. Bölüm-sonu özeti bu sorgulamayı sürdürmekte ve anahtar şekilleri, koyu harflerle yazılmış terimleri ve BioPortal'da yer alan aktiviteleri ve animasyonları tekrar vurgulamaktadır.

## Yeni Özellikler

Bu baskının belki de en önemli özelliği *yeni yazarları*dır. Biyoloji dünyası gibi *Yaşam*'ın yazar kadrosu da evrimleşmeye devam etmektedir. İkimiz (Craig Heller ve David Sadava) yazarlığımıza devam ederken, David Hillis evrim ve çeşitlilik ünitelerinin tüm sorumluluğunu alarak, büyük bir rol üstlenmiştir. Yeni katılan yazarımız May Berenbaum, ekoloji konusundaki bölümleri yeniden yazmıştır. Bu iki uzmanın bakış açıları tüm kitaba (ve diğer yazarlara) güç katmıştır.

Değiştirilmemiş özellikler (yukarıya bakınız) dahil, bu baskı daha öncekilerden faklı bir bakış ve duygu içermektedir. Tamamen *yeni tasarımı* daha anlaşılır olup, umarız öğrenciler tarafından daha kolay kavranacaktır. Bütünüyle *yenilenmiş çizim programı*, çağdaş bir stile ve renk paletine sahiptir. Şekillerdeki bilgi akışı, öğrencileri yönlendirmek üzere numaralanmış balonlar aracılığı ile izlenmesi kolay hale getirilmiştir. Yeni kavramsal şekiller arasında, Dünya üzerindeki canlıların evrim zamanını çarpıcı bir biçimde gösteren (Şekil 25.12) ve genomdaki bilgiyi basitçe özetleyen de (Şekil 17.4) vardır.

Gerçek dünyaya ait daha çok veri talep eden öğretmenlere hitap etmek için, Sekizinci Baskı'da online olarak yer alan VERİLERLE ÇALIŞMAK kısmına yeni bir özellik ekledik. Şimdi bu özelliklerden 36 tanesi bulunmakta olup, bunların birçoğu *Yaşamı Araştırmak* şekilleriyle ilişkilidir. Bunların her birine ait kaynakça ilgili bölümün sonunda verilmiş olup, bu kaynaklar BioPortal (*yourBioPortal.com*) aracılığı ile online olarak ulaşılabilir hale getirilmiştir. Bu egzersizlerde, şeklin temelini

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

oluşturan araştırma makalesinin içeriği ve yaklaşımı ayrıntılı olarak açıklanmaktadır. Daha sonra öğrenciden verileri gözden geçirmesi, hesaplamalar yapması ve sonuçları çizmesi istenmektedir.

Çevre üzerindeki etkimizi azaltma amacını taşıyan bu baskının *daha yeşil bir Yaşam* olmasından ötürü gururluyuz. Bu baskı Forest Stewardship Counsil işareti kazanmış kâğıt üzerine basılmış ilk biyoloji metni özelliğini taşımaktadır. Bu işaret, yeşil kâğıt ürünleri için "altın standart" niteliğindedir ve sürdürülebilir ormanlardan elde edilen ağaçlardan üretilen kâğıtlar için kullanılmaktadır. Hiç kuşkusuz *Yaşam*'ın eKitabını da kullanıcıya sunuyoruz.

## Kısım

Bu kitabı, on kısım olarak organize ettik. **Kısım Bir, Yaşam Bilimi ve Canlıların Kimyasal Temeli,** kitabın başlangıcını oluşturmakta ve açılış bölümü heyecan verici bir bilim olarak biyoloji üzerine odaklanmaktadır. Amfibi türlerinin yeryüzünde dramatik biçimde azalışına ilişkin, yakın zamanda yapılmış ürkütücü bir gözlem ile konuya başlıyoruz. Daha sonra biyologların bu çevresel problemin nedenleri üzerine nasıl hipotezler oluşturduklarını, bu hipotezleri dikkatlice tasarlanmış ve azalmanın nedenlerini sadece anlamakla kalmayıp, aynı zamanda geri döndürecek deneylerlerle nasıl test ettiklerini gösterdik. Bu giriş, hücresel düzeydeki canlılığın ortak özellikler taşıdığına ve tüm canlılar dünyasını bir araya getiren olgunun evrim olduğuna ilişkin biyolojinin temel ilkelerini özetlemekte olup, kitabın geri kalanı bu temel ilkeler üzerine oturmaktadır. Bunu izleyen bölümler, canlının temelini oluşturan kimyasal yapıtaşlarını incelemektedir. Nükleik asitler ve canlılığın başlangıcına ilişkin yeni bir bölüm ekledik. Bu bölüm gen ve gen ifadesi kavramlarını tanıtmakta ve en erken evrelerde canlılığın nasıl başladığı ve evrimleştiği konusundaki temel fikirleri kapsamaktadır.

**Kısım İki, Hücreler**'de canlıların yapısal birimleri olan hücreler aracığı ile canlılığı açıklıyoruz. Daha önceki baskıları kullananlardan gelen öneriler doğrultusunda, hücre haberleşmesi bölümünü genetik seksiyonundan çıkardık ve kitabın bu kısmına aldık. Hücrelerin ve organellerin başlangıcına ilişkin fikir tartışmalarını güncelleyerek, zarlardan su taşınması konusunu genişlettik.

**Kısım Üç, Hücreler ve Enerji,** kapsamlı bir biyokimyasal yaklaşım sergilemektedir. Enerji transferi, allosterik enzimler ve biyokimyasal yollar gibi zor kavramları bu baskıda daha kolay anlaşılır hale getirmeye çalıştık. Fotosentetik karbon fiksasyonunun alternatif yolları üzerindeki tartışmalar için geniş bir revizyon yer almakta ve buna ilişkin uygulamalar bu bölümde daha fazla vurgulanmaktadır.

**Kısım Dört, Genler ve Kalıtım,** açıklamaları netleştirmek, ilgili kavramlar arasında bağ kurmak ve son araştırma sonuçlarını güncellemek için, geniş kapsamlı bir revizyon ile yeniden düzenlenmiştir. Prokaryotik genetik ve moleküler tıp konularındaki bağımsız bölümler kaldırılmış ve bu kapsamdaki konular ilgili bölümlere dağıtılmıştır. Örneğin, hücre üremesi ile ilgili bölüm, hücre bölünmesindeki temel mekanizmaların kanser hücrelerinde nasıl değiştiğini içermektedir. Aktarım (transmisyon) genetiği ile ilgili bölüm, bu olgunun prokaryotlardaki durumunu da kapsamaktadır. Gen ifadesi ve gen regülasyonu ile ilgili yeni bölümler, prokaryotik ve ökaryotik mekanizmaları karşılaştırmakta ve epigenetik üzerine bir tartışma içermektedir. Mutasyon konusundaki yeni bölüm, tıbbi genetik alanındaki güncel uygulamaları açıklamaktadır.

**Kısım Beş,** Genomlar, bir önceki kısımda verilen kavramları kuvvetlendirmekte ve genomlar ile ilgili yeni bir bölüm ile başlamaktadır. Bu bölümde, genomların nasıl analiz edildiği ve bu bilginin bize prokaryotların ve ökaryotların (insan da dahil) biyolojisi hakkında ne söylediği anlatılmaktadır. Bundan sonra gelen bölüm, moleküler biyoloji ve genetik konusundaki bilgilerimizin biyoteknolojiye nasıl uygulandığını açıklamaktadır. Çevrenin temizlenmesi de dahil, biyoteknolojinin en son uygulamalarından bazılarını tartışıyoruz. Kısım Beş, gelişim ile ilgili iki bölüm ile sona ermekte olup, bu bölümler moleküler biyoloji ve evrim temalarını gelişim teması ile bağlantılı olarak ele almaktadır.

**Kısım Altı, Evrim Modelleri ve Süreçleri,** biyolojiyi tüm yönleriyle anlamak ve karşılaştırmak için temel oluşturan evrim biyolojisinin önemi üzerinde durmaktadır. Bu bölümler geniş ölçüde gözden geçirilerek, yeniden organize edilmiş ve hızla değişen bu alanda biyologların en son düşüncelerini sunmaktadır. Bu kısım, evrimin kanıtları ve mekanizmaları ile başlamakta ve filogenetik ağaçlara ilişkin tartışma ile devam etmekte, türleşme ve moleküler evrimi kapsadıktan sonra, dünyadaki canlıların evrimsel tarihi ile sona ermektedir. Evrim tarihinin zaman çizelgesi, biyolojik evrimdeki belli başlı olayları, kıt'a hareketlerini, en önemli dönemlerdeki flora ve fauna oluşumlarını ve evrim tarihini belgeleyen bazı temel fosilleri göstermektedir.

**Kısım Yedi, Çeşitliliğin Evrimi**'nde biyoçeşitlilik ve evrimsel ilişkiler konusundaki en son görüşler açıklanmaktadır. Bu kısımdaki her bölüm çeşitli organizma grupları içinde evrimleşen belli başlı değişikliklerin okuyucu tarafından daha kolay anlaşılır hale getirilmesi için, yeniden gözden geçirilmiştir. Taksonomik hiyerarşi ve adlandırmanın (her ikisi de kuşkusuz önemli olmakla birlikte) ezberlenmesinden ziyade, organizma çeşitliliğinin geniş bir çerçevede anlaşılması üzerinde durduk. Bu kitapta canlıların soy ağacı, biyolojik bilgiyi anlama ve organize etme yolu olarak ele alınmıştır. *Canlıların Soy* Ağacı Eki, kitaptaki metinlerde sözü edilen herhangi bir organizma grubunun, diğer canlılar arasındaki yerine yerleştirilmesinde öğrenciye yardımcı olacaktır. Bu ekin web-temelli versiyonu, öğrencilerin özel grupların biyoçeşitliliğini daha ayrıntılı öğrenmelerine yardımcı olacak fotoğraflara, anahtarlara, tür listelerine, yayılım haritalarına ve diğer bilgilere ulaşım sağlayan bağlantılar vermektedir.

Son iki baskıdaki kısmî revizyondan sonra, **Kısım Sekiz, Çiçekli Bitkiler: Yapı ve İşlev,** Sue Wessler'in yardımıyla bitki fizyolojisine hem klasik hem de daha yakın zamana ait yaklaşımları içerecek şekilde, geniş kapsamlı bir revizyon ve yeniden organizasyon geçirmiştir. Sadece bitki gelişimi ve üremesine ilişkin mekanizmaların açıklanmasına yol açan

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

temel bulgular üzerinde değil, model organizma genetiğinin kullanımı üzerinde de durulmuştur. Bitkilerdeki gen ifadesini düzenleyen hücre sinyalizasyon olaylarının kapsamı da genişletilerek, kitabın baş kısmındaki kavramlara entegre edilmiştir. Bitkilerin çevrelerine nasıl cevap verdiği eklenmiş ve hem kitabın ilk bölümlerindeki bitki çeşitliliği tanımları, hem de daha sonraki ekoloji konuları ile bağlantılar kurulmuştur.

**Kısım Dokuz, Hayvanlar: Yapı ve İşlev,** fizyolojiye güçlü bir temel sağlayacak şekilde devam etmekte ve her organ sisteminin temel işlevsel prensiplerini kapsayarak, kontrol mekanizmaları ve entegrasyon üzerinde durmaktadır. Önemli bir yer değişikliği yapılarak, kitabın ilk bölümlerinde yer alan immünoloji konusu bu kısma alınmış ve vücudun enformasyon sistemleri ile daha yakın ilişkili hale getirilmiştir. Bune ek olarak, bir dizi yeni deney eklenmiş ve bazı durumlarda çizimlerde karmaşık görünen olguların daha açık hale getirilmesi için, çaba gösterilmiştir.

**Kısım On, Ekoloji,** yeni yazarımız May Berenbaum tarafından önemli ölçüde yenilenmiştir. Biyolojik etkileşimlere ilişkin yeni bir bölüm eklenmiştir (bu konu daha önce komünite ekolojisi içinde ele alınmıştı). Daha önceki biyoloji metinlerinde ele alınmayan alan çalışmalarındaki ilginç olayları ve tartışmaları içeren bu yeni ekoloji ünitesi, ekologların gerçek verileri nasıl elde ettikleri, açıkladıkları ve uyguladıkları hakkında pratik yaklaşımlar sunmaktadır. Bu yolla enerji, evrim, filogenetik, yeryüzü tarihi ve hayvan ve bitki fizyolojisi konuları desteklenmektedir.

## Fark Yaratan Formatlar

*Yaşam*'ı hem tam bir kitap, hem de bir dizi ayrı kitapçıklar halinde sunuyoruz. Böylece, kitabın tamamını kullanmak istemeyen eğitmenler ilgilendikleri kitapçığı seçebileceklerdir. Bu kitapçıkların her biri kapak materyalini, ekleri, sözlüğü ve indeksi içermektedir.

Cilt I, Hücre ve Kalıtım'ın içeriği: Kısım Bir, Canlı Bilimi ve Canlıların Kimyasal Temeli (1-4. Bölümler); Kısım İki, Hücreler (5-7. Bölümler); Kısım Üç, Hücreler ve Enerji (8-10. Bölümler); Kısım Dört, Genler ve Kalıtım (11-16. Bölümler); Kısım Beş, Genomlar (17-20. Bölümler).

Cilt II, Evrim, Çeşitlilik ve Ekoloji'nin içeriği: Bölüm 1, Canlılık Öğretisi; Kısım Altı, Evrim Modelleri ve Süreçleri (21-25. Bölümler); Kısım Yedi, Çeşitliliğin Evrimi (26-33. Bölümler); Kısım On, Ekoloji (54-59. Bölümler).

Cilt III, Bitkiler ve Hayvanlar'ın içeriği: Bölüm 1, Canlılık Öğretisi; Kısım Sekiz, Çiçekli Bitkiler: Biçim ve İşlev (34-39. Bölümler); Kısım Dokuz, Hayvanlar: Biçim ve İşlev (40-53. Bölümler).

Öğrencilerin ihtiyacına cevap vermek üzere tüm kitabı önemli ölçüde ucuz iki seçenek halinde sunuyoruz. Daha önceki baskıları çok talep gördüğü için, *Yaşam*'ın sayfaları takılıp, çıkarılabilen bir versiyonunu da hazırladık. Bu sayede öğrenciler sadece sınıfta ihtiyaç duyacakları kısımları yanlarında taşıyacak ve derse kolayca entegre olabileceklerdir.

*Yaşam,* tüm kitabın gerçek bir *eKitap* halinde sunulduğu, çok kapsamlı ilk biyoloji metnidir. Bu baskıda da öğrencilere metni okuyup, konuyu öğrenmelerine yeni bir olanak veren interaktif bir kitap sunmaya devam ediyoruz. eKitap, öğrencileri medya kaynakları (animasyonlar, kısa test sınavları, aktiviteler vs) ile buluşturacak ve öğretmenlere ders kitabını kendi ders notları, görselleri, web bağlantıları ve belgeleri ile kişiselleştirme olanağı verecektir.

## Medya ve Dokuzuncu Baskıya Yapılan İlaveler

*Yaşam*'ın Dokuzuncu Baskısı'na eşlik eden medya ve ilaveler iki amaca hizmet etmek için oluşturuldu: Birinci amaç, bu kitapta sunulan bilgileri öğrenmede öğrencilere yardımcı olmak, ikinci amaç ise, öğretmenlerin dersleri daha etkin biçimde öğretmelerine yardım etmektir. Biyoloji öğrencileri çok sayıda yeni kavram ve terimi öğrenmek durumunda oldukarından, bu bilgileri daha farklı yollardan öğrendikleri sürece, konuları daha etkin biçimde kavrayacaklardır.

*Yaşam*'ın tüm medya ve ilave kaynakları, özel olarak bu kitap için geliştirilmiştir. Böylece kitap ile medya arasında güçlü bir uyum sağlandığı için, öğrenciler daha etkin biçimde öğreneceklerdir. Örneğin, BioPortal'da yer alan animasyon şeklindeki evödevleri ve aktiviteler, ders kitabındaki çizimler kullanılarak oluşturulduğundan, yapıların çizimleri, objeleri tanımlamada kullanılan renkler, terimler ve kısaltmalar arasında uyum sağlanmıştır.

Dokuzuncu Baskıdaki yeni interaktif dersler, öğrencilerin birçok anahtar konuyu yeni bir yoldan keşfetmelerini sağlayacaktır. Bu yeni modüller sayesinde, öğrenciler yaparak öğrenecek, problem senaryoları çözecek, deneysel tekniklerle çalışacak ve yeni model sistemleri keşfedecektir.

Öğretmenler için hazırlanan Medya Kütüphanesi'ndeki zengin görsel kaynaklar denslerin ve kura ait web-sitesinin geliştirilmesi için geniş seçenekler sunmaktadır. Bunlar arasında, karmaşık şekilleri basamak basamak sunan ayrıntılı PowerPoint® sunumları, yaklaşık 200 adet video filmi ve kitaptaki çizimlerin PowerPoint slaytları bulunmaktadır.

Dokuzuncu Baskı'daki tüm medya ve ilâvelerin ayrıntılı açıklaması için, sayfa xvii'deki "*Yaşam*'ın Medya ve İlaveleri" kısmına bakınız.

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

## Teşekkür Ettiklerimiz

"Eğer biraz daha uzağı görebildiysem, bunu ancak devlerin omuzları üzerinde durarak yapabildim." Büyük bilim adamı Isaac Newton bu sözleri 300 yıl önce yazmıştı. Kuşkusuz biz kendimizi onun bilimdeki üstün konumuna koymuyoruz ama, bu sözler bu kitabın yazarları olan bizler için de geçerlidir. İlk kez bu baskıda Bill Purves ve Gordon Orians'ın adları yer almıyor. Her ikisi de emekliliklerinin tadını çıkarırken, bizler onları biyolog, eğitmen ve yazar olarak örnek alıyoruz.

Bir ders kitabı yazarına verilebilecek en akıllı tavsiye, "kendi konun üzerinde heyecanlı ol, ancak egonu sayfalara yansıtma" olacaktır. Bu kitabın yaratılma sürecine nezaret eden tüm insanlar dikkate alındığında, bu tavsiyeye daha iyi uyan başkaları olamazdı. Kitabın bu hale getirilmesinde çok değerli yardımlar aldığımız birçok kişiye minnettarız. Bunların ilki ve en önde geleni, 100'den fazla kurumda çalışan ve meslekdaşlarımız olan biyologlardır. Bunlardan bazıları daha önceki baskıları kullanan ve pekçok öneri getiren kişilerdi. Diğerleri, taslak halindeki bölümleri dikkatle gözden geçirdi ve çizimlerin nasıl daha iyi olabileceği konusunda tavsiyelerde bulundu. Daha başkaları ise, kitap hemen hemen tamamlanmış haldeyken, son düzeltmeleri yaptılar. Bütün bu biyologlar Gözden Geçirenler listesinde sıralanmaktadır.

Müstesna bitki biyoloğu ve bu kitabın yazarı olan Sue Wessler'i (Georgia Üniversitesi) özel olarak not etmek gerekir. Sue, Kısım Sekiz: Çiçekli Bitkiler: Yapı ve İşlev bölümünü dikkatle gözden geçirdi, bu kısımdaki üç bölümü (34-36) yazdı ve diğer üç bölümün (37-39) revizyonunda önemli rol oynadı. Bu baskıdaki bitki biyolojisine yeni yaklaşım ona çok şey borçludur.

Biyolojideki değişim hızı ve bunun kadar kapsamlı bir kitabın hazırlanmasındaki zorluklar, iki tane gelişim editörünü gerekli kıldı. James Funston 1-5. Kısımları, Carol Pritchard-Martinez ise 6-10. Kısımları koordine etti. Her ikisinin geniş deneyimlerinden, bilgi ve fikrinden çok yararlandık. Bölüm taslakları geldikçe, deneyimli biyolog Laura Green'in meslek içinden bir editör olarak dikkatli gözlerinden yararlanabildiğimiz için şanslıyız. Sanatçımız Elizabeth Morales, bu baskı için üçüncü kez bizimle birlikteydi. Daha önce de belittiğimiz gibi, Elizabeth daha önceki çizimlerin hemen hemen hepsini gözden geçirdi ve bizim kabataslak çizimlerimizi çok güzel hale getirdi. Umarız sanat programımızın halen çok açıklayıcı ve şık olmayı sürdürdüğünü düşünürsünüz. Kopya editörlerimiz Norma Roche, Liz Pierson ve Jane Murfett, yapılabilecek en iyi işi yaptılar. Bilgileri ve kitabın bölümleri hakkındaki ansiklopedik hafızaları, metinleri çok daha açık ve doğru hale getirdi. Diane Kelly, Susan McGlew ve Shannon Howard yukarıda açıkladığımız yüzlerce gözden geçirme sürecini etkinlikle koordine etti. Mükemmel bir fotoğraf editörü olan David McIntyre pek çoğunu kendi çektiği 550 yeni fotoğraf bularak, kitabın içeriğini ve görsel materyallerini zenginleştirdi. Jefferson Johnson *Hayat*'ın bu baskısını daha açık ve kolay öğrenilir yapmanın yanı sıra, çok güzel hale getiren tasarım elementlerinin sorumlusuydu. Christopher Small *Yaşam*'ı son haline getirmek için sayısız yollar bulan prodüksiyon departmanının –Joanne Delphia, Joan Gemme, Janice Holabird ve Jefferson Johnson- başkanıydı. Jason Dirks, yepyeni web kaynakları dahil, medya ve desteklerin yaratılmasını bir kez daha koordine etti. Carol Wigg, dokuz baskının dokuzunda da ediyoriyal süreci denetledi; onun etkisi kitabın tümüne yansıdı.

W. H. Freeman, *Yaşam*'ı daha geniş bir okuyucu kitlesine ulaştırmayı sürdürüyor. Pazarlama Eşbaşkanı Debbie Clare, Bölge Uzmanları, Bölge Menajerleri ve deneyimli satış elemanları kitabımızın etkin elçileri ve yetenekli dağıtıcılarıdır. *Yaşam*'ın kullanıcılar tarafından nasıl anlaşıldığından haberdar olmak için onların deneyimine ve enerjisine ihtiyacımız var. eKitap ve BioPortal ürünleri için Freeman medya grubuna da teşekkür ediyoruz.

Son olarak, Andy Sinauer'e müteşekkiriz. Onun adı da bizlerin adları gibi, kitabın kapağında yer almakta olup, kendisi kitabın içeriğine gerçekten itina etmektedir. Onunla birlikte çalışan herkese sunduğu onlarca yıllık profesyonelliği, yüksek standartları ve nezaketi ile bizim için gerçek bir önder ve dosttur.

DAVID SADAVA
DAVID HILLIS
CRAIG HELLER
MAY BERENBAUM

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

# Dokuzuncu Baskıyı Gözden Geçirenler

## Ana-Baskıyı Gözden Geçirenler

David D. Ackerly, University of California, Berkeley
Amy Bickham Baird, University of Leiden
Jeremy Brown, University of California, Berkeley
John M. Burke, University of Georgia
Ruth E. Buskirk, University of Texas, Austin
Richard E. Duhrkopf, Baylor University
Casey W. Dunn, Brown University
Erika J. Edwards, Brown University
Kevin Folta, University of Florida
Lynda J. Goff, University of California, Santa Cruz
Tracy A. Heath, University of Kansas
Shannon Hedtke, University of Texas, Austin
Richard H. Heineman, University of Texas, Austin
Albert Herrera, University of Southern California
David S. Hibbett, Clark University
Norman A. Johnson, University of Massachusetts
Walter S. Judd, University of Florida
Laura A. Katz, Smith College
Emily Moriarty Lemmon, Florida State University
Sheila McCormick, University of California, Berkeley
Robert McCurdy, Independence Creek Nature Preserve
Jacalyn Newman, University of Pittsburgh
Juliet F. Noor, Duke University
Theresa O'Halloran, University of Texas, Austin
K. Sata Sathasivan, University of Texas, Austin
H. Bradley Shaffer, University California, Davis
Rebecca Symula, Yale University
Christopher D. Todd, University of Saskatchewan
Elizabeth Willott, University of Arizona
Kenneth Wilson, University of Saskatchewan

## Taslak Hakemleri

Tamarah Adair, Baylor University
William Adams, University of Colorado, Boulder
Gladys Alexandre, University of Tennessee, Knoxville
Shivanthi Anandan, Drexel University
Brian Bagatto, University of Akron
Lisa Baird, University of San Diego
Stewart H. Berlocher, University of Illinois, Urbana-Champaign
William Bischoff, University of Toledo
Meredith M. Blackwell, Louisiana State University
David Bos, Purdue University
Jonathan Bossenbroek, University of Toledo
Nicole Bournias-Vardiabasis, California State University, San Bernardino
Nancy Boury, Iowa State University
Sunny K. Boyd, University of Notre Dame
Judith L. Bronstein, University of Arizona
W. Randy Brooks, Florida Atlantic University
James J. Bull, University of Texas, Austin
Darlene Campbell, Cornell University
Domenic Castignetti, Loyola University, Chicago
David T. Champlin, University of Southern Maine
Shu-Mei Chang, University of Georgia
Samantha K. Chapman, Villanova University
Patricia Christie, MIT
Wes Colgan, Pikes Peak Community College
John Cooper, Washington University
Ronald Cooper, University of California, Los Angeles
Elizabeth Cowles, Eastern Connecticut State University
Jerry Coyne, University of Chicago
William Crampton, University of Central Florida
Michael Dalbey, University of California, Santa Cruz
Anne Danielson-Francois, University of Michigan, Dearborn
Grayson S. Davis, Valparaiso University
Kevin Dixon, Florida State University
Zaldy Doyungan, Texas A&M University, Corpus Christi
Ernest F. Dubrul, University of Toledo
Roland Dute, Auburn University
Scott Edwards, Harvard University
William Eldred, Boston University
David Eldridge, Baylor University
Joanne Ellzey, University of Texas, El Paso
Susan H. Erster, State University of New York, Stony Book
Brent E. Ewers, University of Wyoming
Kevin Folta, University of Florida
Brandon Foster, Wake Technical Community College
Richard B. Gardiner, University of Western Ontario
Douglas Gayou, University of Missouri, Columbia
John R. Geiser, Western Michigan University
Arundhati Ghosh, University of Pittsburgh
Alice Gibb, Northern Arizona University
Scott Gilbert, Swarthmore College
Matthew R. Gilg, University of North Florida
Elizabeth Godrick, Boston University
Lynda J. Goff, University of California, Santa Cruz
Elizabeth Blinstrup Good, University of Illinois, Urbana-Champaign
John Nicholas Griffis, University of Southern Mississippi
Cameron Gundersen, University of California, Los Angeles
Kenneth Halanych, Auburn University
E. William Hamilton, Washington and Lee University
Monika Havelka, University of Toronto at Mississauga
Tyson Hedrick, University of North Carolina, Chapel Hill
Susan Hengeveld, Indiana University, Bloomington
Albert Herrera, University of Southern California

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

Kendra Hill, South Dakota State University
Richard W. Hill, Michigan State University
Erec B. Hillis, University of California, Berkeley
Jonathan D. Hillis, Carleton College
William Huddleston, University of Calgary
Dianne B. Jennings, Virginia Commonwealth University
Norman A. Johnson, University of Massachusetts, Amherst
William H. Karasov, University of Wisconsin, Madison
Susan Keen, University of California, Davis
Cornelis Klok, Arizona State University, Tempe
Olga Ruiz Kopp, Utah Valley University
William Kroll, Loyola University, Chicago
Allen Kurta, Eastern Michigan University
Rebecca Lamb, Ohio State University
Brenda Leady, University of Toledo
Hugh Lefcort, Gonzaga University
Sean C. Lema, University of North Carolina, Wilmington
Nathan Lents, John Jay College, City University of New York
Rachel A. Levin, Amherst College
Donald Levin, University of Texas, Austin
Bernard Lohr, University of Maryland, Baltimore County
Barbara Lom, Davidson College
David J. Longstreth, Louisiana State University
Catherine Loudon, University of California, Irvine
Francois Lutzoni, Duke University
Charles H. Mallery, University of Miami
Kathi Malueg, University of Colorado, Colorado Springs
Richard McCarty, Johns Hopkins University
Sheila McCormick, University of California, Berkeley
Francis Monette, Boston University
Leonie Moyle, Indiana University, Bloomington
Jennifer C. Nauen, University of Delaware
Jacalyn Newman, University of Pittsburgh
Alexey Nikitin, Grand Valley State University
Shawn E. Nordell, Saint Louis University
Tricia Paramore, Hutchinson Community College
Nancy J. Pelaez, Purdue University
Robert T. Pennock, Michigan State University
Roger Persell, Hunter College
Debra Pires, University of California, Los Angeles
Crima Pogge, City College of San Francisco
Jaimie S. Powell, Portland State University
Susan Richardson, Florida Atlantic University
David M. Rizzo, University of California, Davis
Benjamin Rowley, University of Central Arkansas
Brian Rude, Mississippi State University
Ann Rushing, Baylor University
Christina Russin, Northwestern University
Udo Savalli, Arizona State University, West
Frieder Schoeck, McGill University
Paul J. Schulte, University of Nevada, Las Vegas
Stephen Secor, University of Alabama
Vijayasaradhi Setaluri, University of Wisconsin, Madison
H. Bradley Shaffer, University of California, Davis
Robin Sherman, Nova Southeastern University
Richard Shingles, Johns Hopkins University
James Shinkle, Trinity University
Richard M. Showman, University of South Carolina
Felisa A. Smith, University of New Mexico
Ann Berry Somers, University of North Carolina, Greensboro
Ursula Stochaj, McGill University
Ken Sweat, Arizona State University, West
Robin Taylor, Ohio State University
William Taylor, University of Toledo
Mark Thogerson, Grand Valley State University
Sharon Thoma, University of Wisconsin, Madison
Lars Tomanek, California Polytechnic State University
James Traniello, Boston University
Jeffrey Travis, State University of New York, Albany
Terry Trier, Grand Valley State University
John True, State University of New York, Stony Brook
Elizabeth Van Volkenburgh, University of Washington
John Vaughan, St. Petersburg College
Sara Via, University of Maryland
Suzanne Wakim, Butte College (Glenn Community College District)
Randall Walikonis, University of Connecticut
Cindy White, University of Northern Colorado
Elizabeth Willott, University of Arizona
Mark Wilson, Humboldt State University
Stuart Wooley, California State University, Stanislaus
Lan Xu, South Dakota State University
Heping Zhou, Seton Hall University

[illegible]

John Alcock, Arizona State University
Gladys Alexandre, University of Tennessee, Knoxville
Lawrence A. Alice, Western Kentucky University
David R. Angelini, American University
Fabia U. Battistuzzi, Arizona State University
Arlene Billock, University of Louisiana, Lafayette
Mary A. Bisson, State University of New York, Buffalo
Meredith M. Blackwell, Louisiana State University
Nancy Boury, Iowa State University
Eldon J. Braun, University of Arizona
Daniel R. Brooks, University of Toronto
Jennifer L. Campbell, North Carolina State University
Peter C. Chabora, Queens College, CUNY
Patricia Christie, MIT
Ethan Clotfelter, Amherst College
Robert Connour, Owens Community College
Peter C. Daniel, Hofstra University

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

D. Michael Denbow, Virginia Polytechnic Institute
Laura DiCaprio, Ohio State University
Zaldy Doyungan, Texas A&M University, Corpus Christi
Moon Draper, University of Texas, Austin
Richard E. Duhrkopf, Baylor University
Susan A. Dunford, University of Cincinnati
Brent E. Ewers, University of Wyoming
James S. Ferraro, Southern Illinois University
Rachel D. Fink, Mount Holyoke College
John R. Geiser, Western Michigan University
Elizabeth Blinstrup Good, University of Illinois, Urbana-Champaign
Melina E. Hale, University of Chicago
Patricia M. Halpin, University of California, Los Angeles
Jean C. Hardwick, Ithaca College
Monika Havelka, University of Toronto at Mississauga
Frank Healy, Trinity University
Marshal Hedin, San Diego State University
Albert Herrera, University of Southern California
David S. Hibbett, Clark University
James F. Holden, University of Massachusetts, Amherst
Margaret L. Horton, University of North Carolina, Greensboro
Helen Hull-Sanders, Canisius College
C. Darrin Hulsey, University of Tennessee, Knoxville
Timothy Y. James, University of Michigan
Dianne B. Jennings, Virginia Commonwealth University
Norman A. Johnson, University of Massachusetts, Amherst
Susan Jorstad, University of Arizona
Ellen S. Lamb, University of North Carolina, Greensboro
Dennis V. Lavrov, Iowa State University
Hugh Lefort, Gonzaga University
Rachel A. Levin, Amherst College
Bernard Lohr, University of Maryland, Baltimore County
Sharon E. Lynn, College of Wooster
Sarah Mathews, Harvard University
Susan L. Meacham, University of Nevada, Las Vegas
Mona C. Mehdy, University of Texas, Austin
Bradley G. Mehrtens, University of Illinois, Urbana-Champaign
James D. Metzger, Ohio State University
Thomas W. Moon, University of Ottowa
Thomas M. Niesen, San Francisco State University
Theresa O'Halloran, University of Texas, Austin
Thomas L. Pannabecker, University of Arizona
Nancy J. Pelaez, Purdue University
Nicola J. R. Plowes, Arizona State University
Gregory S. Pryor, Francis Marion University
Laurel B. Roberts, University of Pittsburgh
Anjana Sharma, Western Carolina University
Richard M. Showman, University of South Carolina
John B. Skillman, California State University, San Bernadino
John J. Stachowicz, University of California, Davis
Brook O. Swanson, Gonzaga University
Robin A. J. Taylor, Ohio State University
William Taylor, University of Toledo
Steven M. Theg, University of California, Davis
Mark Thogerson, Grand Valley State University
Christopher D. Todd, University of Saskatchewan
Jeffrey Travis, State University of New York, Albany
Joseph S. Walsh, Northwestern University
Andrea Ward, Adelphi University
Barry Williams, Michigan State University
Kenneth Wilson, University of Saskatchewan
Carol L. Wymer, Morehead State University

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

# YAŞAM'ın Medya ve Ekleri

## Prep-U'ya eşlik eden BIOPORTAL

**yourBioPortal.com**

BioPortal, öğrenci ve öğretim üyeleri için, *Yaşam* ile ilgili teknolojik son gelişmelerin tümünü içeren kaynaklara yeni bir giriş yeridir. BioPortal, geliştirilmiş sınav motoru olan Prep-U'yu, tamamıyla interaktif olan eKitabı ve ilave olarak yüksek kaliteli öğrenme ortamını içerir. Kitap, metindeki atıflar sayesinde BioPortal ile sıkıca bütünleşmiştir; atıflar, basılı metne ve medya kaynaklarına bağlantıyı sağlamaktadır. Sonuç, güçlü ve kolayca yönetilebilir bağlantılı bir kurs ortamıdır. BioPortal, aşağıdaki özellikleri ve kaynakları içerir:

### *Yaşam*, Dokuzuncu Baskı eKitap

- Tüm aktiviteler, animasyonla öğrenmeler ve diğer medya kaynakları bütünleşmiştir.
- Herhangi bir bölümde ya da alt bölümde, basılmış bir kitap sayfa numarası kadar, çabuk sezgisel gezinme.
- Tüm sözlük girişleri için metin bağlantıları.
- Kolay metin vurgulama
- Herhangi bir sayfaya hızlı ulaşmaya izin veren sayfa işareti özelliği.
- Öğrencilerin herhangi bir sayfaya not eklemesine izin veren güçlü Notlar.
- Tam bir sözlük ve indeks.
- Tam metin arama; bu, sözlük ve indekste arama yapmak için ek seçenekler içerir.
- Tüm notları, vurguları ve işaretli yerleri otomatik kaydetme.

***Öğretim üyeleri için ek eKitap özellikleri***

- İçerik Özelleştirme: Öğretim üyeleri, kendilerinin ders notlarının içeriğine, kendi derslerinin konu kapsamında yer almayan bölümleri ya da kısımları kolayca çıkarabilir ya da kendi içeriğine kolayca ekleme yapabilir.
- Öğretim Üyesi Notları: Öğretim üyeleri, eKitabın açıklamalı versiyonunu oluşturmak için herhangi bir sayfadaki kendi notlarını seçebilir. Derste öğrencilere oturum açtığınızda, onlar eKitabın öğretim üyesi tarafından hazırlanan özel versiyonunu görür. Öğretim üyesi notları, metin, ağ bağlantıları, görüntüler, tüm BioPortal içeriğine bağlantılar içerebilir.

PrepU
*Smarter than the average quiz*

Eğitimciler tarafından oluşturulan Prep-U, kesinlikle, öğrenci çalışma zamanının olması gereken yere odaklanmıştır; kişiselleştirilmiş, adaptif sınavların kullanılmasıyla öğrencilerin konuları daha iyi kavraması ve daha iyi notlar alması amaçlanmıştır. Yaşam, Dokuzuncu baskı için Prep-U, tamamıyla BioPortal ile bütünleştirilmiştir; bu durum, öğretim üyeleri için güçlü sınav motorunu kurslarında kullanma avantajı sağlar. Özellikleri şunlardır:

- Uyarlanan sınavlar
- BioPortal not defterine sonuçların otomatik kaydedilmesi
- Yanılgı indeksi
- Ulusal verilerle karşılaştırma

### Öğrenci Kaynakları

***Ayırt Edici Sınavlar.*** *Yaşam*'ın her bir bölümü için ayırt ettirici testler, öğrencinin o bölümü kavramasına yardım eder; ve öğrencinin çalışma zamanı üzerine etkili bir şekilde odaklanmış bir Kişiselleştirilmiş Çalışma Planı yaratır. Bu plan, kitabın özel kısımlarına, animasyonla öğrenme ve aktivite bölümlerine bağlantıları içerir.

***İnteraktif Özetler.*** Her bölüm için bu dinamik özetler, bölümlere ait anahtar resimlerin tümüyle olduğu kadar animasyonla öğrenme, aktiviteler ve anahtar terimlerle de bağlantı kurarak önemli ve bütünleştirilmiş bir tekrar sağlamıştır.

***Animasyonla Öğrenme.*** Dokuzuncu Baskı için yeni bir format şeklinde yer alna 100'den fazla derinlemesine animasyonla öğrenme, karmaşık konuları açık ve kolay takip edilebilir bir şekilde sunmuştur; bu sunuş biçimi, giriş kısmı olan ayrıntılı bir animasyonu, sonucu ve sınavı bir araya getirmiştir.

***Aktiviteler.*** 120'den fazla interaktif aktivite, öğrencilerin önemli olayları ve kavramları, genişçe bir egzersiz sayesinde öğrenmesine yardım eder. Bu egzersizler, yapıların kısımlarındaki ya da süreçlerdeki basamakları işaretleme, diyagramlar oluşturma ve organizmaların farklı kısımlarını teşhis etmeyi içerir.

***YENİ! İnteraktif Öğrenme.*** Dokuzuncu Baskı için yeni olan bu öğrenme modülleri, öğrencilerin asıl anahtar kavramları bu eylemlerin bizzat gerçekleştirildiği aktiviteler sayesinde öğrenmelerine izin verir. Bu tür bir öğrenme şekliyle öğrenciler, kitaptan elde edilen uygulama kavramları sayesinde, deney tekniklerini çalışarak, biyolojik mekanizmaların nasıl çalıştığını keşfeden interaktif modelleri kullanarak problem senaryolarını çözebilirler. Her bir öğrenme, tahsis edilmiş bir kendi kendini değerlendirme sınavını içerir.

***İnteraktif Sınavlar.*** Her soru, kitaptan alınmış bir görüntüyü içerir;bu süreçte doğru ve yanlış cevap seçenekleri üzerine geribildirim, kitap sayfalarına gönderi yapma ve hızlı gözden geçirme için eKitap sayfalarıyla bağlantı kurma yer alır.

***Scientific American'dan BioNews.*** BioNews, öğretim üyelerinin kurslarına biyolojik bilimlerin dinamik özelliğini kazandırması için kolaylık sağlar ve kendi kurslarına güncellik katar. BioPortal içinde erişilebilir olan BioNews, sürekli olarak güncel bilgilerle, dergilerde yayınlanmış makalelerle, web günlükleriyle, "tuhaf fakat gerçek" hikayelerle ve diğerleriyle güncellenir.

***YENİ! BioNavigator.*** Bu özgün görsel kaynak, geniş çeşitliğe sahip Yaşam medya kaynaklarına erişmenin yeni bir yoludur.

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

Öğretim üyeleri ve öğrenciler, tüm bir Dünya görüntüsünden başlayarak biyolojik sorgulamanın herhangi bir düzeyine zoom yapabilirler, kitap içerisindeki tüm konular üzerinde bolca bulunan animasyonlara ve aktivitelere olan bağlantılarla karşılaşabilirler.

***Verilerle Çalışma.*** Yaşamı Araştırma şekillerinde tanımlanmış olan bazı orijinal deneyleri öğrencilerin yapması, onların sayısal becerilerinin gelişmesine yardım edecektir. Öğrencilerin gerçek deney verilerine bakması ve bu verilere dayalı soruları cevaplaması, bilim insanlarının nasıl araştırma yaptıkları konusunda onları ilgilenmeye teşvik edecektir.

***Flaş kartları.*** Kitabın her bölümü için, öğrencinin bölümlerde yer alan anahtar terminolojinin tamamını gözden geçirmesine izin veren bir flaş kart seti vardır. Öğrenciler, çalışırken terimleri gözden geçirebilir ve kendi kendilerini bu terim listesinden test edebilirler..

***Deneysel Bağlantılar.*** Kitaptaki her bir Yaşamı Araştırma şekli için BioPortal, şekilde verilmiş olan deneyin özelliklerinin bir özetini ve takip edilmiş olan ilgili araştırma ya da uygulamaları içerir; ayrıca orijinal makaleye ve deneye ilişkin ilave bilgilere bağlantılar sunar.

***Anahtar Terimler.*** Her bir bölümde sunulan anahtar terminoloji, sözlükten tanımlar ve ses telaffuzları ile birlikte listelenir.

***Önerilen Okuma Parçaları.*** Kitabın her bir bölümü için önerilmiş olan okuma parçası listesi, daha ileri çalışmalar için kaynak olarak sağlanmaktadır.

***Sözlük.*** Biyoloji dili, çoğunlukla, biyolojiye giriş dersini alan öğrenciler için zordur. Onun için BioPortal, tüm terimlerin sesli telaffuzuna yer veren tam bir sözlük içerir.

***İstatistik El kitabı.*** Biyolojik araştırmalarda istatistiğin kullanılmasına kısa bir giriş sunan bu kitap, istatistiğin biyolojiyi niçin tamamladığını açıklar; ve en yaygın kullanılan bazı istatistik yöntemlerinin ve tekniklerinin, biyologların çalışmalarında nasıl kullanıldığını gösterir.

***Yaşam için Matematik.*** Öğrencilerin laboratuvarda gereksinim duydukları sayısal becerileri edinmelerine yardım edecek matematiksel kısa yollar ve referansları içeren bir koleksiyondur.

***Yaşamı Sürdürme Becerileri.*** Daha etkili çalışma alışkanlıkları için bir rehber. Konular, zaman yönetimi, not alma, etkili vurgulama ve sınav hazırlamayı kapsar.

## Öğretim Üyesi Kaynakları

***Değerlendirme***

- En fazla dikkat isteyen alanları hedef almış ders kaynaklarıyla ayırt edici sınav yapma, öğretim üyelerine sınıfı anlama konusunda anında geribildirim sağlar.
- Soru bankası, Bloom'un taksonomisine göre sıralanmış soruları içerir.
- Soru filtreleme: Öğretim üyelerinin Bloom'un kategorisini ve/ya da kitabın bölümlerini esas alarak soru seçmesine izin verir.
- Kolay kullanımlı özel değerlendirme araçları, öğretim üyelerinin sınavları çabuk hazırlamalarına ve değişik soru kombinasyonlarını kullanarak birçok tipte sınav hazırlanmasına izin verir.
- Kapsamlı soru bankaları, test bankasından, çalışma kılavuzundan, kitabın kendi testinden ve ayırt edici testlerden gelen soruları içerir.

***Medya Kaynakları*** *(Öğretim Üyelerinin Medya Kütüphanesi başlığı altındaki ayrıntılara bakınız)*

- Videolar
- PowerPoint® Sunular (Kitap metnindeki şekiller, Ders notları, Katmanlı çizim resimler)
- Tamamlayıcı Fotoğraflar
- Öğretim üyesi kılavuzu
- Instructor's Manual
- Ders Notları

***Kurs Yönetimi***

- Kurs özelleştirme yeteneklerini tamamlama
- Özel kaynaklar/doküman postalama
- Büyük not defteri
- İletişim Araçları: İlanlar, Takvim, Ders Email, Tartışma Panoları

*Not:* Basılmış olan kitap, eKitap, BioPortal ve Prep-U, bir paket içinde mevcut olmasının yanı sıra bağımsız öğeler olarak ayrı ayrı satın alınabilir.

## Öğrenc Ekler

### Çalışma Kılavuzu (ISBN 978-1-4292-3569-3)

Jacalyn Newman, *University of Pittsburgh;* Edward M. Dzialowski, *University of North Texas;* Betty McGuire, *Cornell University;* Lindsay Goodloe, *Cornell University;* and Nancy Guild, *University of Colorado*

*Yaşam* Çalışma Kılavuzu, kitabın her bir bölümü için çeşitli çalışma ve gözden geçirme aletleri sunar. Her bölümün içerikleri, Önemli Kavramları kapsayan ayrıntılı incelemelere bölünmüştür. Dokuzuncu Baskı için yeni olan Diyagram Egzersizleri, öğrencilerin kavramları düzenleme, grafik çizme, süreçlerdeki basamakları birbirine bağlama ve diyagramları etiketleme gibi egzersizlerle bölümde neleri öğrenmiş olduklarını anlamalarına yardım eder. Ayrıca, Ortak Problem Alanları ve Çalışma Stratejileri, vurgulanmıştır. Bir çalışma soru seti (hem çoktan seçmeli ve hem de kısa cevaplı), öğrencilerin kendilerini test etmesine izin verir. Tüm soruların cevapları ve açıklamaları mevcuttur.

### Ders Not Defteri (ISBN 978-1-4292-3583-9)

Bu paha biçilmez basılmış kaynak, kitaptan alınmış olan çizim resimlerin tamamını (etiketli 1.000'den fazla resim) içermekte olup bu resimler, kitap metninde görüldüğü sırada sunulmuştur ve not almak için küçük boşluklar bırakılmıştır. Not defteri zaten çizimleri içerdiğinden öğrenciler, dikkatlerini daha çok kavramlar üzerinde yoğunlaştırabilirler. Öğrenciler, ders sırasında maddeleri daha etkin bir şekilde absorblayacak, onların notları daha anlaşılır ve daha doğru olacaktır; böylece öğrenciler daha sonra çalışırken onlar daha yararlı olacaktır.

### Eşlik eden Websistesi www.thelifewire.com

(CD olarak da mevcut olup isteğe bağlı olarak kitapla birlikte paketlenmiş olarak edinilebilir.) BioPortal'e giriş yapamayan öğrenciler için Yaşam, Dokuzuncu Baskıya Eşlik eden Websitesi, bedava olarak kullanılabilir (giriş şifresi istemez). Bu site içerisinde animasyonlar, flaş kartlar, aktiviteler, matematik ve istatistik yardımıyla çalışılacak fikirler ve daha fazlası sunulmuştur.

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

### Matematik Programlarını İndirme & İstatistik

Michael Harris, Gordon Taylor ve Jacquelyn Taylor (ISBN 978-1-4292-0557-3)

Bu öncül, öğrencilerinizin biyolojide başarılı olmak için gereksinim duydukları sayısal becerilerini çabucak yenilemelerine yardımcı olacaktır. Erişilebilir birimler özet şeklinde sunulmuş olup kitap, üssel matematik ve logaritma konusunda çalışma, grafikleri kullanma ve anlama, standart sapma hesaplama, çözelti serilerini hazırlama, doğru istatistiksel testleri seçme, enzim kinetiklerini analiz etme ve daha pek çok konuyu kapsamaktadır.

### Biyolojide Yazmak için Öğrenci El kitabı, Üçüncü Baskı

Karen Knisely, *Bucknell University* (ISBN 978-1-4292-3491-7)

Bu kitap, bilimsel toplantılarda sunulmak üzere bilimsel yazı yazmayı öğrenmek isteyen öğrencilere pratik tavsiyelerde bulunur. Yazar, model olarak makale yayınlama standartlarını kullanarak, kullanıcı dostu bir formatta, referansları yerleştirmek için biyoloji veritabanlarının kullanılması; gelişmiş bir şekilde anlatmak için başka sözcüklerin kullanılması; laboratuvar raporlarının, bilimsel makalelerin ve posterlerin hazırlanması; PowerPoint® programında sözlü sunu hazırlama ve daha pek çoğu hakkında özel talimatlar vermektedir.

### Biyoetik ve Yeni Embriyoloji: Tartışma için Sıçrama Tahtası

Scott F. Gilbert, Anna Tyler, and Emily Zackin (ISBN 978-0-7167-7345-0)

İnsan gelişiminin seyrini değiştirme yeteneğimiz, günümüz bilimindeki en önemli değişiklikler arasında yer almaktadır; ve bu, embriyolojiyi kamunun gündemine getirmiştir. Sorulması gereken soru şudur: Eğer böyle şeyler yapabiliyorsak, yapmalı mıyız?

### Temel Biyoistatistik: Öğrenci El Kitabı

James L. Gould and Grant F. Gould (ISBN 978-0-7167-3416-1)

Temel Biyoistatistik biyoloji öğrencilerine bir istatistiksel araştırma için pratik ve erişilebilir bir takdim ile giriş düzeyinde bilgi sağlar. Kitap, aşırı teorik ve matematiksel ayrıntılardan kaçınarak, temel istatistiksel yöntemlerin biyolojik çalışmalarda nasıl kullanıldığı konusu üzerine odaklanmıştır.

## menler İçin Medya & Ekler

### Öğretim Üyelerinin Medya Kütüphanesi

*Yaşam*, Dokuzuncu Baskı Öğretim Üyelerinin Medya Kütüphanesi (Hem BioPortal online olarak ve hem de diskte kullanıma sunulmuştur), eğitmenlerin derslerini planlamaya, ilgi çekici dersler hazırlamaya ve öğrencilerin anladıklarını etkin bir şekilde değerlendirmeye yardım edecek geniş boyutlu elektronik kaynaklar içerir. Medya Kütüphanesi aşağıdaki kaynakları içerir:

***Kitaptaki Şekiller ve Tablolar.*** Kitaptaki her şekil ve tablo, hem JPEG (yüksek ve düşük çözünürlükte) ve hem de PDF formatında sağlanmıştır. Her şekil, hem balon içerisinde başlıklı hem de başlıksız olmak üzere hazırlanmıştır; büyük ve karmaşık olan şekiller, hem tüm olarak hem de parçalara bölünmüş olarak sunulmuştur.

***Etiketlenmemiş Şekiller.*** Öğrenci sınavlarında kullanılmak üzere ve özel sunum geliştirmek için her şeklin işaretlenmemiş formatı hazırlanmıştır.

***İlave Fotoğraflar.*** İlave fotoğraf koleksiyonunun 1.500'den daha fazla fotoğraf (bu kitaptakine ek olarak) içermesi, öğretim üyelerinin zengin bir görüntü koleksiyonu kullanmasına olanak sağlar.

***Animasyonlar.*** Dokuzuncu baskı için 100'den fazla animasyon yeniden düzenlenmiş ve genişletilmiştir; bunların tümü kitabın sanat programından yaratılmıştır ve hem anlatım modunda hem de adım adım ilerleme modunda izlenebilir.

***Videolar.*** 200'den fazla video parçasından oluşmuş bir koleksiyon, kitap boyunca yer alan tüm konuları kapsar ve yaşamın kompleksliğini ve güzelliğini göstermeye yardım eder. Hücre Görselleştirme Videoları da vardır.

***PowerPoint® Kaynaklar.*** Kitabın her bir bölümü için birkaç farklı PowerPoint sunum mevcuttur. Bunlar, öğretim üyelerine kendi ihtiyaçlarını en iyi şekilde karşılayacak şekilde sunumlarını oluşturabilme esnekliği sağlar. Bunlar, aşağıdakilerini içerir:

- Kitaptaki Şekiller ve Tablolar
- Ders Sunumu
- Yazılabilir Etiketli Şekiller
- Katmanlı Sanat Şekilleri
- İlave Fotoğraflar
- Videolar
- Animasyonlar

***Tıklama Soruları.*** Her bölümün sonunda sınıfta kişisel olarak cevaplandırmada kullanılmak üzere hazırlanmış özel olarak yazılmış soru seti vardır. Bu sorular, kavramları güçlendirmek öğrencinin anladığını ölçmek ve öğrenciyi aktif olarak katılıma teşvik etmek amacıyla tasarlanmıştır.

***Bölüm Ana Başlıkları, Ders Notları,*** ve tam bir ***Test Dosyası,*** derste ve sınav hazırlamada kullanım kolaylığı için Microsoft Word formatında hazırlanmış durumdadır.

***Sezgisel Arayüz Tarayıcı,*** Öğretim Üyesi Medya Kütüphanesindeki içeriklerin ön izlemesine ulaşabilmek ve giriş yapmak için çabuk ve kolay bir yol sağlar.

### Öğretim Üyelerinin Kaynak Kiti

*Yaşam*, Dokuzuncu Baskı Öğretim Üyelerinin Kaynak Kiti, öğretim üyelerine derslerini anlatmada ve planlamada yardım edecek zengin bilgiler içermektedir. Bu kit, aşağıdakilerini içermektedir:

***Öğretim Kılavuzu,*** (her bölüm için):

- Dokuzuncu Baskı için "Yenilikler" rehberi
- Kısa bölüm özeti
- Bölüm ana başlıkları
- Metinden alınan koyu yazılmış terimlerin tümünü içeren anahtar terimler kısmı

***Ders Notları.*** Her bir bölüm için ders hazırlamaya temel oluşturabilecek ayrıntılı notlar, şekiller ve medya kaynakları için referansları içerir.

***Medya Rehberi.*** *Yaşam*'ın, Dokuzuncu Baskısıyla birlikte medya kaynakları için bir görsel kılavuz mevcuttur. Bu rehber, her bir videonun, animasyonun, ders PowerPoint® sunularının ve Medya Kütüphanesindeki ilave fotoğrafların küçük resimlerini ve tanımlarını içermektedir.

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

### Tepegöz Asetatları

Kitap metnindeki dört renkli resimlerin ve tabloların tümünü içeren 1000'den fazla asetattan oluşmuş bu set, uygun bir şekilde ciltlenmiş olarak sunulmuştur. Geniş mekanlarda renkli ve net görüntü yansıtılabilmesi için tüm şekiller, formatlanmış ve renkleri kuvvetlendirilmiştir. Etiketler ve resimler, daha rahat okunabilsin diye yeniden boyutlandırılmıştır.

### Test Dosyası

Catherine Ueckert, *Northern Arizona University; Norman Johnson, University of Massachusetts; Paul Nolan, The Citadel; Nicola Plowes, Arizona State University*

Test Dosyası, kitapta sunulan konuların hepsini kapsayan 5.000'den daha fazla soru içerir. Tüm sorular, kitaptaki kısımlara ve sayfa numaralarına gönderme yapmaktadır; ve soruların tümü Bloom'un taksonomisine göre sıralanmıştır. Her bölüm, çok sayıda çoktan seçmeli ve boşluk doldurma türünden sorular içerir. Ayrıca her bölüm, diyagram şeklinde soru setleri içermektedir; öğrenciler bu setler üzerinde çalışırken yapıların şekillerini, grafikleri, süreçlerdeki basamakları ve diğerlerini irdeler. Test Dosyasının elektronik versiyonu (BioPortal içinde, Öğretim Üyesi Medya Kütüphanesi, Test Bankası CD'si), aynı zamanda, kitabın bölüm sonlarındaki Deneme Testi sorularının tümünü, BioPortal Sınav Sorularının tümünü, Çalışma Rehberi çoktan seçmeli sorularının tümünü içerir.

### Bilgisayara Uyarlanmış Test Bankası

Basılmış durumda Test Dosyası, kitabın bölüm sonundaki Deneme Sınavları, BioPortal Diagnostic Sınavları ve Çalışma Rehberi çoktan seçmeli soruları, Wimba en kolay kullanım Diploma® yazılımında yer almaktadır. Hem amatörler için hem de ileri düzeyde kullanımlar için dizayn edilmiş olan Diploma yazılımı, öğretim üyelerinin daha çabuk ve kolay bir şekilde soru yazmalarını ya da düzenlemelerine, "sürükle ve bırak" özelliği ile sınavları hazırlamalarına, kursu online olarak yayımlamalarına, ve kağıda çıktı almalarına imkan verir.

### Ders Yönetim Sistemi Desteği

Derslerinde WebCT, Tahta, ya da ANGEL kullanarak *Yaşam* isimli eseri benimseyenler için bir hizmet olarak, tüm elektronik kurs paketleri mevcuttur.

faculty lounge
non-majors biology

**www.whfreeman.com/facultylounge/majorsbio**

***YENİ!*** Ana dalı Biyoloji olanlar için Yeni Fakülte Destek Salonu, öğretim üyelerinin serbestçe iletişim kurmasına; ders notlarının ve öğretimde kullanılan kaynakların paylaşılmasına izin veren, major biyoloji komünitesi için websitesi ile donatılmış ilk yayınevidir. Belli başlı biyoloji öğretim üyeleri tarafından sürekli olarak güncellenmekte ve kontrol edilmektedir –her zaman göreceğiniz yeni olan bir şeyler vardır. Fakülte salonu, tavsiye edilen ve kontrol edilen aşağıdaki kategoride yer alan kaynaklara kolay erişim sağlar: Görüntüler, Haberler, Videolar, Laboratuvarlar, Ders Kaynakları, Eğitimle ilgili Araştırmalar. Ayrıca site, laboratuvar koordinatörlerine kaynaklar için özel alanlar; *Bilimsel Öğretim* kitap serilerinden kaynaklar ve güncellemeler, ve biyoloji öğretim çalıştayları üzerine bilgiler içerir.

iclicker

İclicker, eğitimciler için eğitimciler tarafından geliştirilmiş sorunsuz bir radyo-frekans sınıf yanıt sistemi olup öğretim üyelerinin kolayca soru sormasını, cevapları kaydetmesini, yoklama almasını, ders boyunca öğrencileri aktif katılımcı olarak yönetmesini sağlar. Daha fazla bilgi için www.iclicker.com. sitesini ziyaret ediniz.

LabPartner

**www.whfreeman.com/labpartner**

***YENİ!*** LabPartner, özel labortatuvar kılavuzlarının hazırlanmasını kolaylaştırmak üzere tasarlanmış bir sitedir. Onun veritabanı, W. H. Freeman ve Hayden-McNeil Yayınevi tarafından yayınlanmış olan seçilmiş genişçe bir deney grubunu içermektedir. Öğretim üyeleri, ön izleme yapabilir, seçim yapabilir ve laboratuarı yeniden düzenleyebilir; orijinal deneylerine yeniden ilaveler yapabilir, karbonsuz grafik kağıdı ve yeni klasörü ekleyebilir, iç ve dış kapağı özelleştirebilir. LabPartner, çeşitli tiplerde ciltleme imkanı sağlar: ciltsiz, spiral ya da gevşek yaprak. W. H. Freeman, bir kampus kitapevinden ya da okuldan bir istek geldiğinde kılavuzları basabilir.

W.H. FREEMAN SCIENTIFIC TEACHING

Bilimsel Eğitim Kitap Serisi, fen, teknoloji, mühendislik ve matematik (STEM) fakültelerinde, lisans ve yüksek lisans düzeyinde ders veren öğretim üyeleri için tasarlanmış pratik kılavuzlarından oluşmuş bir koleksiyondur. Bu kitapların amacı, öğretim üyelerinin fen öğretme ve öğrenme sürecinin tüm aşamalarında daha başarılı olmalarına yardımcı olmaktır. Bunlar arasında sınıfta öğretim, öğrencilere rehberlik ve mesleki gelişim yer almaktadır. Tanınmış bilim eğitimcileri tarafından yazılmış olan bu Seri, en iyi uygulamaların kısa açıklamalarını vererek bunların sınıfta, laboratuvarda ve bölümde nasıl uygulanacağı hakkında bilgi sağlar. En iyi uygulamalar temelli araştırma sonuçlarıyla ilgilenen okuyucular için bu kitaplar, aynı zamanda, eğitimle ilgili anahtar eserlere bir giriş sağlar.

### Bilimsel Eğitim

Jo Handelsman, Sarah Miller, and Christine Pfund, *University of Wisconsin-Madison* (ISBN 978-1-4292-0188-9)

***YENİ! Dönüşümler: Koleji Bilim Öğretiminde Yaklaşımlar***

***CBE Yaşam Bilimleri Eğitiminden derlenmiş Makalelerin bir Koleksiyonu***

*Deborah Allen, University of Delaware; Kimberly Tanner, San Francisco State University* (ISBN 978-1-4292-5335-2)

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

# İçindekiler



## ÜNİTE BİR
## CANLI BİLİMİ VE CANLILARIN KİMYASAL TEMELİ


### 1 Yaşamın Çalışılması 2

**1.1 Biyoloji Nedir? 3**

Hücreler canlılığın temel birimleridir 3
Tüm canlılar ortak bir evrimsel tarihi paylaşır 5
Biyolojik bilgi tüm organizmaların ortak genetik dilinde mevcuttur 6
Hücreler enerji sağlamak ve yeni yapıları kurmak için besinleri kullanır 7
Canlı organizmalar iç ortamlarını düzenlerler 7
Canlı organizmalar birbirleriyle etkileşirler 8
Biyolojideki buluşlar genellenebilir 9

**1.2 Dünya Üzerindeki Tüm Canlılar Birbirleriyle Nasıl Akrabadır? 9**

Canlılar cansız materyalden kimyasal evrim ile ortaya çıkmıştır 10
Hücresel yapı, canlıların ortak atasında evrimleşmiştir 10
Fotosentez evrimin yönünü değiştirmiştir 10
Ökaryotik hücreler prokaryotlardan evrimleşmiştir 11
Çok hücrelilik ortaya çıkmış ve hücreler özelleşmiştir 11
Biyologlar canlıların evrimsel ağacını izleyebilirler 11
Canlıların soyağacı, tahmin yapmaya elverişlidir 12

**1.3 Biyologlar Canlıları Nasıl Araştırır? 13**

Gözlem önemli bir yetenektir 13
Bilimsel yöntem gözlem ile mantığı birleştirir 14
İyi deneyler hipotezlerin yanlışlığını ortaya çıkarma potansiyeline sahiptir 14
İstatistiksel yöntemler çok gerekli bilimsel araçlardır 15
Sorgulama biçimlerinin hepsi bilimsel değildir 15

**1.4 Biyoloji Toplumsal Politikaları Nasıl Etkiler? 17**

### 2 Küçük Moleküller ve Canlı Kimyası 20

**2.1 Atomik Yapı Maddenin Özelliklerini Nasıl Açıklar? 21**

Bir element sadece tek tip atomdan oluşur 21
Her element farklı sayıda proton içerir 22
İzotopların nötron sayıları birbirinden farklıdır 23
Elektronların davranışı kimyasal bağlanma ve geometriyi belirler 23

**2.2 Atomlar Molekülleri Oluşturmak İçin Nasıl Bağlanır? 25**

Kovalent bağlar elektron çiftlerinin paylaşılması ile kurulur 22
İyonik bağlar elektriksel çekim ile oluşur 28
Hidrojen bağları polar kovalent bağlar taşıyan moleküller arasında ya da içinde kurulabilir 29
Polar olan ve polar oymayan bileşikler: Her biri en iyi kendi tipindeki bileşiklerle etkileşir 29

**2.3 Kimyasal Tepkimeler Sırasında Atomlar Partnerlerini Nasıl Değiştirir? 30**

**2.4 Suyu Canlılar İçin Önemli Yapan Nedir? 31**

Su çok özel yapı ve özelliklere sahip bir bileşiktir 31
Su mükemmel bir çözücüdür-yaşam ortamı 32
Sulu çözeltiler asidik ya da bazik olabilir 33

**Genel Bakış ve Tekrar 35**

### 3 Proteinler, Karbonhidratlar ve Lipitler 38

**3.1 Hangi Molekül Çeşitleri Canlıları Karakterize Eder? 39**

İşlevsel gruplar biyolojik moleküllere özgül özellikler verir 39
İzomerler aynı atomların farklı düzenlemelerine sahiptir 40
Makromoleküllerin yapıları onların işlevlerini yansıtır 40
Çoğu makromolekül, kondensasyon ile oluşturulur ve hidrolizle yıkılır 41




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

### 3.2 Proteinlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir? 42

Amino asitler proteinlerin yapı taşlarıdır 42

Peptid bağları bir proteinin omurgasını oluşturur 44

Bir proteinin birincil yapısı onun amino asit dizisidir 44

Bir proteinin ikincil yapısı hidrojen bağı oluşmasını gerektirir 46

Bir proteinin üçüncül yapısı, bükülmeler ve katlanmalar tarafından oluşturulur 46

Bir proteinin dördüncül yapısı alt birimlerden oluşur 47

Biçim ve yüzey kimyası proteinin işlevine katkı yapar 48

Çevresel koşullar protein yapısını etkiler 48

Moleküler şaperonlar proteinleri biçimlendirmeye yardım eder 49

### 3.3 Karbonhidratların Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir? 49

Monosakkaritler basit şekerlerdir 50

Glikozit bağlar monosakkaritleri birbirine bağlar 50

Polisakkaritler enerji depolar ve yapısal materyal sağlar 52

Kimyasal olarak değişikliğe uğramış karbonhidratlar, ilave işlevsel gruplar içerir 53

### 3.4 Lipitlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir? 54

Katı ve sıvı yağlar hidrofobiktir 54

Fosfolipidler biyolojik zarları oluşturur 55

Lipitlerin enerji dönüşümlerinde, düzenlemede ve korumada rolleri vardır 55

## 4 Nükleik Asitler ve Yaşamın Kökeni 60

### 4.1 Nükleik Asitlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir? 61

Nükleotidler, Nükleik asitlerin Yapıtaşlarıdır 61

Hem DNA Hem de RNA'da bazlar eşleşmişlerdir 62

DNA bilgi taşır ve RNA aracılığıyla ifade edilir 63

DNA'daki baz dizileri evrimsel akrabalıkları gösterir 64

Nükleotidler, başka önemli rollere de sahiptir 64

### 4.2 Yaşamın Küçük Molekülleri Nasıl ve Nerede Ortaya Çıktı? 65

Deneyler yaşamın kendiliğinden oluşmadığını göstermiştir 65

Yaşam suda başlamıştır 65

Yaşam Dünya dışından gelmiş olabilir 66

Prebiyotik sentez deneyleri, ilkin Dünya'yı model alır 67

### 4.3 Yaşamın Büyük Molekülleri Nasıl Oluştu? 69

Kimyasal evrim polimerleşmeyi sağlamış olabilir 69

Nükleik asitlerin, proteinlerin ve kompleks kimyasının oluşması ile ilgili iki kuram bulunmaktadır 69

RNA ilk biyolojik katalizör olmuş olabilir 71

### 4.4 İlk Hücre Nasıl Ortaya Çıktı? 72

Deneyler hücrelerin kökenini açıklamaktadır 72

Bazı eski hücrelerin geride fosilleri kalmıştır 73




## ÜNİTE İKİ

## HÜCRELER


## 5 Hücreler: Yaşamın Çalışma Birimleri 76

### 5.1 Hangi Özellikler, Hücreyi Yaşamın Temel Birimi Yapar? 77

Hücre büyüklüğü, yüzey alanı/hacim oranı tarafından sınırlanır 77

Mikroskoplar hücrelerin özelliklerini ortaya koyar 79

Plazma zarı, her hücrenin dış yüzeyini oluşturur 79

Tüm hücreler ya prokaryotik ya da ökaryotik olarak sınıflandırılır 80

### 5.2 Hangi Özellikler, Prokaryotik Hücreleri Karakterize Eder? 82

Prokaryotik hücreler belirli özellikleri paylaşır 82

Bazı prokaryotlarda özelleşmiş özellikler bulunur 83

### 5.3 Hangi Özellikler, Ökaryotik Hücreleri Karakterize Eder? 84

Bölümlere ayrılmak ökaryotik hücre fonksiyonunun anahtarıdır 84

Organeller, mikroskopla incelenerek ya da kimyasal analizler için izole edilerek çalışılabilir 84

Ribozomlar protein sentezi için fabrikalardır 85

Çekirdek genetik bilginin çoğunu içerir 85

İç zar sistemi, birbiriyle ilişkili organellerin bir grubudur 89

Bazı organeller enerji dönüştürür 92

Zarla çevrili birkaç tane organel daha vardır 94

Hücre iskeleti hücre yapısında ve harekette önemlidir 95

### 5.4 Hücre Dışı Yapıların Rolleri Nelerdir? 100

Bitki hücre duvarı, bir hücre dışı yapıdır 100

Hücre dışı matriks, hayvanlardaki doku işlevlerini destekler 100

### 5.5 Ökaryotik Hücre Nasıl Ortaya Çıktı? 101

İç zarlar ve çekirdek zarfı, büyük olasılıkla plazma zarından gelmiştir 101

Bazı organeller endosimbiyozla ortaya çıktı 101

## 6 Hücre Zarları 105

### 6.1 Bir Biyolojik Zarın Yapısı Nasıldır? 106

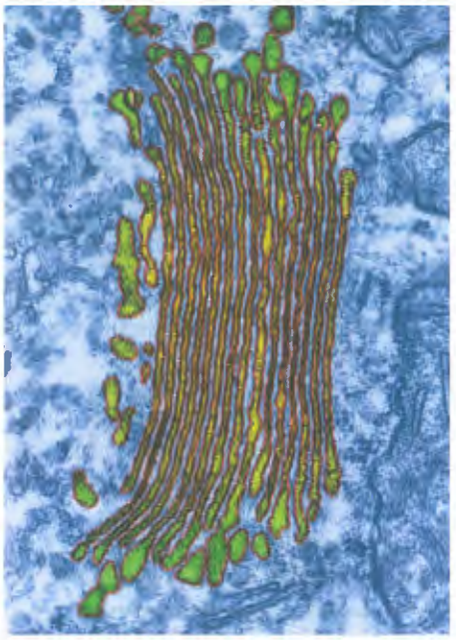
Lipitler zarın hidrofobik kısmını oluşturur 106

Zar proteinleri asimetrik dağılmıştır 108

Zarlar sürekli olarak değişmektedir 109

Plazma zarı karbonhidratları tanıma bölgeleridir 110


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




**6.2 Plazma Zarı, Hücrelerin Birbirlerine Tutunmasında ve Birbirlerini Tanımasında Nasıl Rol Oynar? 111**

Hücre tanınması ve hücre adezyonu hücre yüzeyindeki proteinleri gerektirir 111

Hücre bağlantılarının üç tipi, komşu hücreleri bağlar 111

Hücre zarları hücre dışı matrikse tutunur 113

**6.3 Zardaki Taşıma Olayında Pasif Süreçler Nelerdir? 114**

Difüzyon, bir denge durumuna ulaşmayı hedefleyen rastgele hareket etme sürecidir 114

Basit difüzyon fosfolipid ikili tabakadan gerçekleşir 115

Osmoz suyun zardan difüzyonudur 115

Difüzyona kanal proteinleri yardım edebilir 117

Taşıyıcı proteinler bağlanan maddelerin difüzyonuna yardım eder 119

**6.4 Zardaki Taşıma Olayında Aktif Süreçler Nelerdir? 120**

Aktif taşıma yöneliktir 120

Farklı enerji kaynakları farklı aktif taşıma sistemlerini ayırt eder 121

**6.5 Büyük Moleküller Hücreye Nasıl Girer ve Hücreyi Nasıl Terk Eder? 122**

Makromoleküller ve partiküller hücreye endositozla girer 123

Reseptör-aracılı endositoz son derece özgüldür 123

Ekzositoz maddeleri hücreden dışarıya taşır 124

**6.6 Zarların Diğer Bazı İşlevleri Nelerdir? 124**

**7 Hücre Sinyalizasyonu ve İletişim 128**

**7.1 Sinyaller Nelerdir ve Sinyallere Hücreler Nasıl Cevap Verirler? 129**

Hücreler sinyalleri fiziksel ortamdan ve diğer hücrelerden alır 129

Bir sinyal iletim yolu, bir sinyal, bir reseptör ve yanıtları içerir 130

**7.2 Sinyal Reseptörleri Bir Hücresel Cevabı Nasıl Başlatır? 132**

Reseptörler kendi sinyalleri için özgül bağlanma yerlerine sahiptir 132

Reseptörler konumlarına ve işlevlerine göre sınıflandırılabilirler 133

**7.3 Hücrede Bir Sinyale Cevap Nasıl Dönüştürülür? 136**

Protein kinaz reaksiyon serisi ligand bağlanmasına cevabı artırır 136

İkinci haberciler protein kinaz reaksiyon dizisini uyarabilir 137

İkinci haberciler, lipitlerden türetilebilir 139

Kalsiyum iyonları birçok iletim yolunda rol alır 140

Nitrik oksit sinyal iletiminde rol oynayabilir 140

Sinyal iletimi oldukça fazla düzenlenir 141

**7.4 Hücreler Sinyallere Cevapta Nasıl Değişiklik Gösterir? 142**

İyon kanalları sinyallere cevap olarak açılır 142

Sinyallere cevap olarak enzim aktiviteleri değişir 143

Sinyaller DNA transkripsiyonunu başlatabilir 144

**7.5 Hücreler Doğrudan Nasıl İletişim Kurar? 144**

Hayvan hücreleri neksuslarla iletişim kurar 144

Bitki hücreleri plazmodezmler ile iletişim kurar 145




# ÜNİTE ÜÇ
# HÜCRELER VE ENERJİ


**8 Enerji, Enzimler ve Metabolizma 148**

**8.1 Biyolojik Enerji Dönüşümlerinin Altında Yatan Fiziksel İlkeler Nelerdir? 149**

Başlıca İki Tip Enerji ve Metabolizma Vardır 149

Termodinamiğin birinci yasası: Enerji ne yaratılabilir ne de yok edilebilir 150

Termodinamiğin ikinci yasası: Düzensizlik artama eğilimindedir 150

Kimyasal reaksiyonlar enerjiyi serbest bırakır ya da tüketirler 152

Kimyasal denge ve serbest enerji birbiriyle ilişkilidir 153

**8.2 Biyokimyasal Enerji İlişkilerinde ATP'nin Rolü Nedir? 153**

ATP'nin hidrolizi sonucunda enerji açığa çıkar 154

ATP egzergonik ve endergonik reaksiyonları eşleştirir 155

**8.3 Enzimler Nelerdir? 156**

Bir reaksiyonu hızlandırmak için bir enerji engelinin aşılması gerekir 156

Enzimler özgül reaktantlara aktif bölgelerinden bağlanırlar 157

Enzimler enerji engelini indirir, ancak dengeyi etkilemezler 157

**8.4 Enzimler Nasıl Çalışırlar 158**

Enzimler substratları yönlendirebilirler 158

Enzimler substrat içerisindeki gerginliği indükleyebilir 158

Enzimler kimyasal grupları geçici olarak substratlara ekleyebilir 158

Moleküler yapı enzimin işlevini belirler 158


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

Bazı enzimler işlev görmek için diğer moleküllere gereksinim duyar 160
Substrat derişimi reaksiyon hızını etkiler 160

**8.5 Enzimlerin Aktiviteleri Nasıl Düzenlenir? 161**

Enzimler inhibitörler tarafından düzenlenebilir 161
Allosterik enzimler şekillerini değiştirerek aktivitelerini kontrol ederler 162
Allosterik etkiler metabolizmayı düzenler 163
Enzimler bulundukları ortamdan etkilenirler 164

**9 Kimyasal Enerjinin Hasat Edildiği Yollar 168**

**9.1 Glukozun Oksidasyonu Kimyasal Enerjinin Serbest Kalmasını Nasıl Sağlar? 169**

Hücreler glukozu metabolize ederken serbest enerjiyi yakalar 169
Elektronlar ve enerji redoks reaksiyonları ile aktarılır 170
$NAD^+$ koenzimi redoks reaksiyonlarında anahtar özellikte bir elektron taşıyıcısıdır 171
Genel bir bakış: Glukozdan enerjinin elde edilmesi 171

**9.2 Glukoz Metabolizmasının Aerobik Yolları Nelerdir? 172**

Glikolizin enerjiye yatırımın yapıldığı 1-5 arasındaki reaksiyonlarda ATP'ye gereksinim duyulur 174
Glikolizin enerji elde edilen 6-10. reaksiyonlarında, ürün olarak NADH ve ATP oluşturulur 174
Pirüvatın oksidasyonu, glikoliz ve sitrik asit döngüsünü birbirine bağlar 174
Sitrik asit döngüsü, glukozun $CO_2$'e oksitlenmesi tamamlar 175
Sitrik asit döngüsünü başlangıç maddelerinin konsantrasyonu düzenler 177

**9.3 Oksidatif Fosforilasyonda ATP Nasıl Oluşturulur? 177**

Solunum zinciri elektronları taşır ve enerji açığa çıkarır 178
Proton difüzyonuna ATP oluşumu eşlik eder 178

**9.4 Oksijen Yokluğunda Glukozdaki Enerji Nasıl Elde Edilir? 181**

Hücre Solunumunda, fermentasyona göre, daha fazla enerji elde edilir 183
Bazı mitokondrilerin NADH'a geçirimsizliği ATP verimini azaltır 183

**9.5 Metabolik Yollar Birbirleriyle Nasıl İlişkilidir ve Nasıl Düzenlenirler? 184**

Katabolizma ve anabolizma birbiriyle bağlantılıdır 184
Katabolizma ve anabolizma bütünleşmiştir 185
Metabolik yollar düzenlenen sistemlerdir 185

**10 Fotosentez: Güneşten Gelen Enerji 189**

**10.1 Fotosentez nedir? 190**

İzotoplarla yapılan deneyler fotosentezde çıkan $O_2$'nin sudan geldiğini göstermektedir190
Fotosentezde iki yol bulunur 191

**10.2 Fotosentez Işık Enerjisini Kimyasal Enerjiye Nasıl Dönüştürür? 192**

Işık iki özelliğe sahip bir enerji formudur 192
Moleküller fotonları soğurduklarında uyarılırlar 192
Soğurulan dalga boyları ve biyolojik aktiviteleri arasında bir ilişkisi vardır 193
Birkaç pigment fotosentez için enerji soğurur 194
Işığın soğurulması fotokimyasal değişikliğe neden olur 194
Reaksiyon merkezindeki uyarılmış klorofiller elektron vericileri olarak iş görür 195
İndirgenme elektron taşınımına neden olur 195
Devirsel olmayan elektron taşınımı sonucunda ATP ve NADPH üretilir 196
Devirsel elektron taşınmasında ATP üretilir, NADPH ise üretilmez 197
Kemiozmoz, fotofosforilasyonda üretilen ATP'nin kaynağıdır 197

**10.3 Kimyasal Enerji Karbonhidratların Sentezlenmesinde Nasıl Kullanılır? 199**

Radyoizotop etiketleme deneyleri Calvin döngüsündeki basamakların aydınlatılmasını sağlamıştır 199
Calvin döngüsü üç farklı süreçten oluşur 200
Işık Calvin döngüsünü uyarır 201

**10.4 Bitkiler Fotosentezdeki Yetersizliklere Nasıl Uyum Göstermişlerdir? 202**

Rubisko, $O_2$ veya $CO_2$ ile reaksiyonu katalizler 202
$C_3$ bitkileri fotorespirasyon yapar, $C_4$ bitkileri ise yapmaz 203
CAM bitkileri aynı zamanda PEP karboksilazı da kullanırlar 205

**10.5 Fotosentez Diğer Yollarla Nasıl Etkileşmektedir? 205**



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



# ÜNİTE DÖRT
# GENLER VE KALITIM


## 11 Hücre Döngüsü ve Hücre Bölünmesi 209

### 11.1 Prokaryotik ve Ökaryotik Hücreler Nasıl Bölünür? 210

Prokaryotlar ikiye bölünmeyle bölünür 210

Ökaryotik hücrelerde mitoz ve mayoz bölünme olaylarını sitokinez izler 211

### 11.2 Ökaryotik Hücre Bölünmesi Nasıl Kontrol Edilir? 212

Özel sinyaller, hücre döngüsündeki olayları tetikler 213

Büyüme faktörleri, hücreleri bölünmeye teşvik edebilir 215

### 11.3 Mitoz Boyunca Neler Olur? 215

Ökaryotik DNA, mitoz öncesinde, çok sıkı kromozomlar içinde paketlenir 215

Genel bakış: Mitoz, genetik bilginin kopyalarını birbirinden ayırır 216

Sentrozomlar hücre bölünme düzlemini belirler 216

İğ iplikleri profaz sırasında oluşmaya başlar 216

Kromozom ayrılması ve hareketi son derece düzenlidir 219

Sitokinez sitoplazmanın bölünmesidir 219

### 11.4 Hücre Bölünmesi Eşeyli Yaşam Döngüsünde Ne Rol Oynar? 221

Mitoz tarafından sağlanan eşeysiz üreme, genetik değişmezlikle sonuçlanır 221

Mayoz sayesinde gerçekleştirilen eşeyli üreme, genetik çeşitlilikle sonuçlanır 221

Metafaz kromozomlarının sayısı, biçimleri ve büyüklükleri karyotipi oluşturur 223

### 11.5 Mayoz Boyunca Neler Olur? 224

Mayoz bölünme kromozom sayısını indirger 225

Mayoz I sırasında kromatid alışverişinin olması genetik çeşitlilik yaratır 226

Mayoz sırasında homolog kromozomlar ayrılır ve birbirlerinden bağımsız olarak hücrelere giderler 226

Mayoz bölünmedeki hatalar, anormal kromozom yapılarına ve sayılarına yol açar 228

Poliploidler ikiden daha fazla sayıda tam kromozom setine sahiptir 229

### 11.6 Bir Canlı Organizmada Hücreler Nasıl Ölür? 229

### 11.7 Kontrol Edilemeyen Hücre Bölünmesi Kansere Nasıl Yol Açar? 230

Kanser hücreleri normal hücrelerden farklılaşır 230

Kanser hücreleri hücre döngüsü ve apoptoz üzerindeki kontrolünü kaybeder 231

Kanser tedavileri hücre döngüsünü hedef alır 232

## 12 Kalıtım, Genler ve Kromozomlar 236

### 12.1 Kalıtımın Mendel Yasaları Nelerdir? 237

Mendel, kalıtımla ilgili deneylere yeni yöntemler getirdi 237

Mendel dikkatli bir araştırma planı planladı 238

Mendel'in ilk deneyleri monohibrid çaprazlamaları içeriyordu 240

Aleller bir genin farklı formlarıdır 241

Mendel'in ilk ilkesi, bir genin iki kopyasının birbirinden ayrıldığını söyler 242

Mendel test çaprazı yaparak kendi hipotezini doğruladı 242

Mendel'in ikinci ilkesi, farklı genlerin kopyalarının birbirinden bağımsız olarak ayrıldığını söyler 244

Punnett kareleri ya da olasılık hesaplamaları: yöntemlerden birisinin tercihi 245

Mendel'in ilkeleri insan soyağaçlarında da gözlemlenebilir 246

### 12.2 Aleller Birbirleriyle Nasıl Etkileşir? 248

Yeni aleller, mutasyonla ortaya çıkar 248

Birçok gen çok sayıda alele sahiptir 248

Başatlık her zaman tam değildir 249

Kodominanslık durumunda, bir lokusun her iki aleli de ifade edilir 249

Bazı aleller birden fazla fenotipik etkiye sahiptir 250

### 12.3 Genler Birbirleriyle Nasıl Etkileşir? 250

Hibrid gücü, yeni gen kombinasyonlarından ve etkileşimlerinden ortaya çıkar 250

Çevre, gen faaliyetini etkiler 251

Daha karmaşık fenotipler, çoklu genler ve çevre tarafından belirlenir 252

### 12.4 Genler ve Kromozomlar Arasındaki İlişki Nedir? 253

Aynı kromozom üzerindeki genler bağlantılıdır 253

Genler kromatidler arasında değiş tokuş edilebilir 253

Genetikçiler kromozomların haritalarını yapabilirler 255

Bağlantı (linkaj), eşey kromozomlarının çalışılmasıyla açığa çıkarılır 256

Eşey kromozomları üzerindeki genler, özel şekillerde kalıtılır 257

İnsanlar, eşey- bağlantılı pek çok karakter sergiler 259

### 12.5 Çekirdek Dışındaki Genlerin Etkileri Nelerdir? 259

### 12.6 Prokaryotlar Genleri Nasıl Aktarır? 260

Bakteriler konjugasyonla gen alışverişi yaparlar 260

Plazmidler, genlerin bakteriler arasında aktarılmasını sağlar 261

## 13 DNA ve Onun Kalıtımdaki Rolü 266

### 13.1 Genin DNA Olduğuna İlişkin Kanıt Nedir? 267

Bakterinin bir tipinden alınan DNA, genetik olarak bir başka tipe dönüştürülür 267

Transformasyonun kaynağı DNA'dır 269

Virüs replikasyon deneyleri, DNA'nın kalıtsal madde olduğunu doğruladı 269

Ökaryotik hücreler de DNA tarafından genetik olarak değiştirilebilir 270

### 13.2 DNA'nın Yapısı Nasıldır? 272

DNA'nın kimyasal bileşimi bilinir 272

Watson ve Crick ikili sarmalı tanımladı 273


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

Dört anahtar özellik, DNA yapısını tanımlar 274
DNA'nın ikili sarmal yapısı, onun işlevi için zorunludur 275

**13.3 DNA Nasıl Kopyalanır? 276**

DNA replikasyonunun üç modeli olası gözükmekte 276
Bir hassas deney DNA replikasyonunun yarı korunumlu olduğunu gösterdi 276
DNA replikasyonunda iki aşama vardır 279
DNA polimerazlar, büyüyen zincire nükleotidleri ekler 279
Diğer birçok protein, DNA polimerinin oluşumuna yardım eder 280
Telomerler tamamıyla kopyalanmaz ve onarıma yatkındırlar 283

**13.4 DNA'daki Hatalar Nasıl Onarılır? 285**

**13.5 Polimeraz Zincir Reaksiyonu, DNA'yı Nasıl Çoğaltır? 286**

Polimeraz zincir reaksiyonu, DNA sekansının çok sayıda kopyasını yapar 286

**14 DNA'dan Proteine: Gen İfadesi 290**

**14.1 Genlerin Proteinleri Kodladığının Kanıtı Nedir? 291**

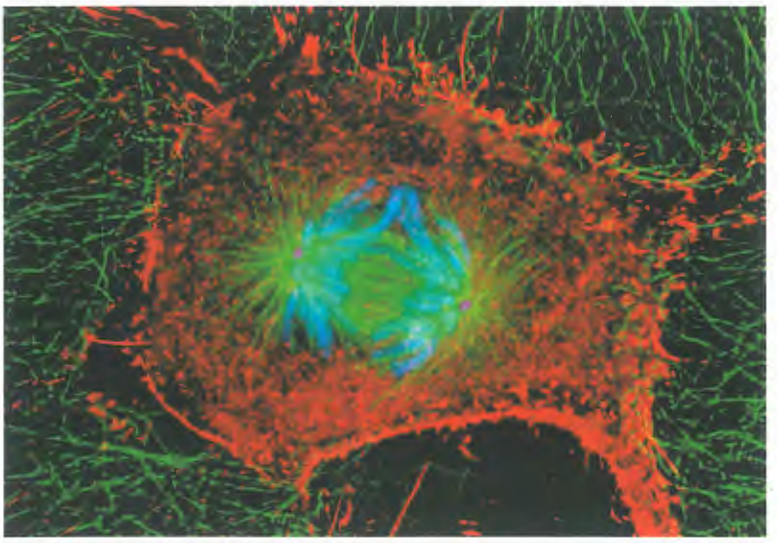
İnsanlardaki gözlemler genlerin enzimleri belirlediği sonucuna yol açtı 291
Ekmek mayası ile yapılan deneyler genlerin enzimleri belirlediğini gösterdi 292
Bir gen bir polipeptidi belirler 294

**14.2 Bilgi Genlerden Proteinlere Nasıl Akar? 294**

RNA DNA'dan farklıdır ve gen ifadesinde hayatî bir rol oynar 294
DNA'dan proteine bilgi akışını açıklamak üzere iki hipotez öne sürülmüştür 295
RNA virusları santral dogmanın istisnalarıdır 295

**14.3 DNA'daki Bilgi İçeriği RNA Oluşturmak Üzere Nasıl Transkribe Edilir? 296**

RNA polimerazlar ortak özellikleri paylaşırlar 296
Transkripsiyon üç basamakta gerçekleşir 296
Protein sentezi için gerekli bilgi genetik kodda yazılıdır 298



**14.4 Ökaryotik DNA Nasıl Transkribe Edilir ve RNA Nasıl Olgunlaştırılır? 300**

Ökaryotik genler kodlayıcı olmayan diziler içerir 300
Ökaryotik gen transkriptleri translasyondan önce olgunlaştırılır 302

**14.5 RNA Proteinlere Nasıl Tercüme Edilir? 304**

Transfer RNA'lar özgül amino asitleri taşır ve özgül kodonlara bağlar 304
Aktivasyon enzimleri doğru tRNA'lar ile doğru amino asitleri birbirine bağlar 305
Ribozom translasyonun çalışma tezgâhıdır 306
Translasyon üç basamakta gerçekleşir 306
Polizom oluşumu protein sentez hızını artırır 308

**14.6 Translasyondan Sonra Polipeptidlere Ne Olur? 310**

Proteinlerdeki sinyal dizileri onları hücresel hedeflere yönlendirir 310
Birçok protein translasyondan sonra değişikliğe uğratılır 312

**15 Gen Mutasyonu ve Moleküler Tıp 316**

**15.1 Mutasyon Nedir? 317**

Mutasyonlar farklı fenotipik etkilere sahiptir 317
Nokta mutasyonları tek nükleotid değişiklikleridir 318
Mutasyonlar kendiliğinden olabilir ya da indüklenebilir 320
Bazı baz çiftleri mutasyonlara daha duyarlıdır 322
Mutajenler doğal ya da yapay olabilir 322
Mutasyonların hem yararı hem zararı vardır 322

**15.2 DNA Molekülleri ve Mutasyonlar Nasıl Analiz Edilir? 323**

Restriksiyon enzimleri DNA'yı özgül dizilerden keser 323
Jel elektroforezi DNA parçalarını birbirinden ayırır 324
DNA parmakizi tekniği restriksiyon analizini ve elektroforezi içerir 325
DNA barkod projesi Dünya üzerindeki tüm organizmaları tanımlamayı amaçlamaktadır 326

**15.3 Hatalı Proteinler Hastalıklara Nasıl Yol Açar? 327**

Genetik mutasyonlar işlevsiz proteinler ortaya çıkarabilir 327
Prion hastalıkları protein konformasyonundaki bozukluklardır 329
Birçok hastalığın nedeni çoklu genler ve çevredir 330

**15.4 DNA'daki Hangi Değişiklikler Genetik Hastalıklara Yol Açar? 330**

Genetik markörler önemli genlere giden yolu gösterebilir 330
Hastalığa neden olan mutasyonlar herhangi bir sayıda baz çiftini kapsayabilir 333
Sayıca artmış triplet tekrarları bazı insan genlerinde kırılganlık gösterir 333

**15.5 Genetik Tarama Hastalıkların Saptanmasında Nasıl Kullanılır? 334**

Hastalık fenotiplerinin taranması protein analizleri ile yapılır 334

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

Anormal genleri saptamada en doğru yol DNA testleridir 335

**15.6 Genetik Hastalıklar Nasıl Tedavi Edilir? 337**

Genetik hastalıklar fenotipin değiştirilmesiyle tedavi edilebilir 337

Gen terapisi özgül tedaviler için bir umut olabilir 338

**16 Gen İfadesinin Düzenlenmesi 342**

**16.1 Virüsler Gen İfadesini Nasıl Düzenler? 343**

Bakteriyofaj bir litik döngü geçirir 343

Bazı bakteriyofajlar bir hücreden diğerine bakteri genlerini taşıyabilir 345

Bazı bakteriyofajlar lizojenik döngü geçirebilir 345

Ökaryotların virüsleri karmaşık düzenleme mekanizmalara sahiptir 346

**16.2 Prokaryotlarda Gen İfadesi Nasıl Düzenlenir? 348**

Gen transkripsiyonunu düzenlemek enerjiyi korur 348

Operonlar prokaryotlardaki transkripsiyonel düzenlemenin birimleridir 349

Operatör-repressör etkileşimleri, lac ve trp operonlarındaki transkripsiyonu kontrol eder 350

Protein sentezi promotörün etkinliği artırılarak kontrol edilebilir 351

**16.3 Ökaryotik Gen Transkripsiyonu Nasıl Düzenlenir? 352**

Transkripsiyon faktörleri ökaryotların promotörlerinde çalışır 353

Diğer proteinler DNA dizilerini tanıyabilir ve onlara bağlanarak transkripsiyonu düzenler 354

Özgün protein-DNA etkileşimleri bağlanmanın temelini oluşturur 354

Gen takımlarının ifade edilmesi transkripsiyon faktörleri tarafından koordineli olarak düzenlenebilir 355

**16.4 Epigenetik Değişiklikler Gen İfadesini Nasıl Düzenler? 356**

DNA metilasyonu promotörlerde ve sessiz transkripsiyonda olur 356

Histon protein modifikasyonları transkripsiyonu etkiler 357

Çevre tarafından indüklenmiş epigenetik değişiklikler, kalıtılabilir 358

DNA metilasyonu genomik damgalanma ile sonuçlanabilir 358

Geniş çaplı kromozom değişiklikleri DNA metilasyonunu gerektirir 359

**16.5 Transkripsiyondan Sonra Ökaryotik Gen İfadesi Nasıl Düzenlenir? 360**

Aynı genden alternatifli splayzla farklı mRNA'lar yapılabilir 360

MikroRNA'lar gen ifade edilmesinin önemli düzenleyicileridir 361

mRNA'nın Translasyonu düzenlenebilir 361



ÜNİTE BEŞ

# GENOMLAR

**17 Genomlar 365**

**17.1 Genomlar Nasıl Dizilenir? 366**

İnsan genomlarını dizilemek için iki yaklaşım kullanılmıştır 366

DNA'nın nükleotid dizilimi belirlenebilir 368

Yüksek verimli dizileme, büyük genomlar için geliştirilmiştir 369

Genom dizileri birkaç tipte bilgiler ortaya koyar 370

**17.2 Prokaryotik Genomların Dizilenmesinden Neler Öğrendik? 371**

Prokaryotik genomların dizilerinin belirlenmesi yeni genomik disiplinlerin oluşmasına yol açtı 371

DNA'nın bazı dizileri genom üzerinde hareket edebilir 372

Prokaryotik ve viral genomların dizilenmesinin birçok olası yararları vardır 373

Metagenomik, yeni organizmaları ve ekosistemleri tanımlamamıza imkan verir 373

Hücresel yaşam için gerekli olan genlerin tanımlanması yapay yaşama neden olacak mı? 374

**17.3 Ökaryotik Genomların Dizilenmesinden Neler Öğrendik? 375**

Model organizmalar, ökaryotik genomların birçok karakteristik özelliğini ortaya çıkarmaktadır 375

Ökaryotlar, gen ailelerine sahiptir 377

Ökaryotik genomlar, çok sayıda tekrarlı diziler içerirler 378

**17.4 İnsan Genomunun Karakteristik Özellikleri Nelerdir? 380**

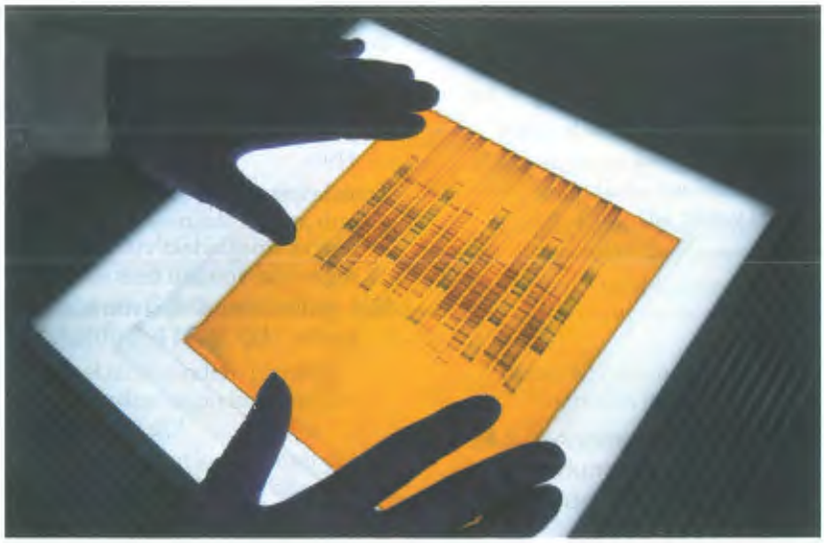
İnsan genom dizisi bazı sürprizleri barındırıyordu 380

İnsan genomik çalışmaları tıpta potansiyel faydalara sahiptir 381

**17.5 Yeni Disiplinler Olan Proteomik ve Metabolomik, Neyi Ortaya Koyar? 382**

Proteom, genomdan biraz daha karmaşıktır 382

Metabolomik, kimyasal fenotipin araştırılmasıdır 383



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

## 18 Rekombinant DNA ve Biyoteknoloji 386

**18.1 Rekombinant DNA Nedir? 387**

**18.2 Yeni Genler Hücrelerin İçine Nasıl Yerleştirilir? 389**

Genler, prokaryotik ve ökaryotik hücrelere yerleştirilebilirler 389

Rekombinant DNA, konak hücrelere birçok farklı yoldan girer 389

Raportör genler, rekombinant DNA içeren konak hücreleri belirler 390

**18.3 Klonlamada Hangi DNA Kaynakları Kullanılır? 392**

Kütüphaneler, DNA parçalarının koleksiyonlarını sağlar 392

cDNA kütüphaneleri, mRNA transkriptlerinden oluşturulur 392

Sentetik DNA, PCR ile ya da organik kimya yardımıyla üretilebilir 393

DNA mutasyonları laboratuvarda yaratılabilir 393

**18.4 DNA İşlevlerini Araştırmak İçin Diğer Hangi Araçlar Kullanılır? 393**

Genler, homolog rekombinasyon ile etkisizleştirilebilirler 393

Tamamlayıcı RNA, belirli genlerin ifade edilmesini önleyebilir 394

DNA mikroarrayleri, RNA ifade edilme tarzını ortaya çıkarabilir 395

**18.5 Biyoteknoloji Nedir? 397**

Ekspresyon vektörleri, hücreleri protein fabrikalarına dönüştürebilir 397

**18.6 Biyoteknoloji, Tıbbı, Tarımı ve Çevreyi Nasıl Değiştirir? 398**

Tıbbi açıdan faydalı olan proteinler biyoteknoloji ile üretilebilir 398

DNA'nın manipülasyonu tarımı değiştirmektedir 400

Biyoteknoloji, çevrenin temizlenmesi için kullanılabilir 402

Biyoteknoloji hakkında halkın endişeleri vardır 402

## 19 Gelişimde Ayırımsal Gen İfadesi 405

**19.1 Gelişimin Süreçleri Nelerdir? 406**

Gelişim, ayrı fakat üst üste binen süreçleri içerir 406

Hücrenin akıbeti, gelişim sırasında kademeli olarak daha da sınırlandırılır 407

**19.2 Hücre Farklılaşması Geri Döndürülebilir mi? 408**

Bitki hücreleri totipotent olabilir 408

Çekirdek nakli, hayvanların klonlanmasına izin verir 409

Multipotent kök hücreler, çevresel sinyallere cevap olarak farklılaşabilirler 410

Pluripotent kök hücreler, iki yoldan elde edilebilir 411

**19.3 Hücre Farklılaşmasında Gen İfadesinin Görevi Nedir? 412**

Diferansiyel gen transkripsiyonu, hücre farklılaşmasının ayırıcı bir özelliğidir 412

**19.4 Hücrenin Geleceği Nasıl Belirlenir? 413**

Sitoplazmik ayrılma, polariteyi ve hücrenin akıbetini belirleyebilir 413

Bir hücreden diğerine geçen indükleyiciler, hücrenin akıbetini belirleyebilir 414

**19.5 Gen İfadesi Örüntü Oluşumunu Nasıl Belirler? 417**

Çoklu genler, gelişimle ilgili programlanmış hücre ölümünü belirlemek için etkileşir 417

Bitkiler organ kimlik genlerine sahiptir 418

Morfogen gradiyentleri, pozisyonla ilgili bilgi sağlar 419

Transkripsiyon faktörlerinin ardı ardına oluşması, meyve sineğindeki vücut segmentasyonunu tesis eder 420

Hox genleri, transkripsiyon faktörlerini kodlar 423

## 20 Gelişim ve Evrimsel Değişiklik 426

**20.1 Evo-Devo Nedir? 427**

Uzaktan akraba olan organizmalardaki gelişimle ilgili genler benzerdir 427

**20.2 Geniş Etkili Mutasyonlar Vücudun Sadece Bir Parçasını Nasıl Değiştirebilir? 429**

Genetik anahtarlar genetik araçların kullanımını yönetir 429

Modülarite, gen ifadesinin yer ve zamanlamasındaki farklılıklara izin verir 430

**20.3 Türler Arasındaki Farklılıklar Nasıl Evrimleşir? 432**

**20.4 Çevre Gelişimi Nasıl Düzenler? 433**

Sıcaklık, cinsiyeti belirleyebilir 433

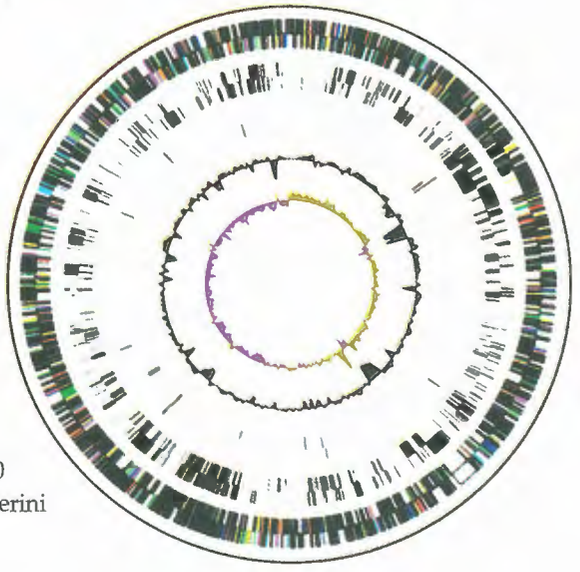
Organizmalar, gelecekteki koşulları tahmin eden bilgileri kullanır 434

Çeşitli çevresel sinyaller, gelişimi etkiler 435

**20.5 Gelişimle İlgili Genler Evrimi Nasıl Sınırlar? 436**

Evrim halihazırda mevcut olan şeyleri değiştirerek ilerler 436

Gelişimle ilgili korunmuş genler, paralel evrime yol açabilir 436

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



ÜNİTE ALTI

# EVRİMİN MODELLERİ VE SÜREÇLERİ


## 21 Evrimin Kanıtları ve Mekanizmaları 440

### 21.1 Evrim Düşüncesinin Temelini Hangi Gerçekler Oluşturur? 441

Charles Darwin doğal seçilim prensibini ekledi 442

Adaptasyonun iki anlamı vardır 444

Populasyon genetiği Darwin'in teorisine dayanak oluşturur 444

Çoğu populasyon genetik olarak değişkendir 445

Evrimsel değişim alel ve genotip frekansları ile hesaplanabilir 446

Populasyonun genetik yapısı bazı kısıtlayıcı koşullar olmazsa zaman içinde değişir 447

Hardy-Weinberg dengesinden sapmalar evrimin olduğunu gösterir 448

### 21.2 Evrimsel Değişim Mekanizmaları Nelerdir? 448

Mutasyonlar genetik varyasyon oluşturur 448

Gen akışı allel frekanslarını değiştirebilir 449

Genetik sürüklenme küçük populasyonlarda büyük değişikliklere neden olur 449

Rastgele olmayan çiftleşme genotip frekanslarını değiştirebilir 451

### 21.3 Doğal Seçilim Evrimle Nasıl Sonuçlanır? 451

Doğal seçme populasyonları değiştirebilir ya da kararlı hale getirebilir 452

Eşeysel seçilim üreme başarısını etkiler 453

### 21.4 Genetik Varyasyon Populasyonlarda Nasıl Korunur? 456

Populasyonlarda nötral mutasyonlar birikir 456

Eşeysel rekombinasyon olası genotiplerin sayısını artırır 456

Frekans bağımlı seçilim populasyon içindeki genetik varyasyonu korur 457

Heterozigot avantajı polimorfik lokusların devamını sağlar 457

Türlerdeki çoğu genetik varyasyon, coğrafik olarak ayrı olan populasyonlarda korunur 457

### 21.5 Evrim Üzerindeki Kısıtlamalar Nelerdir? 459

Gelişimle ilgili süreçler evrimi sınırlandırır 459

Uzlaşılar evrimi sınırlandırır 459

Kısa ve uzun vadeli evrimsel sonuçlar bazen farklıdır 460

## 22 Filogenilerin İnşası ve Kullanımı 464

### 22.1 Filogeni Nedir? 465

Canlıların tümü evrimsel tarih yoluyla bağlantılıdır 466

Türler arası karşılaştırma evrimsel bir bakış açısı gerektirir 467

### 22.2 Filogenetik Ağaçlar Nasıl İnşa Edilirler? 468

Parsimoni filogenetik veri için en basit açıklamayı sunar 470

Filogeniler birçok veri kaynağından yeniden inşa edilirler 470

Matematiksel modeller filogenetik yeniden yapılandırmanın gücünü arttırır 471

Filogenetik metotların doğruluğu test edilebilir 471

### 22.3 Biyologlar Filogenetik Ağaçları Nasıl Kullanırlar? 473

Filogeniler, geçmişi yeniden yapılandırmada bize yardımcı olurlar 473

Filogeniler yaşayan organizmaları karşılaştırma ve karşıtlaştırmamıza izin verir 474

Atasal durumlar yeniden yapılandırılabilir 475

Moleküler saatler evrimsel olayları tarihlendirmeye yardımcı olur 475

### 22.4 Filogeni Sınıflandırma ile Nasıl İlişkilidir? 476

Evrimsel tarih modern biyolojik sınıflandırma için bir temel oluşturur 477

Bilimsel isimlerin kullanımını yöneten bazı biyolojik isimlendirme kuralları 478

## 23 Türler ve Oluşumları 481

### 23.1 Tür Nedir?

Pek çok türü görünüşleriyle ayırt ederiz 482

Türler yaşam ağacında üreme bakımından yalıtılmış olan soy hatlarıdır 483

### 23.2 Yeni Türler Nasıl Ortaya Çıkar? 484

Gen uyumsuzlukları iki kardeş tür arasında üreme izolasyonuna neden olabilir 484

Üreme izolasyonu artan genetik farklılaşmayla gelişir 485

Coğrafik engeller allopatrik türleşmeye neden olur 485

Simpatrik türleşme fiziksel engeller olmadan oluşur 486

### 23.3 Yeni Oluşmuş Türler Bir Araya Geldiğinde Ne Olur? 489

Prezigotik engeller döllenmeyi önler 489

Postzigotik engeller türleri döllenme sonrasında izole edebilir 491

Üreme izolasyonu tamamlanmadığında hibrid zonlar oluşabilmektedir 492

### 23.4 Türleşme Hızları Niçin Farklılık Gösterir? 493

## 24 Genlerin ve Genomların Evrimi 498

### 24.1 Evrimi çalışmada Genomlar Nasıl Kullanılır? 499

Genomların evrimi biyolojik çeşitlilikle sonuçlanır 499

Diziler hizalanmak suretiyle genler ve genomlar karşılaştırılır 500

Evrimsel farklılaşmayı hesaplamak için dizi evrimleşme modelleri kullanılır 501

Deneysel çalışmalarla moleküler evrim doğrudan incelenir 502

### 24.2 Genomlar Evrimsel Süreçler Hakkında Neler Ortaya Koyarlar? 505


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

Evrimin çoğu nötraldir 506
Pozitif ve saflaştırıcı seçilim, genomda belirlenebilir 506
Genom büyüklüğü ve organizasyonu da evrimleşir 507

**24.3 Genomlar Fonksiyonlarını Nasıl Kazanır ve Nasıl Korurlar? 509**

Lateral gen transferleri yeni işlevlerin kazanılmasıyla sonuçlanabilir 509
Birçok yeni işlev gen duplikasyonunun ardından ortaya çıkar 510
Bazı gen aileleri uyumlu evrim yoluyla evrimleşir 511

**24.4 Moleküler Evrimin Bazı Uygulamaları Nelerdir? 512**

Moleküler dizi verileri genlerin evrimsel tarihlerini belirlemek için kullanılır 512
Genin evrimi, proteinin işlevini araştırmak için kullanılır 513
İn vitro evrim yeni moleküller üretir 514
Hastalıkların çalışılması ve onlarla mücadele etmek için moleküler evrim kullanılır 514

**25 Dünya'da Yaşamın Tarihi 518**

**25.1 Bilim İnsanları Eski Olayları Nasıl Tarihlendirir? 519**

Radyo izotoplar kayaç tarihlendirmesi için bir yol sağlar 520



Radyoizotop tarihlendirme metotları genişledi ve saflaştı 521

**25.2 Dünya'nın Kıtaları ve İklimi Zaman İçinde Nasıl Değişti? 521**

Dünya'nın atmosferindeki oksijen konsantrasyonu zaman içinde değişmiştir 523
Dünya'nın iklimi, sıcak/nemli ile soğuk/kurak koşullar arasında gidip gelmiştir 524
Volkanlar bazen canlı tarihini değiştirmiştir 525
Dünya dışı olaylar yeryüzündeki değişimleri tetiklemiştir 525

**25.3 Yaşam Tarihindeki Ana Olaylar Nelerdir? 526**

Çeşitli süreçler fosillerin az olmasına katkı yapmıştır 526
Prekambriyen canlıları küçük ve suculdu 527
Canlılar Kambriyen periyodu boyunca hızla çeşitlendi 527
Kambriyen'de ortaya çıkmış olan birçok organizma grubu daha sonra çeşitlendi 528
Mezozoyik zamanı boyunca coğrafik farklılaşmalar arttı 532
Senozoyik boyunca günümüz biyotası gelişti 533
Evrimsel geçmişteki olayları tanımlamak için yaşam ağacı kullanılır 533



ÜNİTE YEDİ

## ÇEŞİTLİLİĞİN EVRİMİ

**26 Bakteriler ve Arkeler: Prokaryotik Domainler 536**

**26.1 Canlı Dünyası Çeşitlenmeye Nasıl Başlamıştır? 537**

Üç domain, önemli açılardan farklıdır 537

**26.2 Prokaryotların Başarısının Bazı Anahtarları Nelerdir? 539**

Prokaryotlar genellikle kompleks topluluklar oluşturur 539
Prokaryotlar kendilerine özgü hücre duvarlarına sahiptir 541
Prokaryotların kendilerine özgü hareket yöntemleri vardır 541
Prokaryotlar eşeysiz olarak çoğalırlar, fakat genetik rekombinasyon meydana gelebilir 542
Prokaryotlar iletişim kurabilirler 542
Prokaryotların şaşırtıcı çeşitlilikte metabolik yolları vardır 543

**26.3 Prokaryot Filogenisini Nasıl Çözebiliriz? 545**

Prokaryotların küçük boyutlu olmaları, onların filogenilerini çalışmamızı aksatmıştır 545
Prokaryotların nükleotid dizileri, evrimsel ilişkilerini ortaya koyar 545
Lateral gen transferi, birbiriyle çelişen gen ağaçlarının ortaya çıkmasına yol açabilir 545
Prokaryot türlerinin büyük çoğunluğu hiçbir zaman çalışılmamıştır 546

**26.4 Bilinen Belli Başlı Prokaryot Grupları Nelerdir? 547**

Spiroketler eksen filamentleri aracılığıyla hareket eder 547
Klamidyalar son derece küçük parazitlerdir 548
Bazı yüksek-GC Gram-pozitifler, değerli antibiyotik kaynaklarıdır 548
Siyanobakteriler önemli fotootrofladır 548
Düşük-GC Gram-pozitifler, en küçük hücresel organizmaları içerir 549
Proteobakteriler büyük ve çeşitlilik gösteren bir gruptur 550
Arkeler birçok önemli açıdan bakterilerden farklıdır 551
Çoğu Crenarchaeota üyesi sıcak ve/ya da asidik bölgelerde yaşar 552
Euryarchaeota üyeleri sürpriz yerlerde bulunur 552
Korarchaeota ve Nanoarchaeota üyeleri daha az bilinmektedir 553

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

26.5 Prokaryotlar Çevrelerini Nasıl Etkiler? 553
Prokaryotlar element döngüsünün önemli oyuncularıdır 553
Prokaryotlar diğer organizmaların üzerinde ya da içerisinde yaşar 554
Bakterilerin çok az bir kısmı patojendir 554

26.6 Virüsler Yaşam Ağacında Nereye Yerleşir? 555
Pek çok RNA virüsü muhtemelen kaçak genomik bileşenleri temsil eder 555
Bazı DNA virüsleri indirgenmiş hücresel organizmalardan evrimleşmiş olabilir 557

27 Ökaryotların Kökeni ve Çeşitlenmesi 560

27.1 Ökaryotik Hücre Nasıl Ortaya Çıkmıştır? 561
Protistlerin çeşitliliği, hem morfolojide hem de filogenide kendini gösterir 561
Hücresel özellikler ökaryotların monofiletik olduğunu destekler 561
Bugünkü ökaryotik hücre birkaç adımda ortaya çıktı 564
Kloroplastlar endosimbiyozdaki bir araştırma konusudur 565
Lateral gen transferi, ökaryotlardaki bazı prokaryotik genlerin varlığından sorumludur 566

27.2 Protist Çeşitliliğinden Hangi Özellikler Sorumludur? 566
Protistler çok farklı nişleri işgal eder 566
Protistler çeşitli şekillerde hareket ederler 567
Protistler kofulları çeşitli şekillerde kullanır 567
Protistlerin hücre yüzeyleri çeşitlilik gösterir 568

27.3 Protista Üyeleri Çevrelerindeki Dünyayı Nasıl Etkiler? 569
Bazı protistler endosimbiyontdur 569
Bazı mikrobiyal birhücreliler öldürücüdür 570
Biz eski denizel birhücrelilerin ürünlerine güvenmeye devam ediyoruz 571

27.4 Protista Üyeleri Nasıl Çoğalır? 572
Bazı protistler cinsiyet olmaksızın üremeye ve üreme olmaksızın cinsiyete sahiptir 572
Bazı protistlerin yaşam döngüleri döl almaşını karakterize eder 573
Chlorophyta üyeleri, çeşitli yaşam döngülerinin örneklerini sunar 574
Bazı protistlerin yaşam döngüsü birden daha fazla sayıda ev sahibi türe gereksinim duyar 575

27.5 Ökaryotlar Arasındaki Evrimsel Akrabalık İlişkileri Nelerdir? 575
Alveolata üyeleri plazma zarlarının altında keselere sahiptir 575
Stramenopila üyeleri bir tanesi kıllı olan iki tane eşit olmayan kamçıya sahiptir 577
Kırmızı algler ayırt edici yardımcı bir fotosentetik pigmente sahiptir 579
Chlorophyta, Charophyta ve karasal bitkiler klorofil a ve b içerir 580
Diplomonadida ve Parabasalia, mitokondriden yoksun olan Excavata üyeleridir 581
Heterolobosea üyeleri, amipsi formlar ile kamçılı formlar arasında değişim yapar 581
Euglenida ve Kinetoplastida üyeleri, farklı mitokondrilere ve kamçıya sahiptir 581
Foraminiferler büyük kireçtaşı yatakları oluşturmuştur 582
Radiolaria üyeleri, ince ve sert yalancı ayaklara sahiptir 582
Amoebozoa üyeleri, hareket için lob şeklindeki yalancı ayaklarını kullanırlar 583

28 Tohumsuz Bitkiler: Sudan Karaya 588

28.1 Karasal Bitkiler Nasıl Ortaya Çıkmıştır? 589
Karasal bitkilerin başlıca on grubu bulunmaktadır 589
Kara bitkileri yeşil alglerin bir kladından ortaya çıkmıştır 590

28.2 Bitkiler Karalara Nasıl Yerleşmişler ve Yaşamlarını Nasıl Sürdürmüşlerdir? 591
Karada yaşama adaptasyonları kara bitkilerini yeşil alglerden ayırır 591
İletim demetsiz kara bitkileri genellikle suyun kolayca elde edildiği her yerde yaşar 592
Kara bitkilerinin yaşam döngülerinde döl almaşı görülür 592
İletim demetsiz kara bitkilerinin sporofitleri gametofitlere bağımlıdır 592

28.3 İletim Demetli Bitkilerin Ayırt Edici Özellikleri Nelerdir? 594
İletim dokuları su ve suda çözünmüş maddeleri taşır 594
İletim demetli bitkiler yaklaşık yarım milyar yıl boyunca evrimleşmişlerdir 595
İletim demetli ilk bitkiler, kök ve yapraklardan yoksundu 596
İletim demetli bitkiler dallanma göstermişlerdir 596
Kökler dallardan evrilmiş olabilir 596
Monilophyta üyeleri ve tohumlu bitkiler gerçek yapraklara sahiptirler 597
İletim demetli bitkiler arasında heterospori ortaya çıkmıştır 597

28.4 Tohumsuz Bitkilerin Başlıca Kladları Hangileridir? 599
Ciğerotları yaşayan bitki kladlarının belki de en eskileridir 599
Su-ve şeker taşıyan mekanizmalar ilk olarak karayosunlarında gelişmiştir 600
Boynuz otları belirgin kloroplastlar ve sapsız sporofite sahiptirler 600
Bazı damarlı bitkilerde iletim dokusu bulunur, ancak tohum bulunmaz 601
Kibrit otları diğer iletim demetli bitkilerin kardeşleridir 602
Atkuyrukları, süpürge eğreltileri ve eğreltiler bir klad oluştururlar 602

29 Tohumlu Bitkilerin Evrimi 607

29.1 Tohumlu Bitkiler Günümüzün Baskın Bitki Örtüsü Haline Nasıl Gelmişlerdir 608
Tohumlu bitkinin yaşam döngüsünün özellikleri, gametleri ve embriyoları korur 608
Tohum, iyi korunmuş paket halindeki bir yapıdır 610
Anatomilerindeki bir değişiklik tohumlu bitkilerin boylarının çok fazla uzamasını sağlamıştır 611

29.2 Gimnospermlerin Başlıca Grupları Hangileridir? 612
Kozalaklılar kozalaklara sahip olmakla birlikte, gametleri hareketli değildir 613

29.3 Angiospermlerin Başarılarına Hangi Özellikleri Katkı Yapmıştır? 615
Çiçekler angiospermlerin eşeysel yapılardır 616

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

Çiçek yapısı zaman içerisinde evrilmiştir 616
Angiospermler hayvanlarla birlikte evrimleşmişlerdir 618
Angiospermlerin yaşam döngüsünde çifte döllenme görülür 619
Angiospermler meyve üretirler 620
Yakın zamanda yapılan analizler angiospermler arasında görülen en eski ayrılmayı ortaya koymuştur 620

### 29.4 Bitkiler, Dünyamızı Nasıl Desteklemektedir? 622

Tohumlu bitkiler başlıca besin kaynağımızdır 622
Tohumlu bitkiler eski çağlardan beri ilaç kaynağı olmuşlardır 623

## 30 Funguslar: Geri Dönüştürücüler, Patojenler, Parazitler ve Bitki Partnerleri 626

### 30.1 Fungus Nedir? 627

Birhücreli funguslar mayalar olarak bilinir 628
Çok hücreli fungusun vücudu hiften oluşur 629
Funguslar ortamları ile yakın temas kurmuşlardır 630
Funguslar hem eşeyli hem de eşeysiz ürerler 630

### 30.2 Funguslar Diğer Organizmalarla Nasıl Etkileşirler? 631

Çürükçül funguslar gezegenimizdeki karbon döngüsü için kritiktirler 631
Funguslar parazitizm ve avcı ilişkilerinde yer alabilirler 632
Bazı funguslar her iki taraf için de yararlı olan ilişkilerde yer alırlar 633
Endofitik funguslar, bazı bitkileri patojenlere, herbivorlara ve strese karşı korurlar 635

### 30.3 Fungusların Yaşam Döngüleri Arasında Ne Tür Çeşitlilikler Görülür? 635

Sucul bazı chytridler arasında döl almaşı görülür 635
Karasal funguslarda sitoplazma ve çekirdekler birbirilerinden ayrı kaynaşırlar 638
Dikaryotik koşul kese fungusu ve kadeh fungusunun sinapomorfik bir özelliğidir 638

### 30.4 Funguslar Nasıl Evrilmiş ve Çeşitlenmişlerdir? 638



Mikrosporodiyumlar oldukça indirgenmiş parazitik funguslardır 638
Chytridler, kamçıya sahip tek fungus grubudur 639
Zigosporlar; karasal, saprofitik, parazitik ve mutualistik funguslardır 640
Arbüskül oluşturan mikoriza fungusları bitkilerle simbiyoz oluşturur 640
Askus, kese funguslarının eşeyli üreme yapısıdır 640
Bazidiyum, kadeh funguslarının eşeyli üreme yapısıdır 642

## 31 Hayvanların Kökenleri ve Vücut Planlarının Evrimi 645

### 31.1 Hayvanları Hangi Özellikler Ayırt Ettirir? 646

Hayvanların monofiletik olduğu gen sekansları ve morfoloji tarafından desteklenir 646
Birkaç temel gelişim modeli, ana hayvan gruplarını birbirinden ayırt eder 648

### 31.2 Hayvan Vücut Planlarının Özellikleri nelerdir? 649

Çoğu hayvan simetriktir 649
Vücut boşluğunun yapısı hareketi etkiler 649
Segmentasyon hareketin kontrolünü artırır 650
Üyeler birçok şekilde kullanılabilir 650

### 31.3 Hayvanlar Yiyeceklerini Nasıl Elde Eder? 651

Süzerek beslenenler küçük avları yakalarlar 652
Herbivorlar bitki yerler 652
Avcılar daha büyük avları yakalar ve kontrol altına alır 652
Parazitler diğer organizmaların içinde ya da üzerinde yaşarlar 653
Detritusla beslenenler diğer organizmaların kalıntıları üzerinden geçinirler 654

### 31.4 Yaşam Döngüleri Hayvanlar Arasında Nasıl Farklılık Gösterir? 654

Çoğu hayvanın yaşam döngüsü en azından bir tane yayılma evresine sahiptir 655
Hiçbir yaşam döngüsü tüm faydaları en üst düzeye çıkaramaz 655
Parazitlerin yaşam döngüleri, yayılmayı kolaylaştırmak ve konağın savunmalarının üstesinden gelmek üzere evrim geçirmiştir 656
Koloni oluşturan organizmalar, genetik olarak birbirleriyle özdeş ve fizyolojik olarak bütünleşmiş olan bireylerden oluşmuştur 656

### 31.5 Belli Başlı Hayvan Grupları Nelerdir? 658

Süngerler gevşek bir şekilde organize olmuş hayvanlardır 658
Placozoa üyeleri boldur fakat nadiren görülürler 660
Ctenophora üyeleri ışınsal simetriktir ve diploblastiktir 660
Cnidaria üyeleri özelleşmiş olan karnivorlardır 661

## 32 İlkin Ağızlı Hayvanlar 666

### 32.1 Bir İlkin Ağızlı Nedir? 667

Lophotrochozoa üyeleri arasında sil taşıyan lofoforlar ve trochoforlar ortaya çıkmıştır 668
Ecdysozoa üyeleri kutikülalarını değiştirmelidirler 669
Ok solucanları, gelişimle ilgili bazı atasal özellikleri korumaktadır 670

### 32.2 Lophotrochozoa'nın Ana Gruplarını Birbirinden Ayırt Ettiren Özellikler Nelerdir? 671

Bryozoa üyeleri koloni halinde yaşarlar 671
Yassı solucanlar ve rotiferler

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

yapısal olarak farklılık gösteren akrabalardır 672
Hortumlu solucanlar, dışarıya doğru çıkartılabilen uzun bir beslenme organına sahiptir 673
Phoronida ve Brachiopoda üyeleri, su içerisinden yiyecekleri elde etmek için lofoforu kullanırlar 674
Halkalı solucanlar segmentli vücuda sahiptir 674
Yumuşakçalar çok çarpıcı bir evrimsel açılım geçirmişlerdir 676

**32.3 Ecdysozoa'nın Ana Gruplarını Birbirinden Ayırt Ettiren Özellikler Nelerdir? 679**

Bazı denizel gruplar görece az sayıda türe sahiptir 679
Yuvarlak solucanlar ve akrabaları, bol bulunurlar ve çeşitlilik gösterirler 680

**32.4 Eklembacaklılar Niçin Çok Çeşitlilik Göstermektedir? 681**

Etli, segmentsiz üyeleri olan eklembacaklı akrabaları 682
Eklemli üyeler, ilk olarak trilobitlerde ortaya çıkmıştır 682
Myriapoda üyeleri çok sayıda bacağa sahiptir 683
Chelicerata üyelerinin çoğu, dört çift bacağa sahiptir 683
Kabuklular çeşitlik gösterir ve bol miktarda bulunmaktadırlar 684
Böcekler, karasal ortamların baskın eklembacaklılarıdır 686

**İlkin Ağızlıların Evrimine Genel Bakış 689**

**33 İkincil Ağızlı Hayvanlar 692**

**33.1 Bir İkincil Ağızlı Nedir? 693**

**33.2 Echinodermata ve Hemichordata'nın Belli Başlı Grupları Nelerdir? 694**

Derisidikenliler özgün yapısal özelliklere sahiptir 695
Hemichordata üyeleri, denizlerde yaşayan solucan benzeri ikincil ağızlılardır 697

**33.3 Kordalılarda Hangi Yeni Özellikler Gelişmiştir? 697**

Cephalochordata ve Urochordata üyelerinin çoğunun erginleri zemine bağlı olarak yaşar 698
Dorsalde yer alan destekleyici bir yapı, omurgalılarda notokordun yerini alır 699
Omurgalı vücut planı büyük ve aktif hayvanları destekleyebilir 700
Yüzgeçler ve yüzme keseleri, hareket üzerinde dengeyi sağlamayı ve kontrolü geliştirdi 701

**33.4 Omurgalılar Karasal Ortama Nasıl Yerleşmişlerdir? 703**

Eklemli yüzgeçler, balıklar için desteği artırmıştır 703
Amfibiler kara yaşamına uyum sağlamıştır 704
Amniyotlar kurak ortamlarda kolonize olmuştur 706
Sürüngenler çeşitli habitatlarda yaşamaya uyum sağlamıştır 707
Timsahlar ve kuşlar dinozorlar ile atalarını paylaşırlar 708
Tüylerin gelişmesi kuşların uçmasına izin vermiştir 708
Memeliler, dinozorların ortadan kalkmasının ardından yayılmışlardır 709
Memelilerin çoğu plasentalıdır 710

**33.5 Primatları Hangi Özellikler Karakterize Eder? 713**

İnsanın ataları iki ayak üzerinde yürümeyi geliştirdi 715
İnsan beyni büyürken çeneler küçülmüştür 716
İnsanlar karmaşık dil ve kültür geliştirdi 716

**34 Bitkinin Yapısı 719**



ÜNİTE SEKİZ

## ÇİÇEKLİ BİTKİLER: YAPI VE İŞLEV

**34.1 Bitkilerin Temel Vücut Planı Nasıldır? 720**

Kök sistemi bitkiyi toprağa bağlar ve su ve mineralleri alır 721
Gövde yaprakları ve çiçekleri destekler 722
Yapraklar Başlıca Fotosentez Organlarıdır 722

**34.2 Hücre Çeperi Bitki Büyümesini ve Şeklini Nasıl Destekler 723**

Bitkinin şeklinin belirlenmesine hücre çeperleri ve kofullar yardım eder 723
Hücre çeperlerinin yapısı, bitkilerin büyümesine izin verir 723

**34.3 Bitki Doku ve Organları Nasıl Meydana Gelir? 725**

Bitkinin gövdesi üç doku sisteminden oluşur 726
Ksilem hücreleri su ve çözünmüş mineralleri taşır 728
Flöem hücreleri fotosentez ürünlerini taşır 728

**34.4 Meristemler Sürekli Olarak Bir Bitkinin Büyümesini Nasıl Sağlarlar? 728**

Bir bitki, boyutlarını primer ve sekonder büyüme sonucunda arttırır 728
Meristemlerin aşamalı gelişimi bitki vücudunu meydana getirir 729
Sınırsız büyüme uç meristemler sayesinde gerçekleşir 730
Kök apikal meristemi kök şapkasını ve kök primer meristemlerini oluşturur 730
Kök primer meristemlerinin ürünleri kök dokularını oluşturur 730
Gövdenin primer meristemlerinin ürünleri gövde dokularını oluşturur 731
Yapraklar sürgünün apikal meristemleri tarafından üretilen ve sınırlı büyüyen organlardır 732
Dikotillerin çoğunun gövde ve köklerinde sekonder büyüme görülür 733

**34.5 Evcilleştirme (Islah) Bitkinin Yapısını Nasıl Değiştirmiştir? 735**

**35 Bitkilerde Taşıma 739**

**35.1 Bitkiler Suyu ve Çözünmüş Maddeleri Nasıl Alırlar? 740**

Suyun hangi yönde hareket edeceğini su potansiyelindeki farklılıklar belirler 740
Akuaporinler zarlardan suyun geçişini kolaylaştırırlar 742

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

Mineral formundaki iyonların alınması, taşıyıcı zar proteinlerinin varlığını gerektirir 742
Su ve iyonlar ksileme apoplast ve simplasttan geçerler 743

**35.2 Su ve Mineraller Ksilemde Nasıl Taşınırlar? 745**

Ksilem özsuyu canlı hücreler tarafından pompalanmaz 745
Kök basıncı tek başına ksilemdeki taşınmayı açıklayamaz 745
Ksilemde taşınma, transpirasyon,-kohezyon-gerilim (tansiyon) mekanizması ile açıklanmaktadır 746
Bir basınç odacığı, ksilem özsuyundaki gerilimi ölçebilir 747

**35.3 Stomalar Su kaybını ve $CO_2$'nin Alınmasını Nasıl Kontrol Ederler? 748**

Bekçi hücreleri stoma açıklığını kontrol eder 748

**35.4 Maddeler Flöemde Nasıl Taşınırlar? 750**

Basınç akış modeli flöemdeki taşınma olayını açıklar 751
Basınç akış modeli deneysel olarak test edilmiştir 752

**36 Bitki Besleme 755**

**36.1 Bitkiler Besin Maddelerini Nasıl Elde Ederler? 756**

Hareketsiz bir organizma besin maddelerini nasıl bulur? 756

**36.2 Bitkiler Hangi Mineral Besin Maddelerine Gereksinim Duymaktadır? 757**

Eksiklik semptomları (belirtileri) besin maddesi yetersizliğini gösterir 757
Hidrofonik ortam deneyleri gerekli elementlerin tanımlanmasını sağlamıştır 758

**36.3 Toprağın Yapısı Bitkileri Nasıl Etkiler? 759**

Toprakların yapısı karmaşıktır 759
Topraklar kayanın aşınmasıyla oluşur 760
Topraklar bitki beslenmesinin kaynağıdır 760
Tarımda gübreler ve kireç kullanılır 761
Bitkiler toprağın verimliliğini ve pH'sını etkiler 761

**36.4 Funguslar ve Bakteriler Bitki Kökleri Tarafından Besin Maddesi Alınımını Nasıl Artırırlar? 762**



Mikorizalar bitkilerin kök sistemlerinin yüzeyini genişletirler 762
Havadaki azotun bitki hücrelerine sağlanmasında toprak bakterileri, zorunluluktur 762
Azot fikse ediciler diğer bütün yaşamların sürmesini sağlar 763
Nitrojenaz azot fiksasyonunu katalizler 763
Bazı bitkiler ve bakteriler azot fikse etmek için birlikte çalışır 764
Baklagiller ve rhizobiumlar kimyasal sinyallerle iletişim kurarlar 765
Biyolojik azot fiksasyonu her zaman tarımın gereksinimlerini karşılamaz 765
Bitkiler ve bakteriler küresel azot döngüsünde yer alırlar 766

**36.5 Karnivor ve Parazitik Bitkiler, Dengeli Bir Diyeti Nasıl Elde Ederler? 767**

Karnivor Bitkiler besin maddelerini kendileri sağlar 767
Parazit bitkiler, kendilerine diğer bitkilerden avantaj sağlarlar 767
Bitki-parazit ilişkileri bitki-fungus ve bitki-bakteri birliklerine benzerlik gösterir 768

**37 Bitki Büyümesinin Düzenlenmesi 771**

**37.1 Bir Bitki Nasıl Gelişir? 772**

Gelişimin ilk evresinde tohum çimlenerek büyüyen bir fide oluşturur 773
Çevresel uyarılar tohum çimlenmesini başlatabilir 773
Tohum dormansisi adaptasyon açısından avantajlıdır 774
Tohum çimlenmesi suyun alınması ile başlar 774
Embriyonun kaynakları kullanması gerekir 774
Bazı hormonlar ve fotoreseptörler bitkinin büyümesine yardım ederler 774
Sinyal iletim yolları bitki gelişiminin bütün evrelerinde yer alır 775
*Arabidopsis thaliana* üzerinde yapılan çalışmalar bitki sinyal iletimindeki bilgilerimizi artırmıştır 775

**37.2 Gibberellinler Ne Tür Bir Roller Oynarlar? 776**

Gibberellinler bitki hormonlarıdır 777
Gibberellinler bitki büyüme ve gelişimi üzerinde çok sayıda etkiye sahiptir 777
Gibberellinler transkripsiyonel baskılayıcıların parçalanmasını başlatarak etki gösterirler 778

**37.3 Oksin Ne Tür Rol Oynar? 779**

Oksin polar taşınır ve taşıyıcı proteinlerin varlığını gerektirir 781
Oksin taşınımı ışık ve yerçekimine karşı verilen yanıtlara aracılık eder 781
Oksin büyümeyi birkaç yolla etkiler 782
Oksin ve gibberellinler moleküler düzeyde benzer etki gösterirler 784

**37.4 Sitokininler, Etilen ve Brassinosteroidlerin Etkileri Nelerdir? 784**

Sitokininler tohumdan senesense kadar aktiftirler 784
Etilen yaprak senesensi ve meyve olgunlaşmasını hızlandıran bir gaz formunda hormondur 786

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

Brassinosteroidler bitki steroid hormonlarıdır 786

### 37.5 Fotoreseptörler Bitki Büyümesinin Düzenlenmesinde Nasıl Yer Alırlar? 788

Fototropinler, kriptokromlar ve zeaksantin mavi ışık reseptörleridir 788

Fitokromlar kırmızı ve uzak kırmızı ışığın etkilerine aracılık eder 789

Fitokrom gen transkripsiyonunu uyarır 790

Sirkadiyen ritimler ışığın algılanması ile kurulurlar 790

## 38 Çiçekli Bitkilerde Üreme 794

### 38.1 Angiospermler Eşeyli Olarak Nasıl Ürerler? 795

Çiçek bir angiospermin eşeyli üreme organıdır 795

Çiçekli bitkiler mikroskobik gametlere sahiptir 796

Suyun yokluğunda tozlaşma evrimsel bir adaptasyondur 798

Çiçekli bitkiler kendi kendini döllemeyi engellerler 798

Bir polen tüpü, sperm hücrelerini embriyo kesesine ulaştırır 799

Angiospermler Çifte Döllenme Gerçekleştirir 799

Embriyolar tohumların içinde gelişir 800

Tohumun gelişmesi hormonlar tarafından kontrol edilir 801

Meyve tohumun yayılmasına yardım eder 801

### 38.2 Vejetatif Evreden Çiçeklenme Evresine Geçişi Ne Belirler? 802

Apikal meristemler infloresans meristemleri haline gelebilir 803

Çiçek, ilgili genlerin ardışık ifade edilmesi sonucunda oluşur 803

Fotoperiyodik ipuçları çiçeklenmeyi başlatabilir 804

Bitkiler fotoperiyodik ipuçlarına farklı yanıt verirler 804

Gece uzunluğu, çiçeklenmenin belirlenmesinde kilit özellikte olan bir fotoperiyodik ipucudur 804

Çiçeklenme uyartısı bir yaprakta meydana gelir 805

Florigen küçük bir proteindir 807

Çiçeklenme, sıcaklık ya da gibberellin tarafından uyarılabilir 808

Bazı bitkiler çiçeklenmek için çevresel bir uyartıya gereksinim duymazlar 808

### 38.3 Angiospermler Eşeysiz Olarak Nasıl Ürerler? 809

Eşeysiz üremenin pek çok formu mevcuttur 809

Vejetatif üremenin bir dezavantajı vardır 810

Vejetatif üreme tarım için önemlidir 810

## 39 Bitkilerin Çevresel Değişikliklere Yanıtları 814

### 39.1 Bitkiler Patojenlerin Nasıl Üstesinden Gelmektedirler? 815

Mekanik savunmalar fiziksel engelleri içerir 815

Bitkiler zararı sınırlandırmak için enfekte olmuş bütün kısımların üstünü kapatabilir 816

Patojenlere karşı bitkilerin yanıtları kalıtsal olarak belirlenebilir 817

Reseptör- elisitör bağlanması aşırı duyarlılık yanıtına yol açar 817

Sistemik olarak kazanılmış direnç uzun süreli bir bağışıklık şeklidir 818

Bitkiler RNA virüslerine karşı özel bağışıklık geliştirmektedir 818

### 39.2 Bitkiler Herbivorların Nasıl Üstesinden Gelmektedirler? 819

Herbivorluk bazı bitkilerin büyümesini artırır 819

Hebivorlara karşı geliştirilmiş olan mekanik savunmalar yaygındır 819

Bitkiler herbivorlara karşı savunmak için kimyasallar üretirler 820

Bazı sekonder metabolitler birden fazla role sahiptirler 821

Bitkiler herbivorlara karşı uyarılmış savunma ile yanıt verirler 821

Bitkiler kendilerini neden zehirlemezler? 822

Bitki silahlanma yarışını her zaman kazanamaz 823

### 39.3 Bitkiler Aşırı İklimsel Koşulların Nasıl Üstesinden Gelmektedirler? 823

Çöl bitkileri kurak koşullara özel uyumlar geliştirmişlerdir 823

Suyla dolmuş topraklarda oksijen kıttır 825

Bitkiler kuraklık stresine alışabilirler 826

Bitkiler aşırı sıcaklıklar ile başa çıkmak için mekanizmalara sahiptir 826

### 39.4 Bitkiler Tuz ve Ağır Metallerin Nasıl Üstesinden Gelmektedirler? 828

Halofitlerin çoğu tuz biriktirir 828

Bazı bitkiler ağır metalleri tolere edebilir 828



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



# ÜNİTE DOKUZ
# HAYVANLAR: YAPI VE İŞLEV


## 40 Fizyoloji, Homeostasis ve Sıcaklık Düzenlemesi 832

### 40.1 Çok Hücreli Hayvanlar, Hücrelerinin Gereksinimlerini Nasıl Karşılar? 833

İç ortamın varlığı çok hücreli kompleks hayvanların ortaya çıkmasını olası kılmıştır 833

Fizyolojik sistemler homeostasisi sürdürür 834

Hücreler, dokular, organlar ve sistemler, homeostatik ihtiyaçlara hizmet etmek için özelleşmiştir 835

Organlar birçok dokudan oluşur 837

### 40.2 Sıcaklık Canlı Sistemleri Nasıl Etkiler? 838

$Q_{10}$ sıcaklık duyarlılığının bir ölçüsüdür 838

Hayvanlar mevsimsel sıcaklıklara uyum sağlar 839

### 40.3 Hayvanlar Çevreyle Isı Alışverişlerini Nasıl Değiştirir? 839

Endotermler metabolik olarak ısı üretir 839

Ektotermler ve endotermler, sıcaklıktaki değişikliklere farklı şekilde cevap verir 840

Enerji bütçeleri, vücut sıcaklığını düzenlemek için adaptasyonları yansıtır 841

Hem ektotermler ve hem de endotermler, deriye kan akışını kontrol eder 842

Bazı balıklar metabolik ısıyı koruyarak vücut sıcaklığını yükseltir 843

Bazı ektotermler ısı üretimini düzenler 843

### 40.4 Memeliler Vücut Sıcaklığını Nasıl Düzenler? 844

Bazal metabolik hızlar, vücut büyüklüğü ve çevre sıcaklığı ile ilişkilidir 844

Endotermler, soğuğa karşı ısı üreterek cevap verir ve ısı kaybını azaltarak soğuğa uyum sağlarlar 845

Suyun buharlaşması ısıyı uzaklaştırır, ancak bir maliyetle 846

Memelilerin termostatı, geribildirim bilgisini kullanır 846

Yüksek ateş, vücudun enfeksiyonlarla savaşmasına yardım eder 847

Termostatı kısmak 847

## 41 Hayvan Hormanları 851

### 41.1 Hormon Nedir ve Hormonlar Nasıl Çalışır? 852

Kimyasal sinyaller, lokal olarak ya da uzakta etkili olabilir 853

Hormonal iletişim, uzun bir evrimsel geçmişe sahiptir 853

Hormonlar üç kimyasal gruba bölünebilir 856

Hormon reseptörleri, zara bağlı ya da hücre içerisinde olabilir 856

Hormonun eylemi, hedef hücrenin ve onun reseptörlerinin özelliğine bağlıdır 857

### 41.2 Sinirsel ve Endokrin Sistemler Nasıl Etkileşir? 858

Hipofiz, sinir ve endokrin sistemleri birbirine bağlar 858

Ön hipofiz, hipotalamusun nörohormonları tarafından kontrol edilir 860

Negatif geribildirim döngüleri hormon salgılanmasını düzenler 861

### 41.3 Memelilerin Belli Başlı Endokrin Bezleri ve Hormonları Nelerdir? 861

Tiroit bezleri tiroksin salgılar 861

Üç hormon kan kalsiyum konsantrasyonlarını düzenler 863

PTH kan fosfat düzeylerini düşürür 864

İnsülin ve glukagon kan glukoz konsantrasyonlarını düzenler 864

Adrenal bezin her birinde iki bez vardır 865

Melatonin biyolojik ritimlerde ve fotoperiyodisite olayında işe karışır 868

Bazı kimyasallar hormon olarak etki edebilir 868

### 41.4 Hormonların Çalışma Mekanizmalarını Nasıl Çalışırız? 868

Hormonlar immünoserolojik yöntemlerle saptanabilir ve ölçülebilir 868

Bir hormon birçok reseptörde etkili olabilir 869

## 42 İmmünoloji: Hayvan Savunma Sistemleri 873

### 42.1 Hayvanların Belli Başlı Savunma Sistemleri Nelerdir? 874

Kan ve lenf dokuları savunmada önemli roller oynar 875

Beyaz kan hücreleri birçok savunmada rol oynar 875

Bağışık sistem proteinleri patojenleri bağlar ya da diğer hücreleri işaret eder 875

### 42.2 Özgül Olmayan Savunmanın Özellikleri Nelerdir? 877

Engeller ve lokal etmenler istilacılara karşı vücudu savunur 877

Özgül olmayan diğer savunmalar özelleşmiş proteinleri ve hücresel süreçleri içerir 878

İnflamasyon enfeksiyon ya da incinmeye karşı eşgüdümlü bir yanıttır 878

İnflamasyon tıbbi sorunlara yol açabilir 879

Hücre iletişim yolları vücudun savunmasını uyarır 879

### 42.3 Özgül Bağışıklık Nasıl Gelişir? 880

Kazanılmış bağışıklık dört anahtar özelliğe sahiptir 880

Özgül bağışık cevapların iki tipi birbirini etkiler: genel bakış 881

Genetik değişiklikler ve klonal seçim özgül bağışık cevabı yaratır 882

Bağışıklık ve bağışıklık hafızası klonal seçmeden kaynaklanır 883

Aşılar, immünolojik hafızanın bir uygulamasıdır 883

Hayvanlar, kendinden olanı yabancıdan ayırt eder ve kendi antijenlerini hoşgörür 884


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

### 42.4 Humoral Bağışık Cevap Nedir? 885

Bazı B hücreleri plazma hücrelerine gelişir 885

Farklı antikorlar ortak bir yapıyı paylaşır 885

İmmünoglobülinlerin beş sınıfı vardır 886

Monoklonal antikorlar birçok kullanıma sahiptir 886

### 42.5 Hücresel Bağışık Cevap Nedir? 887

T hücresi reseptörleri hücre yüzeylerindeki antijenleri bağlar 888

MHC proteinleri antijeni T hücrelerine gösterir 888

T-yardımcı hücreler ve MHC II proteinleri humoral bağışık cevaba katkı yapar 889

Sitotoksik T hücreler ve MHC I proteinleri hücresel bağışık cevaba katkı yapar 889

Düzenleyici T hücreleri, humoral ve hücresel bağışık cevapları bastırır 889

MHC proteinleri doku nakillerinde önemlidir 891

### 42.6 Hayvanlar Böylesine Çok Farklı Antikorları Nasıl Yaparlar? 891

Antikor çeşitliliği, DNA'nın yeniden düzenlenmesi ve diğer mutasyonlardan kaynaklanır 892

İmmünoglobülin sınıfını değiştirmede sabit bölge rol alır 893

### 42.7 Bağışıklık Sistemi Bozulduğunda Ne Olur? 894

Alerjik reaksiyonlar aşırı duyarlılıktan kaynaklanır 894

Otoimmün hastalıklara, kendi antijenlerine karşı gelişen reaksiyonlar neden olur 895

AIDS bir bağışıklık yetersizliği hastalığıdır 895

## 43 Hayvan Üremesi 899

### 43.1 Hayvanlar Eşeysiz Olarak Nasıl Çoğalırlar? 900

Tomurcuklanma ve rejenerasyon, mitoz bölünme yoluyla yeni bireyler meydana getirir 900

Partenogenez, döllenmemiş yumurtaların gelişmesidir 901

### 43.2 Hayvanlar Eşeyli Olarak Nasıl Çoğalırlar? 902

Gametogenez yumurta ve sperm üretir 902

Döllenme sperm ve yumurtanın birleşmesidir 905

Yumurta ve spermlerin bir araya getirilmesi 906

Bireysel bir hayvan hem erkek hem de dişi olarak işlev görebilir 907

Omurgalı üreme sistemlerinin evrimi karasal ortama geçişle paralellik gösterir 907

İç döllenme görülen hayvanlar embriyonun geliştiği yerle ayırt edilirler 908

### 43.3 İnsanın Erkek ve Dişi Üreme Sistemleri Nasıl Çalışır? 909

Erkek eşey organları semeni üretir ve iletir 909

Erkek cinsel fonksiyonu hormonlar tarafından kontrol edilir 911

Dişi eşey organları yumurta üretir, sperm kabul eder ve embriyoyu besler 912

Ovaryum döngüsü olgun yumurta üretir 913

Uterus döngüsü, döllenmiş yumurta için ortamı hazırlar 913

Hormonlar, ovaryum ve uterus döngülerini kontrol ve koordine eder 914

Hamilelikte, embriyo dışındaki zarlardan gelen hormonlar görevi devralır 915

Doğum, hormonal ve mekanik uyarılarla tetiklenir 916

### 43.4 Üreme Nasıl Kontrol Edilebilir? 916

İnsan cinsel yanıtları dört safhaya sahiptir 916

İnsanlar çeşitli doğum kontrol yöntemlerini kullanır 917

Üreme teknolojileri kısırlık problemlerini çözmeye yardım etmektedir 919

## 44 Hayvan Gelişimi 922

### 44.1 Döllenme, Gelişimi Nasıl Harekete Geçirir? 923

Sperm ve yumurta, zigota farklı katkılar yapar 923

Yumurta sitoplazmasının yeniden düzenlenmesi, determinasyon için evreyi ayarlar 924

Segmentasyon sitoplazmayı yeniden paketler 925

Memelilerdeki erken hücre bölünmeleri kendine özgüdür 926

Belirli blastomerler belirli doku ve organları meydana getirir 927

### 44.2 Gastrulasyon Birden Çok Doku Tabakasını Nasıl Meydana Getirir? 928

Vejetal kutbun içeriye doğru çökmesi denizkestanesindeki gastrulasyonu karakterize eder 928

Kurbağadaki gastrulasyon gri yarımayda başlar 929

Blastoporun dorsal dudağı embriyo oluşumunu organize eder 930

Transkripsiyon faktörleri düzenleyicilerin faaliyetlerinin önemini vurgular 931




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

Düzenleyici, dorsal dudaktan göç ettiğinde aktivitesini değiştirir 932
Sürüngen ve kuş gastrulasyonu, vitellüslü yumurtalar için bir adaptasyondur 933
Plasentalı memeliler, kuş-sürüngen gastrulasyon tarzını korur fakat vitellüs yoktur 934

**44.3 Organ ve Organ Sistemleri Nasıl Gelişir? 935**

Blastoporun dorsal dudağı tarafından belirlenen evre 935
Nörulasyon sırasında vücut segmentasyonu gelişir 935
Hox genleri, anteriyör-posteriyör eksen boyunca gelişimi kontrol eder 936

**44.4 Büyüyen Embriyo Nasıl Korunur ve Desteklenir? 937**

Ekstraembriyonik zarlar üç germ tabakasının katkılarıyla oluşur 937
Memelilerdeki ekstraembriyonik zarlar plasentayı meydana getirir 938

**44.5 İnsan Gelişiminin Evreleri Nelerdir? 939**

Organ gelişimi, ilk üç aylık dönemde başlar 939
Organ sistemleri, ikinci ve üçüncü üç aylık dönemler boyunca gelişir ve olgunlaşır 939
Gelişimsel değişiklikler yaşam boyu devam eder 940

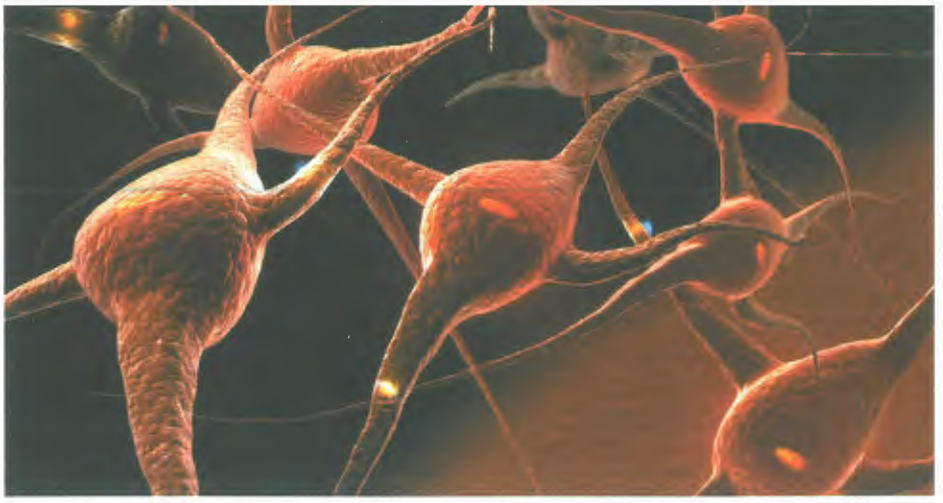
**45 Nöronlar ve Sinir Sistemleri 943**

**45.1 Sinir Sistemine Özgün Olan Hücreler Nelerdir? 944**

Nöral iletişim ağlarının karmaşıklığı değişir 944
Nöronlar, sinir sistemlerinin işlevsel birimleridir 945
Glia hücreleri de sinir sistemlerinin önemli elemanlarıdır 947

**45.2 Nöronlar Elektriksel Sinyalleri Nasıl Üretir ve İletir? 948**

Sinir fonksiyonu altında yatan basit elektrik kavramları 948
Zar potansiyelleri elektrotlar ile ölçülebilir 948
İyon taşıyıcılar ve kanallar zar potansiyellerini yaratırlar 948
İyon kanalları ve onların özellikleri, şimdi, doğrudan çalışılabilir 951
Kapılı iyon kanalları zar potansiyelini değiştirir 952
Zar potansiyelindeki kademeli değişiklikler bilgileri bütünleştirebilir 952



$Na^+$ ve $K^+$ kanallarındaki ani değişiklikler aksiyon potansiyellerini üretir 953
Aksiyon potansiyelleri sinyal kaybı olmadan akson boyunca iletilir 955
Aksiyon potansiyelleri akson boyunca atlayarak ilerleyebilir 955

**45.3 Nöronlar Başka Hücrelerle Nasıl İletişim Kurar? 956**

Sinir-kas kavşağı bir model kimyasal sinapstır 956
Bir aksiyon potansiyelinin varışı nörotransmitterin salınmasına yol açar 956
Sinaptik işlevler birçok proteini gerektirir 957
Postsinaptik zar nörotransmittere cevap verir 957
Nöronlar arasındaki sinapslar uyarıcı ya da inhibe edici olabilir 958
Postsinaptik hücre uyarıcı ve inhibe edici girdileri toplar 958
Sinapslar hızlı ya da yavaş olabilir 958
Elektriksel sinapslar hızlıdır fakat bilgiyi çok iyi bütünleştirmezler 959
Bir nörotransmitterin etkisi kendisinin bağlandığı reseptöre bağlıdır 959
Glutamat reseptörleri öğrenme ve hafıza ile ilgili olabilir 960
Cevapları kapamak için, sinapslar nörotransmitterlerden temizlenmelidir 960
Reseptörlerin çeşitliliği ilaç özgüllüğünü mümkün kılar 961

**46 Duyu Sistemleri 964**

**46.1 Duyu Hücreleri Uyarıları Aksiyon Potansiyellerine Nasıl Dönüştürür? 965**

Duyu reseptör proteinleri iyon kanalları üzerine etki eder 965
Duyu dönüştürme işlemi zar potansiyellerinde değişiklikler gerektirir 966
Hissetme, duyu hücrelerinden gelen aksiyon potansiyellerini hangi nöronların kabul ettiğine bağlıdır 967
Birçok reseptör tekrarlanan uyarılara uyum sağlar 967

**46.2 Duyu Sistemleri Kimyasal Uyarıları Nasıl Saptar? 967**

Eklembacaklılar bir kimyasal uyarıya cevap verilmesinin çalışılması için iyi modellerdir 968
Koku alma kokunun hissedilmesidir 968
Vomeronazal organ kemoreseptörleri içerir 969
Tat alma tadın algılanmasıdır 969

**46.3 Duyu Sistemleri Mekanik Kuvvetleri Nasıl Saptar? 970**

Birçok farklı hücre dokunmaya ve basınca cevap verir 970
Mekanoreseptörler kaslarda, tendonlarda ve ligamentlerde bulunur 971
İşitme sistemleri ses dalgalarının hissedilmesinde kıl hücrelerini kullanır 972
Kıl hücreleri bükülmeye karşı duyarlıdır 974
Kıl hücreleri yerçekimi ve momentum kuvvetlerini fark eder 975
Kıl hücreleri evrimsel olarak korunur 975

**46.4 Duyu Sistemleri Işığı Nasıl Saptar? 976**

Rhodopsin ışığa karşı duyarlılıktan sorumludur 976
Çubuk hücreler ışığa cevap verir 976
Omurgasızlar çeşitli görme sistemlerine sahiptir 978
Görüntü oluşturan gözler, omurgalılarda ve kafadanbacaklılarda birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır 979
Omurgalılarda retina görme bilgilerini kabul eder ve işler 980

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

# 47 Memelilerin Sinir Sistemi: Yapı ve İleri Fonksiyon 985

## 47.1 Memeli Sinir Sistemi Nasıl Organize Olmuştur? 986

Sinir sisteminin işlevsel organizasyonu, bilgi akışına ve tipine dayanır 986

Omurgalı merkezi sinir sistemi, embriyonik nöral tüpten gelişir 986

Omurilik kordonu bilgiyi iletir ve işler 988

Retiküler sistem ön beyni uyarır 989

Ön beynin çekirdeği, fizyolojik dürtüleri, içgüdüleri ve duyguları kontrol eder 989

Telensefalonun bölgeleri, birbiriyle etkileşerek bilinci üretir ve davranışı kontrol eder 990

İnsan beyni eğrinin dışındadır 992

## 47.2 Bilgi, Nöral Ağlar Tarafından Nasıl İşlenir? 993

Otonom sinir sistemi istemsiz fizyolojik işlevleri kontrol eder 993

Retina üzerine düşen ışık desenleri, görme korteksi tarafından bütünleştirilir 994

Kortikal hücreler her iki gözden de bilgi alır 997

## 47.3 Daha Yüksek Fonksiyonlar, Hücresel Koşullarda Anlaşılabilir mi? 998

Uyku ve rüya görme serebral korteksteki elektriksel diyagram şekillerinde yansıtılır 999

Dil becerileri sol serebral yarımkürede yer almaktadır 1000

Bazı öğrenme ve hafıza olayları belirli beyin bölgelerine lokalize olabilir 1000

Biz hala "bilinç nedir?" sorusuna cevap veremeyiz 1002

# 48 Kas-İskelet Sistemi 1006

## 48.1 Kaslar Nasıl Kasılır? 1007

Kayan filamentler iskelet kasının kasılmasına neden olur 1007

Aktin-miyozin etkileşimleri filamentlerin kaymasına neden olur 1009

Aktin-miyozin etkileşimleri kalsiyum iyonları tarafından kontrol edilir 1010

Kalp kasının iskelet kasına benzer ve farklı özellikleri vardır 1012

Düz kaslar birçok iç organın yavaş kasılmasına neden olur 1012

Tekli iskelet kası seğirmeleri, kademeli kasılmalar içine toplanır 1014

## 48.2 Kasların Performansını Ne Belirler? 1015

Kas lifi tipleri, dayanıklılığı ve kuvveti belirler 1015

Bir kas maksimum gerilim üretmek için ideal uzunluğa sahiptir 1016

Egzersiz kas kuvvetini ve dayanıklılığını artırır 1017

Kastaki ATP miktarı performansı sınırlar 1017

Böcek kası en hızlı kasılıp gevşeme döngüsüne sahiptir 1018

## 48.3 İskelet Sistemleri ve Kaslar Birlikte Nasıl Çalışırlar? 1018

Hidrostatik iskelet, kasla çevrelenmiş bir boşluk içerisindeki sıvıdan oluşur 1018

Dış iskeletler dışta yer alan sert yapılardır 1019

Omurgalıların iç iskeletleri kıkırdak ve kemikten oluşur 1019

Kemikler bağ dokusundan gelişir 1020

Ortak bir ekleme sahip olan kemikler bir kaldıraç gibi çalışabilir 1021

# 49 Hayvanlarda Gaz Değişimi 1025

## 49.1 Hangi Fiziksel Faktörler Gaz Değişimini Kontrol Eder? 1026

Difüzyon konsantrasyon farklılıkları tarafından yürütülür 1026

Fick yasası, gaz değişimi ile ilgili tüm sistemlere uygulanır 1027

Hava sudan daha iyi solunum ortamıdır 1027

Yüksek sıcaklıklar sucul hayvanlar için solunum problemleri yaratır 1028

Mevcut $O_2$ miktarı yüksekliğe bağlı olarak azalır 1028

$CO_2$ difüzyonla kaybedilir 1028

## 49.2 Hangi Adaptasyonlar Solunum Gazlarının Değişimini En Üst Düzeye Çıkarır? 1029

Solunum organları, geniş yüzey alanlarına sahiptir 1029

Alışveriş yüzeylerine ve yüzeylerinden gazların taşınması, kısmi basınç gradiyentlerini en uygun hale getirirler 1029

Böcekler vücutlarında bir baştan bir başa yayılan hava yollarına sahiptirler 1029

Balık solungaçları, gaz alışverişini maksimuma çıkaran ters akışı kullanır 1030

Kuşlar, gaz alışverişini maksimuma çıkarmada tek yönlü ventilasyonu kullanır 1031

Tidal ventilasyon, gaz alışverişinin etkinliğini sınırlayan ölü aralık meydana getirir 1032




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

### 49.3 İnsan Akciğerleri Nasıl Çalışır? 1035

Solunum yolu salgıları ventilasyona yardım eder 1035

Akciğerler, göğüs boşluğundaki basınç değişiklikleriyle havalandırılır 1035

### 49.4 Kan Solunum Gazlarını Nasıl Taşır? 1037

Hemoglobin tersinir olarak $O_2$ ile birleşir 1037

Miyoglobin bir $O_2$ rezervi oluşturur 1038

Hemoglobinin oksijene olan ilgisi değişebilir 1038

$CO_2$, kanda bikarbonat iyonları olarak taşınır 1039

### 49.5 Nefes Alıp-Verme Nasıl Düzenlenir? 1040

Nefes alıp-verme beyin kökünde kontrol edilir 1040

Nefes alıp vermenin düzenlenmesi, geribildirim bilgilerine gereksinim duyar 1041

## 50 Dolaşım Sistemleri 1045

### 50.1 Hayvanlar Niçin Dolaşım Sistemine İhtiyaç Duyarlar? 1046

Bazı hayvanlar, bir dolaşım sistemine sahip değildir 1046

Dolaşım sistemleri açık ya da kapalı olabilir 1046

Açık dolaşım sistemleri hücre dışı sıvıyı hareket ettirir 1047

Kapalı dolaşım sistemleri, kanı, kan damarlarından oluşmuş bir sistem boyunca dolaştırır 1047

### 50.2 Omurgalı Dolaşım Sistemleri Nasıl Ortaya Çıkmıştır? 1048

Balıklar iki odacıklı kalbe sahiptir 1048

Amfibiler üç odacıklı kalbe sahiptir 1049

Sürüngenler, pulmoner ve sistemik dolaşımı hassas bir şekilde kontrol eder 1049

Kuşlar ve memeliler birbirinden tamamıyla ayrılmış olan pulmoner ve sistemik dolaşımlara sahiptir 1050

### 50.3 Memeli Kalbi Nasıl Çalışır? 1051

Kan, kalbin sağ tarafından akciğerlere ve sol tarafından vücuda gönderilir 1051

Kalp atışı kalp kası kaynaklıdır 1053

Bir iletim sistemi, kalp kasının kasılmasını koordine eder 1054

Karıncık kaslarının elektriksel özellikleri, kalp kasılmasını devam ettirir 1054

ECG, kalbin elektriksel aktivitesini kaydeder 1055

### 50.4 Kanın ve Kan Damarlarının Özellikleri Nelerdir? 1056

Kırmızı kan hücreleri solunum gazlarını taşır 1056

Trombositler kan pıhtılaşması için gereklidir 1057

Kan, vücutta damarlardan oluşmuş bir sistem içerisinde dolaşır 1058

Maddeler kılcal damar yataklarında, süzülmeyle, osmozla ve difüzyonla değiştirilir 1058

Kan toplardamarlar aracılığıyla kalbe geri akar 1060

Lenf damarları doku sıvısını kana döndürürler 1061

Vasküler hastalık öldürücüdür 1061

### 50.5 Dolaşım Sistemi Nasıl Kontrol Edilir ve Düzenlenir? 1062

Otoregülasyon, lokal ihtiyaçlarla kan akışını eşleştirir 1062

Atardamar kan basıncı, hormonal ve nöral mekanizmalar tarafından düzenlenir 1063

## 51 Beslenme, Sindirim ve Emilim 1067

### 51.1 Hayvanlar Niçin Besine Gereksinim Duyar? 1068

Enerji gereksinimleri ve tüketimleri ölçülebilir 1068

Enerji kaynakları vücutta depolanabilir 1070

Besinler biyosentez için karbon iskeletler sağlar 1070

Hayvanlar çeşitli fonksiyonlar için mineral elementlere gereksinim duyar 1071

Hayvanlar yiyeceklerden vitaminleri elde etmelidir 1072

Besin maddelerindeki eksiklikler hastalıklara yol açar 1073

### 51.2 Hayvanlar Yiyeceklerini Nasıl Yer ve Sindirir? 1074

Herbivorların yiyeceklerinin genellikle enerjisi düşük ve sindirilmesi zordur 1074

Karnivorların avını saptaması, yakalaması ve öldürmesi gerekir 1074

Omurgalı türleri ayırt edici dişlere sahiptir 1074

Sindirim genellikle vücuttaki bir boşluk içerisinde başlar 1075

Boru şeklinde olan sindirim kanalı her bir uçta bir açıklığa sahiptir 1075

Sindirim enzimleri kompleks besin moleküllerini parçalar 1076

### 51.3 Omurgalı Mide-Bağırsak Sistemi Nasıl Çalışır? 1077

Omurgalıların sindirim kanalı iç-içe doku tabakalarından oluşmuştur 1077

Mekanik faaliyet, besinleri sindirim kanalı boyunca hareket ettirir ve sindirime yardım eder 1078

Kimyasal sindirim ağızda ve midede başlar 1079

Mide ülserlerine bir bakteri neden olabilir 1079

Mide kendi içeriğini yavaş yavaş ince bağırsağa salar 1080

Kimyasal sindirimin çoğu ince bağırsakta olur 1081

Besin maddeleri ince bağırsakta emilir 1082

Emilen besin maddeleri karaciğere gider 1083

Su ve iyonlar, kalın bağırsakta emilir 1083

Herbivorlar selülozu sindiren mikroorganizmalara güvenir 1083

### 51.4 Besin Maddelerinin Akışı Nasıl Kontrol Edilir ve Düzenlenir? 1084

Hormonlar birçok sindirim işlevini kontrol eder 1085

Karaciğer yakıt metabolizması moleküllerinin trafiğini yönetir 1085

Besin miktarı alınımının düzenlenmesi önemlidir 1087

## 52 Tuz ve Su Dengesi ve Azot Atılımı 1091

### 52.1 Boşaltım Sistemleri Homeostasisi Nasıl Korur? 1092

Su osmozla hücreye girer ya da hücreyi terk eder 1092

Boşaltım sistemleri hücre dışı sıvının ozmolaritesini ve bileşimini kontrol eder 1093

Hayvanlar ozmokonformer ya da ozmoregülatör olabilir 1093

Hayvanlar iyonik konformer ya da iyonik regülatör olabilirler 1093


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

### 52.2 Hayvanlar Azotu Boşaltım Yoluyla Nasıl Atar? 1094

Hayvanlar birkaç çeşit azotlu atık atar 1094

Çoğu tür birden daha fazla çeşitte azotlu atık üretir 1095

### 52.3 Omurgasız Hayvanların Boşaltım Sistemleri Nasıl Çalışır? 1095

Yassı solucanların protonefridyumları, suyu dışarıya atarken tuzları korur 1095

Halkalı solucanların metanefridyumları sölom sıvısını işler 1096

Böceklerin Malpighi tubülleri, aktif taşımaya bağlıdır 1097

### 52.4 Omurgalılar Su ve Tuz Dengesini Nasıl Korur? 1097

Deniz balıkları suyu korumalıdır 1098

Karasal ortamlarda yaşayan amfibiler ve sürüngenler su kaybedip kurumaktan kaçınmalıdır 1098

Memeliler yüksek oranda konsantre edilmiş idrar üretebilir 1098

Nefron omurgalı böbreğinin işlevsel birimidir 1098

Kan Bowman kapsülü içerisine süzülür 1099

Böbrek tubülleri glomerular süzüntüyü idrara dönüştürür 1100

### 52.5 Memeli Böbreği Konsantre İdrarı Nasıl Oluşturur? 1100

Böbrekler idrarı üretir ve idrar kesesi onu depolar 1100

Nefronlar böbrekte düzenli bir düzenlemeye sahiptir 1100

Glomerular süzüntünün çoğu, proksimal kıvrıntılı tubül tarafından geri emilir 1101

Henle kulpu böbreğin medullasında bir konsantrasyon gradiyenti yaratır 1102

Böbrek tubüllerinin su geçirgenliği su kanallarına bağlıdır 1103

Distal kıvrıntılı tubül idrarın kompozisyonu üzerinde ince ayar yapar 1104

İdrar, toplama kanalında yoğunlaştırılır 1104

Böbrekler asit-baz dengesini düzenlemeye yardım eder 1104

Böbrek yetmezliği diyalizle tedavi edilir 1105

### 52.6 Böbrek Fonksiyonları Nasıl Düzenlenir? 1107

Glomerular süzülme hızı düzenlenir 1107

Kanın ozmolaritesi ve kan basıncı ADH tarafından düzenlenir 1107

Kalp kan basıncının düşmesine yardım eden bir hormon üretir 1109

## 53 Hayvan Davranışları 1113

### 53.1 Davranış Biyolojisinin Kökeni Nedir? 1114

Davranışçıların ilgi odağında koşullanma konusu vardı 1114

Etologların ilgi odağında doğuştan getirilmiş davranışlar vardı 1115

Etologlar davranışın nedenlerine indiler 1116

### 53.2 Genler Davranışı Nasıl Etkileyebilir? 1117

Yetiştirme deneyleri davranışsal fenotiplerin genetik temelli olup olmadığını ortaya koyabilir 1117

Devre dışı bırakma deneyleri özgül genlerin rollerini ortaya çıkarabilir 1117

Davranışlar gen dizisi tarafından kontrol edilir 1118

### 53.3 Davranış Nasıl Gelişir? 1119

Hormonlar, davranışların potansiyelini ve zamanlamasını belirleyebilir 1119

Bazı davranışlar ancak belirli bir zamanda edinilebilir 1120

Kuş ötüşlerinin öğrenilmesinde genetik, basılanma ve hormonal zamanlama rol oynar 1121

Kuşlarda ötüşün zamanlaması ve ortaya çıkışı hormonal kontrol altındadır 1122

### 53.4 Davranış Nasıl Evrimleşir? 1123

Hayvanlar birçok davranışsal seçim yapmak zorundadır 1123

Davranışların bir maliyeti bir de sağladığı yararlar vardır 1123

Maliyet-fayda analizi beslenme davranışına uygulanabilir 1125

### 53.5 Davranışın Altında Hangi Fizyolojik Mekanizmalar Yatar? 1127

Biyolojik ritimler davranışları çevresel döngülerle koordine eder 1127

Hayvanlar yaşadıkları çevrede yollarını bulmak zorundadır 1129

Hayvanlar iletişim kurarken çoklu yöntemlere başvururlar 1131

### 53.6 Sosyal Davranışlar Nasıl Evrimleşir? 1133

Çiftleşme sistemleri her iki eşin uyum gücünü maksimize eder 1134

Uyum gücü yavru vermeden ibaret olmayabilir 1135

Ösosyallik, soy seçiliminden kaynaklanan bir uç örnektir 1136

Grup halinde yaşamanın yararları ve zararları vardır 1137




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



# ÜNİTE ON

# EKOLOJİ


## 54 Ekoloji ve Yaşamın Dağılımı 1140

### 54.1 Ekoloji nedir? 1141

Ekoloji, çevrecilik ile aynı değildir 1141

Ekologlar ekosistemlerin biyotik ve abiyotik bileşenlerini araştırır 1142

### 54.2 İklimler Coğrafik Olarak Niçin Değişiklik Gösterir? 1142

Küresel iklimler güneş kaynaklıdır 1142

Güneş enerjisi girişi atmosferik döngü modellerini belirler 1142

Küresel okyanus döngüsü rüzgar şekilleri tarafından harekete geçirilir 1143

Organizmalar iklimsel değişikliklere uyum sağlar 1144

### 54.3 Biyom Nedir? 1146

Tundra yüksek enlemlerde ve yüksek rakımlarda bulunur 1147

Yaprak dökmeyen ağaçlar boreal ormanlarda hakimdir 1148

Ilıman yaprak döken ormanlar mevsimlerle birlikte değişir 1149

Ilıman otlaklar geniş yayılışlıdır 1150

Sıcak çöller 30° enlem etrafında oluşur 1151

Soğuk çöller yüksek ve kuraktır 1152

Şaparal, sıcak, kurak yazlara ve nemli serin kışlara sahiptir 1153

Dikenli ormanlar ve tropikal savanlar benzer iklimlere sahiptir 1154

Tropikal yaprak döken ormanlar sıcak ovalarda bulunur 1155

Tropikal yaprak dökmeyen ormanlar türce zengindir 1156

Biyom dağılımı sadece sıcaklıkla belirlenmez 1157

### 54.4 Biyocoğrafik Bölge Nedir? 1157

Jeolojik geçmiş, organizmaların dağılımını etkilemiştir 1157

İki bilimsel gelişme biyocoğrafyanın alanını değiştirdi 1159

Kara kütlelerinin birleşmesini biyotik değişim takip eder 1160

Vikariant olaylar dağılım modellerini etkiler 1161

İnsanların biyocoğrafik modeller üzerinde güçlü bir etkisi vardır 1162

### 54.5 Sucul Çevrelerde Yaşam Nasıl Dağılır? 1163

Okyanuslar çeşitli yaşam bölgelerine bölünebilir 1163

Tatlısu ortamları türce zengin olabilir 1164

Nehir ağızları hem tatlısu hem de deniz ortamlarının özelliklerini taşır 1164

## 55 Populasyon Ekolojisi 1167

### 55.1 Ekologlar Populasyonları Nasıl Çalışır? 1168

Ekologlar bireyleri saymak ve izlemek için çeşitli yaklaşımlar kullanırlar 1168

Populasyon yoğunlukları örneklemler üzerinden hesaplanabilir 1169

Populasyonlar yaş yapısına ve dağılım modellerine sahiptir 1169

Populasyon büyüklüğündeki değişiklikler tekrarlanan yoğunluk ölçümlerinden tahmin edilebilir 1171

Hayat tabloları demografik olayları takip eder 1171

### 55.2 Çevresel Koşullar Yaşam Öykülerini Nasıl Etkiler? 1173

Hayatta kalma ve üretkenlik, bir populasyonun doğal artış hızını belirler 1173

Yaşam öyküsü özellikleri çevre koşullarıyla değişir 1173

Yaşam öyküsü özellikleri türler arası etkileşimlerden etkilenir 1174

### 55.3 Populasyon Yoğunluğunu Sınırlayan Faktörler Nelerdir? 1174

Bütün populasyonlar üstel büyüme potansiyeline sahiptir 1174

Bir populasyon taşıma kapasitesine yaklaştığı zaman lojistik büyüme görülür 1175

Populasyon büyümesi, yoğunluğa bağlı veya yoğunluğu bağlı olmayan faktörler tarafından sınırlandırılabilir 1176

Farklı populasyon düzenleme faktörleri, farklı yaşam öykülerine neden olur 1176

Bazı faktörler bazı türlerin diğerlerinden niçin daha yüksek populasyon yoğunluğuna ulaştığını açıklar 1176

Evrimsel geçmiş türlerin bolluğunu açıklayabilir 1178

### 55.4 Habitat Çeşitliliği Populasyon Dinamiklerini Nasıl Etkiler? 1178

Birçok populasyon ayrılmış habitat parçalarında yaşar 1178

Koridorlar alt populasyonların varlığını sürdürmesine izin verir 1179

### 55.5 Populasyonlar Bilimsel Bir Şekilde Nasıl Yönetilir? 1180

Populasyon yönetim planları yaşam öyküsü stratejilerini hesaba katmalı 1180

Populasyon yönetim planları populasyon dinamiklerinin ilkeleri tarafından yönlendirilmeli 1180

İnsan populasyonun artışı, üstel artış şeklindedir 1181




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

## 56 Türler Arası Etkileşimler ve Birlikte Evrim 1185

### 56.1 Ekologlar Ne Tür Etkileşimleri Çalışırlar? 1186

Türler arası etkileşimler birkaç kategori içinde gruplara ayrılabilir 1186

Etkileşimlerin bazı türleri birlikte evrimle sonuçlanır 1188

### 56.2 Antagonistik Etkileşimler Nasıl Evrimleşir? 1188

Av-avcı etkileşimleri çeşitli adaptasyonlara neden olur 1189

Herbivor beslenme yaygın bir etkileşimdir 1190

Mikroparazit-konak etkileşimleri patojenik olabilir 1192

Çoğu ektoparazit konaklarının üzerinde tutunmak için adaptasyonlara sahiptir 1193

### 56.3 Mutualistik Etkileşimler Nasıl Evrimleşir? 1194

Bitkiler ve tozlaştırıcılar polen taşınması için besin takas ederler 1194

Bitkiler ve meyve yiyiciler tohum taşınımı için besin değiş tokuşu yaparlar 1196

Bazı mutualistik ortaklar korunma ya da taşınma için besin takas eder 1196

Bazı mutualistik ortaklar savunma için besinlerini ya da barınaklarını değişirler 1196

### 56.4 Rekabetin Sonuçları Nelerdir? 1198

Bütün türler kaynakları paylaştığından, rekabet yaygın bir etkileşimdir 1198

Engelleme rekabeti habitat kullanımını kısıtlayabilir 1198

Kaynak tüketimi yoluyla rekabet bir arada yaşamaya neden olabilir 1198

Türler bir kaynak için dolaylı olarak rekabet edebilir 1199

Tüketiciler rekabetin sonucunu etkileyebilir 1199

Rekabet bir türün nişini belirleyebilir 1199

## 57 Komünite Ekolojisi 1203

### 57.1 Ekolojik Komüniteler Nelerdir? 1204





Komünitelere enerji birincil üreticilerle girer 1204

Tüketiciler çeşitli enerji kaynaklarını kullanır 1205

Daha yüksek trofik düzeylerde daha az sayıda birey ve daha az miktarda biyokütle desteklenebilir 1206

Verimlilik ve tür zenginliği birbiriyle bağlantılıdır 1206

### 57.2 Türler Arasındaki Etkileşimler Komünite Yapısını Nasıl Etkiler? 1208

Tür etkileşimleri, trofik ardışıklığa yol açabilir 1208

Kilit taşı türler geniş kapsamlı etkilere sahiptir 1209

### 57.3 Ekologlar Tür Çeşitliliğinin Hangi Modellerini Gözlemler? 1210

Bir komünitenin çeşitliliği çeşitlilik indeksi ile ölçülebilir 1210

Çeşitlilikte enlemlere göre değişimler her iki yarımkürede de gözlenmektedir 1211

Ada biyocoğrafyası teorisi tür zenginliğinin bir dengeye ulaşacağını ileri sürer 1212

### 57.4 Bozulmalar Ekolojik Komüniteleri Nasıl Etkiler? 1214

Süksesyon, bir bozulmanın ardından bir komünitedeki değişimin öngörülebilir bir modelidir 1214

Hem kolaylaştırma ve hem de inhibisyon süksesyonu etkiler 1215

Döngüsel süksesyon, periyodik bozulmalara karşı uyum sağlamayı gerektirir 1216

Heterotrofik süksesyon farklı komüniteler yaratır 1216

### 57.5 Tür Zenginliği Komünite Kararlılığını Nasıl Etkiler? 1217

Türce zengin komüniteler kaynakları daha etkin kullanırlar 1217

Çeşitlilik, verimlilik ve kararlılık, doğal ve yönetilen komüniteler arasında farklılık gösterir 1218

## 58 Ekosistemler ve Küresel Ekoloji 1221

### 58.1 Küresel Ekosistemin Bölümleri Nelerdir? 1222

Ekosistemlerde enerji akışı ve madde döngüsü 1222

Atmosfer Dünya yüzeyinin yakınında sıcaklıkları düzenler 1223

Okyanuslar diğer bölümlerden gelen maddeleri kabul eder 1224

Su, göllerde ve akarsulardan hızla hareket eder 1225

Karalar Dünya yüzeyinin yaklaşık dörtte birini kaplar 1226

### 58.2 Enerji, Küresel Ekosistemde Nasıl Akar? 1227

Enerji akışının coğrafik dağılımı eşit değildir 1227

İnsan etkinlikleri enerji akışını değiştirir 1228

### 58.3 Maddeler, Küresel Ekosistemde Nasıl olaşır? 1229

Su, maddeleri bir bölümden diğerine taşır 1229


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

Yangın, elementlerin başlıca hareket ettiricisidir 1230
İnsan etkinlikleri karbon döngüsünü değiştirmektedir 1230
Azot döngüsünde yakın zamandaki son bozulmalar ekosistemleri olumsuz etkilemektedir 1232
Fosil yakıtların yakılması kükürt döngüsünü etkiler 1234
Atmosfer küresel fosfor döngüsüne katkı yapmaz 1235
Diğer biyojeokimyasal döngüler de önemlidir 1236
Biyojeokimyasal döngüler birbiriyle etkileşirler 1236

58.4 Ekosistemler Ne Tür Hizmetler Verirler? 1237

58.5 Ekosistemler Sürdürülebilir Şekilde Nasıl Yönetilebilir? 1238

59 Koruma Biyolojisi 1242

59.1 Koruma Biyolojisi Nedir? 1243
Koruma biyolojisi biyoçeşitliliği korumayı ve yönetmeyi amaçlar 1243
Biyoçeşitlilik insan toplumu için büyük bir öneme sahiptir 1244

59.2 Biyologlar Biyoçeşitlilikteki Değişimleri Nasıl Tahmin Eder? 1245
Biyoçeşitlilik konusundaki bilgimiz tam değildir 1245
İnsan aktivitelerinin biyoçeşitlilik üzerine etkileri tahmin edilebilir 1246

59.3 Türlerin Varlığını Tehdit Eden Faktörler Nelerdir? 1247
Türler, bozulma, tahribat ve habitatlarının parçalanmasıyla tehlikeye atılırlar 1247
Aşırı tüketim birçok türü yok olmaya sürükler 1248
İstilacı predatörler, rekabetçiler ve patojenler birçok türü tehdit etmektedir 1249
Hızlı iklim değişimi türlerin yok olmasına yol açabilir 1249

59.4 Biyologlar Biyoçeşitliliği Korumak İçin Hangi Stratejileri Kullanırlar? 1251
Koruma alanları habitatları korur ve aşırı tüketimi engeller 1251
Bozulmuş ekosistemler restore edilebilir 1252
Bozulma modellerinin bazen restore edilmesi gerekir 1253
Ticareti sonlandırma bazı türlerin korunması için çok önemlidir 1254
Egzotik türlerin istilaları kontrol edilmeli ya da engellenmeli 1254
Biyoçeşitliliğin piyasa değeri olabilir 1255
Basit değişiklikler biyoçeşitliliği korumaya yardımcı olabilir 1256
Hapsedilerek uygulanan yetiştirme programları birkaç türü koruyabilir 1257
Samuel Plimsoll'un Mirası 1257

Ek A: Ek A: Canlıların Soy Ağacı 1260

Ek B: Bazı Ölçü Birimlerinin Biyolojide Kullanımı 126

Deneme Testlerinin Cevapla[illegible] 1

Sözlük G-1

Şekil Alıntıları C-1

Dizin I-1

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

# Yaşam

## Biyoloji Bilimi

DOKUZUNCU BASKIDAN ÇEVİRİ

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

# 1 Yaşamın Çalışılması

## Kurbağalar neden vıraklar?

Amfibiler–sukurbağaları, kara kurbağaları ve semenderler- çok uzun zamandan beri yeryüzündeler. Dinozorların gelip, gittiğini gördüler. Ancak bugün dünyadaki amfibi populasyonu ciddi ölçüde azalmakta ve yeryüzündeki amfibi türlerinin üçte biri yok olma tehlikesi ile karşı karşıya bulunmaktadır. Niçin?

Biyologlar gözlemler ve deneyler yaparak bu soruyu cevaplamaya çalışıyorlar. Çok sayıda etmen bunun nedeni olabilir. Muhtemel nedenlerden biri de tarımda kullanılan pestisitler ve herbisitler olabilir. Bu kimyasalların çoğunun test edildiği çeşitli çalışmalar, gerçekte kullanılan konsantrasyonların amfibileri öldürmediğini gösterdi. Ancak, Berkeley'deki Kaliforniya Üniversitesi'nde biyolog olan Tyrone Hayes araştırmayı derinleştirdi.

Hayes, yeryüzünde en yaygın olarak kullanılan herbisit ve temiz sulardaki en yaygın kirletici olan atrazin üzerinde yoğunlaştı. Amerika Birleşik Devletleri'ndeki tarlalara her yıl 140 milyon kilogramdan fazla atrazin uygulanmakta ve bu herbisit en az 20 ülkede daha kullanılmaktadır. Atrazin birçok amfibinin çiftleştiği ve binlerce iribaşın tarlalardan gelen suların karıştığı kanallarda, göletlerde ve akarsularda yüzdüğü mevsim olan baharda uygulanır.

Hayes ve arkadaşları, sukurbağası larvalarını laboratuvarda atrazin içermeyen ve milyarda 0.01- 25 pay (ppb) arasında değişen konsantrasyonlarda atrazin içeren su içinde yetiştirdiler. Amerika Birleşik Devletleri, Çevre Koruma Ajansı çevredeki 10 ile 20 ppb arasındaki atrazin düzeylerini önemsememekte ve içme sularındaki 3 ppb atrazin düzeyini güvenli kabul etmektedir. Iowa'daki yağmur suyunda ölçülen atrazin miktarı 40 ppb olarak bulunmuştur. Atrazin kullanımının yasak olduğu İsviçre'de bu kimyasalın yağmur suyundaki miktarı yaklaşık 1 ppb olarak ölçülmüştür.

Hayes'in laboratuvarında, 0.1 ppb gibi çok düşük konsantrasyonların bile iribaş larvalarının gelişimi üzerinde çok ciddi etkisi olmuş ve bu miktardaki atrazin erkekleri dişileştirmiştir. Bu larvalardan gelişen bazı ergin erkeklerde çiftleşme çağrılarında kullanılan ses organlarının normalden daha küçük olduğu, dişi eşey organlarının geliştiği ve testisler içinde yumurtaların olgunlaştığı bulunmuştur. Diğer çalışmalarda 25 ppb atrazin ile muamele edilen normal ergin erkek sukurbağalarında testosteron üretimi on misli azalmış ve sperm üretimi durmuştur. Gelişimsel ve hormonal bu değişimlerin sukurbağalarının çiftleşme ve üreme kapasiteleri üzerindeki yıkıcı etkilerini tahmin edebilirsiniz.

Ancak Hayes'in deneyleri, laboratuvarda kullanılmak üzere üretilmiş sukurbağası türü ile yine laboratuvarda gerçekleştirilmişti. Aynı sonuçlar doğada da olacak mıydı? Bunu anlamak için Hayes ve öğrencileri su örnekleri alarak ve sukurbağası toplayarak Utah'dan Iowa'ya kadar seyahat ettiler. Su örneklerini atrazin açısından analiz ettiler ve sukurbağalarını incelediler. Sukurbağaları sadece tek bir bölgede, yani atrazin saptanmayan su içinde normaldi; diğer



**Kurbağalar Ciddi Sorunlarla Karşı Karşıya** Ekvator'da yaşayan bu minik yaprakkurbağası (*Agalychnis calcarifer*) gibi çok sayıda kurbağa türü yok olma tehlikesi ile karış karşıya bulunmaktadır. Yeryüzündeki amfibi populasyonlarının azalmasına yol açan muhtemel nedenler geniş çaplı bilimsel araştırmalara konu olmaktadır.

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



**Bir Biyolog İş başında** Tyrone Hayes South Carolina'daki büyük Congaree Bataklığı yakınında kaplumbağalar, yılanlar, sukurbağaları ve karakurbağaları toplayarak büyüdü. Şimdi Berkeley'deki California Üniversitesi'nde biyoloji profesörü olan Hayes'in laboratuvarında 3,000'den fazla kurbağa var; bu kurbağaların hormonal gelişimi üzerine çalışmalar yapılıyor.

bütün bölgelerdeki erkek sukurbağalarının eşey organlarında anomaliler vardı.

Diğer biyologlar gibi Hayes de gözlemler yaptı. Bu gözlemlere dayanarak tahminlerde bulundu ve tahminlerini test etmek için deneyler tasarlayarak, bu deneyleri gerçekleştirdi. Hayes'in deney sonuçlarından bazıları bu bölümün sonunda açıklanmıştır. Bu sonuçlar sadece amfibiler üzerinde değil, insanların da dahil olduğu diğer hayvanlar üzerinde de dikkate değer etkiler ortaya çıkarabilecek niteliktedir.

**BU BÖLÜMDE** canlı organizmaların en yaygın özelliklerini tanımlayarak inceleyecek ve bu özellikleri tüm biyolojiyi belirleyen temel ilkeler kapsamı içine yerleştireceğiz. Daha sonra canlılığın nasıl evrimleştiğinin kısa özetini verecek ve yeryüzündeki farklı organizmaların birbirleri ile nasıl akraba olduklarını göreceğiz. Bundan sonra da biyolojik soruların konuları ve bilimsel yöntem üzerinde duracağız. En sonunda da biyologlar tarafından keşfedilen bilgilerin toplumsal politikaları nasıl etkilediğini ele alacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


1.1 Biyoloji Nedir?
1.2 Dünya Üzerindeki Tüm Canlılar Birbirleriyle Nasıl Akrabadır?
1.3 Biyologlar Canlıları Nasıl İnceler?
1.4 Biyoloji Toplumsal Politikaları Nasıl Etkiler?


# 1.1 Biyoloji Nedir?

**Biyoloji**, canlı organizmaları inceleyen bilimdir. Biyologlar "canlı varlıkları", yaklaşık 4 milyar yıl önce evrimleşmiş birhücreli bir atadan türemiş olan çok çeşitli organizmalar olarak tanımlarlar. Canlı organizmalar ortak ataya sahip olmaları nedeniyle, cansız dünyada bulunmayan birçok ortak özelliği paylaşırlar. Canlı organizmalar;

- bir ya da çok hücreden oluşurlar
- genetik bilgi taşırlar
- kendilerini çoğaltmak için genetik bilgiyi kullanırlar
- genetiksel olarak akrabadırlar ve evrimleşmişlerdir
- çevrelerinden aldıkları molekülleri yeni biyolojik moleküllere dönüştürebilirler
- çevrelerinden enerji özütleyebilir ve bu enerjiyi biyolojik işleri yapmak için kullanabilirler
- kendi iç ortamlarını düzenleyebilirler

Bununla birlikte bu basit liste, canlılığın olağanüstü karmaşıklık ve çeşitliliğini tam olarak yansıtmamaktadır. Bazı canlı formları, bu özelliklerin tümünü yaşamları boyunca sergilemeyebilir. Örneğin, bir çöl bitkisinin tohumu yıllarca çevreden enerji özütlemediği, molekülleri dönüştürmediği, iç ortamını denetlemediği ya da üremediği halde yine de canlıdır.

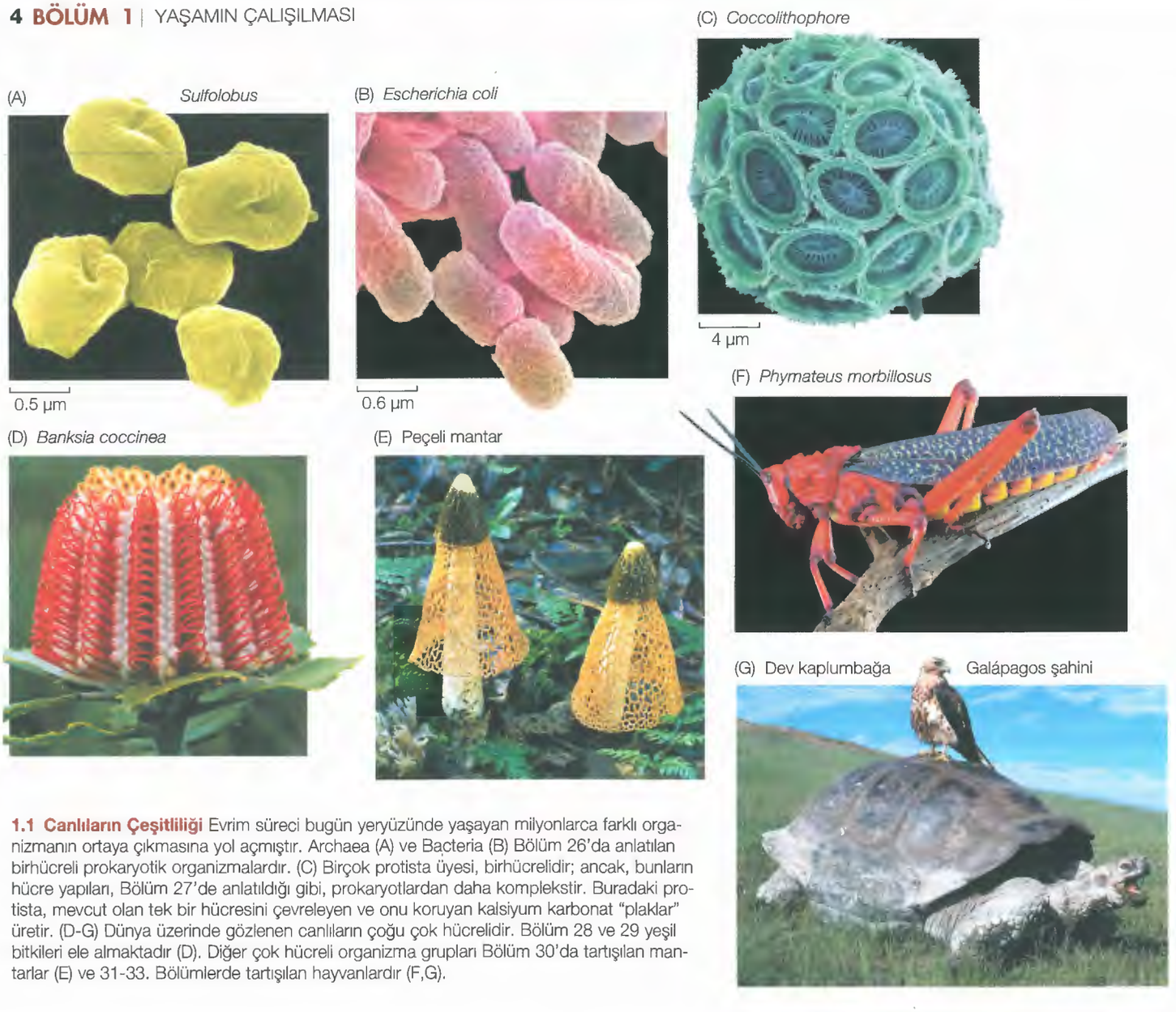
Peki virüslerin durumu nedir? Virüsler hücre yapısında değildir ve kendilerine ait fizyolojik işlevler yapmazlar; kendileri adına bu işleri yapmaları için konakçı hücreleri kullanmaları gerekir. Ancak virüsler genetik bilgi içerir, mutasyona uğrar ve evrimleşirler (bilindiği gibi, evrimleşen grip virüsleri onlarla savaşabilmek için geliştirilen aşıların da sürekli olarak değiştirilmesini gerektirmektedir.) Virüslerin var olabilmesi hücrelere bağlıdır ve büyük bir ihtimalle virüsler, hücresel canlı formlardan evrimleşmişlerdir. O halde virüsler canlı mıdır? Bu konuda ne düşünüyorsunuz?

Bu kitap canlıların özelliklerini, bu özelliklerin organizmalar arasında nasıl değiştiğini, nasıl evrimleştiklerini ve organizmaların hayatta kalmasını ve üremesini sağlamak için nasıl işbirliği içinde çalıştıklarını ortaya koymaktadır. *Evrim* biyolojinin ve dolayısıyla bu kitabın temel konusudur. Canlı sistemler, hayatta kalış ve üremedeki farklılıklar aracılığı ile evrimleşmiş ve Dünya üzerindeki çok farklı ortamlara uyum sağlamışlardır. Evrim süreci bugün yeryüzünde gördüğümüz muazzam çeşitliliği yaratmıştır.

### Hücreler canlılığın temel birimleridir

Bundan sonraki üç bölümde canlılık öğretisinin kimyasal temellerini ortaya koyacak, daha sonraki bölümlerde ise hücrelere geri dönerek onların yaşama, üreme, yaşlanma ve ölüm süreçlerini inceleyeceğiz. Bazı organizmalar *birhücreli*dir ve

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




**1.1 Canlıların Çeşitliliği** Evrim süreci bugün yeryüzünde yaşayan milyonlarca farklı organizmanın ortaya çıkmasına yol açmıştır. Archaea (A) ve Bacteria (B) Bölüm 26'da anlatılan birhücreli prokaryotik organizmalardır. (C) Birçok protista üyesi, birhücrelidir; ancak, bunların hücre yapıları, Bölüm 27'de anlatıldığı gibi, prokaryotlardan daha komplekstir. Buradaki protista, mevcut olan tek bir hücresini çevreleyen ve onu koruyan kalsiyum karbonat "plaklar" üretir. (D-G) Dünya üzerinde gözlenen canlıların çoğu çok hücrelidir. Bölüm 28 ve 29 yeşil bitkileri ele almaktadır (D). Diğer çok hücreli organizma grupları Bölüm 30'da tartışılan mantarlar (E) ve 31-33. Bölümlerde tartışılan hayvanlardır (F,G).

canlılığın tüm işlevlerini gerçekleştiren tek bir hücreden oluşurlar (**Şekil 1.1A-C**). Diğer canlılar ise *çok hücreli*dir ve farklı işlevler için özelleşmiş çok sayıda hücreden oluşurlar (**Şekil 1.1D-G**). Virüsler ise hücresel organizmalara bağımlı olmalarına rağmen, *hücre yapısında değildir*.

Hücrelerin keşfi, Hollandalı gözlük yapımcısı Hans ve Zaccharias Janssen (baba ve oğul) tarafından 1590'larda mikroskobun icadı ile mümkün olmuştur. Hollandalı Antony van Leeuwenhoek ve İngiliz Robert Hooke 1600'lerin ortası ve sonlarında, Janssen'in bulduğu teknolojiyi geliştirerek bunu canlı organizmaları incelemek için kullanmıştır. Van Leeuwenhoek, bir damla havuz suyunun birhücreli organizmalar içerdiğini keşfetmiş, uzun yaşamı boyunca yaptığı araştırmalarla mikroskobunu sürekli olarak geliştirmiş ve çok sayıda başka buluş yapmıştır. Hooke, bitki parçalarını mikroskobuna yerleştirmiş ve bunların tekrarlanan birimlerden oluştuğunu gözlemleyerek bu birimlere *hücre* adını vermiştir (**Şekil 1.2**). Hooke 1676'da van Leeuwenhoek'un "ishal şikayeti olduğunda dışkısında çok sayıda küçük hayvan gördüğü halde, iyileştiğinde bunların hiçbirini görmediğini" yazmıştı. Bu basit gözlem, bakterilerin keşfini temsil eder -ve bilim insanlarının bazı şeyleri niçin yaptıkları konusunda diğer insanları hayrete düşürür.

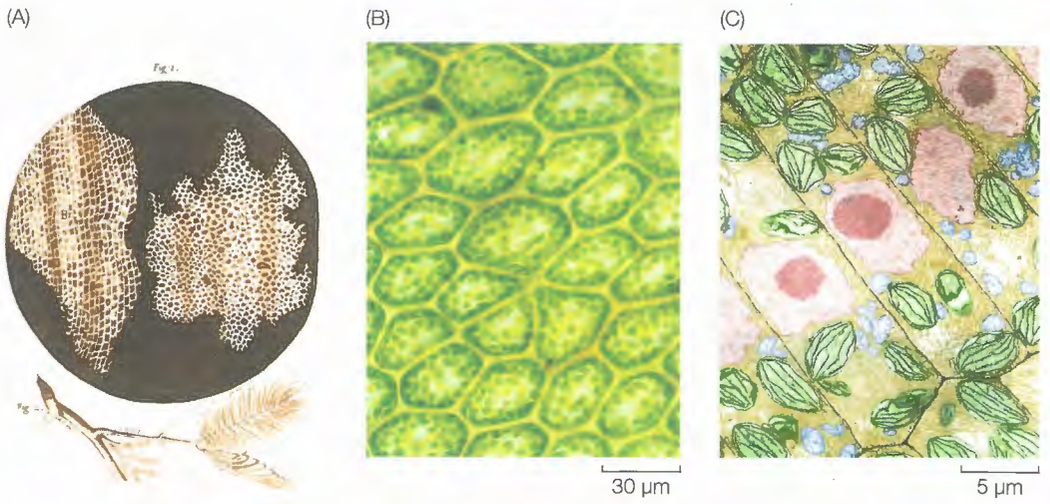
Hücre araştırmalarının önemli ölçüde gelişmesinden önce, yüz yıldan fazla bir zaman geçti. Alman biyolog Matthias Schleiden ve Belçika'lı Theodor Schwann, 1838'de bir akşam yemeği sırasında bitki ve hayvan dokuları üzerinde kendi yaptıkları çalışmalar hakkında sohbet ederken, gözlemlerindeki benzerlikleri fark ettiler ve bitki ve hayvanlardaki temel yapısal elemanların aynı olduğu sonucuna vardılar. Ulaştıkları sonucu **hücre teorisi** olarak formüle ettiler. Hücre teorisi şunları önerir:

- Tüm canlı organizmaların temel yapısal ve fizyolojik birimleri hücrelerdir.
- Hücreler hem tek başlarına var olan birimler, hem de daha kompleks organizmaların yapısal birimleridir.

Ancak Schleiden ve Schwann, aynı zamanda (yanlış olarak) hücrelerin, bir tuz çözeltisindeki kristal oluşumuna benzer şekilde, cansız materyallerin kendiliğinden bir araya gelmesiyle

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

**1.2 Hücreler Canlıların Yapıtaşıdır**
Mikroskopların geliştirilmesi, gözlemlerine dayanarak hücre kavramını öne süren Robert Hooke gibi on yedinci yüzyıl bilim adamlarının önüne mikrobiyal dünyayı açmıştır. (A) Hooke, bir bitki dokusu (mantar) kesitindeki hücreleri, optik mikroskobu ile gördüğü şekilde çizdi. (B) Modern optik ya da "ışık" mikroskobu, bir yapraktaki hücrelerin ayrıntılarını ortaya çıkarır. (C) Tansmisyon elektron mikroskoplar (TEMler) bilim insanlarının daha da küçük objeleri görmelerine izin verir. TEM görüntüleri renkli değildir; buradaki renkli sumercimeği hücreleri siyah-beyaz mikrografın daha sonra renklendirilmesiyle elde edilmiştir.




ortaya çıktıklarına inanıyordu. Bu sonuç, o dönemdeki yaygın görüş olan ve canlıların cansızlardan -yani farelerin kirli giysilerden, kurtçukların ölü hayvan etlerinden ya da sineklerin havuz suyundan- kendiliğinden ortaya çıktığını öneren kendiliğinden oluşma (spontan generasyon) görüşü ile uyumluydu.

Bu tartışma, Fransız Bilimler Akademisi'nin spontan generasyonun doğru mu yoksa yanlış mı olduğunu kanıtlayacak en iyi deney için bir yarışmaya sponsor olduğu 1859 yılına kadar devam etti. Ödülü kazanan kişi, büyük Fransız bilim adamı Louis Pasteur oldu. Pasteur, havadaki kir ve toza maruz bırakılan steril besiyeri içinde mikroorganizma kültürü oluştuğu halde, doğrudan hava ile temas etmeyen benzer bir kap içindeki steril besiyerinin steril kaldığını gösterdi (bakınız Şekil 4.7). Pasteur'ün deneyi, besiyerinin enfekte olma nedeninin havadaki mikroorganizmalar olduğunu kanıtlamasa da, yeni canlıların ancak daha önceki canlılardan yaratılabileceği sonucunu destekledi.

Bugün bilim insanları, hücrelerin daha önce var olan hücrelerden geldiği ve organizmaların işlevsel özelliklerinin onların hücresel özelliklerinden kaynaklandığı gerçeğini kabul ederler. Her çeşit hücre hem temel mekanizmaları paylaştığı, hem de milyarlarca yıl öncesinde ortak ataya sahip oldukları için modern hücre teorisine bazı eklemeler yapılmıştır:

- Tüm hücreler, daha önce var olan hücrelerden gelir.
- Tüm hücreler, kimyasal bileşim açısından benzerdir.
- Canlılardaki kimyasal tepkimelerin çoğu, hücrelerdeki sulu çözelti içinde gerçekleşir.
- Hücre bölünmesi sırasında genetik bilginin tümü replike edilir ve aktarılır.
- Virüsler hücresel yapıdan yoksun olmakla birlikte, hücresel organizmalara bağımlıdırlar.

Schleiden ve Schwann'ın hücre teorisinin temellerini attığı dönemde Charles Darwin de organizmaların nasıl evrimsel değişiklik geçirdiklerini anlamaya başlıyordu.

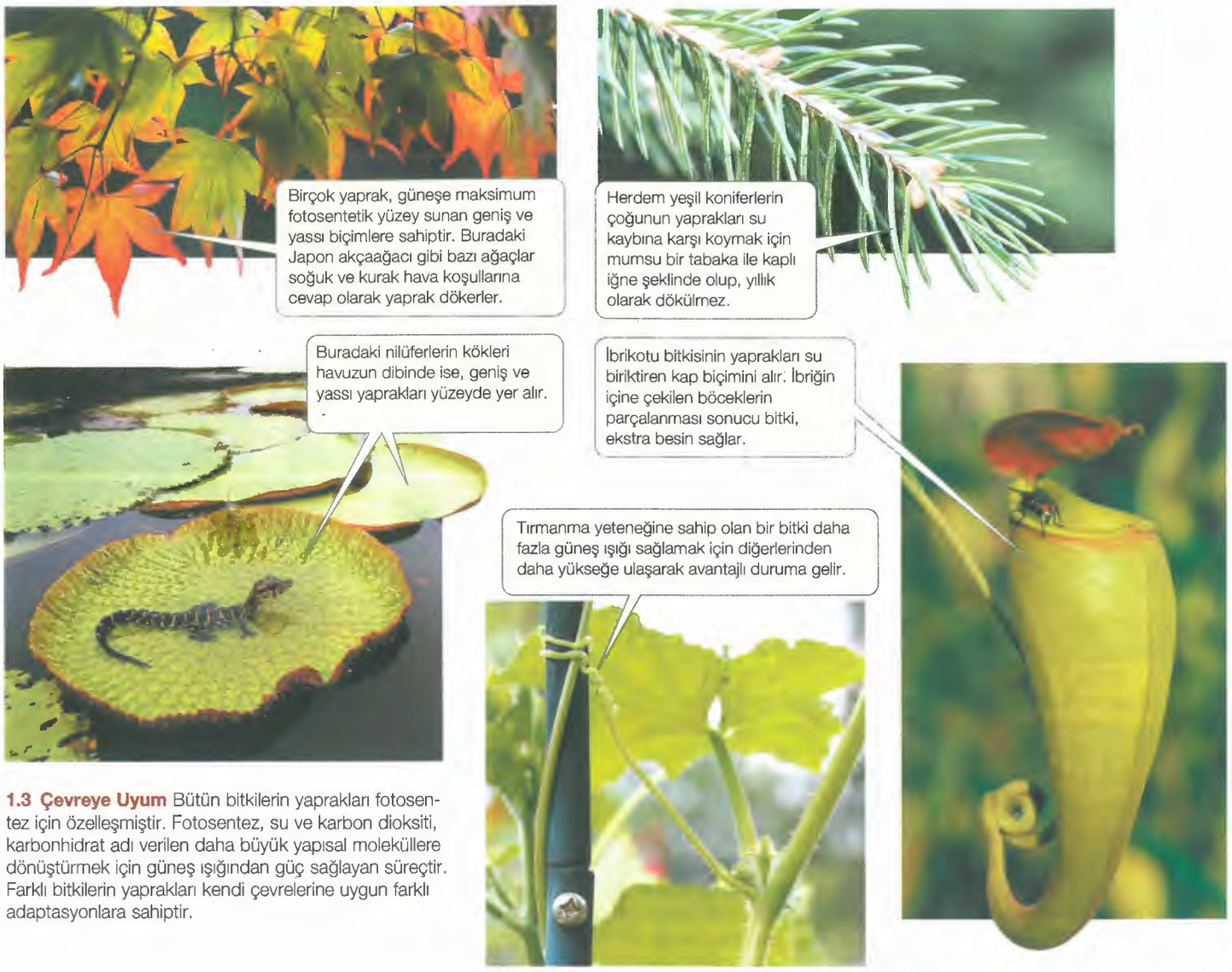
## Tüm canlılar ortak bir evrimsel tarihi paylaşır

**Evrim** -biyolojik populasyonların genetik yapısında zaman içinde ortaya çıkan değişim-biyolojideki temel birleştirici ilkedir. Charles Darwin evrime ilişkin gerçek kanıtları *On the Origin of Species* (Türlerin Kökeni) adlı kitabında 1859'da ortaya koydu. O günden bu yana biyologlar Darwin'in tüm canlı organizmaların ortak bir atadan türediğini öneren teorisini destekleyen büyük miktarda veri topladılar. Darwin evrimsel değişiklik oluşturan en önemli süreçlerden birini önerdi. Bir populasyondaki bireylerin hayatta kalış ve üreme açısından farklılıklar taşımasının, canlı evriminin en büyük sorumlusu olduğunu ileri sürdü ve bu olgu için **doğal seleksiyon** terimini kullandı.

Darwin canlı organizmaların ortak atalardan türediğini ve dolayısıyla birbirleri ile akraba olduklarını öne sürmüş olsa da, genetik kalıtımın mekanizmalarını bilme avantajına sahip değildi. Buna rağmen, yavruların ebeveynlerine benzediğini gözlemledi ve dolayısıyla bu gibi mekanizmaların olması gerektiğini tahmin etti. Bu basit gerçek **tür** kavramı için temel oluşturur. Türün kesin tanımı karmaşık bir konu olmakla birlikte, en yaygın kullanımıyla tür, çiftleştiklerinde canlı ve üreten yavrular oluşturabilen organizma grubu anlamına gelir.

Ancak yavrular, ebeveynlerinden farklıdır. Bir bitki ya da hayvan türünün herhangi bir populasyonu varyasyon gösterir ve eğer belirli bir özelliğe sahip bireyleri çiftleştirmek için seçerseniz, bu özelliğin bu çiftin yavrularında bulunma ihtimali, genel populasyonyondan fazla olacaktır. Darwin de bizzat güvercinleri çiftleştiriyordu ve güvercin tutkunlarının çok farklı tüylere, gaga biçimlerine ya da vücut boyutlarına sahip yavrular üretmek için damızlık çiftleri nasıl seçtiklerini biliyordu (bakınız Şekil 21.2). Eğer insanlar hayvanları evcilleştirirken belirli özellikleri seçebiliyorlarsa, benzer bir sürecin doğada da işlevsel olabileceğini düşündü; dolayısıyla *doğal seçilim* terimi, yapay (insan eliyle yapılan) seçilimin karşıtıdır.

Doğal seleksiyon nasıl iş görür? Darwin, hayatta kalış ve üreme başarılarındaki farklı ihtimallerin bu işi başardığını önerdi. Onun düşüncesine göre, bitki ve hayvanların üreme kapasiteleri, eğer kısıtlanmamışsa, populasyonların sınırsız ölçüde büyümesiyle sonuçlanacaktır; oysa doğada böyle sınırsız bir büyüme gözlemlemeyiz; pek çok türde yavruların sadece küçük bir oranı hayatta kalabilir ve ürer. Dolayısıyla, sahibinin hayatta kalış ve üremesinde çok küçük bile olsa bir artış sağlayabilen herhangi bir özellik, populasyonda yaygınlaşacaktır.




**1.3 Çevreye Uyum** Bütün bitkilerin yaprakları fotosentez için özelleşmiştir. Fotosentez, su ve karbon dioksiti, karbonhidrat adı verilen daha büyük yapısal moleküllere dönüştürmek için güneş ışığından güç sağlayan süreçtir. Farklı bitkilerin yaprakları kendi çevrelerine uygun farklı adaptasyonlara sahiptir.

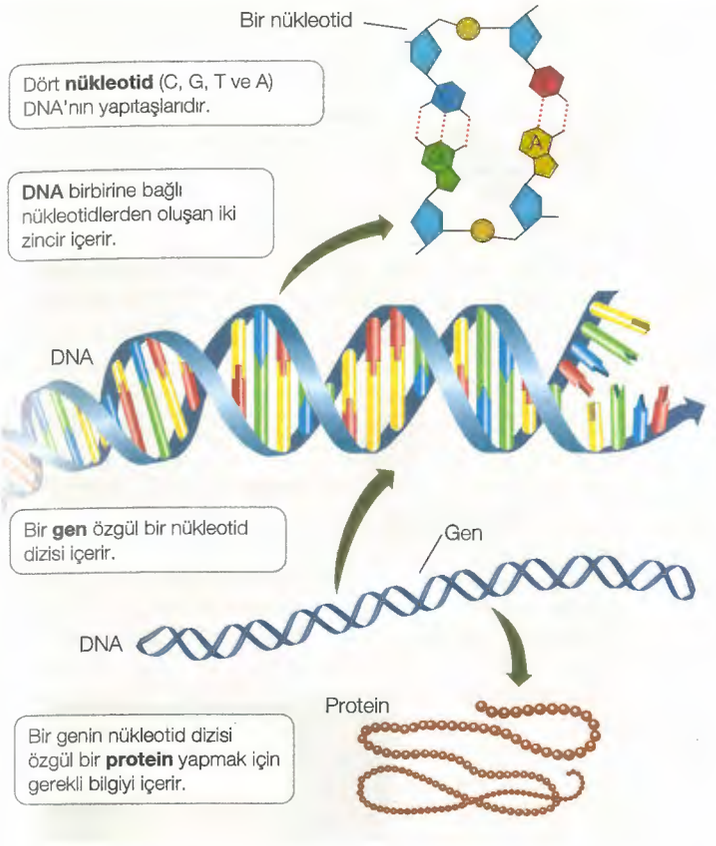
Belirli bazı özelliklere sahip organizmalar, özel bazı koşullar altında en iyi şekilde hayatta kalıp, üreyebilmeleri nedeniyle, doğal seçme **adaptasyonlar**a yol açar. Adaptasyonlar, bir organizmanın yaşadığı çevredeki hayatta kalış ve üreme şansını artıran yapısal, fizyolojik ya da davranışsal özelliklerdir **(Şekil 1.3)**. Doğal seçilime ek olarak, eşeysel seçilim (eş seçimine bağlı seleksiyon) ve genetik sürüklenme (bir populasyondaki gen frekanslarının şansa bağlı olarak rasgele dalgalanması) gibi evrimsel süreçler de çeşitli adaptasyonların ortaya çıkmasına katkı yapar.

Eğer tüm hücreler, daha önce var olan hücrelerden geliyorsa ve Dünya üzerindeki farklı organizma türlerinin tümü ortak bir atadan türemiş farklı modifikasyonlar aracılığı ile birbirleri ile akraba ise, ebeveynden yavru hücrelere ve ebeveyn organizmalardan yavrularına geçen bilginin kaynağı nedir?

## Biyolojik bilgi tüm organizmaların ortak genetik dilinde mevcuttur

Hücreler organizmaların temel yapısal birimleridir, ama tek bir hücre bile, birçok hücre-içi yapıya ve bilgiye dayanan çok sayıda işleve sahip olduğu için, kompleks bir birimdir. Bir hücrenin işlevsel olabilmesi ve diğer hücrelerle etkileşebilmesi için gerekli bilgi, hücrenin içerdiği DNA moleküllerinin tümünün toplamı olan **genom**da yer alır. **DNA** (deoksiribonükleik asit) molekülleri, **nükleotidler** adı verilen dört farklı alt birimin uzun dizilerinden oluşmuştur. Nükleotidlerin dizilimi genetik bilgi içerir. **Genler**, hücrenin **proteinler**ini yapmak için kullandığı bilgiyi kodlayan özgül DNA parçalarıdır **(Şekil 1.4)**. Protein molekülleri hücre içindeki kimyasal tepkimeleri yönetir ve organizma yapısının büyük kısmını oluşturur.

Bir kitap ile analoji yapmak gerekirse, DNA'nın nükleotidleri alfabenin harfleri gibidir. Protein molekülleri kitabın cümlelerine benzer. Yapıları oluşturan ve biyokimyasal süreçleri kontrol eden protein kombinasyonları ise, kitaptaki paragrafların yerini tutar. Özgül işlevlere (örneğin sindirim ya da taşıma gibi) sahip farklı sistemler halinde organize olmuş yapılar ve süreçler kitabın bölümlerini, kitabın tümü ise organizmayı temsil eder. Eğer dört nükleotidi temsil eden dört harfi kullanarak kendi genomunuzu yazmak isteseniz, 3 milyardan fazla harf kullanırsınız. Şimdi okuduğunuz yazı tipini kullanırsanız, genomunuz, bu kitabın boyutlarına sahip bin adet kitabı kapsayacaktır. Doğal seçilimi de içeren evrim mekanizmaları, yaşam kütüphanesindeki tüm kitapların yazarları ve editörleridir.




**1.4 DNA Canlıların Belirleyicisidir** Canlıyı belirleyen talimatlar, DNA moleküllerinin nükleotid dizisinde kodlanmıştır. DNA'daki özgül nükleotid dizileri genleri oluşturur. İnsanlardaki ortalama bir gen 16.000 nükleotid uzunluğundadır. Her bir gendeki bilgi, hücrenin özgül bir proteini üretmesi için gerekli olan bilgiyi sağlar.

Çok hücreli bir organizmanın hücreleri aynı genoma sahip olmakla birlikte, farklı hücreler farklı işlevlere sahiptir ve farklı yapılar oluştururlar -kasılma proteinleri kas hücreleri, hemoglobin kırmızı kan hücreleri, sindirim enzimleri sindirim kanalı hücreleri içinde oluşur vs gibi. Dolayısıyla, bir organizma içindeki farklı hücre tipleri genomun farklı kısımlarını ifade etmek zorundadır. Hücrelerin kompleks bir organizmanın gelişerek işlev görmesini mümkün kılacak şekilde, gen ifadesini nasıl kontrol ettikleri, günümüzdeki biyoloji araştırmalarının odaklandığı temel konudur.

Bir organizmanın genomu, binlerce genden oluşur. Eğer bir genin nükleotid dizisi değişirse, bu genin kodladığı protein de muhtemelen değişecektir. Genomdaki değişiklikler, *mutasyonlar* olarak adlandırılır. Mutasyonlar kendiliğinden ortaya çıkabildiği gibi, çeşitli kimyasallar ve radyasyon gibi dış faktörler tarafından da indüklenebilir. Mutasyonların çoğu ya zararlı ya da etkisiz olmakla birlikte, bir mutasyon ara sıra organizmanın içinde yer aldığı çevresel koşullar altındaki işleyişini geliştirir. Bu gibi yararlı mutasyonlar, evrimin hammaddesidir ve adaptasyonlara yol açar.

## Hücreler enerji sağlamak ve yeni yapıları kurmak için besinleri kullanır

Canlı organizmalar, *besin maddelerini* çevreden alırlar. Besinler organizmaya enerji ve biyokimyasal tepkimelerin sürdürülmesi için hammadde sağlar. Yaşam, hücre içinde cereyan eden binlerce biyokimyasal tepkimeye bağlıdır. Bu tepkimelerin bazıları besin moleküllerini daha küçük kimyasal birimlere yıkar ve bu süreç sırasında, besinlerdeki kimyasal bağların içerdiği enerjinin bir kısmı çeşitli hücresel işlerin yapılması için kullanılan yüksek-enerjili moleküller tarafından saklanır.

En göze çarpan hücresel işlerden biri, mekanik iştir -moleküllerin hücre içinde bir yerden başka bir yere hareketi, hücrelerin ya da dokuların bir bütün halinde hareketi, ya da kasların yaptığı gibi, organizmanın bütününün hareketi (**Şekil 1.5A**). En temel hücresel iş, yeni kompleks moleküllerin ve yapıların daha küçük kimyasal birimlerden oluşturulması yani *sentez*dir. Örneğin, bugün yediğimiz karbohidratların yarın için yağ olarak vücutta depolandığını biliyoruz (**Şekil 1.5B**). Bir başka iş çeşidi, sinir sistemlerindeki bilgi işleme sürecinin temeli olan elektriksel iştir. Bir organizmanın tüm hücrelerinde yapılan tüm kimyasal dönüşümlerin toplamı **metabolizma** ya da **metabolik hız**dır.

Hücrelerde gerçekleşen biyokimyasal tepkimelerin çok büyük bir kısmı, bir tepkimenin ürünleri bir sonrakinin hammadeleri olacak şekilde birbirine bağlanır. Bu kompleks tepkime ağları, entegre olmak ve kontrol edilmek zorundadır. Bunun olmaması hastalıkla sonuçlanır.

## Canlı organizmalar iç ortamlarını düzenlerler

Çok hücreli organizmalar, hücresel olmayan bir *iç çevre*ye sahiptir. Diğer bir deyişle, bu organizmaların hücreleri, hücre-dışı sıvılar içinde yer alırlar. Hücreler, besinlerini bu çevreden alır ve metabolizma atıklarını buraya verirler. Çok hücreli




**1.5 Enerji Hemen Kullanılır ya da Depolanabilir** (A) Hayvan hücreleri, mekanik iş yapmak -örneğin buradaki kangurunun zıplaması- için, besin moleküllerinin kimyasal bağlarında mevcut enerjiyi açığa çıkarmak üzere bu bağları parçalarlar. (B) Buradaki Arktik yer sincabının hücreleri, bitkilerdeki kompleks karbonhidratları parçalayarak bu molekülleri yağa çevirir ve bu yağ, soğuk aylarda enerji deposu sağlamak üzere hayvanın vücudunda depolanır.

organizmaların hücreleri özelleşmiş yani *farklılaşmıştır*; böylece iç ortamın devamlılığına bir biçimde katkı yaparlar. Özelleşmenin evrimleşmesiyle, farklılaşmış hücreler birhücreli organizmaların gerçekleştirdiği işlevlerin birçoğunu kaybetmişler ve zorunlu gereksinimlerinin karşılanması için iç çevreye bağımlı hale gelmişlerdir.

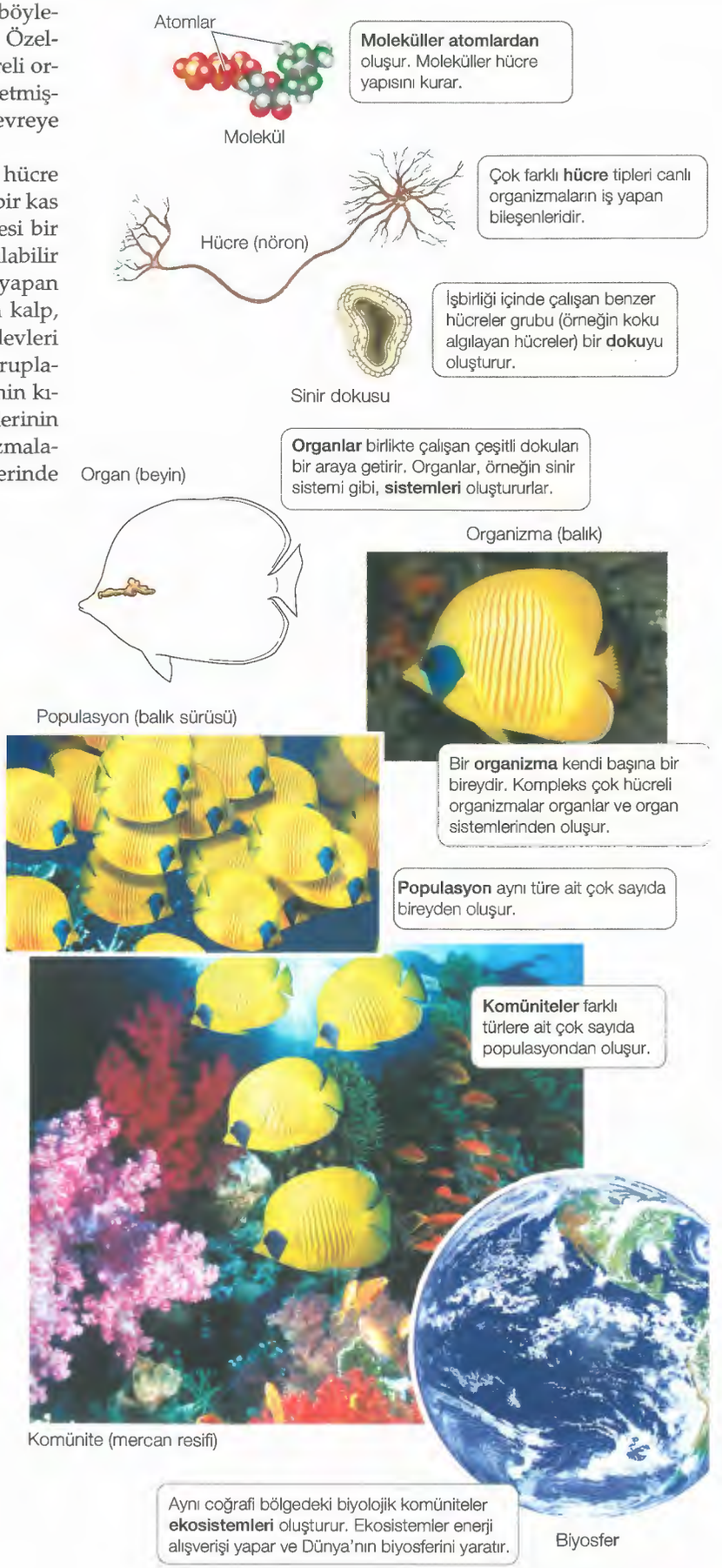
Özelleşmiş işlerin başarılabilmesi için, farklılaşmış hücre birlikleri *dokular* halinde organize olurlar. Örneğin, tek bir kas hücresi çok fazla güç yaratamaz; ama birçok kas hücresi bir araya geldiğinde, büyük bir güç ve hareket oluşturulabilir (bakınız Şekil 1.5A). Farklı doku tipleri, özgül işlevler yapan *organları* oluşturacak şekilde organize olurlar. Örneğin kalp, beyin ve mide, çeşitli doku tiplerinden yapılmıştır. İşlevleri birbiriyle ilişkili olan organlar, *organ sistemleri* içinde gruplanır. Örneğin mide, bağırsak ve yutak, sindirim sisteminin kısımlarıdır. Hücreler, dokular, organlar ve organ sistemlerinin tümü çok hücreli organizmaların parçalarıdır. Organizmaların biyolojisi, bu kitabın Sekizinci ve Dokuzuncu Ünitelerinde ele alınacaktır.

## Canlı organizmalar birbirleriyle etkileşirler

Tek tek organizmaların iç hiyerarşisi, biyolojik dünyanın dış hiyerarşisine uygundur (**Şekil 1.6**). Organizmalar, izole halde yaşamazlar. Birbirleriyle etkileşen ve aynı türün bireylerinden oluşan grup bir *populasyon*dur. Aynı alanda yaşayan ve birbirleriyle etkileşen populasyonlar, *komünite* olarak adlandırılır. Komüniteler ve bunların cansız çevresi *ekosistemi* oluşturur.

Bir populasyondaki bireyler, çok farklı yollardan birbirleriyle etkileşirler. Hayvanlar, bitkileri ve diğer hayvanları (genellikle diğer türlerin üyelerini) yerler ve besin ve diğer kaynaklar için başka türlerle rekabet ederler. Bazı hayvanlar, kendi türlerindeki diğer bireylerin besin, yuvalama yerleri ya da eş bulma gibi kaynaklardan yararlanmasını engellerler. Hayvanlar aynı zamanda, kendi türlerinin diğer üyeleri ile sosyal birimler oluşturarak-örneğin termit kolonileri ya da kuş sürüleri gibi- *işbirliği* de yaparlar. Bu gibi etkileşimler, örneğin iletişim gibi sosyal davranışların evrimleşmesi ile sonuçlanmıştır.

Bitkiler de diğer bitkileri, hayvanları ve mikroorganizmaları içeren kendi dış cevreleri ile etkileşirler. Tüm karasal bitkiler çevrelerindeki funguslar, bakteriler ve hayvanlarla kurdukları karmaşık ortaklıklara bağımlıdırlar. Bu ortaklıkların bazıları besin sağlamak, bazıları üretken tohumlar oluşturmak ve bazıları da tohumların yayılması için zorunludur. Bitkiler ışık ve su için birbirleriyle reka-




**1.6 Biyoloji Birçok Organizasyon Düzeyini İnceler** DNA ve diğer moleküllerin hücrede organize olması, canlılık özelliklerini ortaya çıkarır. Enerji, burada gösterilen tüm biyolojik düzeylerde akar.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 1.1 • Canlılardaki Hiyerarşii**

bet ederler, kendilerini yiyen hayvanlarla süregiden evrimsel etkileşimlere sahiptirler ve predasyona karşı adaptasyonlar ya da üremelerine yardımcı olan hayvanları cezbedici yollar evrimleştirirler. Bir komünitedeki farklı bitki ve hayvan türlerine ait populasyonların etkileşimleri, özelleşmiş adaptasyonlar oluşturan en temel evrimsel güçlerdir.

Farklı fiziksel özelliklere sahip geniş coğrafî alanlarda etkileşim içinde olan komüniteler, ekosistemleri oluşturur. Bunlara ait örnekler arasında Arktik tundralar, mercan resifleri ya da tropikal yağmur ormanları sayılabilir. Türlerin birbirleriyle ve komüniteler ve ekosistemler içindeki çevreleriyle etkileşim yolları *ekoloji*nin ve bu kitabın Onuncu Ünitesinin konusudur.

### Biyolojideki buluşlar genellenebilir

Canlılar ortak bir atadan türemiş olmaları, ortak bir genetik kodu paylaşmaları ve benzer yapısal birimlerden -hücreler- oluşmaları nedeniyle, belirli bir organizma türü üzerindeki araştırmalardan elde edilen bilgiler -ihtiyatlı biçimde- diğer organizmalar için de genellenebilir. Biyologlar bulgularını insanlar da dahil diğer organizmaları kapsayacak şekilde genişletebileceklerini bilerek, araştırmalarında **model sistemler**i kullanırlar. Örneğin, hücrelerdeki kimyasal tepkimeler hakkındaki temel bilgilerimiz bakteriler üzerinde yapılan araştırmalardan elde edilmiş olsa da, bu bilgiler insan hücreleri de dahil tüm hücreler için geçerlidir. Benzer şekilde, fotosentezin-bitkilerin biyolojik molekülleri sentezlemek için güneş ışığını kullandığı süreç -biyokimyası birhücreli bir alg olan *Chlorella* üzerinde yapılan deneylerle çalışılmıştır (bakınız Şekil 10.13). Bitki gelişimini kontrol eden genler hakkında bildiklerimizin çoğu, hardal bitkisinin bir akrabası olan *Arabidopsis thaliana* üzerindeki araştırmaların sonucudur. Hayvanların nasıl geliştiği konusundaki bilgilerimiz denizkestaneleri, kurbağalar, tavuklar, yuvarlak solucanlar ve meyve sineği üzerindeki araştırmalardan elde edilmiştir. Çok yakın zamanda insanların deri rengini kontrol eden asal genin keşfi, zebrabalığı üzerindeki çalışmalarla başarıldı. Model sistemlerden genelleme yapma olanağı, biyolojinin güçlü bir aracıdır.

## 1.1 ÖZET

**Canlı organizmalar, hücrelerden yapılmıştır (ya da hücrelere bağımlıdır), ortak atadan türedikleri ve evrimleştikleri için akrabadırlar, genetik bilgi içerir ve bunu üremek için kullanırlar, çevrelerinden enerji özütler ve bunu biyolojik işleri yapmak için kullanırlar, biyolojik yapıları kurmak için kompleks moleküller sentezlerler, iç ortamlarını düzenlerler ve birbirleriyle etkileşirler.**

- Doğal seleksiyon aracılığı ile evrim ve genetik kod arasındaki ilişkiyi açıklayınız. **Bakınız s. 6-7**
- Niçin bir tür üzerinde yapılan biyolojik araştırmaların sonuçları çok farklı başka türler için genellenebilir? **Bakınız s. 9**

Buraya kadar canlının temel özelliklerini genel olarak gözden geçirdiniz. Bu kitapta bu özellikleri derinlemesine keşfedecek ve canlılığın ilk kez nasıl ve ne zaman ortaya çıktığını sorgulayabileceksiniz. Bundan sonraki kısımda, ilk ortaya çıkan basit canlı formlarından başlayarak, bugün gezegende yaşayan kompleks ve farklı organizmaların tarihini kısaca özetleyeceğiz.

## 1.2 Dünya Üzerindeki Tüm Canlılar Birbirleriyle Nasıl Akrabadır?

Biyologlar, "tüm organizmalar *genetiksel olarak akrabadır*" demekle neyi kastederler? Biyologların bu ifadeyle demek istediği, Dünya üzerindeki türlerin *ortak bir atayı* paylaşmalarıdır. Eğer iki tür -örneğin köpekler ve kurtlar gibi- birbirine benziyorsa, bunlar muhtemelen oldukça yakın bir geçmişte ortak bir ataya sahiptir. Daha farklı iki türün –söz gelişi köpek ve geyik- ortak atası ise, muhtemelen daha uzak bir geçmişte yaşamıştır. Ve eğer iki organizma -örneğin köpek ve midye gibi- çok farklı ise, bu durumda onların ortak atasını bulmak için *çok* daha uzak geçmişe gitmemiz gerekir. Herhangi iki organizmanın ortak atasının ne kadar uzak geçmişte yaşadığını nasıl söyleyebiliriz? Diğer bir deyişle, organizmalar arasındaki evrimsel akrabalıkları nasıl bulabiliriz?

Biyologlar canlılık tarihini ortaya çıkarmak için, uzun yıllar boyunca *fosil kayıtları*nı -uzak geçmişte yaşamış organizmaların korunmuş kalıntıları- incelediler (**Şekil 1.7**). Jeologlar fosillerin yaşı ve yaşadıkları ortamların niteliği hakkında bilgi sağladılar. Daha sonra biyologlar günümüzde yaşayanlarla fosil organizmaların anatomik benzerliklerini ve farklılıklarını karşılaştırarak, bunlar arasındaki evrimsel akrabalıkları ortaya çıkarmaya çalıştılar. Çoğunlukla gözlenen durum, fosil kayıtları arasında büyük boşluklar olduğu idi. Bu durum biyologların iki organizma hattı arasındaki "kayıp halkaları" tahmin etmelerini güçleştirdi. Fosil kayıtlarındaki eksiklikler tamamlandıkça, bu boşluklar dolduruldu.

Bölüm 24'de açıklanan ve genom karşılaştırmaları için kullanılan moleküler yöntemler, biyologların canlı organizmalar arasındaki akrabalık derecelerini daha doğru biçimde saptamalarını ve bu bilgiyi fosil kayıtlarını açıklamada kullanmalarını sağladı. Fosil örneklerinden elde edilen moleküler bilgilerden bir tanesi, yakın zamanda Neandertallerin fosil kemiklerinden elde edilen genetik materyalden sağlanmıştır.



**1.7 Fosiller Bize Geçmişteki Canlılar Hakkında Bir Fikir Verir**
Yaklaşık 150 milyon yıl önce oluşmuş olan bu fosil, kuşların bilinen en eski temsilcisi olan *Archaeopteryx*'e aittir. Kuşlar, günümüzdeki timsahlarla aynı sürüngen grubundan evrimleşmiştir.

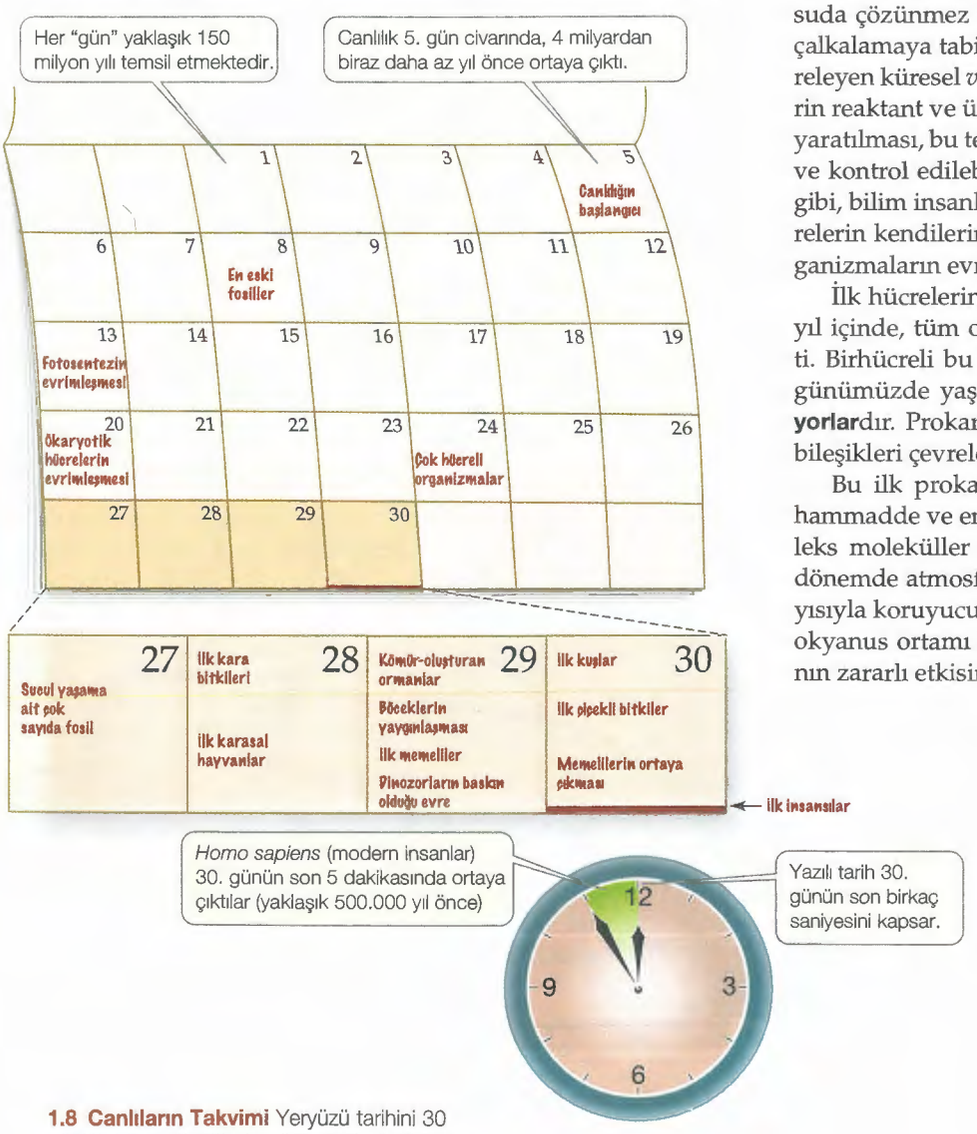
Buna göre, Neandertallerle modern insanlar birlikte yaşamış olsalar da, bunlar birbirleri ile çiftleşmemişlerdir.

Genel olarak, iki türün genomları arasındaki fark ne kadar büyükse, bunların ortak ataları o kadar uzaktır. Moleküler tekniklerin kullanılması, biyologların canlılar hakkındaki temel sorular hakkında bilgi edinmesini mümkün kılmaktadır. İlk canlı formları hangileriydi? Basit organizmalar bugün yaşayan büyük canlı çeşitliliğini nasıl ortaya çıkardılar? Canlıların soyağacını oluşturabilir miyiz?

### Canlılar cansız materyalden kimyasal evrim ile ortaya çıkmıştır

Jeologlar Dünya'nın 4.6 ile 4.5 milyar yıl önce oluştuğunu tahmin etmektedir. Başlangıçta gezegenimiz yaşam için uygun değildi. İlk canlıların evrimleşmesi için 600 milyon yıl ya da daha fazla bir zaman geçmesi gerekti. Eğer Dünya tarihini 30 günlük bir ay gibi resmedersek, ilk canlılar ilk haftanın sonuna doğru ortaya çıkmıştır (**Şekil 1.8**).

Canlıların cansız maddeden nasıl oluştuğunu düşündüğümüzde, genç Dünya'nın atmosferinin, okyanuslarının ve iklimin bugünkünden çok farklı olan özelliklerini dikkate almak zorundayız. Biyologlar, kompleks biyolojik moleküllerin ilk ortaya çıkışının bu ortamdaki kimyasalların fiziksel olarak rasgele bir araya gelmeleriyle olduğunu varsaymaktadırlar. İlkin Dünya'daki koşulları taklit eden deneyler, kompleks moleküllerin bu koşullar altında ortaya çıkmasının mümkün olduğunu göstermiştir. Bununla birlikte canlıların evrimindeki kritik basamak, kendilerini çoğaltabilen ve kompleks ama kararlı biçimlere sahip büyük moleküllerin sentezi için kalıp olarak iş görebilecek moleküllerin ortaya çıkmasıdır. Büyük ve kararlı olan bu moleküllerin biçimlerindeki çeşitlilik (Bölüm 3 ve 4'de tartışılan), bunların diğer moleküllerle artan sayı ve çeşitlilikte tepkimede yer almalarını mümkün kılmıştır.




**1.8 Canlıların Takvimi** Yeryüzü tarihini 30 günlük bir ay ölçeğinde göstermek, evrimsel zamanı daha iyi anlamaya olanak verir.

### Hücresel yapı, canlıların ortak atasında evrimleşmiştir

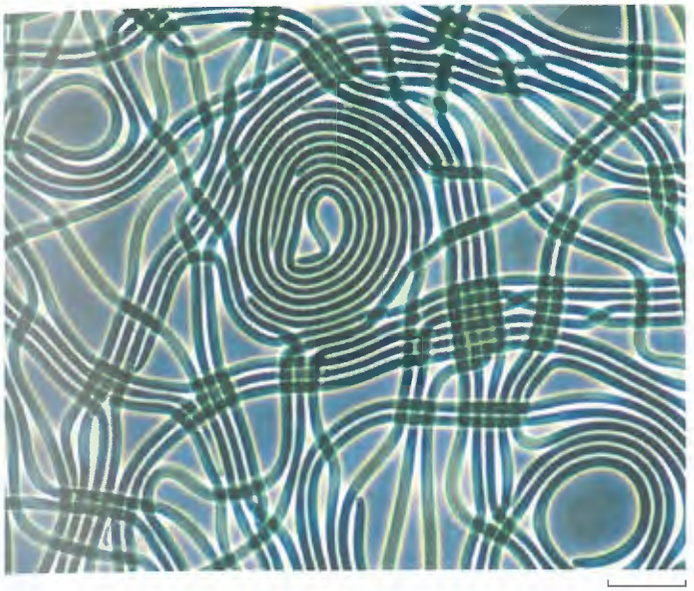
Canlılığın başlangıcındaki ikinci kritik basamak, kompleks biyolojik moleküllerin kendilerini dış ortamdan ayıran ve bir iç çevrede bir arada tutan *zarlar*la çevrilmesidir. Yağ-benzeri moleküller bu noktada kritik rol oynamıştır; çünkü bunlar suda çözünmez ve zarsı filmler oluştururlar. Eğer bu filmler çalkalamaya tabi tutulursa, biyolojik molekül birliklerini çevreleyen küresel *veziküller* oluşturabilirler. Kimyasal tepkimelerin reaktant ve ürünlerini konsantre eden böyle bir iç ortamın yaratılması, bu tepkimelerin eşgüdümlü hale getirilebilmesini ve kontrol edilebilmesini olası kılar. Kısım 4.4'de açıklandığı gibi, bilim insanları zar oluşumundaki doğal sürecin, ilk hücrelerin kendilerini replike edebilme yeteneği -ilk hücresel organizmaların evrimi- ile sonuçlandığını varsaymaktadır.

İlk hücrelerin ortaya çıkışından sonraki 2 milyardan fazla yıl içinde, tüm organizmalar sadece tek bir hücreden ibaretti. Birhücreli bu ilk organizmalar (ve onlardan türemiş olan günümüzde yaşayan çok sayıdaki benzer formları) **prokaryotlar**dır. Prokaryotik hücreler, DNA ve diğer biyokimyasal bileşikleri çevreleyen bir zara sahiptir.

Bu ilk prokaryotlar, okyanuslarda yaşamışlardır; çünkü hammadde ve enerji kaynağı olarak kullanabilecekleri kompleks moleküller bu ortamda bol miktarda bulunuyordu. O dönemde atmosferde çok az oksijen ($O_2$) bulunduğu ve dolayısıyla koruyucu bir ozon ($O_3$) tabakası mevcut olmadığı için, okyanus ortamı bu organizmaları yoğun ultraviyole ışınlarının zararlı etkisinden korumuştur.

### Fotosentez evrimin yönünü değiştirmiştir

İlk prokaryotlar, hücre metabolizmasına yakıt sağlamak üzere doğrudan çevrelerindeki molekülleri almış ve bunların kimyasal bağlarında mevcut enerjiyi kullanmak için bu molekülleri yıkmışlardır. Modern prokaryotik türlerin birçoğu çok başarılı biçimde halen bu yolu kullanmaktadır. Dünya'daki canlılığın ilk dönemlerinde atmosferde oksijen yoktu. Aslına bakılırsa, oksijen o dönemde varolan canlılar için toksikti.




**1.9 Fotosentetik Organizmalar Dünya'nın Atmosferini Değiştirdiler** Buradaki ipliksi yapılar, çok sayıda siyanobakteri hücresinden oluşur. Günümüzde yaşamakta olan bu tür (*Oscillatoria tenuis*) Dünya'nın atmosferinde oksijen birikiminden sorumlu olan ilk fotosentetik prokaryotlara çok benzer olabilir.

Yaklaşık 2,7 milyar yıl önce **fotosentez**in evrimi Dünya üzerindeki yaşamın niteliğini değiştirdi. Fotosentez sürecindeki kimyasal tepkimeler, güneş ışığının enerjisini büyük moleküllerin sentezine güç sağlayan biyolojik enerjiye çevirir (bakınız Bölüm 10). Bu büyük moleküller, hücrelerin yapıtaşlarıdır ve metabolik enerji sağlamak üzere yıkılabilirler. Fotosentezin enerji-yakalama süreçleri diğer organizmalar için besin sağladığı için, bu süreç bugün de yeryüzündeki yaşamın temelini oluşturur.

İlk fotosentetik hücreler muhtemelen günümüzde yaşayan prokaryotlar olan *siyonobakterile*re benziyorlardı (**Şekil 1.9**). Zaman içinde fotosentetik prokaryotların sayısı artmış ve fotosentezin yan-ürünü olarak bol miktarda üretilen $O_2$ yavaş yavaş atmosferde birikmeye başlamıştır. O dönemde yaşayan birçok prokaryot için oksijen zehir etkisi yapıyordu. Ancak oksijenin varlığı evrim sürecinde çok yeni yollar açtığı için, oksijeni tolere edebilen organizmalar çoğalabildiler. *Aerobik metabolizma* ($O_2$'nin dönüştürülmesine dayanan enerji üretimi) *anaerobik* ($O_2$ kullanmayan) *metabolizma*dan daha etkindir ve günümüzde Dünya'da mevcut organizmaların çoğunluğu tarafından kullanılmaktadır. Aerobik metabolizma hücrelerin daha fazla büyümesine olanak verir.

Atmosferde oksijen bulunması, canlıların karalara yerleşmesine de olanak vermiştir. Canlılık tarihinin çok büyük bir kısmında Dünya üzerine düşen ultraviyole (UV) radyasyonu, canlıların suyun koruyucu kalkanı dışında yaşamalarına izin vermeyecek kadar yoğundu. Fotosentetik olarak üretilen oksijenin 2 milyar yıldan fazla süren bir dönem içinde atmosferde birikmesi, üst atmosferde aşamalı olarak bir ozon tabakası oluşturdu. Yaklaşık 500 milyon yıl önce, ozon tabakası UV radyasyonunu yeteri kadar emebilecek yoğunluğa ulaşmış ve böylece organizmaların suyun koruyucu ortamını terk ederek karalar üzerinde yaşamaları mümkün olmuştur.

### Ökaryotik hücreler prokaryotlardan evrimleşmiştir

Canlılık tarihindeki bir diğer önemli basamak, özelleşmiş hücresel işlevleri gerçekleştirme yeteneğine sahip **organel** adı verilen hücre-içi bölümlerin evrimleşmesidir. Bu olay Dünya tarihini gösteren takvimimizde (bakınız Şekil 1.8) yaklaşık üçüncü haftada gerçekleşmiştir. Bu organellerden biri, yoğun-görünümlü *çekirdek*tir (=nucleus sözcüğü Latince'de "çekirdek" anlamına gelen *nux* sözcüğünden türetilmiştir). Bu yapı hücrenin genetik bilgisini içerir ve **ökaryotlar**ın (=eukaryotes) adı buradan kaynaklanır (Yunanca *eu* "gerçek"; *karyon* "kernel" ya da "çekirdek" demektir). Ökaryotik hücre, çekirdek ve iç bölmeler içermeyen prokaryotik (*pro*, "önce" demektir) hücrelerden tamamiyle farklıdır.

Bazı organellerin **endosimbiyozis** ile ortaya çıktığı varsayılmaktadır. Endosimbiyozis hücrelerin daha küçük hücreleri içine alması demektir. Hücreye enerji üreten *mitokondri* muhtemelen daha büyük hücre içine hapsedilen prokaryotik organizmalardan evrimleşmiştir. *Kloroplastlar* -fotosentezi gerçekleştirmek için özelleşmiş organeller- ise, daha büyük ökaryotların fotosentetik prokaryotları içine almasından kaynaklanmış olabilir. Eğer büyük hücre besin olarak içine aldığı bu objeyi yıkmayı başaramamışsa, hücre içine alınan prokaryotun fotosentez ürünlerini sağladığı, konakçı hücrenin ise küçük partneri için iyi bir ortam sağladığı bir ortaklık evrimleşmiş olabilir.

### Çok hücrelilik ortaya çıkmış ve hücreler özelleşmiştir

Yaklaşık olarak bir milyar yıldan daha öncesine kadar, mevcut organizmaların tümü -prokaryotik ya da ökaryotik- birhücreliydi. Bazı ökaryotların hücre bölünmesinden sonra ayrılamayıp, bir arada kalmasıyla önemli bir evrimsel basamak gerçekleşti. Kalıcı hücre birlikleri, bazı hücrelerin belirli işlevler için özelleşmesini olası kılmıştır. Bu hücrelerden bazıları üremek, diğerleri ise örneğin besinleri absorbe ederek komşu hücrelere dağıtmak üzere özelleşmiştir. **Hücre özelleşmesi** çok hücreli ökaryotların boyutlarının artmasına, kaynakları daha etkin elde etmelerine ve özel çevrelere adapte olmalarına olanak vermiştir.

### Biyologlar canlıların evrimsel ağacını izleyebilirler

Eğer bugün Dünya üzerinde varolan tüm organizma türleri, yaklaşık olarak 4 milyar önce yaşamış tek tip birhücreli bir organizmanın soyları ise, nasıl bu kadar farklı olabilmişlerdir? Bu soruya verilecek basitleştirilmiş cevap şudur: Bir populasyondaki bireyler birbirleriyle çiftleştikleri sürece, populasyon içinde yapısal ve işlevsel değişiklikler evrimleşebilir; ancak bu populasyon tek bir tür olarak kalır. Buna karşılık eğer populasyonun bazı üyelerini diğerlerinden izole edecek bir olay gerçekleşirse, iki grup arasındaki yapısal ve işlevsel farklılıklar zaman içinde birikir. Bu iki grubun üyeleri birbirleri ile çiftleşemeyecekleri bir noktaya kadar farklılaşabilir ve artık iki ayrı tür haline gelirler. *Türleşme* adı verilen bu evrimsel süreci, Bölüm 23'de tartışacağız.

Biyologlar her türe Latince iki kelimeden oluşan (**binomial**) bilimsel adlar verirler. İlk kelime türün dahil olduğu *cinsi* -en yakın ortak atayı paylaşan türlerin oluşturduğu grubu-

tanımlar. İkinci kelime ise tür adıdır. Örneğin insan türünün bilimsel adı *Homo sapiens*'dir. *Homo* bizim cinsimiz, *sapiens* ise türümüzdür. *Homo* Latince "adam"; *sapiens* ise Latince "akıllı" ya da "mantıklı" anlamındaki sözcüktür.

Bugün Dünya üzerinde on milyonlarca tür yaşamaktadır. Bu sayının birkaç katı kadar tür, geçmişte yaşamış ve soyları tükenmiştir. Milyonlarca türleşme olayı, bu büyük çeşitliliği yaratmıştır. Bu olayların açıklaması evrimsel "ağaç" halinde çizilebilir. Bu ağacın dalları, Bölüm 22'de açıklanacağı gibi, populasyonların birbirlerinden ayrılarak yeni türlere evrimleşme sırasını belirtmektedir. Biyolojinin büyük bir kısmı, türler arasında karşılaştırmalar yapma temeline dayanır. Bu karşılaştırmalar çok kullanışlıdır; çünkü türleri evrimsel bağlamda birbirlerine göre yerleştirmemizi sağlar. Bunu yapabilme yeteneğimiz, son on yıllarda dizi analizi yaparak, farklı türlerin genomlarını karşılaştırmayı başarmamız ile büyük ölçüde artmıştır.

Genom dizisini saptama ve diğer moleküler teknikler, *sistematikçiler*in -farklı organizmaların evrimini ve sınıflandırmasını çalışan bilim insanları-evrim hakkında fosil kayıtlarına dayanan bilgilerini çok sayıda moleküler kanıtla güçlendirmelerine olanak sağlamıştır. Bunun ortaya çıkardığı sonuç, giderek dallanan canlıların soyağacının bir parçası olan ve evrimsel akrabalıkları diyagram halinde gösteren *filogenetik ağaçlar*ın yeni bilgilerle sürekli olarak genişletilmesi olmuştur. **Şekil 1.10** canlıların soyağacının en geniş kategorilerini göstermektedir. (Bu ağaç kitabın Ek kısmında genişletilmiş olarak verilmiştir; ağacı aynı zamanda interaktif olarak http://tolweb.org/tree adresinde bulabilirsiniz.)

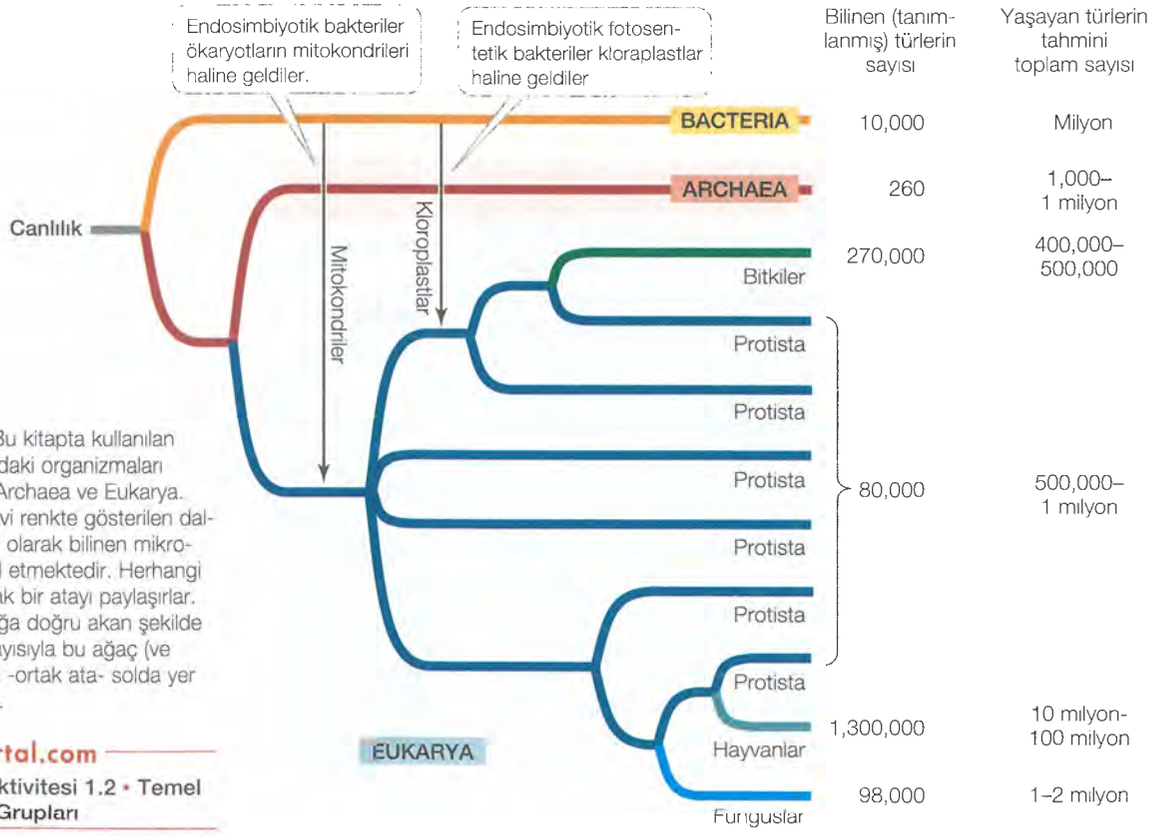
Halen birçok ayrıntı ortaya çıkarılmayı bekliyor olsa da, canlıların soyağacının ana hatları saptanmıştır. Ağacın dallanma şekli fosillerden, yapılardan, metabolik süreçlerden, davranış ve genomların moleküler analizlerinden elde edilen çok geniş bir veri tabanına dayanmaktadır. Moleküler veriler, ağacı Archaea, Bacteria ve Eukarya olmak üzere üç ana **domaine** (domain sözcüğü domeyn olarak okunur) ayırmak üzere kullanılmıştır. Her domeyndeki organizmalar diğer domeyndekilerden bir milyardan fazla yıldan beri ayrı olarak evrimleşmektedirler.

**Archaea** ve **Bacteria** domeynlerindeki organizmalar, birhücreli prokaryotlardır. Bununla birlikte, bu iki grubun üyeleri metabolik süreçleri açısından çok temel farklılıklar taşırlar ve bunların çok erken dönemde ayrı evrimsel hatlar halinde farklılaştıklarına inanılmaktadır. Üçüncü domeyne -Eukarya- ait olan türler ökaryotik hücrelere sahiptir ve bu hücrelerin mitokondri ve kloroplastları sayfa 11'de açıklandığı gibi, prokaryotik hücrelerden kaynaklanmaktadır.

Çok hücreli ökaryotların üç temel grubunun -bitkiler, mantarlar ve hayvanlar- her biri, genellikle *Protista* olarak ifade edilen farklı bir ökaryot grubundan evrimleşmiştir. Bitkilerin atası olan kloroplast-içeren fotosentetik birhücreli, hem hayvanların hem de mantarların atası olan birhücrelilerden tamamen farklıdır. Şekil 1.10'daki şema bu durumu göstermektedir. Protista üyelerinin çoğu birhücreli olmasına (ve bu nedenle zaman zaman *mikrobiyal ökaryotlar* olarak adlandırılmalarına) karşın, çok hücrelilik çeşitli protista soy hatları içerisinde ortaya çıkmıştır.

## Canlıların soyağacı, tahmin yapmaya elverişlidir

Dünya üzerinde yaşayan türler, biyologların bugüne kadar keşfedip tanımladıklarından çok daha fazladır. Gerçekten de, Dünya üzerindeki türlerin pek çoğu henüz insanlar tarafından keşfedilmemiştir (bunu nereden bildiğimiz konusundaki




**1.10 Canlıların Soyağacı** Bu kitapta kullanılan sınıflandırma sistemi, Dünya'daki organizmaları üç domaine ayırır: Bacteria, Archaea ve Eukarya. Eukarya içindeki en koyu mavi renkte gösterilen dallar, yaygın adlarıyla "protista" olarak bilinen mikrobiyal ökaryot gruplarını temsil etmektedir. Herhangi bir daldaki organizmalar, ortak bir atayı paylaşırlar. Bu kitapta zamanı soldan sağa doğru akan şekilde göstermeyi benimsedik. Dolayısıyla bu ağaç (ve kitaptaki diğer ağaçlar), kökü -ortak ata- solda yer alacak şekilde yerleştirilmiştir.

yourBioPortal.com
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 1.2 • Temel Organizma Grupları

bir tartışma için Kısım 32.4'e bakınız). Yeni bir tür ile karşılaştığımızda, onun canlıların soyağacı üzerine yerleştirilmesi bize onun biyolojisi hakkında çok şey anlatır. Buna ek olarak, türler arasındaki ilişkilerin anlaşılması, biyologların henüz üzerinde çalışma yapılmamış türler hakkında tahminler yapmasına izin verir; bu tahminler daha önce çalışılmış türler hakkında edinilen bilgilere dayanır.

Örneğin, filogenetik yöntemler geliştirilmeden önce, yeni karşılaşılan insan patojenlerini izole etmek ve tanımlamak, yıllar süren araştırmayı gerektiriyordu. Bunların insan populasyonlarına nasıl katıldığını bulmak ise daha da uzun zaman alıyordu. Günümüzde, örneğin grip gibi hastalıklara neden olan patojenlerin evrimsel akrabalıkları temel alınarak kolayca tanımlanması mümkün olmaktadır. Hastalık etmeninin evrimsel ağaç üzerindeki yeri, bize hastalığın biyolojisi, mümkün olan etkin tedaviler ve patojenin orijini hakkında da bilgi vermektedir (bakınız Bölüm 21 ve 22).

## 1.2 ÖZET

**Dünya üzerindeki ilk hücreler olan prokaryotlar, yaklaşık olarak 4 milyar yıl önce ortaya çıkmıştır. Bugün yaşayan organizmaların kompleksliği fotosentezin, ökaryotik hücrelerin ve çok hücrelilerin evrimleşmesini de içeren bir dizi önemli evrimsel olayın sonucudur. Tüm organizmaların genetik akrabalığı, dallanan bir hayat ağacı şeklinde gösterilebilir.**

- Fotosentezin evrimsel önemini tartışınız. **Bakınız s. 10-11**
- Canlıların dahil olduğu domeynler neyi temsil eder? Temel ökaryot grupları, hangileridir? **Bakınız s. 12 ve Şekil 1.10**

Robert Hooke, Şubat 1676'da, fizikçi Sir Isaac Newton'dan bir mektup aldı. Bu mektupta Newton şunu söylüyordu: "Eğer biraz daha uzağı görebildiysem, bunu ancak devlerin omuzları üzerinde durarak yapabildim." Bizler de devlerin omuzları üzerinde duruyor ve daha önceki bilim insanlarının araştırmaları üzerine yenilerini ekliyoruz. Bu ders kurunun sonunda, evrim hakkında Darwin'in bildiğinden, hücreler hakkında da Schleiden ve Schwann'ın bildiğinden bile fazla şey biliyor olacaksınız. Şimdi biyologların canlılık hakkındaki bilgileri genişletmek için kullandıkları yöntemlere bakalım.

# 1.3 Biyologlar Canlıları Nasıl Araştırır?

Araştırmalarda kullanılan farklı birçok araç ve yöntem bir yana, tüm bilimsel çalışmalar *gözlem* ve *deney*e dayanır. Her ikisinde de bilim insanlarına kılavuzluk eden şey, modern bilimin en güçlü araçlarından biri olan *bilimsel yöntem*dir.

### Gözlem önemli bir yetenektir

Biyologlar daima çevrelerindeki dünyayı gözlemlerler; ancak günümüzdeki gözlem olanakları, elektron mikroskoplar, DNA çipleri, manyetik rezonans görüntüleme ve global konum saptamaya yarayan uydular gibi teknolojilerle büyük ölçüde artmıştır. Bu teknolojiler moleküllerin vücut içindeki dağılımından balıkların okyanustaki dağılımlarına kadar her düzeydeki dağılımları gözlemleme olanağını geliştirmiştir. Örneğin, yakın geçmişte deniz biyologlarının okyanus içindeki balık hareketini gözlemlemesi, sadece fiziksel olarak markalama, serbest bırakma ve bir balıkçının bu balığı yakaladıktan sonra markayı geri göndermesini -ki bu sadece balığın son olarak nerede olduğunu açıklayabilir- ümit etmek şeklindeydi. Bugün balığa elektronik kayıt cihazı takabiliyor ve balığın sadece nerede olduğunu değil, ne kadar derinde yüzdüğünü, çevresindeki suyun sıcaklığını ve tuzululuğunu sürekli olarak kaydedebiliyoruz (**Şekil 1.11**). Bu kayıt cihazı elde ettiği bilgiyi uyduya göndermekte, uydudan da bilim insanlarına ulaştırılmaktadır. Çok kısa zamanda okyanuslardaki canlıların dağılımı hakkında bilgi ediniyoruz -bu bilgi, iklim değişikliği çalışmaları ile ilgili de olabiliyor.

Gözlemleri *niceliksel* olarak analiz edebilen teknolojiler, bilim açısından çok önemlidir. Örneğin, canlı türleri yüzyıllar boyunca genellikle aralarındaki fiziksel farklılıkların niteliksel betimlemeleri aracılığı ile sınıflandırıldılar. Organizmalar arasındaki evrimsel uzaklıkları objektif olarak hesaplayabilecek bir yol olmadığı için, biyologlar fosil kayıtlarına başvurmak zorundaydı. Bugün DNA dizilerini hızla analiz edebilmemiz sayesinde, bu kitabın Beşinci ve Altıncı Ünitelerinde açıklanan evrimsel uzaklıklar hakkında niceliksel tahminler yapabiliyoruz. Niceliksel gözlemler yapabilme olanağı, biyologların güçlü sonuçlar çıkarabilmesine büyük katkılar yapmıştır.



**1.11 Tonbalığının İzlenmesi** Deniz biyologu Barbara Block, bilgisayar verilerini kaydeden etiketleri canlı bir maviyüzgeçli tonbalığına taktıktan sonra balığı okyanusa geri bırakacak. Bu gibi etiketler, o birey dünyadaki okyanuslarda nereye giderse gitsin, izlenmesine olanak sağlar.

### Bilimsel yöntem gözlem ile mantığı birleştirir

Gözlemler yeni sorulara yol açar; bilim insanları da bu soruları cevaplayabilmek için yeni gözlemler ve deneyler yaparlar. Modern bilimsel araştırmaların temelini oluşturan kavramsal yaklaşım **bilimsel yöntem**dir. *Hipotez-tahmin yöntemi* olarak da adlandırılan bu güçlü araç, beş basamak içerir: (1) *gözlemler* yapmak; (2) *sorular* sormak; (3) *hipotezler* oluşturmak ya da sorulara geçici cevaplar vermek; (4) hipotezlere dayanarak *tahminler* yapmak ve (5) ek gözlemler yaparak ya da deneyler tasarlayarak tahminleri *test etmek* (**Şekil 1.12**).

Bilim insanları bir soru sorduktan sonra, geçici bir cevap önermek için *tümdengelimci mantığı* kullanır. Tümdengelimci mantık, gözlemleri ya da gerçekleri dikkate almayı ve bu gözlemler ya da gerçeklerle uyumlu yeni bir öneri oluşturmayı içerir. Bu geçici öneri **hipotez** olarak adlandırılır. Bilim insanları hipotez oluştururken, sordukları soruya bir ya da birkaç muhtemel cevap fomüle etmek için halihazırda bildikleri gerçekleri bir araya getirirler. Örneğin, bu bölümün başında bilim insanlarının tüm Dünya'daki amfibi populasyonlarının hızla azaldığını gözlemlediklerini ve bunun nedenini sorduklarını öğrendiniz. Bazı bilim insanları nedenin fungal bir hastalık, diğerleri ise ultraviyole radyasyonuna maruz kalmadaki artış olduğu hipotezini ileri sürdü. Tyrone Hayes'in hipotezine göre neden, tarımsal kimyasallara maruz kalmaydı. Hayes en yaygın olarak kullanılan kimyasal herbisitin atrazin olduğunu, bunun en çok amfibilerin çiftleşme mevsimi olan ilkbaharda uygulandığını ve atrazinin amfibilerin yaşadığı ve ergin hale geldiği sulardaki en yaygın kirletici olduğunu biliyordu.

Bilimsel yöntemdeki bir sonraki basamak, hipoteze dayanan tahminler yapmak için farklı bir mantık şekli–*tümevarımcı mantık*- uygulamaktır. Tümevarımcı mantık, gerçek olduğuna inanılan bir kararla başlar ve bu kararla uyumlu başka hangi gerçekler olduğunu tahmin etmekle sürer. Bu hipotezine dayanarak, Tyrone Hayes atrazine maruz kalan kurbağa iribaş larvalarının erginliğe eriştiklerinde bu kimyasalın olumsuz etkilerini sergileyeceğini tahmin etti.




**1.12 Bilimsel Yöntem** Gözlem, spekülasyon, hipotez, tahmin ve deney süreci modern bilimin temel taşıdır. Deney ile elde edilen cevaplar yeni sorulara, başka hipotezlere, daha ileri deneylere yol açar ve bilgiyi genişletir.

### İyi deneyler hipotezlerin yanlışlığını ortaya çıkarma potansiyeline sahiptir

Bir hipotezden yola çıkarak tahminler yapıldığında, bu tahminleri test edecek deneyler tasarlanabilir. En fazla bilgi veren deneyler, tahminin yanlış olduğunu gösterme yeteneğinde olanlardır. Eğer tahmin yanlışsa, hipotez sorgulanır, değiştirilir ya da reddedilir.

İki genel deney tipi vardır ve bunların her ikisi de farklı örneklerden ya da gruplardan elde edilen verileri karşılaştırır. *Kontrollu* deneyde, test edilen faktörlerden biri ya da daha çoğu değiştirilir; *karşılaştırmalı* deneylerde ise, farklı kaynaklardan toplanan değiştirilmemiş veriler karşılaştırılır. Bu bölümün başında açıklandığı gibi, Tyrone Hayes ve arkadaşları, bir herbisit olan atrazinin tüm Dünya'daki göl ve akarsulardaki kirletici olduğuna ve kurbağaların gelişimini etkilediğine ait tahminlerini test etmek için, her iki tip deneyi de kullandılar.

Bir **kontrollu deney**de, mümkün olduğu kadar benzer olan gruplar ya da örneklerle işe başlarız. Hipotezimizi temel alarak, kritik bir faktörün ya da **değişken**in araştırdığımız olay üzerinde bir etkisi olup olmadığına ilişkin bir tahmin yaparız. "Deney" grubundaki *sadece bir değişkeni* değişikliğe uğratacak bir yöntem geliştiririz ve bunun sonucunda elde edilen verileri, değiştirilmemiş değişken ile "kontrol" grubundan elde edilen verilerle karşılaştırırız. Eğer tahmin edilen farklılık gerçekleşirse, bu farkı yaratan etmenin değişken olduğu (şansa bağlı rasgele bir fark olmadığı) ihtimalini doğrulamak için, istatistiksel testler uygularız. **Şekil 1.13** Hayes'in laboratuvarında atrazinin erkek kurbağalar üzerindeki etkilerini niceliksel olarak ortaya çıkarmak için gerçekleştirilen çok sayıdaki kontrollu deneyden birinin sonuçlarını göstermektedir.

Kontrollü deneylerin temeli, değişkenlerden biri hariç diğerlerinin sabit tutulmasına dayanır. Değiştirilen değişken *bağımsız değişken* olarak adlandırılır, buna cevap olarak ölçülen nicelik ise *bağımlı değişken*dir. İyi bir kontrollu deney tasarlamak kolay değildir; çünkü biyolojik değişkenler birbirleri ile çok iç içe olduklarından, bunlardan sadece birini değiştirmek zordur.

**Karşılaştırmalı deney**, hipoteze dayanarak örnekler ya da gruplar arasında bir fark olacağı tahmini ile başlar. Bununla birlikte, karşılaştırmalı deneylerde değişkenleri kontrol edemeyiz, hatta sıklıkla mevcut değişkenlerin tümünü tanım-

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 1.13 Kontrollü Deneylerde Değişken Değiştirilir

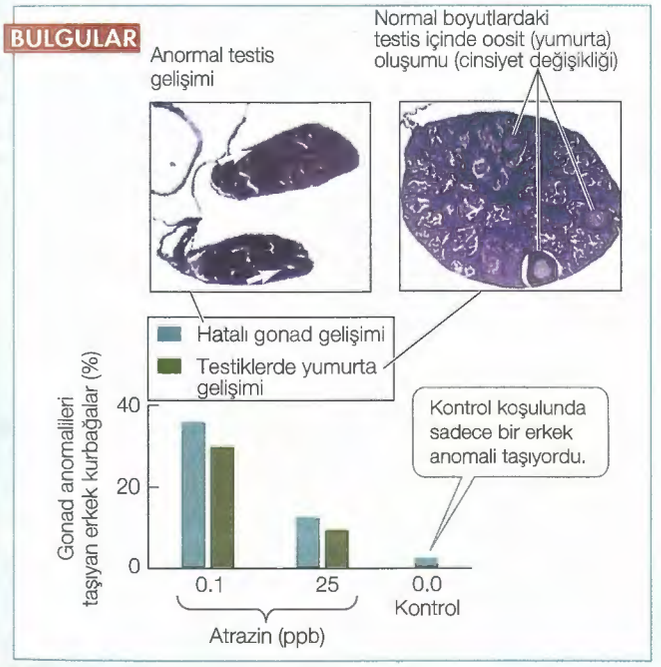
Hayes ve araştırma grubu laboratuvarda sadece sudaki atrazin konsantrasyonları açısından farklılık taşıyan kontrollu ortamlar oluşturdu. Özel olarak laboratuvarda kullanılmak üzere yetiştirilen leopar kurbağası (*Rana pipiens*) yumurtalarının açılmasına izin verildi ve iribaşlar farklı konsantrasyonlarda atrazin içeren deney tanklarına konulmak üzere ayrıldı.

**HİPOTEZ** **Larva gelişimi sırasında atrazine maruz kalmak, kurbağaların üreme sistemlerinde anomalilere neden olur.**

**YÖNTEM**

1. Sudaki atrazin konsantrasyonu hariç diğer bütün koşulların sabit tutulduğu 9 tank kullanıldı. 3 farklı atrazin koşulu oluşturuldu (her bir koşul için üç tark kullanıldı): 0 ppb (kontrol koşulu), 0.1 ppb ve 25 ppb.
2. Laboratuvarda açılan yumurtalardan çıkan *Rana pipiens* larvaları 9 ayrı tanka konuldu (üç tekrarın her biri için 30 iribaş)
3. İribaşlar, ergin hale geldiğinde hayvanlar öldürülerek, üreme dokuları incelendi.
4. Erkek kurbağaların üreme sistemlerinde saptanan anomalilerle, atrazine maruz kalma derecesi arasındaki korelasyon için test yapıldı.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **0.1 ppb gibi çok düşük atrazin konsantrasyonlarına maruz kalmak bile kurbağaların erkek üreme sistemlerinde anomalileri indükler. Bu etki atrazine maruz kalma düzeyi ile orantılı değildir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekilleri ile ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

layamayız. Yaptığımız şey basitçe farklı örnek gruplarından veri toplamak ve karşılaştırmaktır.

Hayes ve arkadaşlarının yaptığı kontrollu deneyler atrazinin gerçekten kurbağaların üreme gelişimlerini etkilediğini gösterdiğinde, bu araştırıcılar bir karşılaştırmalı deney yaptılar. Bunun için Amerika Birleşik Devletleri'ndeki birbirinden uzak sekiz bölgeden kurbağa ve su örnekleri topladılar ve çok farklı atrazin düzeylerine sahip çevrelerden gelen anormal kurbağaları karşılaştırdılar (**Şekil 1.14**). Hiç kuşkusuz, örnekleme bölgeleri hem atrazin miktarları hem de diğer birçok açıdan farklılıklar taşıyordu.

Deneylerin bulguları sıklıkla hipotezin önerisinden daha karmaşık bir durum ortaya çıkarır ve dolayısıyla yeni sorulara neden olur. Örneğin, Hayes'in deneylerinde mevcut atrazin *miktarı* ile anormal kurbağaların oranı arasında doğrudan bir ilişki olduğuna ilişkin kesinlik yoktu: en yüksek atrazin konsantrasyonlarındaki anormal kurbağaların oranı, düşük atrazin konsantrasyonlarındakinden daha azdı. Bilimde "nihaî cevaplar" yoktur. Araştırmalar daima beklediğimizden daha karmaşık bir durum olduğunu ortaya çıkarır. Bilimsel yöntem, bu kompleksliği tanımlamak, değerlendirmek ve anlamak için bir araçtır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 1.1 • Bilimsel Yöntem

### İstatistiksel yöntemler çok gerekli bilimsel araçlardır

İster karşılaştırmalı ister kontrollu deney yapalım, sonunda örnekler, bireyler, gruplar ya da populasyonlar arasında bir fark olup olmadığına karar vermek zorunda kalırız. Ölçülen bir farkın hipotezi destekleyip desteklemediğine nasıl karar veririz? Diğer bir deyişle, ölçülen farkın önemli olduğuna objektif olarak nasıl karar veririz?

Farkın önemli olup olmadığı, istatistiksel yöntemlerle ölçülebilir. Bilim insanları istatistiği kullanır; çünkü herhangi bir ölçüm setinde daima değişkenlik olduğunu bilirler. İstatistiksel testler, bir deneyde gözlenen farkın rasgele değişiklikten kaynaklanma ihtimalini hesaplar. Dolayısıyla, istatistiksel testlerin sonuçları ihtimallerdir. Bir istatistiksel test, bir **sıfır hipotez** ile başlar. Sıfır hipotezi, herhangi bir fark olmadığı hakkında bir önkabuldür. Niceliksel gözlemler yani **veriler** toplandığında, istatistiksel yöntemler sıfır hipotezinin doğru olma ihtimalini hesaplamak için uygulanır.

İstatistiksel yöntem bize, hükümsüz hipotez doğru olsa bile, aynı sonuçları şans eseri elde etme ihtimalinin ne olduğunu söyler. Verilerde görülen farklılıkların test edilen örneklerdeki rasgele varyasyonun sonucu olma şansını mümkün olduğunca elimine etmemiz gerekir. Eğer istatistiksel testler *hata olasılığının* (yani aynı sonucun şans eseri elde edilebilme ihtimalinin) yüzde 5 ya da altında olduğunu gösteriyorsa, bilim insanları genellikle ölçtükleri farkın önemli olduğu sonucuna varırlar.

### Sorgulama biçimlerinin hepsi bilimsel değildir

Bilim, belirli uygulama standartları ile sınırlandırılmış olan biricik insan faaliyetidir. Başka bazı alanlar da gözlem yapma ve soru sorma gibi uygulamaları bilimle paylaşmakla birlikte, bilim insanları, gözlemleri ile ne yapacakları ve sordukları

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 1.14 Karşılaştırmalı Deneyler Gruplar Arasındaki Farkları Araştırır

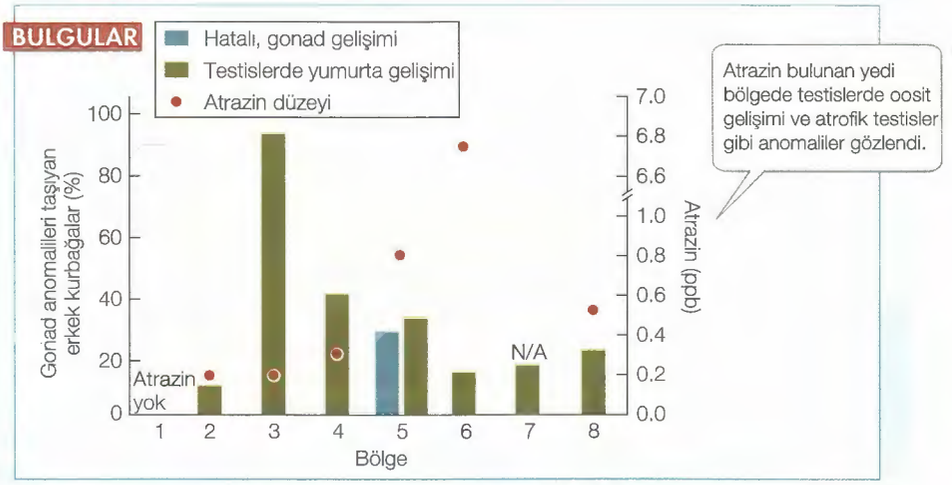
Hayes ve arkadaşları, atrazin varlığı ile erkek kurbağaların üreme sistemlerindeki anomaliler arasında bir korelasyon olup olmadığını anlamak için, Amerika Birleşik Devletleri'ndeki değişik bölgelerden kurbağa ve su örnekleri topladılar. Bunu izleyen analizler sırasında, kurbağalar ve su örnekleri kodlanmış olduğu için, araştırıcılar analiz ettikleri örneğin hangi bölgeden geldiğini bilmeksizin çalıştılar.

**HİPOTEZ** **Su ortamlarında atrazin herbisitinin varlığı ile kurbağa populasyonlarının üreme sistemlerindeki anomaliler arasında korelasyon vardır.**

**YÖNTEM**

1. Ticari olarak atrazin satışları göz önüne alınarak, bu herbisit ile en az kontamine olma ihtimali olan 4 bölge (1-4 no'lu bölgeler) ve en fazla kontamine olma ihtimali olan 4 bölge (5-8 no'lu bölgeler) seçildi.
2. Tüm bölgeler ilkbaharda ziyaret edildi (kurbağaların iribaş evresinden ergin forma dönüştüğü dönem); kurbağa ve su örnekleri toplandı.
3. Kurbağalar laboratuvarda öldürüldü ve üreme dokularındaki anomaliler gözlemlenerek kaydedildi.
4. Su örneklerindeki atrazin konsantrasyonu analiz edildi ( 7. bölgeye ait su örneği test edilmedi)
5. Üreme anomalileri ile çevresel atrazin konsantrasyonları niceliksel olarak saptandı ve aradaki korelasyona bakıldı.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **Sudaki atrazin konsantrasyonunun 0.2 ppb ya da üstünde olduğu ortamlardan alınan kurbağalarda üreme anomalileri vardır. Erginliğe geçiş dönemindeki anomali vakaları atrazin konsantrasyonu ile orantılı görünmemektedir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Kurbağalardaki en yüksek anomali oranı, Wyoming'teki yaban hayatı koruma alanında yer alan 3 no'lu bölgede bulundu. Anormal vaka sayısındaki bu aşırı yüksekliği açıklamak için ne tip veri ve gözlemlere gereksinim duyardınız?

Orijinal alıntılar, tartışmalar ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

soruları nasıl cevaplayacakları konusunda diğerlerinden ayrılırlar. Doğru istatistiksel analize tabi tutulmuş veriler, hipotezlerin test edilmesinde kritik öneme sahiptir. Bilimsel yöntem dünyayı ve onun işleyişini anlamak için insanların geliştirdiği en güçlü yoldur.

Doğal olayların bilimsel açıklamaları objektif ve güvenilirdir; çünkü önerilen hipotezler *test edilebilir olmak* ve doğrudan gözlemler ve deneylerle *reddedilme potansiyeline sahip olmak zorundadır.* Bilim insanları, hipotezleri test etmek için kullandıkları yöntemleri açıkça tanımlamak zorundadırlar. Böylece, diğer bilim insanları da onların buldukları sonuçları tekrarlayabilirler. Tüm deneyler her zaman tekrarlanmaya uygun olmayabilir, ancak şaşırtıcı ya da tartışmalı sonuçlar daima bağımsız doğrulanmaya tabi tutulabilir. Bütün bilim insanları, hipotezleri test etmek ve reddetmek için uygulanan bu süreçleri kullanır ve bilimsel bilgiye bu yolla katkı sağlarlar.

Eğer bilimsel yöntemleri öğrenirseniz, bilimi bilim olmayandan ayırt edebilirsiniz. Sanat, müzik ve edebiyat, insanların yaşam kalitesine çok şey katar; ancak bunlar bilim değildir. Bunlar gerçeğin ne olduğunu ortaya çıkarmak için bilimsel yöntemi kullanmaz. Alışılmadık iklimsel olaylar, ürün kayıpları ya da insan hastalıkları gibi doğal olayları açıklamada dinler de tarihsel olarak rol almış olsalar da, din de bilim değildir. Bir zamanlar insanlar için gizemli olan olayların pek çoğu, şimdi artık bilimsel ilkelerin terimleri ile açıklanabilmektedir.

Bilimin gücü, tartışma götürmeyen objektifliğinden ve *tekrarlanabilen ve ölçülebilen gözlemlerden* elde edilen kesin kanıtlara dayanmasından gelir. Doğal bir olayın dînî ya da spritüel açıklaması, bu fikre inanan kişi için mantıklı ve tatminkâr olabilir; ancak bu açıklama, test edilemez ve dolayısıyla bilim değildir. "Yaratıcı" ya da "akıllı tasarımcı" gibi doğaüstü bir açıklamaya başvurmak, bilim dünyasından ayrılmak anlamına gelir.

Bilim, dünyanın "nasıl olması gerektiği" hakkındaki değil, nasıl olduğu hakkındaki gerçekleri açıklar. İnsanların refahını artıran birçok bilimsel ilerleme, bir takım temel etik tartışmalar da doğurmuştur. Örneğin, genetik ve gelişim biyolojisindeki son gelişmeler, çocuklarımızın cinsiyetini seçmeye, bedenlerimizi tamir etmek için kök hücreleri kullanmaya ve insan genomunu değiştirmeye olanak vermektedir. Bilimsel bilgi, bu gibi şeyleri yapmamıza olanak verse de, bilim bunları yapıp yapamayacağımız konusunda bize bir şey söylemez. Eğer bunları yapmayı tercih edersek, bunu nasıl denetlememiz gerekir?

Toplumsal politikalar konusunda akıllı tercihler yapmak için, hangi sonuçlar için uğraştığımıza karar vermede mümkün olan en etik mantığı kullanmamız gerekir.

## 1.3 ÖZET

**Sorgulamadaki bilimsel yöntem, gözlem ve verilere dayanarak hipotezler formüle etmekle başlar. Hipotezleri test etmek için karşılaştırmalı ve kontrollu deneyler yapılır.**

- Bir hipotez ile bir deney arasındaki ilişkiyi açıklayınız. **Bakınız s. 14 ve Şekil 1.12**
- Kontrollu bir deneyde kontrol edilen şey nedir? **Bakınız s. 14 ve Şekil 1.13**
- Sadece karşılaştırmalı yaklaşımı kullanarak cevaplanabilecek soruları karakterize eden özellikler nelerdir? **Bakınız ss. 14-15 ve Şekil 1.14**
- Tartışmaların bilimsel olabilmesi için, niçin ölçülebilen ve tekrarlanabilen verilerle desteklenmeleri gerekir? **Bakınız ss. 15-16**

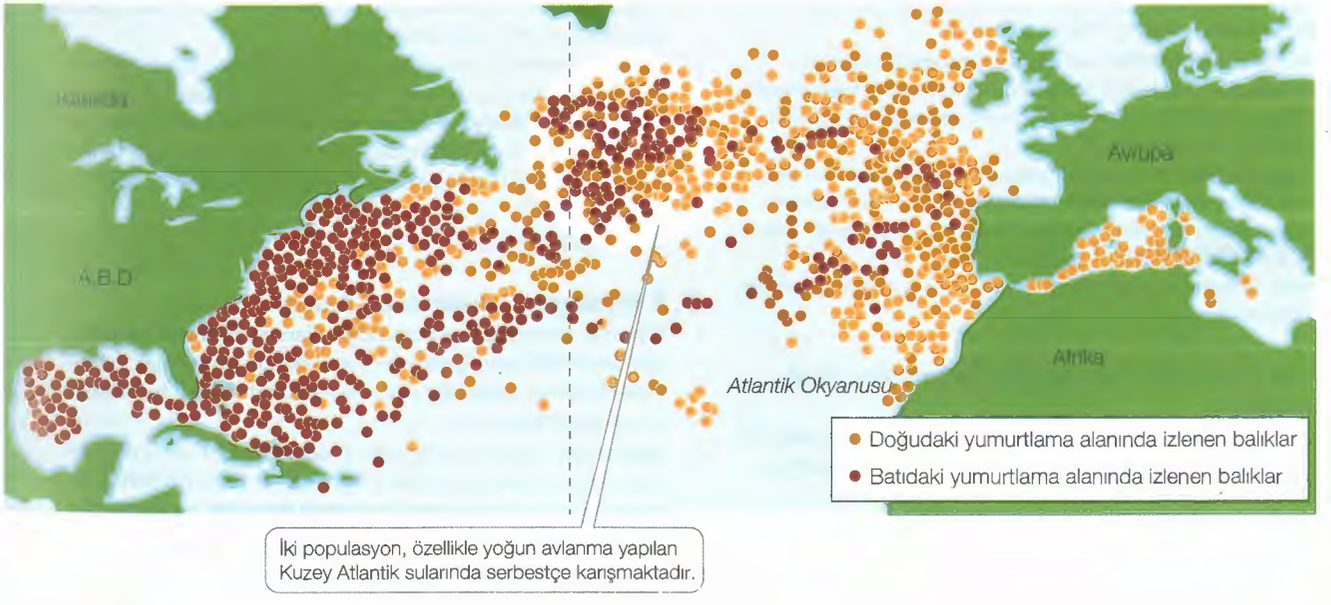
İnsan uygarlığının yüzyıllardır biriktirdiği çok büyük bilimsel bilgi, doğal dünyayı anlamak ve değiştirmek için başka hiçbir canlı türünün yapamadığını yapmamıza olanak verir. Bu yetenekler bize mücadele etme gücü ve fırsatlar sunar, ancak bunlardan daha önemlisi sorumluluklar yükler.

## 1.4 Biyoloji Toplumsal Politikaları Nasıl Etkiler?

Tarım ve tıp, biyolojik bilgiye dayanan iki önemli insan aktivitesidir. Atalarımız, bitkileri ve hayvanları evcilleştirirken farkında olmadan evrimsel biyoloji ilkelerini uygulamış, eski çağlardan beri hastalıkların nedenlerini araştırmış ve bunlarla baş etmek için yöntemler aramışlardır. Mikropların hastalık etkeni olduğunun öğrenilmesinden çok önce, insanlar enfeksiyonların bireyden bireye bulaşabildiğini fark etmiş ve hasta kişilerin izole edildiğine ilişkin uygulamalara ait yazılı kayıtlar bulunmuştur.

Bugün artık genomların şifresinin çözülmesi ve bunları değiştirmek için yeni bulunan yollar sayesinde, insan hastalıklarının kontrolü ve tarımsal üretimin artırılması konusunda çok sayıda yeni olanak vardır. Ancak bütün bu olanaklar etik ve politik tartışmalara yol açmaktadır. İnsanların ve diğer türlerin genlerini ne ölçüde ve hangi yollarla tamir edebilmeliyiz? Tarım bitkilerinin ve evcil hayvanların genomlarını kontrollü çiftleştirme ve çaprazlama gibi geleneksel yöntemlerle mi yoksa gen aktarımı biyoteknolojisi ile mi değiştirmek doğrudur? Genetiği değiştirilmiş organizmaların çevreye katılması hangi kurallara bağlı olmalıdır? Bilim, bütün bu sorulara tek başına cevap veremez ama, akılcı politik kararların doğru bilimsel bilgiye dayanması gerekir.

Kısmen de olsa biyolojik temeli olan ve sayıları giderek artan toplumsal meselelerle ilgili yasalar ve kurallar koyan ya da düzenlemeler yapan yönetici kurumlar, biyologların tavsiyelerine giderek daha fazla başvurmaktadır. Toplumsal politika belirlemek ve formüle etmek için bilimsel bilginin değerine ilişkin bir örnek olan ve Kısım 1.3'de sözü edilen maviyüzgeçli tonbalığını izleme çalışmalarına geri dönelim. Bu çalışmadan önce, hem bilim insanları hem de balıkçılar bu balıkların biri batıda Meksika Körfezi'nde, diğeri ise doğuda Akdeniz'de olmak üzere iki üreme alanı olduğunu düşünüyorlardı (**Şekil 1.15**). Aşırı avlanma, batıda çiftleşen populasyonların sayısının azalmasına ve bu populasyonların tehlike altına girmesine yol açmıştı.




**1.15 Maviyüzgeçli Tonbalığı Sınır Tanımaz** Batıda çiftleşen tonbalığı populasyonları ile doğuda çiftleşen tonbalığı populasyonlarının Atlas Okyanusunda kendi bölgeleri içinde beslendikleri düşünülüyordu. Bu nedenle tehlike altındaki batı populasyonlarının tekrar toparlanabilmesine olanak sağlamak için, 45° Batı boylamının (kesikli çizgi) her iki tarafında ayrı avlanma kotaları getirildi. Bununla birlikte, izleme sonucunda elde edilen veriler, iki populasyonun yumurtladıktan sonra ayrı kalmadığını gösterdi. Dolayısıyla saptanan bu politika, batı populasyonunu korumadı.

Başlangıçta bilim insanları, balıkçılar ve bu konuda karar veren yetkililer doğu ve batı populasyonlarının coğrafi olarak ayrı beslenme ve çiftleşme alanlarına sahip olduklarını düşünüyorlardı. Bu varsayımdan yola çıkan uluslararası bir komisyon, Atlas Okyanusunun ortasından geçen bir hat çizdi ve batıdaki populasyonların yenilenebilmesine izni vermek niyetiyle, bu hattın batısındaki avlanmaya katı kotalar koydu. Bununla birlikte, izleme sonucunda elde edilen yeni veriler batı ve doğu maviyüzgeçli tonbalığı populasyonlarının tüm Kuzey Atlantik'deki beslenme alanlarında serbestçe karıştıkları gerçeğini ortaya çıkardı. Bu hattın doğusunda yakalanan bir tonbalığı batıdaki çiftleşme populasyonuna ait olabileceği gibi, doğu populasyonuna da ait olabiliyordu. Dolayısıyla, belirlenen politika istenen amaca ulaşmamış oldu.

Politika geliştirenler bilimsel bilgi ve tavsiyeleri daha fazla dikkate almaktadır. Örneğin, atrazinin amfibiler üzerindeki etkilerine ilişkin araştırmalar, Amerika Birleşik Devletleri'ndeki kuruluşlardan biri olan Doğal Kaynakları Koruma Kurulu'nun (Natural Resources Defense Counsil) Tehlike Altındaki Türler Yasasına dayanarak atrazinin yasaklanması için girişim başlatmasına yol açtı. Bununla birlikte, A.B.D Çevre Koruma Ajansı (The U.S. Environmental Protection Agency) bu yasaklamanın yaratacağı potansiyel tarımsal kayıpları dikkate alarak, çevresel düzeyleri 30-40 ppb'yi geçmeyecek şekilde atrazin kullanımının devam etmesine izin verdi. Kabul edilen bu düzeyler, Hayes'in çalışmaları ile anomalilere neden olduğu gösterilen atrazin düzeylerinin 300-400 misli kadardır. Bilimsel bulgular, her zaman politika dünyasını ikna edememektedir.

Biyoloji öğrenmenin bir başka nedeni, hızla artan insan nüfusunun çevre üzerindeki etkilerini anlamaktır. Doğal kaynakları kullanmamız, Dünya'daki ekosistemlerin toplumların ihtiyacı olan mal ve hizmetleri üretmeye devam etme kapasitesi üzerinde baskı oluşturmaktadır. İnsan aktiviteleri yeryüzünün iklimini değiştirmekte ve bu bölümde konu ettiğimiz amfibiler gibi çok sayıda türün yok olmasına, eski hastalıkların yeniden ortaya çıkmasına, yenilerinin ise yayılmasına neden olmaktadır. Grip virüslerinin hızla yayılması modern seyahat biçimleri ile kolaylaşırken, antibiyotiklere dirençli bakterilerin evrimleşmesinin sonucu olarak son zamanlarda verem hastalığı yeniden ortaya çıkmaktadır. Biyolojik bilgi, bu değişikliklerin nedenlerini saptamak ve bunlarla ilgili akıllı politikalar üretmek için hayati öneme sahiptir.

İnsanların "bilme ihtiyacı" politika ve pragmatizm konularının ötesindedir. İnsanlar canlıların çeşitliliğindeki zenginliğe hayran kalır ve çoğu insan, organizmalar ve bunların nasıl etkileştikleri konusunda daha fazla şey bilmek ister. İnsanoğlunun merakı, adaptif bir özellik olarak bile görülebilir. Şöyle ki, eğer çevreleri hakkında bilgi edinme eğiliminde olan bireyler, daha az meraklı akrabalarından hayatta kalış ve üreme açısından daha başarılı olabilmiş ise, bu özelliğin seçilmiş olma ihtimali vardır. Yeni keşifler ve daha fazla bilgi, daha önce kimsenin sormayı düşünmediği soruları doğurur. Henüz cevaplarını bilmediğimiz çok sayıda soru vardır, ancak bilim insanlarını motive eden en önemli şey meraktır.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 1.1 Biyoloji Nedir?

- **Biyoloji** canlı organizmaları, bunların özelliklerini, işlevlerini ve etkileşimlerini bilimsel orarak inceleyen bilim dalıdır. Hücreler canlıların temel yapısal ve fizyolojik birimleridir. **Hücre teorisi** tüm canlıların hücrelerden oluşuğunu ve tüm hücrelerin daha önce varolan hücrelerden geldiğini söyler.
- Tüm canlı organizmalar, ortak bir atadan gelen değişikliğe uğramış soylar oldukları için birbirleri ile akrabadır. **Doğal seçilim aracılığı ile evrim** canlı organizmalarda bulunan **adaptasyonlar**ın çeşitliliğinden sorumludur.
- Hücrenin bilgi içeriği **DNA**'dan oluşan **genom**da bulunur. DNA molekülleri, nükleotid dizilerinden yapılmıştır. **Gen** olarak adlandırılan özel DNA kısımları, hücrenin **proteinleri** yapmak için kullandığı bilgiyi içerir.
- Canlı organizmalar, iç ortamlarını denetlerler. Aynı ya da farklı türlere ait diğer organizmalarla etkileşirler. Biyologlar tüm organizasyon düzeylerindeki canlılığı incelerler. **İnceleyiniz Şekil 1.6, WEB AKTİVİTESİ 1.1**
- Bir **model sistem**den elde edilen biyolojik bilgi, diğer türler için de genellenebilir.

### 1.2 Dünya Üzerindeki Tüm Canlılar Birbirleriyle Nasıl Akrabadır?

- Biyologlar canlılık tarihini oluşturabilmek için, fosilleri, anatomik benzerlik ve farklılıkları kullanır ve moleküler olarak genomları karşılaştırırlar. **İnceleyiniz Şekil 1.8**
- Canlılar ilk olarak kimyasal evrim ile ortaya çıkmışlardır. Hücreler, canlıların evriminde erken dönemde ortaya çıkmıştır.
- **Fotosentez** Dünya'nın atmosferini değiştirdiği ve güneş ışığından enerji yakalayacak bir yol sağladığı için önemli bir evrimsel basamaktır.
- İlk organizmalar **prokaryotlar**dı. Daha kompleks hücrelere sahip olan ve **ökaryotlar** olarak adlandırılan organizmalar daha sonra ortaya çıktılar. Ökaryotik hücreler **organel** adı verilen hücre bölmelerine sahiptir. Bu organellerden birisi olan çekirdek hücrenin genetik maddesini içerir.
- **Türlerin** genetik akrabalıkları bir evrimsel ağaç olarak temsil edilebilir. Türler, üç **domain** içinde gruplandırılırlar: **Archaea**, **Bacteria** ve **Eukarya**. Archaea ve Bacteria birhücreli prokayotların dahil olduğu domainlerdir. Eukarya domaini, çok çeşitlik gösteren protistleri (tümü olmasa da çoğu birhücrelidir), çok hücreli bitki, mantar ve hayvan gruplarını içerir. **İnceleyiniz Şekil 1.10, WEB AKTİVİTESİ 1.2**

### 1.3 Biyologlar Canlıları Nasıl Araştırır?

- Biyolojik araştırmaların çoğunda kullanılan **bilimsel yöntem**, beş basamak içerir: gözlemler yapmak, sorular sormak, hipotezler kurmak, tahminler yapmak ve bu tahminleri test etmek. **İnceleyiniz Şekil 1.12**
- **Hipotezler** sorulara verilen geçici cevaplardır. Hipotezleri temel alarak yapılan tahminler ek gözlemler ve iki tip deney ile test edilirler ki bunlar **karşılaştırmalı deneyler** ve **kontrollü**

**deneylerdir. İnceleyiniz Şekil 1.13 ve 1.14, ANİMASYONLA ÖĞRENME 1.1**

- Gözlenen farklılıkların önemli olup olmadığını ya da bu farklılıkların şansa bağlı sonuçlar mı olduğunu saptamak için, elde edilen **verilere** istatistiksel yöntemler uygulanır.
- Bilim, bize dünyanın işleyişi hakkında bilgi verir ancak, neyi yapmamız ya da neyi yapmamamız konusunda bir şey söylemez.

### 1.4 Biyoloji Toplumsal Politikaları Nasıl Etkiler?

- Devlet kurumları, biyolojik konuları içeren önemli problemlerin çözümünde sıklıkla biyologların tavsiyesine başvururlar.

## TARTIŞMA

1. Birhücreli bir organizmanın tüm genlerinin dizilerini bilsek ve bu genlerin test tüpü içinde ifade edilmesini başarabilsek bile, işlevsel bir organizma yaratabilmek inanılmaz ölçüde zordur. Bunun neden böyle olduğu hakkında ne düşünürsünüz? Bu gerçek ışığında, bir türe ait tüm bilginin genomda taşındığı ifadesi hakkında ne düşünürsünüz?
2. Bilimde hipotezlerin yanlışlığını ortaya çıkarma yeteneğinde olan testler tasarlamak ve uygulamak niçin çok önemlidir?
3. Sadece karşılaştırmalı yaklaşımı kullanarak cevaplanabilecek soruları karakterize eden özellikler nelerdir?
4. Günlük hayatınızdaki problemleri çözmek için bilimsel yöntemi nasıl uyguladığınıza ilişkin bir örnek veriniz.

## EK ARAŞTIRMA

1. Tyrone Hayes'in çalışmalarındaki kurbağa anomalileri çevrede bir herbisitin bulunması ile ilgiliydi. Bu herbisit, kurbağaları öldürmemekle birlikte, erkekleri dişileştiriyordu. Bu etkinin doğadaki kurbağa populasyonlarının üreme kapasitelerinin azalmasına yol açıp açmayacağını nasıl araştırırdınız?
2. Tüm hücrelerin daha önce varolan hücrelerden oluşmasına benzer şekilde, tüm mitokondriler de -besinlerdeki enerjiyi biyolojik iş yapabilecek enerji formuna dönüştüren hücre organelleri- daha önce varolan mitokondrilerden oluşur. Hücreler mitokondrilerini, çekirdeklerindeki genetik bilgiyi kullanarak sentezlemezler. Mitokondrilerin niteliğini anlamak için nasıl araştırmalar yapardınız?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Kurbağaların Dişileşmesi** Şekil 1.13'de gösterilen deneye analog olan bu egzersiz sizden *Xenopus laevis* kurbağalarının erkeklerinde çiftleşme çağrıları oluşturmak için gerekli larinks (gırtlak) kaslarının boyutları hakkındaki verileri grafiklemenizi istemektedir. Gelişimleri sırasında atrazin herbisitinin farklı dozlarına maruz bırakılmış kurbağalardan elde edilen verileri grafikledikten sonra, atrazinin bu fiziksel davranış üzerindeki etkilerine ilişkin sonuçları formüle edecek ve bu etkilerin ne anlama geldiği hakkında fikir yürüteceksiniz.

# 2 Küçük Moleküller ve Canlı Kimyası

## Saçlı bir hikaye

"Ne yersen osun -ve bu senin saçında kaydedilir." Vücut kimyası hakkındaki ünlü deyişin sonuna eklenen bu ifadenin sorumluları Utah Üniversitesi'nden iki bilim insanıdır. Ekolog Jim Ehleringer ve kimyacı Thure Cerling, insan saçının o kişinin hangi bölgede yaşadığını yansıttığını gösterdi.

Bölüm 1'de işaret edildiği gibi, canlı varlıklarla cansız evreni oluşturan atomlar birbirinin aynısıdır. Bu atomlardan ikisi hidrojen (H) ve oksijendir (O). Bu iki atom su ($H_2O$) oluşturmak üzere birleşir. Her iki atom da *izotop* adı verilen çeşitler halinde doğal olarak bulunur. İzotoplar aynı kimyasal özelliklere sahip olduğu halde, çekirdeklerinde bulunan ve *nötron* adı verilen partikül sayılarındaki farklılıktan dolayı farklı ağırlıktadır.



**Saç Bir Hikâye Anlatır** Saç proteinindeki ağır $^{18}O$ izotopunun hafif $^{16}O$ izotopuna oranı yerel sulardaki oranları yansıtır.

Su okyanustan buharlaştığında, karaların içine doğru hareket ederek oralara yağmur bırakan bulutlar oluşturur. Daha ağır H ve O izotoplarından oluşan su, hafif izotoplardan oluşan sudan daha ağır olduğundan, yere daha hızlı düşme eğilimindedir. Ilık yağmurlar soğukta yoğunlaşanlardan daha ağırdır. Kıyılarda ya da ılık yağmurların sık yağdığı bölgelerde yaşayan insanların tükettikleri su ve yiyecekler, daha soğuk iç bölgelerde yaşayan insanların kullandığı sudan daha ağırdır (kuşkusuz buradaki insanların tükettikleri içecek ve ürünlerin yaşadıkları yerden geldiği varsayılmaktadır). Ne yersek o olduğumuzdan dolayı, ağır H ve O atomları bu insanların vücudunun bir parçası haline gelir.

Saçımız çok miktarda H ve O içerir ve bunların çoğu yerel sulardan kaynaklanır. Ehleringer ve Cerling, saçtaki ağır ve hafif H ve O oranlarının yerel sulardaki ağır ve hafif $H_2O$ oranlarını yansıtıp yansıtmadığını merak ettiler. Bu soruya cevap aramak üzere Ehleringer'in eşi, Cerling'in çocukları ve her ikisinin arkadaşları Birleşik Devletler'de saç toplamak üzere bir yolculuğa çıkarak, hem berber dükkanlarından kesilmiş saçları, hem de yerel su örneklerini topladılar. Topladıkları örnekleri laboratuvarda test eden bilim insanları, saçtaki ağır ve hafif izotop oranlarının yerel sulardaki oranlarla aynı olduğunu buldular.

Bu bilgi, kendi başına hayranlık uyandırıcı olmasının yanı sıra, uygulamaya dönük bir değer de taşımaktadır. Örneğin, polis şüpheli kişinin ifadesini değerlendirirken saç analizini kullanabilir ve "Geçen ay Montana'da olduğunu söylüyorsun. Oysa saç örneğin senin sıcak bir sahil bölgesinde olduğunu gösteriyor" diyebilir. Bu örnekteki gibi tartışmalı kanıtlar daha ileri araştırmalara temel oluşturabilir. Örneğin,



**Hazır Örnekler** Bir araştırma projesi için saç örneklerine ihtiyacınız mı var? Yakınınızdaki berber dükkânlarına baş vurun.

insan gruplarının göç yolları üzerinde çalışan antropologlar, mezarlardan elde edilen saç örneklerini analiz edebilir.

Canlılığın kimya temeline dayandığının ve evrensel kimya ve fizik yasalarına tabi olduğunun anlaşılması, insanlık tarihinde oldukça yeni bir durumdur. On dokuzuncu yüzyıla kadar canlılıktan sorumlu olan şeyin bir "vital güç" olduğu varsayılıyordu (vital sözcüğü Latince "canlıya ait" anlamına gelen *vitalis* sözcüğündenden türetilmiştir). Bu vital güç, fizik ve kimyayı yöneten mekanik güçlerden ayrı tutuluyordu. Birçok insan, halen vital bir gücün var olduğunu kabul etmektedir. Ancak, canlılığa fiziko-kimyasal açıdan bakılması, biyolojik bilimlerde çok büyük ilerlemelere yol açtı ve bu bakış açısı modern tıp ve tarımın temeltaşı haline geldi.

**BU BÖLÜMDE** maddeyi oluşturan atomları tanıtarak, bunların çeşitlerini, özelliklerini ve diğer atomlarla bir araya gelme yeteneklerini gözden geçireceğiz. Katı haldeki maddenin nasıl sıvı ve gaz haline dönüştüğünü ve maddede kimyasal tepkimelerle ortaya çıkan değişiklikleri ele alacağız. Suyun yapısını, özelliklerini ve kimyasal asit ve bazlarla etkileşimlerini inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


2.1 Atomik Yapı Maddenin Özelliklerini Nasıl Açıklar?
2.2 Atomlar Molekülleri Oluşturmak İçin Nasıl Bağlanır?
2.3 Kimyasal Tepkimeler Sırasında Atomlar Partnerlerini Nasıl Değiştirir?
2.4 Suyu Canlılar İçin Önemli Yapan Nedir?


## 2.1 Atomik Yapı Maddenin Özelliklerini Nasıl Açıklar?

Bütün maddeler **atomlar**dan oluşur. Atomlar çok küçüktür -bu paragrafın başından bu cümlenin sonuna kadar olan kısma bir tirilyondan ($10^{12}$) fazla atom sığar. Her atom, artı yüklü yoğun bir **çekirdek** ile bunun çevresinde hareket eden bir ya da daha fazla sayıdaki eksi yüklü **elektronlar**dan oluşur (**Şekil 2.1**). Çekirdekte artı yüklü bir ya da daha fazla **proton** ve elektrik yükü taşımayan bir ya da birden fazla sayıda **nötron** yer alır. Atomlar ve bunları oluşturan parçacıklar, karakteristik olarak tüm maddelerde bulunan hacim ve kütleye sahiptir. Mevcut maddenin miktarı, *kütle*nin ölçüsüdür; kütle ne kadar büyükse, madde miktarı da o kadar büyüktür.

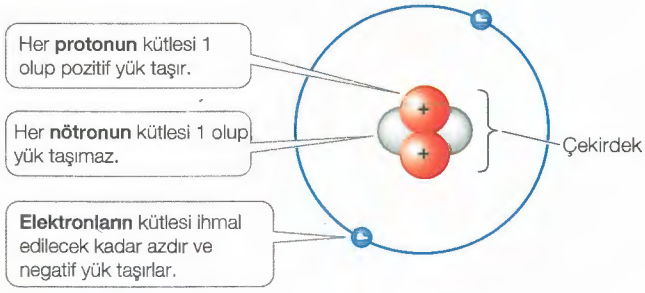
Bir protonun kütlesi, standart bir ölçü birimi olarak kullanılır ve bu birim İngiliz kimyacı John Dalton'un adına izafeten *dalton* ya da **atomik kütle birimi** (**amu**) olarak adlandırılır. Tek bir protonun ya da nötronun kütlesi yaklaşık 1 dalton (Da) olup, bu kütle $1.7 \times 10^{-24}$ gramdır (0.00000000000000000000000017 g). Bu oldukça küçük bir kütle olmakla birlikte, daha da küçük olan elektronların kütlesi $9 \times 10^{-28}$ gramdır (0.0005 Da). Proton ya da nötronun kütlesi ile karşılaştırıldığında, elektronun kütlesi ihmal edilebilecek düzeyde olduğundan, ölçümler ve hesaplamalar yapılırken, elektronların atomun kütlesine yaptığı katkı genellikle ihmal edilir. Ancak, kararlı birliktelikler oluşturmak üzere atomların diğer atomlarla nasıl bir araya geleceğini elektronlar belirler.

Her proton, +1 yük birimi olarak tanımlanan artı elektrik yükü taşır. Bir elektron ise, protonun yüküne eşit ancak onun zıddı olan eksi (-1) yük taşır. Adından da anlaşılacağı gibi, nötron elektriksel olarak nötrdür ve yükü 0'dır. Farklı yükler (+/-) birbirini çekerken, aynı yükler (+/+, -/-) birbirini iter. Atomlar elektriksel olarak nötrdür; çünkü bir atomdaki elektroların sayısı protonların sayısına eşittir.

### Bir element sadece tek tip atomdan oluşur

**Element**, sadece tek tip atom içeren saf bileşiktir. Hidrojen elementi sadece hidrojen atomlarından oluşur. Her elementin atomları onları diğer elementlerin atomlarından farklı kılan belirli karakteristik özelliklere sahiptir. Kütle ve diğer atomlarla nasıl etkileştikleri bu özellikler arasındadır.

Evrende bulunan 100'den fazla element *periyodik tablo*ya (**Şekil 2.2**) yerleştirilmiştir. Her element, kendine ait bir ya da iki harfli sembol ile gösterilir. Örneğin, H hidrojeni, C karbonu ve O oksijeni simgeler. Bazı semboller diğer lisanlardan gelir: Fe (Latince, *ferrum*) demir, Na (Latince, *natrium*) sodyum ve W (Almanca, *wolfram*) tungten için kullanılır.



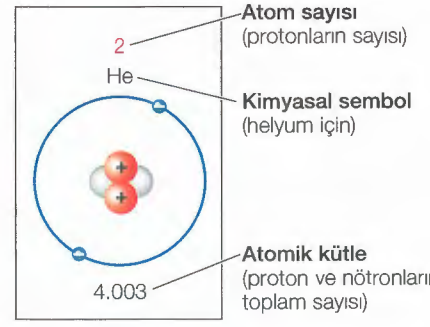

**2.1 Helyum Atomu** Helyum atomunun bu şekilde temsil edilmesi, Bohr modeli olarak adlandırılır. Bu model çekirdeğin kapladığı mekânı abartılı bir biçimde gösterir. Gerçekte ise, çekirdek atomik kütlenin hemen hemen tamamını oluştursa da, atom hacminin sadece 1/10.000'inini işgal eder. Bohr modeli aynı zamanda, elektronu çekirdek etrafındaki münferit bir partikül olarak temsil etmesinden ötürü de yanlış bir gösterimdir.

Periyodik tablodaki elementler, eşit miktarlarda bulunmaz. Yıldızlarda bol miktarda hidrojen ve helyum vardır. Dünya'nın kabuğu ve komşu gezegenlerin yüzeyleri hemen hemen yarı yarıya oksijen, %28 silisyum, %8 alüminyum ve her biri %2-5 arasında olmak üzere sodyum, magnezyum, potasyum, kalsiyum ve demir içermekte olup, diğer elementler çok daha az miktarlardadır.

Her canlı organizmanın (bakteri, şalgam ya da insan) yaklaşık olarak %98'i sadece altı elementten oluşur: karbon, hidrojen, azot, oksijen, fosfor ve kükürt. Bu bölümün esas konusu bu altı elementin kimyası olmakla birlikte, canlı organizmalardaki diğer elementler de aynı ölçüde önemlidir. Örneğin, sodyum ve potasyum sinir fonksiyonu için zorunlu iken, kalsiyum biyolojik sinyal olarak iş görür, iyot çok önemli bir hormonun bileşenidir, magnezyum ise bitkilerdeki klorofil için gereklidir. Atomların fiziksel ve kimyasal (reaktif) özellikleri, içerdikleri atomaltı parçacıkların sayısına bağlıdır.

## Her element farklı sayıda proton içerir

Bir element atom çekirdeğindeki proton sayısı açısından diğer elementlerden farklıdır. Protonların sayısı **atom sayısı** olarak tanımlanır. Her elementin atom sayısı kendine özgüdür ve değişmez. Helyumun atom sayısı 2'dir ve her helyum atomu da-




**2.2 Periyodik Tablo** Periyodik tablo, elementleri fiziksel ve kimyasal özelliklerine göre gruplar. 1-92 arasındaki elementler doğada bulunur; atom sayıları 92'nin üstünde olan elementler ise laboratuvarda yaratılmıştır.

Sarı ile gösterilen altı element çoğu canlı organizmanın % 98'ini oluşturur.

Aynı dikey kolonda yer alan elementler en dış elektron kabuklarında aynı sayıda elektron içerdikleri için benzer özelliklere sahiptir.

Turuncu ile gösterilen elementler birçok organizmada az miktarlarda bulunur.

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 H 1.0079 | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 He 4.003 |
| 3 Li 6.941 | 4 Be 9.012 | | | | | | | | | | | 5 B 10.81 | 6 C 12.011 | 7 N 14.007 | 8 O 15.999 | 9 F 18.998 | 10 Ne 20.179 |
| 11 Na 22.990 | 12 Mg 24.305 | | | | | | | | | | | 13 Al 26.982 | 14 Si 28.086 | 15 P 30.974 | 16 S 32.06 | 17 Cl 35.453 | 18 Ar 39.948 |
| 19 K 39.098 | 20 Ca 40.08 | 21 Sc 44.956 | 22 Ti 47.88 | 23 V 50.942 | 24 Cr 51.996 | 25 Mn 54.938 | 26 Fe 55.847 | 27 Co 58.933 | 28 Ni 58.69 | 29 Cu 63.546 | 30 Zn 65.38 | 31 Ga 69.72 | 32 Ge 72.59 | 33 As 74.922 | 34 Se 78.96 | 35 Br 79.909 | 36 Kr 83.80 |
| 37 Rb 85.4778 | 38 Sr 87.62 | 39 Y 88.906 | 40 Zr 91.22 | 41 Nb 92.906 | 42 Mo 95.94 | 43 Tc (99) | 44 Ru 101.07 | 45 Rh 102.906 | 46 Pd 106.4 | 47 Ag 107.870 | 48 Cd 112.41 | 49 In 114.82 | 50 Sn 118.69 | 51 Sb 121.75 | 52 Te 127.60 | 53 I 126.904 | 54 Xe 131.30 |
| 55 Cs 132.905 | 56 Ba 137.34 | 71 Lu 174.97 | 72 Hf 178.49 | 73 Ta 180.948 | 74 W 183.85 | 75 Re 186.207 | 76 Os 190.2 | 77 Ir 192.2 | 78 Pt 195.08 | 79 Au 196.967 | 80 Hg 200.59 | 81 Tl 204.37 | 82 Pb 207.19 | 83 Bi 208.980 | 84 Po (209) | 85 At (210) | 86 Rn (222) |
| 87 Fr (223) | 88 Ra 226.025 | 103 Lr (260) | 104 Rf (261) | 105 Db (262) | 106 Sg (266) | 107 Bh (264) | 108 Hs (269) | 109 Mt (268) | 110 (269) | 111 (272) | 112 (277) | 113 | 114 (285) | 115 (289) | 116 | 117 | 118 (293) |

Parantez içindeki kütleler başka elementler oluşturacak şekilde parçalanan kararsız elementleri gösterir.

Kimyasal sembolü olmayan elementler henüz adlandırılmamıştır.

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Lantanid serileri | 57 La 138.906 | 58 Ce 140.12 | 59 Pr 140.9077 | 60 Nd 144.24 | 61 Pm (145) | 62 Sm 150.36 | 63 Eu 151.96 | 64 Gd 157.25 | 65 Tb 158.924 | 66 Dy 162.50 | 67 Ho 164.930 | 68 Er 167.26 | 69 Tm 168.934 | 70 Yb 173.04 |
| Akdinid serileri | 89 Ac 227.028 | 90 Th 232.038 | 91 Pa 231.0359 | 92 U 238.02 | 93 Np 237.0482 | 94 Pu (244) | 95 Am (243) | 96 Cm (247) | 97 Bk (247) | 98 Cf (251) | 99 Es (252) | 100 Fm (257) | 101 Md (258) | 102 No (259) |

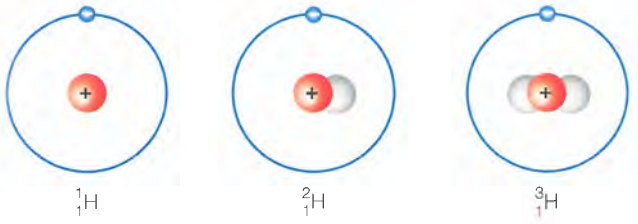
ima iki protona sahiptir; oksijenin atom sayısı 8'dir ve oksijen a'omu daima sekiz proton içerir.

Belirli sayıdaki protonların yanı sıra, hidrojen hariç diğer elementlerin çekirdeğinde bir ya da daha fazla sayıda nötron bulunur. Bir atomun **kütle numarası** çekirdeğindeki proton ve nötron sayılarının toplamına eşittir. Karbon atomunun çekirdeğinde altı proton, altı nötron vardır ve karbonun kütle numarası 12'dir. Oksijen sekiz proton, sekiz nötron içerir ve kütle numarası 16'dır. Herhangi bir atomun kütle numarası onun dalton cinsinden kütlesini ifade eder (aşağıya bakınız).

Bir elementin simgesinin sol alt tarafına onun atom sayısı, sol üst tarafına ise kütle numarası yazılır. Dolayısıyla hidrojen, karbon ve oksijen sırasıyla şöyle yazılır:
$^{1}_{1}H$, $^{12}_{6}C$ ve $^{16}_{8}O$.

### İzotopların nötron sayıları birbirinden farklıdır

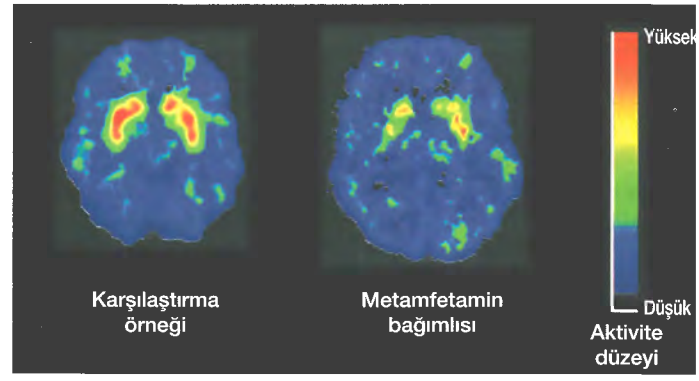
Bazı elementlerin atom çekirdeğindeki nötron sayıları her zaman aynı değildir. Aynı elementin farklı **izotopları** aynı sayıda proton içermekle birlikte, nötron sayıları birbirinden farklıdır. Birçok elementin çeşitli izotopları vardır. Aşağıda gösterilen hidrojen izotopları özel isimlere sahip olmakla birlikte, çok sayıda elementin izotopları farklı isimler taşımaz.



| $^{1}_{1}H$ | $^{2}_{1}H$ | $^{3}_{1}H$ |
|---|---|---|
| **Hidrojen** | **Döteryum** | **Tritiyum** |
| 1 proton | 1 proton | 1 proton |
| 0 nötron | 1 nötron | 2 nötron |

Örneğin karbonun doğal izotopları, $^{12}C$ (çekirdeğinde altı nötron), $^{13}C$ (çekirdeğinde yedi nötron) ve $^{14}C$ (çekirdeğinde sekiz nötron)'dür. Sırayla "karbon 12", "karbon 13" ve "karbon 14" olarak adlandırılan bu izotopların üçü de altı proton içerir, dolayısıyla bunların hepsi karbondur. Karbon atomlarının çoğu $^{12}C$, yaklaşık %1.1'i $^{13}C$, çok az bir kısmı da $^{14}C$'dür. Ancak bunların tümü temel olarak aynı kimyasal reaktiviteye sahiptir. Bu özellik deneysel biyoloji ve tıp uygulamaları açısından önemlidir. Bir elementin **atom ağırlığı** (ya da atom kütlesi) tüm izotoplarının normal olarak bulundukları oranlar dikkate alınarak ve bu izotopların kütle numaralarının ortalaması alınarak hesaplanır. Örneğin, tüm izotopları ve bunların doğal olarak hangi oranlarda bulunduğu dikkate alınarak, karbonun atom ağırlığı hesaplandığında, bu değer 12.011 olarak bulunur. Atom ağırlıklarındaki ondalık sayı kısımları, tüm izotopların ağırlıklarının ortalamasının alınmasından kaynaklanmaktadır.

İzotopların çoğu kararlıdır. Ancak **radyoizotoplar** adı verilen bazıları kararsız olup, atom çekirdeğinden α (alfa), β (beta), ya da γ (gama) radyasyonu şeklinde kendiliğinden enerji yayar. *Radyoaktif parçalanma* adı verilen bu enerji salınımı, orijinal atomu başka bir forma dönüştürür. Bu dönüşümün tipi radyoizotopa bağlı olarak değişir, ancak bazı dönüşümler proton sayısını değiştirebilir; böylece başlangıçtaki atom farklı bir element haline gelir.




**2.3 Beynin Görüntülenmesi** Canlı bir insandan elde edilen bu görüntülerde sağlıklı bir birey ile metamfetamin bağımlısı bir bireyin beyin aktiviteleri arasındaki farkları saptamak için radyoaktif işaretli şeker kullanılmıştır. Daha aktif olan beyin bölgesi daha fazla şeker kullanır. Sağlıklı beynin (solda) hafıza ile ilgili kısmı (kırmızı bölge) ilaç bağımlısı olan beyne oranla daha fazla aktivite göstermektedir.

Bilim insanları hassas aletler kullanarak, yayılan radyasyonu radyoizotopların varlığını saptamak için kullanabilir. Örneğin, eğer bir toprak solucanına radyoizotop içeren besin verilirse, bu solucanın toprakta izlediği patika Geiger sayacı adı verilen basit bir dedektör kullanılarak saptanabilir. Canlı organizmalardaki atomların çoğu **molekül** adı verilen kararlı birlikler halinde organize olmuştur. Eğer bir moleküle bir radyoizotop katılırsa, bu radyoizotop bir etiket gibi iş görür ve araştırıcının ya da fizyoloğun bu molekülü deney sırasında ya da vücut içinde izlemesi mümkün olur (Şekil 2.3). Radyoizotoplar fosillerin tarihlendirilmesinde de kullanılır. Bu uygulama, Kısım 25.1'de açıklanmıştır.

Radyoizotoplar, araştırma ve tıp alanlarında yararlı olmakla birlikte, yaydıkları radyasyonun çok küçük dozları bile molekül ve hücrelerde hasar oluşturma potansiyelindedir. Ancak bu zararlı etkiler bazı durumlarda bize yarar sağlar; örneğin, $^{60}Co$'dan (kobalt-60) yayılan radyasyon tıpta kanser hücrelerini öldürmek için kullanılır.

### Elektronların davranışı kimyasal bağlanma ve geometriyi belirler

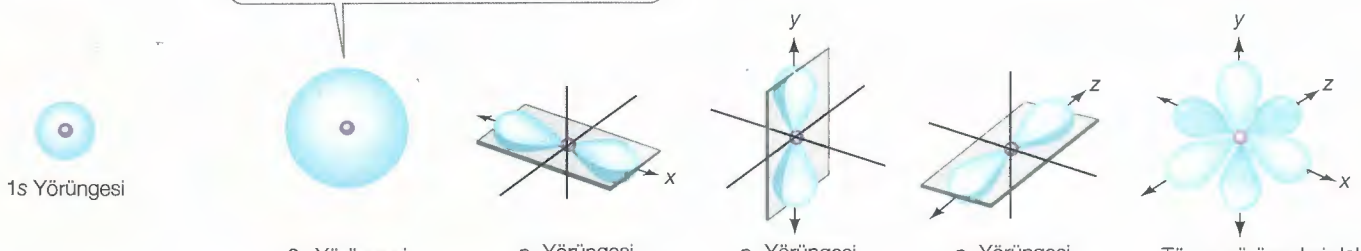
Bir atomdaki elektron sayısı bu atomun diğer atomlarla nasıl bir araya geleceğini belirler. Biyologlar, canlı hücrelerdeki kimyasal değişikliklerin nasıl cereyan ettiği ile ilgilenir. Atomları elektronlarla birlikte düşünmek gerekir; çünkü elektronların davranışı kimyasal *tepkimeler*in nasıl gerçekleştiğini açıklar. Kimyasal tepkimeler, bileşiklerin atomik bileşimlerini ve dolayısıyla özelliklerini değiştirir. Tepkimeler, genellikle atomlar arasındaki elektron dağılımı değişimini içerir.

Bir atomdaki belirli bir elektronun herhangi bir andaki bulunduğu yeri saptamak olanaksızdır. Yapabildiğimiz şey sadece elektronun atom içinde bulunma ihtimali olan uzayın hacmini tanımlamaktır. Elektronun vaktinin en az %90'ını geçirdiği uzay bölgesi onun **yörüngesi**dir. Yörüngeler karakteristik biçim ve yerleşimlere sahiptir ve belirli bir yörüngede en fazla iki

**Birinci kabuk:** Çekirdeğe en yakın iki elektron küresel *s* yörüngesinde hareket eder.

**İkinci kabuk:** İkinic elektron kabuğundaki dört yörüngeden biri olan 2*s* yörüngesinde iki elektron bulunur. İkinci kabukta toplam olarak sekiz elektron bulunabilir.

**2.4 Elektron Kabukları ve Yörüngeleri** Her yörünge en fazla iki elektron içerir. *s* yörüngeleri daha düşük enerji düzeyine sahip olup, elektronlar tarafından *p* yörüngelerinden önce doldurulur.




1*s* Yörüngesi | 2*s* Yörüngesi | $p_x$ Yörüngesi | $p_y$ Yörüngesi | $p_z$ Yörüngesi | Tüm *p* yörüngeleri dolu

İki elektron lobut şeklindeki *x* ekseni ($p_x$) yörüngesini oluşturur.

... iki elektron daha $p_y$ yörüngesini doldurur...

... diğer iki elektron $p_z$ yörüngesini doldurur.

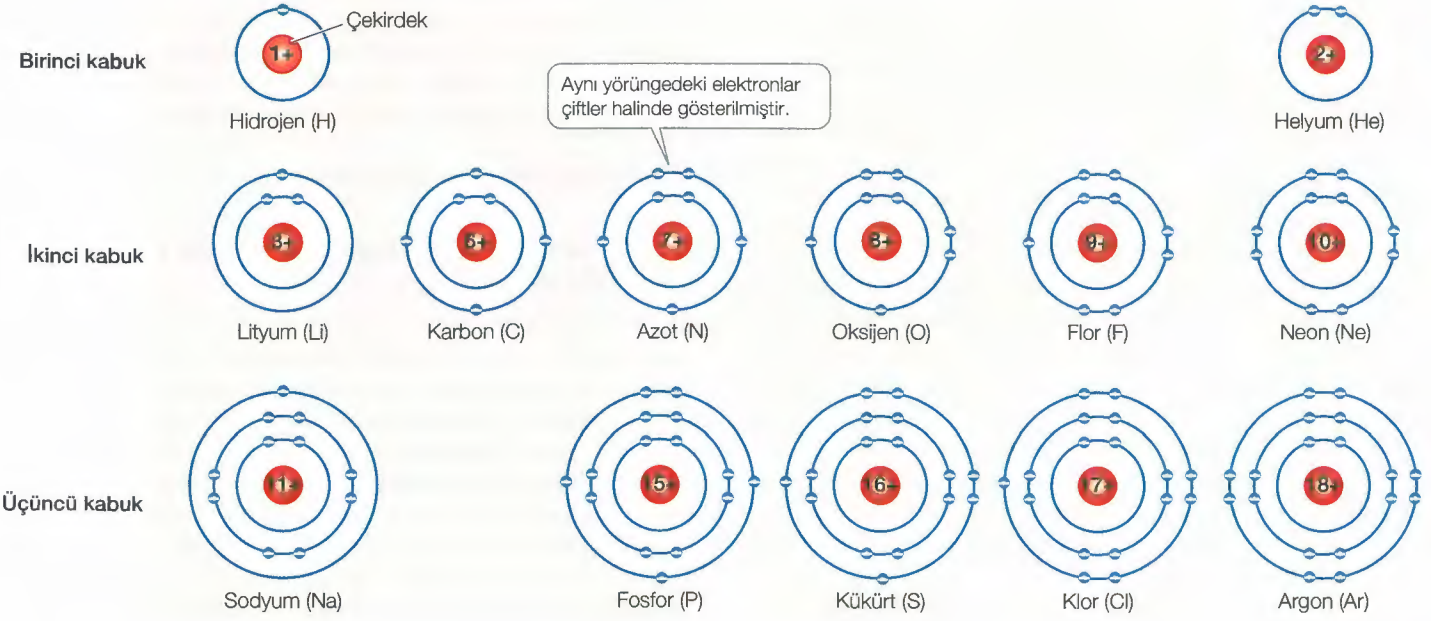
Altı elektron üç adet *p* yörüngesini doldurur.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 2.1 • Elektron Yörüngeleri**

elektron bulunabilir (**Şekil 2.4**). Dolayısıyla, helyumdan (atom sayısı 2) daha büyük herhangi bir atomun elektronları iki ya da daha fazla yörüngede yer alır. Periyodik tabloda hafif atomlardan ağır atomlara doğru gidildikçe, yörüngeler özgül bir sıra ile doldurulur. Çekirdek etrafındaki bu yörünge serileri **elektron kabukları** ya da *enerji düzeyleri* olarak bilinir.

- *Birinci kabuk*: Sadece bir tane yörüngeden oluşan, en içteki elektron kabuğu *s* yörüngesi olarak adlandırılır. Hidrojen atomu ($_1$H) ilk kabuğunda bir elektrona sahip iken, helyum ($_2$He) bu kabukta iki elektron içerir. Geri kalan bütün elementlerin atomları ek elektronlarının yer alacağı yörüngeler için iki ya da daha fazla kabuğa sahiptir.
- *İkinci kabuk*: İkinci kabuk dört tane yörünge içerir (bir tane *s* yörüngesi ve üç tane *p* yörüngesi) ve dolayısıyla en fazla sekiz elektron taşıyabilir. Şekil 2.4'de gösterildiği gibi, *s* yörüngeleri küre şeklinde iken, *p* yörüngeleri birbirleri ile dik açı yapacak şekilde yerleşmişlerdir. Bu yörüngelerin uzaydaki yerleşimleri moleküllerin üç boyutlu biçimini belirler.

**2.5 Elektron Kabukları Atomların Reaktivitesini Belirler** Her kabukdaki maksimum elektron sayısı belirlidir. Her kabuk elektronlar bir sonraki kabuğu işgal etmeden önce doldurulmak zorundadır. Çekirdekten daha uzaktaki kabukta bulunan bir elektronun enerji düzeyi daha yüksektir. En dış kabuğunda eşleşmemiş elektronlar içeren bir atom diğer atomlarla tepkimeye girebilir (bağ yapar).




En dış kabukları tamamlanmamış yörüngeler (eşleşmemiş elektronlar) içeren atomlar **reaktiftir**.

En dış kabuğundaki yörüngeleri dolu olan atom **kararlıdır**.

- *Ek kabuklar*: On taneden fazla elektrona sahip elementler üç ya da daha fazla elektron kabuğuna sahiptir. Bir kabuk çekirdekten ne kadar uzakta ise, bu kabuğu işgal eden elektronun enerji düzeyi o kadar yüksektir.

İlk önce *s* yörüngeleri elektron ile doldurulur ve bu elektronlar en düşük enerji düzeyine sahiptir. Daha sonraki kabuklar, farklı sayıda yörünge içerir; ancak en dıştaki kabuklar genellikle sadece sekiz elektron taşır. Herhangi bir atomun en dıştaki elektron kabuğu (*valans kabuğu*) bu atomun diğer atomlarla ne şekilde birleşeceğini -yani bu atomun kimyasal olarak nasıl davranacağını- belirler. Dört yörüngeye sahip bir valans kabuğu, sekiz elektron içeriyorsa, eşleşmemiş elektronu yoktur ve bu atom *kararlıdır* -diğer atomlarla tepkimeye girmez (**Şekil 2.5**). Helyum, neon ve argon kimyasal olarak kararlı elementlere örnektir. Diğer taraftan, en dış kabuklarında bir ya da daha fazla eşleşmemiş elektron taşıyan atomlar diğer atomlarla tepkimeye girme yeteneğindedir.

En dıştaki elektron kabuklarında eşleşmemiş elektron taşıyan (yani kısmen dolu yörüngelere sahip) atomlar kararsız olup, en dış kabuklarını doldurmak için tepkimeye girerler. Reaktif atomlar ya diğer atomlarla elektron paylaşarak veya bir ya da daha fazla elektron kazanarak veya kaybederek kararlı hale gelirler. Her iki durumda da bu etkileşime katılan atomlar kararlı birliktelikler, yani moleküller oluşturmak üzere birbirine *bağlanır*. Atomların kararlı moleküller oluşturmak için en dış yörüngelerindeki elektron sayısını sekize tamamlama eğilimleri *oktet kuralı* olarak bilinir. Biyolojik olarak önemli moleküllerdeki atomların çoğu -örneğin karbon (C) ve azot (N)- bu kurala uyar. Bu kurala uymayan önemli bir örnek hidrojendir. Hidrojen (H), sadece bir tane *s* yörüngesi içerdiğinden, tek kabuğunda iki elektron taşıdığı zaman kararlı hale gelir.

## 2.1 ÖZET

**Canlılar dünyası ile evrenin geri kalanı, aynı kimyasal element setlerinden oluşur. Atom, proton ve nötronlar içeren bir çekirdek ile çekirdek etrafındaki yörüngelerde karakteristik konfigürasyona sahip elektronlardan oluşur. Bu yapı atomun kimyasal özelliklerini belirler.**

- Bir atom içindeki protonların, nötronların ve elektronların düzenlenişini açıklayınız? **Bakınız Şekil 2.1**
- Farklı elementlerin (örneğin oksijen, karbon ve helyum) atomik yapılarındaki benzerlikleri ve farklılıkları tanımlamak için periyodik tabloyu kullanınız. Bir elementin valans kabuğunun konfigürasyonu, onun periyodik tablodaki yerini nasıl etkiler? **Bakınız s.25, Şekil 2.2 ve 2.5**
- Reaktif bir atom, bağ kurduğunda nasıl kararlı hale gelir? **Bakınız s. 25 ve Şekil 2.5**

Biyokimya sayesindeki bireysel oyuncular olan atomları tanıttık. Elektronların enerji düzeylerinin bir atomu nasıl kararlı hale getirdiğini gösterdik. Bir sonraki kısımda farklı özellikleri barındıran moleküler yapılar içinde atomları birleştirerek, kararlılığa yol açan değişik kimyasal bağ tiplerini açıklayacağız.

# 2.2 Atomlar Molekülleri Oluşturmak İçin Nasıl Bağlanır?

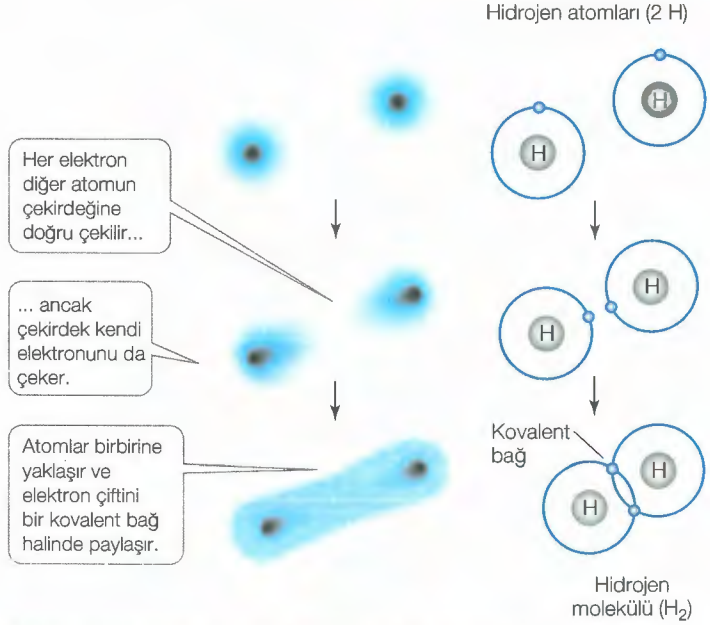
**Kimyasal bağ**, bir molekül içindeki iki atomu birbirine bağlayan çekim gücüdür. Çeşitli kimyasal bağ tipleri vardır (**Tablo 2.1**). Bu kısımda önce elektron paylaşımı ile kurulan kuvvetli bağlar olan *kovalent bağları*, daha sonra da bir atomun kararlı hale gelmek için bir ya da daha fazla elektron kazanması veya kaybetmesi ile oluşan *iyonik bağları* inceleyeceğiz. En sonra da, biyolojide çok önemli olan hidrojen bağlarının da dahil olduğu diğer zayıf etkileşim tiplerini gözden geçireceğiz.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 2.1 • Kimyasal Bağ Oluşumu**

## Kovalent bağlar elektron çiftlerinin paylaşılması ile kurulur

**Kovalent bağ**, iki atomun en dış kabuklarındaki bir ya da daha fazla eşleşmemiş elektron çiftini *paylaşarak* kararlı elektron sayısına ulaşmasıyla oluşur. Her birinin tek kabuğunda bir elektron bulunan iki hidrojen atomunun birbirine yaklaştığını düşünelim (**Şekil 2.6**). Elektronlar eşleştiğinde, kararlı bir birliktelik oluşur ve iki hidrojen atomu $H_2$ oluşturacak şekilde bir kovalent bağ ile bağlanır.

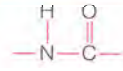
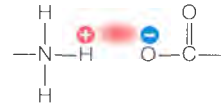
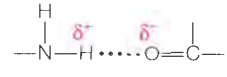
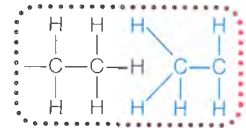
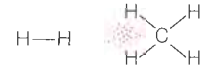
Bir ya da daha fazla elementin belirli oranda birbirine bağlanmasıyla oluşan moleküller **bileşik** olarak adlandırılır. Metan gazı ($CH_4$), su ($H_2O$) ve çay şekeri (sükroz, $C_{12}H_{22}O_{12}$) bileşik örnekleridir. Kimyasal simgeler, bir bileşikteki farklı elementleri, elementin simgesi altındaki sayılar da bu bileşikte her elementin kaç tane atomu bulunduğunu gösterir. Her bileşiğin **molekül ağırlığı** (moleküler kütle), bu moleküldeki




**2.6 Kovalent Bağlar Elektron Paylaşımı İle Kurulur** İki tane hidrojen atomu bir hidrojen molekülü oluşturmak üzere bir araya gelebilir. İki atomun elektron yörüngeleri elektriksel olarak kararlı bir şekilde üst üste çakıştığında, bir kovalent bağ kurulur.

## TABLO 2.1

### Kimyasal Bağlar ve Etkileşimler

| İSİM | ETKİLEŞİMİN TEMELİ | YAPI | BAĞ ENERJİSİ[a] (KCAL/MOL) |
|---|---|---|---|
| Kovalent bağ | Elektron çifti paylaşımı |  | 50–110 |
| İyonik bağ | Zıt yüklerin çekimi |  | 3–7 |
| Hidrojen bağı | H atomu paylaşımı |  | 3–7 |
| Hidrofobik etkileşim | Polar bileşiklerin (özellikle su) varlığında polar olmayan bileşiklerin etkileşimi |  | 1–2 |
| van der Waals | Polar olmayan bileşiklerin elektronlarının etkileşimi |  | 1 |

[a]Bağ enerjisi, bağlı ya da etkileşim içindeki iki atomu fizyolojik koşullar altında ayırmak için gereken enerji miktarıdır.

atomların atom ağırlıklarının toplamına eşittir. Şekil 2.2'deki periyodik tabloya bakarak, bir önceki sayfada sözü edilen üç bileşiğin molekül ağırlıklarının sırayla 16.04, 18.01 ve 342.29 olduğunu hesaplayabilirsiniz. Canlı organizmaları oluşturan moleküllerin molekül ağırlıkları, iki ile yarım milyon aralığındadır ve tümünde kovalent bağlar bulunur.

Metan gazı ($CH_4$) molekülündeki kovalent bağlar nasıl kurulur? Bu bileşikteki karbon atomu, altı elektrona sahiptir: iki elektron içteki kabuğu doldurur, dört tane eşleşmemiş elektron ise dıştaki kabukta hareket eder. Dış kabuk sekiz elektron taşıyabildiği için, karbon diğer dört atom ile elektron paylaşımı yapabilir -*dört tane kovalent bağ kurabilir* (**Şekil 2.7A**). Bir karbon atomu dört hidrojen atomu ile tepkimeye girdiğinde, metan oluşur. Elektron paylaşımı aracılığı ile metanın karbonu şimdi sekiz elektronu tamamlayarak, kararlı konfigürasyona ulaşmış olur. Dört hidrojen atomunun herbirinin dış kabukları da doldurulmuş olur. Dört adet kovalent bağ -paylaşılan dört çift elektron- metanı bir arada tutar. **Şekil 2.7B** metan molekülünü temsil etmek için kullanılan çeşitli yolları göstermektedir. **Tablo 2.2** biyolojik olarak önemli bazı elementlerin kovalent bağ yapma kapasitelerini göstermektedir.

## TABLO 2.2

### Biyolojik Olarak Önemli Bazı Elementlerin Kovalent Bağ Yapma Kapasiteleri

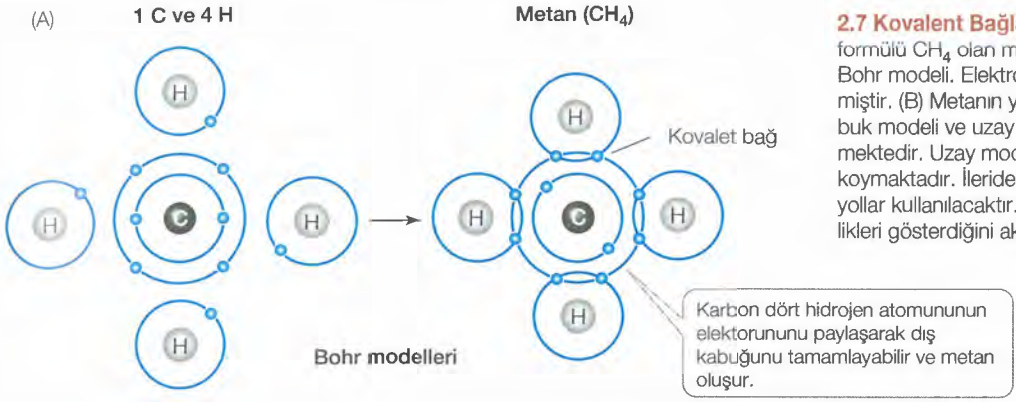
| ELEMENT | KOVALENT BAĞLARIN SAYISI |
|---|---|
| Hidrojen (H) | 1 |
| Oksijen (O) | 2 |
| Kükürt (S) | 2 |
| Azot (N) | 3 |
| Karbon (C) | 4 |
| Fosfor (P) | 5 |

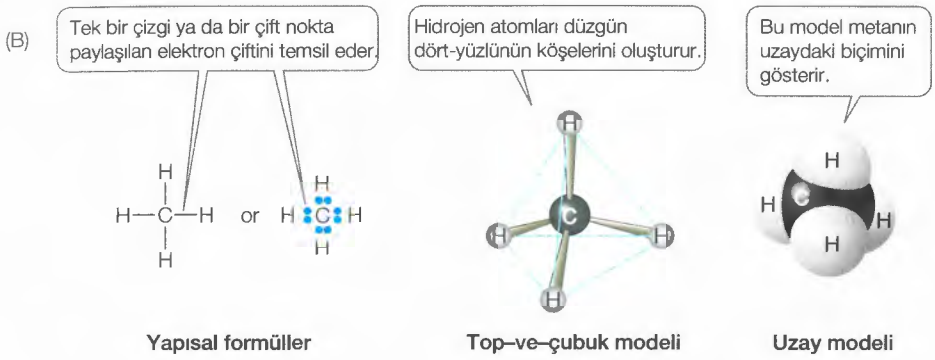
**DAYANIKLILIK VE KARARLILIK** Kovalent bağlar çok güçlüdür; bunları kırmak için çok fazla enerji gerekir. Canlıların yaşayabildiği sıcaklıklarda biyolojik moleküllerin bağları ve üç-boyutlu yapıları oldukça kararlıdır. Ancak bu kararlılık, değişiklikler için engel oluşturmaz.

**ORYANTASYON** Belirli bir element çifti için –örneğin hidrojene bağlı karbon- kovalent bağın uzunluğu daima aynıdır. Bir molekül içindeki belirli bir atom için, her kovalent bağın diğer bağlarla yaptığı açı da genellikle aynıdır. Bu durum, bu atomu içeren daha büyük molekülün tipine bağlı olmaksızın geçerlidir. Öneğin, metanın karbon atomu etrafındaki dört adet dolu yörüngesindeki bağlı hidrojenler, uzayda daima bir düzgün dörtyüzlünün (tetrahedron) köşelerine doğru yönelecek şekilde dağılırlar. Bu düzgün dörtyüzlünün merkezinde karbon yer alır (bakınız Şekil 2.7B). Bu karbon, hidrojen dışındaki dört atomla bağ yapmış olsa da, bu üç-boyutlu oryantasyon korunur. Kovalent bağların uzaydaki oryantasyonu moleküllerin üç-boyutlu geometrisini belirler. Moleküllerin biçimi ise, Kısım 3.1'de göreceğimiz gibi, onların biyolojik işlevleri açısından önemlidir.

**ÇOKLU KOVALENT BAĞLAR** Bir kovalent bağ, bağlı atomların kimyasal sembolleri arasına çizilen bir çizgi ile temsil edilebilir:

- *Tekli kovalent bağ* paylaşılan bir çift elektron içerir (örneğin, H-H ya da C-H).

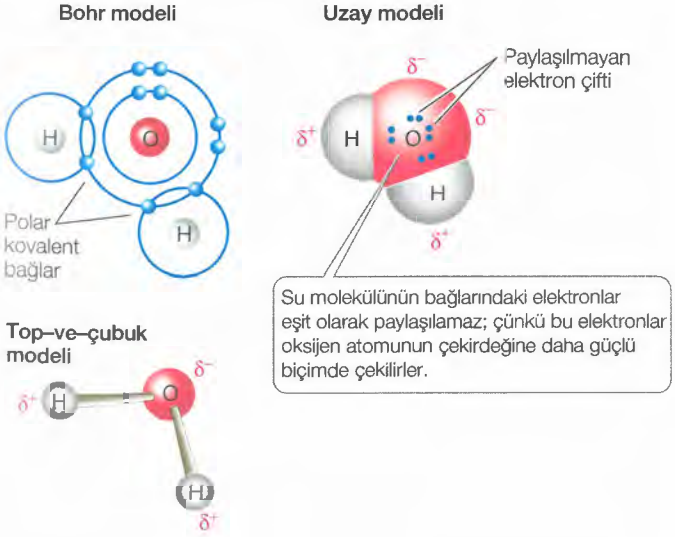



**2.7 Kovalent Bağlanma İle Bileşikler Oluşabilir** (A) Molekül formülü $CH_4$ olan metanın oluşumundaki kovalent bağları gösteren Bohr modeli. Elektronlar çekirdek etrafındaki kabuklarda gösterilmiştir. (B) Metanın yapısını temsil eden ek gösterimler. Top-ve-çubuk modeli ve uzay modeli bağların uzaydaki konumlarını göstermektedir. Uzay modeli molekülün genel biçimini ve yüzeyini ortaya koymaktadır. İlerideki bölümlerde molekülleri göstermek için farklı yollar kullanılacaktır. Bu modellerin gerçek portreyi değil, belirli özellikleri gösterdiğini akılda tutunuz.

- *Çift bağ* paylaşılan dört (iki çift) elektron içerir (C = C)
- *Üçlü bağlar* –paylaşılan altı elektron- seyrek olmakla birlikte, soluduğumuz havanın temel bileşeni olan azot gazında (N ≡ N) bu bağdan bulunur.

**EŞİT OLMAYAN ELEKTRON PAYLAŞIMI** Eğer aynı elementin iki atomu kovalent olarak bağlıysa, bunların en dış kabuklarındaki elektron çifti(-leri) eşit olarak paylaşılır. Buna karşılık, iki farklı elementin atomları söz konusu ise, elektron paylaşımı eşit olmayabilir. Çekirdeklerden biri elektron çifti üzerine diğer çekirdekten daha fazla çekim gücü uygulayabilir ve böylece bu elektron çifti bu atoma daha yakın olur.




Bir kovalent bağdaki elektronlar üzerine bir atom çekirdeği tarafından uygulanan çekim gücü **elektronegativite** olarak adlandırılır. Bir çekirdeğin elektronegativitesi kaç tane pozitif yük taşıdığına (daha fazla proton içeren çekirdekler daha fazla pozitif yük taşıyacağından, elektronları daha çok çeker) ve bağdaki elektronlarla çekirdek arasındaki uzaklığa (çekirdeğe daha yakın elektronlar daha fazla elektronegatif çekime tabidir) bağlıdır. Tablo 2.3, biyolojik sistemlerdeki önemli bazı elementlerin elektronegativitelerini göstermektedir.

Eğer iki atomun elektronegativitesi birbirine yakınsa, bunlar elektronları eşit olarak paylaşır. Bu bağa, *polar olmayan (nonpolar) kovalent bağ* adı verilir. Örneğin, her birinin elektronegativitesi 3.5 olan iki oksijen atomu elektronları eşit olarak paylaşır. Benzer bir durum (her birinin elektronegativitesi 2.1 olan) iki hidrojen atomu için de söz konusudur. Ancak hidrojen su oluşturmak üzere oksijene bağlandığında, bağ elektronları eşit olarak paylaşılmaz: elektronlar oksijen çekirdeğine daha yakın olma eğilimindedir; çünkü bu atom daha elektronegatiftir. Elektronlar çekirdeklerden birine daha fazla çekildiğinde, *polar kovalent bağ* ortaya çıkar (Şekil 2.8).

**2.8 Suyun Kovalent Bağları Polardır** Buradaki üç temsili gösterim sudaki ($H_2O$) polar kovalent bağları ortaya koymaktadır. Oksijen ve hidrojen gibi farklı elektronegativitelere sahip atomlar kovalent bağ kurduğunda, elektronlar çekirdeklerden birine doğru daha fazla çekilirler. Bu tip bir polar kovalent bağ ile bir arada tutulan bir molekül farklı yüzeylerinde kısmi yükler ($\delta^+$ ve $\delta^-$) taşır. Su molekülünde paylaşılan elektronlar oksijen atomunun çekirdeğine yakın konumda bulunurlar.

**TABLE 2.3**

**Bazı Elektronegativiteler**

| ELEMENT | ELEKTRONEGATİVİTE |
|---|---|
| Oksijen (O) | 3.5 |
| Klor (Cl) | 3.1 |
| Azot (N) | 3.0 |
| Karbon (C) | 2.5 |
| Fosfor (P) | 2.1 |
| Hidrojen (H) | 2.1 |
| Sodyum (Na) | 0.9 |
| Potasyum (K) | 0.8 |

Elektronların bu şekilde eşit olmayan paylaşımı nedeniyle, hidrojen-oksijen bağının oksijen olan ucu kısmî negatif yük taşır ($\delta^-$ ile sembolize edilir, "delta negatif" diye okunur, anlamı kısmî yük birimidir), hidrojen ucu ise kısmî pozitif yük taşır ($\delta^+$). Zıt yükler bağın iki ucuna ya da kutbuna ayrılmış olduğu için, bu bağ **polar**dır. Polar kovalent bağların sonucu olan kısmî yükler, polar moleküller ya da büyük moleküller üzerinde polar bölgeler yaratır. Moleküller içindeki polar bağlar, bunların diğer polar moleküllerle etkileşimini büyük ölçüde etkiler. Su ($H_2O$) polar bir moleküldür ve bu polarite onun fiziksel özellikleri ve kimyasal reaktivitesi üzerinde, daha sonraki bölümlerde göreceğiniz gibi, önemli etkilere sahiptir.

### İyonik bağlar elektriksel çekim ile oluşur

Etkileşen atomlardan biri diğerinden çok daha elektronegatif olduğunda, bir ya da daha fazla elektron aktarımı söz konusu olabilir. Sodyum (elektronegativitesi 0.9) ile kloru (3.1) ele alalım. Sodyum atomunun en dış kabuğunda sadece bir elektron vardır ve bu kararsız bir durumdur. Klor atomu ise en dış kabuğunda yedi elektron içerir ve bu da kararsız bir durumdur. Klorun elektronegativitesi sodyumunkinden çok daha büyük olduğundan, bağlanmada işe karışan herhangi bir elektron, sodyumun dış kabuğundan klorun dış kabuğuna transfer olma eğiliminde olacaktır (Şekil 2.9). Sodyum ile klor arasındaki bu tepkime, sonuçta ortaya çıkan atomları çok daha kararlı hale getirir; çünkü sonuçta her ikisi de en dış kabuklarında tamamen eşleşmiş sekizer elektrona sahip olur. Böylece iki *iyon* ortaya çıkar.

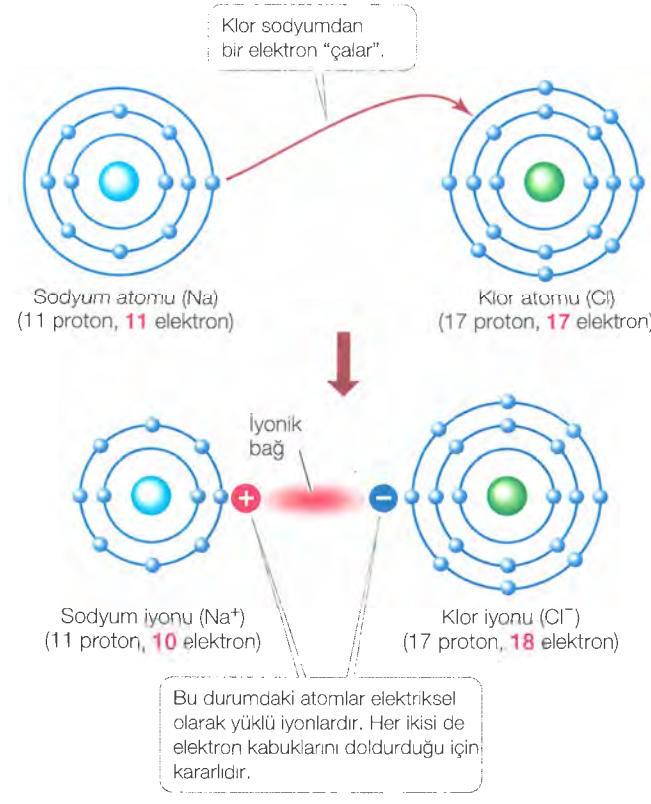
**İyonlar** atomların bir ya da daha fazla elektron kaybetmesi ya da kazanması ile oluşan ve elektriksel yük taşıyan partiküllerdir:

- Örneğimizdeki sodyum iyonu ($Na^+$) +1 yük taşımaktadır; çünkü proton sayısından bir eksik elektrona sahiptir. Sodyum iyonunun en dış kabuğu sekiz elektron ile dolu olduğu için bu iyon kararlıdır. Pozitif yüklü iyonlara **katyon** adı verilir.
- Klor iyonu ($Cl^-$) ise proton sayısından bir fazla elektrona sahip olduğu için, -1 yük taşır. Bu ilave elektron en dış kabuktaki elektronları sekize tamamladığı için, Cl iyonunu kararlı hale getirir. Negatif yüklü iyonlar **anyon** olarak adlandırılır.

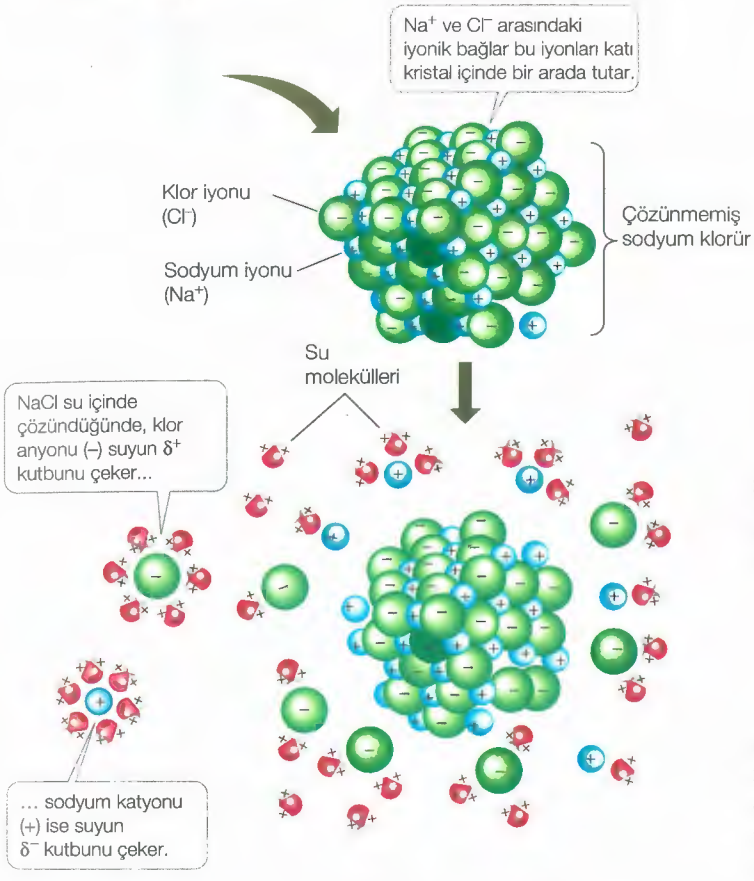
Bazı elementler *birden fazla* elektron kaybederek ya da kazanarak çoklu yükler taşıyan iyonlar oluşturabilirler. Örneğin $Ca^{2+}$ (kalsiyum iyonu, iki elektron kaybetmiş kalsiyum atomudur) ve $Mg^{2+}$ (magnezyum iyonu) böyledir. Biyolojik olarak önemli iki element birden fazla kararlı iyon oluşturabilir. Bunlar demir ve bakırdır. Demir $Fe^{2+}$ (ferrus iyonu) ve $Fe^{3+}$ (ferrik iyonu), bakır ise $Cu^+$ (kuproz iyonu) ve $Cu^{2+}$ (kuprik iyonu) oluşturur. Elektrik yükü taşıyan kovalent bağlı atom grupları kompleks iyonlar olarak adlandırılır. Bunlar arasında $NH_4^+$ (amonyum iyonu), $SO_4^{2-}$ (sülfat iyonu) ve $PO_4^{3-}$ (fosfat iyonu) vardır. İyonlar genellikle kararlı yapılardır ve daha fazla elektron kaybetmez ya da kazanmazlar.

**İyonik bağlar**, zıt yükler taşıyan iyonlar arasındaki elektriksel çekim sonucunda kurulurlar. İyonlar kararlı katı bileşikler oluşturan bağlar kurarlar ki, bu bileşikler için *tuz* terimi kullanılır. Sodyum klörür (NaCl) ve potasyum fosfat ($K_3PO_4$) tuzlara ait örneklerdir. Sofra tuzu olarak tanıdığımız sodyum klörürde (NaCl) katyon ve anyonlar iyonik bağlarla bir arada tutulur. Katılar içindeki iyonik bağlar güçlüdür; çünkü bunlar birbirine yakındır. Buna karşılık, iyonlar su içinde dağıldığında, aralarındaki uzaklık arttığından, iyonik çekim büyük ölçüde azalır. Canlı hücreler içindeki koşullarda, iyonik çekim kuvveti nonpolar kovalent bağdan daha azdır (bakınız Tablo 2.1).

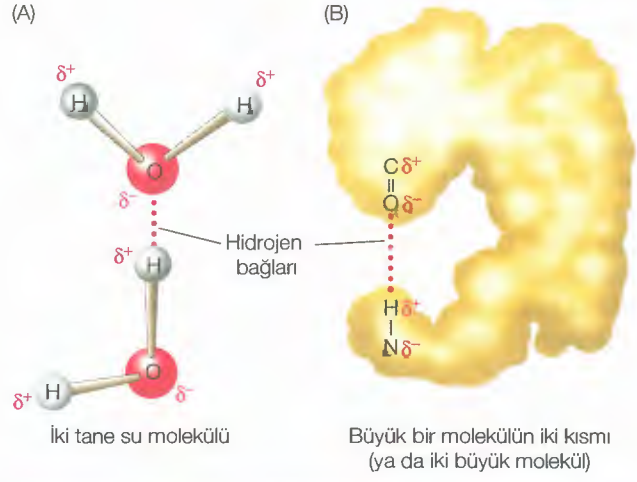
İyonların polar moleküllerle etkileşmeleri sürpriz sayılmaz; çünkü her ikisi de elektrik yükü taşır. Bu tip bir etkileşim, NaCl gibi katı bir tuz su içinde çözündüğünde ortaya çıkar. Her bir iyonu çevreleyen su molekülleri bunları birbirinden ayırır (Şekil 2.10). Negatif yüklü klor iyonları su molekülleri-




**2.9 Sodyum ve Klor İyonlarının Oluşumu** Bir sodyum atomu bir klor atomu ile tepkimeye girdiğinde, daha elektronegatif olan klor sodyumdan bir elektron "çalarak" en dış kabuğunu doldurur. Böylece klor atomu eksi yüklü klor iyonu ($Cl^-$) haline, bir elektronu eksilen sodyum atomu ise artı yüklü sodyum iyonu ($Na^+$) haline gelir.




**2.10 Su Molekülleri İyonları Çevreler** İyonik bir katı su içinde çözündüğünde, polar su molekülleri katyon ve anyonların çevresinde kümelenir ve onların bir araya gelmesini engeller.




**2.11 Hidrojen Bağları Moleküller Arasında veya İçinde Kurulur** (A) İki molekül arasındaki hidrojen bağı, moleküllerden biri üzerindeki eksi yük ile ikinci molekülün bir hidrojen atomunun artı yükü arasındaki çekimdir. (B) Hidrojen bağları büyük bir molekülün farklı kısımları arasında da kurulabilir.

nin pozitif kutbunu çekerken, pozitif yüklü sodyum iyonları su moleküllerinin negatif kutuplarını çeker. Bu durum su moleküllerinin polaritesinden kaynaklanan özelliklerden biridir.

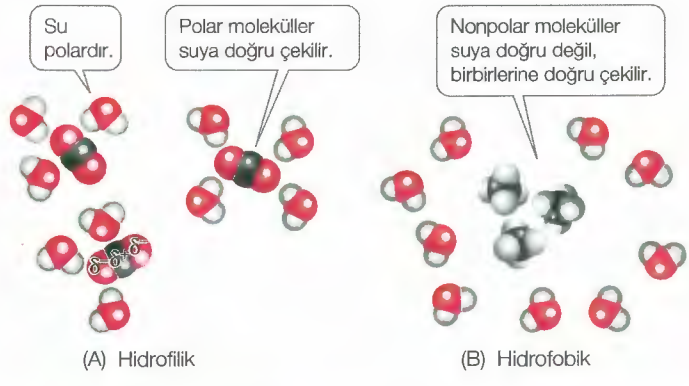
### Hidrojen bağları polar kovalent bağlar taşıyan moleküller arasında ya da içinde kurulabilir

Sıvı su içinde, bir su molekülünün negatif yüklü oksijen atomu ($\delta^-$), bir başka su molekülünün pozitif yüklü hidrojen atomları ($\delta^+$) tarafından çekilir (**Şekil 2.11A**). Bu çekim sonucunda oluşan bağa **hidrojen bağı** denir. Hidrojen bağları sadece su molekülleri arasında kurulmaz. Bu bağlar kuvvetli elektronegatif bir atom ile bir başka elektronegatif atoma kovalent bağlı bir hidrojen atomu arasında da kurulabilir (**Şekil 2.11B**).

Hidrojen bağları kısmî yükler arasında ($\delta^+$ ve $\delta^-$) kurulduğu için, iyonik bağların çoğundan daha zayıftır. Bu bağ bir hidrojen atomu ile bir oksijen atomu arasındaki kovalent bağdan çok daha zayıftır (bakınız Tablo 2.1). Tek tek hidrojen bağları zayıf olmakla birlikte, bir molekül içinde ya da iki molekül arasında çok sayıda hidrojen bağı kurulabilir. Çok sayıdaki bu gibi hidrojen bağları oldukça güçlüdür ve bileşiklerin yapısını ve özelliklerini büyük ölçüde etkiler. Bu bölümün sonraki kısımlarında su molekülleri arasındaki hidrojen bağlarının, bu bileşiği canlı sistemler için çok önemli kılan birçok özelliğine nasıl katkı yaptığını göreceğiz. Hidrojen bağları, DNA ve proteinler gibi devasa moleküllerin üç-boyutlu biçimlerini kazanması ve sürdürmesinde de önemli bir rol oynarlar (bakınız Kısım 3.2).

### Polar olan ve polar oymayan bileşikler: Her biri en iyi kendi tipindeki bileşiklerle etkileşir

Su moleküllerinin birbirleri ile hidrojen bağları aracılığı ile etkileşmesine benzer şekilde, polar moleküller de diğer polar moleküllerle hidrojen bağlarının zayıf çekimleri ($\delta^+$ ve $\delta^-$) aracılığı ile etkileşirler. Eğer polar bir molekül su ile bu yolla etkileşirse, buna **hidrofilik** (su-seven) denir (**Şekil 2.12A**).




**2.12 Hidrofilik ve Hidrofobik** (A) Polar kovalent bağlara sahip moleküller polar su tarafından çekilirler (bunlar hidrofiliktir). (B) Polar olmayan kovalent bağlara sahip moleküller suya değil, birbirlerine karşı daha fazla çekim gösterirler (bunlar hidrofobiktir).

Polar olmayan moleküller diğer polar olmayan moleküllerle etkileşme eğilimindedir. Örneğin, karbon (elektronegativitesi 2.5) ve hidrojen (elektronegativitesi 2.1) nonpolar bağlar kurarak sadece hidrojen ve karbon atomları içeren moleküller oluştururlarsa –bunlara *hidrokarbonlar* denir- bu gibi moleküller polar değildir. Bu moleküller su içindeyken polar su molekülleri ile etkileşmek yerine, kendi aralarında bir araya gelme eğiliminde olurlar. Dolayısıyla, polar olmayan moleküllere **hidrofobik** (su-sevmeyen) denir ve bunlar arasındaki etkileşimler *hidrofobik etkileşimler* olarak adlandırılır (Şekil 2.12B). Aslına bakılırsa, hidrofobik bileşikler gerçekte sudan "nefret etmezler". Bunlar su ile zayıf etkileşimler oluşturabilirler; çünkü karbon ve hidrojenin elektronegativiteleri aynı değildir. Ancak bu etkileşimler, su molekülleri arasındaki hidrojen bağlarından çok daha zayıftır. Bu nedenle polar olmayan bileşikler agregat oluşturma eğilimindedir.

Polar olmayan bileşikler arasındaki etkileşimler, **van der Waals kuvvetleri** tarafından güçlendirilir. Bu güçler, polar olmayan iki molekülün birbirlerine yakın mesafeye gelen atomları arasında ortaya çıkar. Kısa süreli olan bu etkileşimler, bir molekülün elektron dağılımındaki rasgele değişikliklerin sonucudur ve bu değişiklik komşu molekülde zıt elektrik yükü dağılımı yaratır. Her ne kadar tek bir van der Waals etkileşimi kısa süreli ve zayıf olsa da, büyük bir nonpolar molekülün tamamında yer alan bu tip etkileşimlerin toplamı önemli bir çekim gücü yaratır. Bu durum nonpolar molekülleri organizma içindeki polar (sulu) ortamda birbirlerine yapıştırır. Buna ait örnekleri örneğin biyolojik zarların yapısını incelerken göreceğiz.

## 2.2 ÖZET

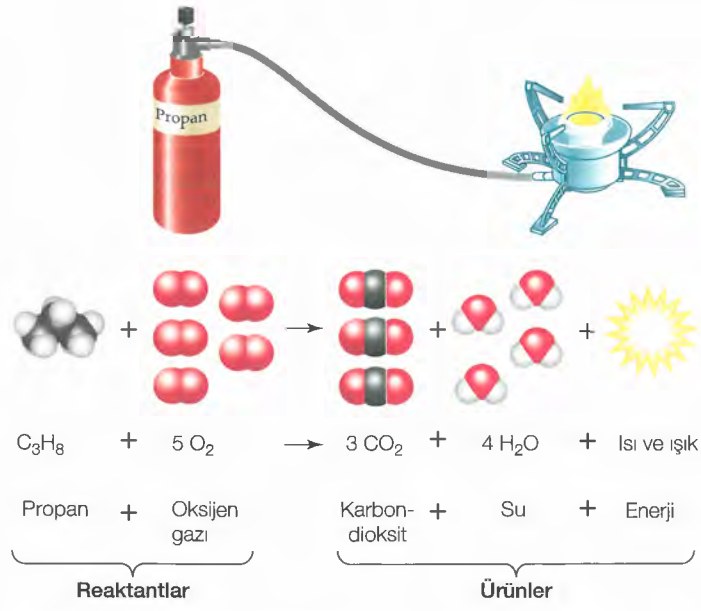
**Bazı atomlar diğer atomlarla bir ya da daha fazla elektron çiftini paylaşarak, güçlü kovalent bağlar kurarlar. Eşit olmayan elektron paylaşımı polariteye neden olur. Başka bazı atomlar elektron kaybederek ya da kazanarak iyonlar haline gelir ve diğer iyonlarla ya da polar moleküllerle etkileşirler.**

- Kovalent bağ, iyonik bağdan niçin daha güçlüdür? Bakınız ss. 26-28 ve Tablo 2.1
- Elektronegativitedeki değişiklikler polar moleküllerdeki eşit olmayan elektron dağılımına nasıl neden olur? Bakınız ss. 27-28 ve Şekil 2.8
- Hidrojen bağı nedir ve biyolojik sistemler için neden önemlidir? Bakınız s. 29 ve Şekil 2.11

Atomların moleküller içindeki bağları mutlaka kalıcı olmak zorunda değildir. Canlılığın dinamiği, moleküler düzeyde bile sürekli bir değişimi içerir. Şimdi moleküllerin birbirleriyle nasıl etkileştiklerine–nasıl yıkıldıklarına, nasıl yeni partnerler bulduklarına ve bu değişikliklerin ne gibi sonuçları olduğuna- bakalım.

## 2.3 Kimyasal Tepkimeler Sırasında Atomlar Partnerlerini Nasıl Değiştirir?

Bir **kimyasal tepkime**, hareketli atomlar birleşmelerine ya da bağ partnerlerini değiştirmelerine yetecek enerji ile çarpıştıkları zaman gerçekleşir. Bir propan ocağındaki yanma sırasında gerçekleşen tepkimeyi düşünelim. Propan ($C_3H_8$), oksijen




**2.13 Kimyasal Tepkimede Bağ Yapılan Partnerler ve Enerji Değişebilir** Bu ocaktaki bir propan molekülü üç molekül karbon dioksit ve dört molekül su verecek şekilde beş molekül oksijen gazı ile tepkimeye girer. Bu tepkime ısı ve ışık şeklinde enerji salar.

gazı ($O_2$) ile tepkimeye girdiğinde, karbon atomları hidrojen atomları yerine oksijen atomları ile bağlı hale gelirken, hidrojen atomları da karbon yerine oksijene bağlı hale gelirler (Şekil 2.13). Kovalent olarak bağlı atomlar partnerlerini değiştirdiği zaman, maddenin bileşimi değişir; propan ve oksijen gazı karbon dioksit ve su haline gelir. Bu kimyasal tepkime aşağıdaki eşitlik ile temsil edilir:

$$C_3H_8 + 5O_2 \rightarrow 3CO_2 + 4H_2O + \text{Enerji}$$
$$\text{Reaktantlar} \rightarrow \text{Ürünler}$$

Bu eşitlikte, propan ve oksijen **reaktantlar**, karbon dioksit ve su ise **ürünler**dir. Bu tepkime oksidasyon-redüksiyon adı verilen özel bir tepkime tipidir. Elektronlar ve protonlar su oluşturmak üzere, propandan (redükleyici ajan) oksijene (oksitleyici ajan) aktarılır. Daha sonraki bölümlerde elektron/proton aktarımını içeren bu tip tepkimeleri birçok kez göreceksiniz.

Bir kimyasal tepkimenin ürünleri reaktantlara göre çok farklı özelliklere sahiptir. Şekil 2.13'de gösterilen durumda, tepkime *tamamlanmıştır*: propan ve oksijenin tümü iki ürün oluşturmak üzere tamamen kullanılmıştır. Ok, kimyasal tepkimenin yönünü temsil eder. Molekül formüllerinin önündeki sayılar kaç tane molekülün kullanıldığını ve oluşturulduğunu gösterir.

Bu örnekte ve diğer bütün kimyasal tepkimelerde *madde ne yeniden yaratılır, ne de yok olur*. Soldaki karbon atomlarının toplam sayısı (3) sağdaki karbon atomlarının sayısına (3) eşittir. Diğer bir deyişle, eşitlik denktir. Bununla birlikte, bu tepkimede bir başka olgu daha vardır: ocakdaki ateşin ısısı ve ışığı, propan ile oksijen arasındaki tepkimenin büyük miktarda enerji açığa çıkardığını da gösterir.

**Enerji** iş yapabilme kapasitesi olarak tanımlanır; ancak kimyasal tepkimeler için bu kavram değişebilme kapasitesi olarak düşünülebilir. Kimyasal tepkimeler, enerji yaratmaz ya da yok etmez; buna karşılık genellikle *enerji formundaki değişiklikler* kimyasal tepkimeye eşlik eder.

Propan ile oksijen arasındaki tepkimede, büyük miktarda ısı açığa çıkar. Bu enerji *potansiyel enerji* adı verilen bir başka formda, propan ve oksijen gazı moleküllerinin kovalent bağ-

larında bulunuyordu. Tüm tepkimeler enerji açığa çıkarmaz; gerçekten de birçok kimyasal tepkime çevreden enerji eklenmesini gerektirir. Bu enerjinin bir kısmı daha sonra, ürünlerde kurulan bağlarda potansiyel kimyasal enerji halinde depolanır. İlerideki bölümlerde enerji salan ve enerji gereksinen tepkimelerin birbirine nasıl bağlandığını göreceğiz.

Canlı hücrelerde birçok kimyasal tepkime gerçekleşir ve bunların bir kısmı propanın yanmasında gerçekleşen oksidasyon-redüksiyon tepkimesi ile pek çok ortak özellik taşır. Hücrelerdeki reaktantlar farklıdır (şekerler ya da yağlar olabilir) ve tepkimeler birçok ara basamakta cereyan eder. Bu basamaklar açığa çıkarılan enerjinin korunarak, hücreler tarafından kullanılmasına olanak sağlar. Ancak ortaya çıkan ürünler aynıdır: karbon dioksit ve su. Bu kitabın Üçüncü Kısmında, canlı sistemlerde yaygın olarak cereyan eden enerji değişikliklerini, oksidasyon-redüksiyon tepkimelerini ve diğer kimyasal tepkime tiplerini ele alacağız.

## 2.3 ÖZET

**Bir kimyasal tepkimede, bir grup reaktant farklı kimyasal bileşimlerdeki ürünlere dönüştürülür. Bunun başarılabilmesi için, bağlar kırılır ve bağlar kurulur. Tepkimelerde enerji açığa çıkarılır ya da enerji girdisi gerekir.**

- Kimyasal eşitlikte denkliğin nasıl sağlandığını açıklayınız. **Bakınız s. 30 ve Şekil 2.13**
- Bir kimyasal tepkime sırasında enerjinin formu nasıl değişikliğe uğrar? **Bakınız s. 30**

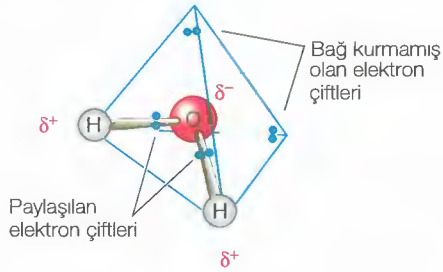
Bu kitabın ikinci ünitesinde yer alan canlı sistemlerinde yaygın olarak görülen diğer kimyasal reaksiyonları, indirgenme-yükseltgenme reaksiyonlarını ve enerji değişikliklerini şimdi göreceğiz.

## 2.4 Suyu Canlılar İçin Önemli Yapan Nedir?

Su ayrıcalıklı özelliklere sahip, ayrıcalıklı bir bileşiktir. Dünya üzerinde var olan koşullarda su katı, sıvı ve gaz formlarında bulunur ve bunların hepsi canlı sistemleri ilgilendirir. Su, canlı organizmalar içindeki kimyasal tepkimelerin gerçekleşmesine olanak sağlar ve çeşitli biyolojik yapıların oluşturulması için zorunludur. Bu kısımda, suyu canlılar için vazgeçilmez yapan moleküler yapısını ve etkileşimlerini ele alacağız.

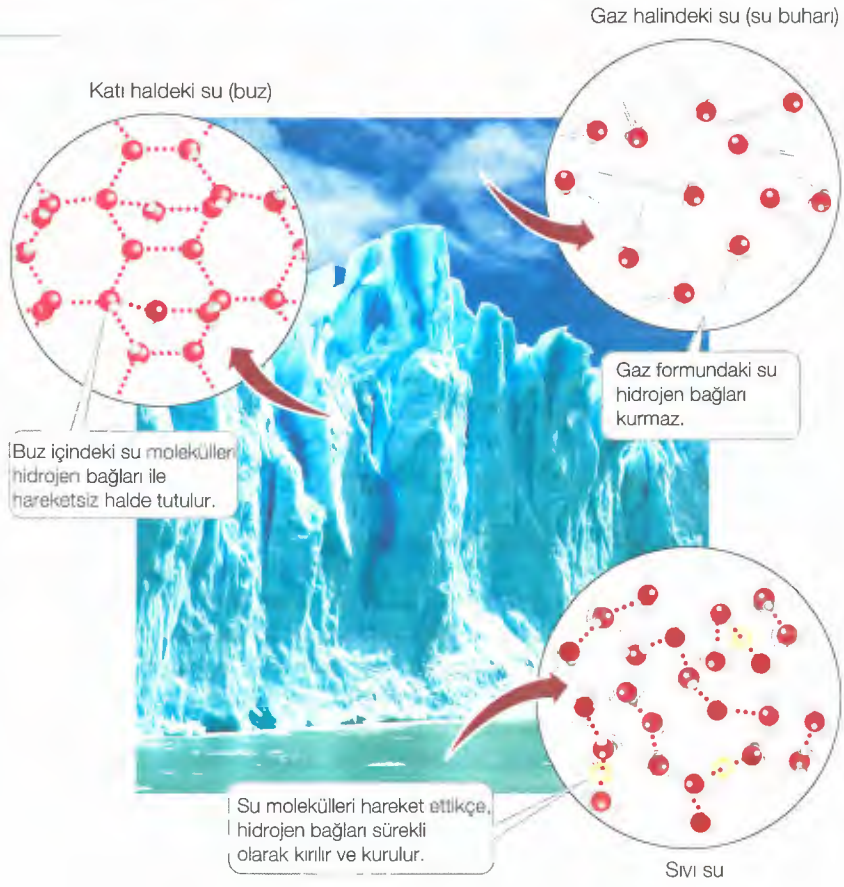
### Su çok özel yapı ve özelliklere sahip bir bileşiktir

$H_2O$ molekülü, kendine özgü kimyasal özellikler taşır. Suyun hidrojen bağları kurabilen polar bir molekül olduğunu öğrendik. Oksijen atomunun dış kabuğundaki dört çift elektron birbirini iterek, su molekülüne tetrahedral bir biçim kazandırır:




Bu kimyasal karakterler, buzun su üzerinde yüzmesi, suyun erime ve donma noktaları, suyun ısıyı depolama yeteneği, su damlacıklarının oluşumu ve suyun birçok bileşiği çözebilme –ve çözememe– yeteneği gibi ilginç özellikleri açıklamaktadır.

**BUZ SU ÜZERİNDE YÜZER** Katı haldeki suda (buz), her bir su molekülü hidrojen bağları ile yerinde tutulur. Her molekül, dört tane komşu moleküle katı kristal yapı içinde bağlanmış haldedir (**Şekil 2.14**). Bu moleküller kuvvetli bir biçimde yerlerinde tutuluyor olsalar da, sıvı su içindeki gibi sıkı bir paketlenme sergilemezler. Diğer bir deyişle, *katı su sıvı sudan daha az yoğundur*. Buz bu nedenle su üzerinde yüzer.




**2.14 Hidrojen Bağı ve Suyun Özellikleri** Hidrojen bağları hem sıvı hem de katı formdaki su molekülleri arasında yer alır. Buz sıvı sudan daha hafif olduğu için, su üzerinde yüzer. Su molekülleri arasındaki hidrojen bağları kırıldığında, gaz formuna dönüşen moleküller birbirinden uzaklaşır.

Eğer buz suyun dibine çöküyor olsaydı, bunun biyolojik sonuçlarını düşünelim. Bir havuz tabandan yukarıya doğru donacak ve kış mevsiminde katı bir buz bloğu haline gelerek, oradaki canlıların çoğunu öldürecekti. Donmuş havuzdaki sıcaklık suyun donma noktasının çok altına düşebilecekti. Gerçek durumda buz yüzer ve yüzeyde yalıtıcı bir tabaka oluşturarak, ısının üstteki soğuk havaya kaçmasını azaltır. Böylece, havuzda yaşayan balıklar, bitkiler ve diğer organizmalar saf suyun donma noktası olan 0°C'nin altındaki sıcaklıklara maruz kalmazlar.

**ERİME, DONMA VE ISI KAPASİTESİ** Benzer molekül büyüklüğüne sahip diğer birçok bileşiğe oranla, buzun erimesi çok daha fazla ısı enerjisi gerektirir. Bunun nedeni, suyu katı formdan sıvı forma dönüştürmek için çok sayıda hidrojen bağının kırılmasının gerekmesidir. Bunun tersine gerçekleşen süreçte – donma- çevreye çok miktarda enerji salınır.

Suyun bu özelliği, okyanuslardaki ve diğer büyük su kütlelerindeki sıcaklıkların yıl içinde oldukça sabit tutulmasına katkı yapar. Kıyılardaki kara kütlelerinin sıcaklık değişiklikleri de büyük miktarlardaki su tarafından ılımlı sınırlarda tutulur. Tüm gezegenin atmosferik sıcaklık değişikliklerinin minimize edilmesi su sayesinde mümkün olur. Bu yetenek sıvı suyun *ısı kapasitesi*nin bir sonucudur. Isı kapasitesi ise onun yüksek özgül ısısından kaynaklanır.

**Özgül ısı** herhangi bir bileşiğin 1 gramının sıcaklığını 1°C artırmak için gereken ısı enerjisi miktarıdır. Sıvı suyun sıcaklığını artırmak için oldukça büyük miktarda ısı enerjisi gerekir; çünkü sıvı suyu bir arada tutan hidrojen bağlarını kırmak için çok miktarda ısı enerjisi kullanılır. Küçük moleküllü diğer sıvılara göre su daha yüksek özgül ısıya sahiptir.

Suyun **buharlaşma ısısı** da yüksektir; bu durum, suyu sıvı halden gaz haline değiştirmek için çok miktarda ısı gerektiği anlamına gelir. Bu durumda da ısı enerjisinin büyük kısmı su molekülleri arasındaki çok sayıda hidrojen bağını kırmak için kullanılır. Bu ısı, su ile temas halinde olan ortamdan absorblanmak zorundadır. Dolayısıyla, buharlaşma çevrenin –ister bir yaprak, ister bir orman ya da tüm karalar olsun- soğumasına neden olur. Bu etki, terlemenin insan vücudunu neden serinlettiğini açıklar: ter deriden buharlaştıkça, o kısımdaki ısının bir kısmı kullanılır.

**KOHEZYON VE YÜZEY GERİLİMİ** Sıvı haldeki su molekülleri hareket edebilirler. Bu moleküller arasındaki hidrojen bağları sürekli olarak kurulur ve kırılır (bakınız Şekil 2.14). Kimyacılar gerçek bir dinamik yapı olan su molekülünün dakikada trilyon kez bu olayı gerçekleştirdiğini hesaplamıştır.

Herhangi bir anda bir su molekülü diğer su molekülleri ile ortalama 3.4 tane hidrojen bağı kurar. Bu hidrojen bağları, sıvı suyun *kohezyon gücünü* açıklar. **Kohezyon** su moleküllerinin gerilime tabi tutulduklarında, birbirlerinden ayrılmaya karşı gösterdikleri direnç kapasitesi olarak tanımlanır. Suyun kohesiv gücü, sıvı suyun yüksek ağaçların köklerinden yapraklarına ince kolonlar halinde hareket etmesine izin verir. Su yapraklardan buharlaştığında, tüm su kolonu en tepedeki moleküllerin çekimine cevap olarak yukarıya doğru hareket eder.



**2.15 Yüzey Gerilimi** Su moleküllerini bir arada tutan hidrojen bağlarından ötürü bir yaprağın üzerindeki su damlacığı "boncuk" biçimini alır.

Sıvı suyun hava ile temasta olan yüzeyini kırmak zordur; çünkü, yüzeydeki su molekülleri altlarındaki diğer su moleküllerine hidrojen bağları ile bağlıdır (**Şekil 2.15**). Suyun *yüzey gerilimi*, ağzına kadar dolu bir kabın taşmamasına ve böceklerin su birikintisinin üzerinde yürümesine izin verir.

### Su mükemmel bir çözücüdür-yaşam ortamı

Kemiklerdeki mineraller hariç, insan vücudunun ağırlık olarak yüzde 70'den fazlası sudur. Tüm organizmalarda en çok bulunan bileşen sudur ve biyokimyasal tepkimelerin çoğu bu su ortamında gerçekleşir.

Bir madde (**çözünen**) bir sıvı (**çözücü**) içinde çözündüğünde, **çözelti** oluşur. Eğer çözücü su ise, bu durumda çözelti *sulu çözelti* olarak adlandırılır. Biyolojik sistemlerdeki önemli moleküllerin çoğu polar oldukları için suda çözünürler. Önemli biyokimyasal tepkimelerin birçoğu hücre içindeki sulu çözeltilerde cereyan eder. Biyologlar reaktant ve ürünleri tanımlamak ve bunların miktarlarını saptamak için bu tepkimeleri incelerler:

- *Niteliksel (kalitatif) analizler* kimyasal tepkimelerde yer alan bileşikleri tanımlamak için kullanılır. Örneğin, canlı dokularda glukozun yakılması sırasında yer alan basamakları ve oluşan ürünleri bulmak için niteliksel analizler yapılır.
- *Niceliksel (kantitatif) analizler*, bileşiklerin konsantrasyonlarını yani miktarlarını ölçer. Örneğin, bir biyokimyacı belirli miktarda glukozun yakılması sırasında belirli bir ürünün *ne kadar* oluştuğunu bulmak için niceliksel analizi kullanır.

Kimya ve biyolojideki niceliksel düşüncenin temelinde mol kavramı yer alır. Bir bileşiğin nümerik olarak gram cinsinden molekül ağırlığına eşit olan miktarı bir **mol**'dür. Dolayısıyla,

bir mol çay şekeri ($C_{12}H_{22}O_{11}$) yaklaşık 342 gram, bir mol sodyum iyonu ($Na^+$) 23 gram, bir mol hidrojen gazı ($H_2$) 2 gram ağırlığındadır.

Niceliksel analizler moleküllerin doğrudan sayısını vermez. Çünkü, bir moldeki madde miktarı doğrudan doğruya onun molekül sayısı ile ilişkilidir ve 1 moldeki molekül sayısı tüm maddeler için sabittir. Dolayısıyla, bir mol tuzdaki molekül sayısı ile bir mol çay şekerindeki molekül sayısı aynıdır. Bir moldeki sabit molekül sayısı **Avogadro sayısı** olarak adlandırılır ve bu sayı $6{,}02 \times 10^{23}$'dür. Kimyacılar bileşiklerin sayılamayacak kadar çok olan gerçek molekül sayılarını değil, laboratuvarda tarttıkları mollerini hesaplarlar. Örneğin, 34,2 gram çay şekerini ($C_{12}H_{22}O_{11}$) düşünelim. Bu miktar, bir molün onda biridir ve $6{,}02 \times 10^{22}$ tane molekül içerir.

Eğer mol kavramını anlamakta zorlanırsanız, bunu düzine kavramı ile karşılaştırabilirsiniz. Bir düzine yumurta ya da bir düzine simit aldığımızda, bunların ağırlıkları ve uzayda kapladıkları yer aynı olmasa da, ikisinden de 12 adet almış oluruz.

Bir kimyacı 1 litre çözelti hazırlamak için bir mol şekeri (342 g) su içinde çözer ve bir mol şekerde $6{,}02 \times 10^{23}$ molekül olduğunu bilir. 1 litre su içinde 1 mol bileşiği çözerek hazırlanan çözelti 1 molar (1*M*) çözelti olarak adlandırılır. Bir hekim hastasının kan dolaşımına belirli bir molar konsantrasyonda ilaç enjekte ettiğinde, hastanın hücreleri ile etkileşecek gerçek ilaç molekülü sayısını yaklaşık olarak hesaplayabilir.

Canlı dokularındaki su içinde çözünmüş olan moleküllerin çoğu 1 molara yakın konsantrasyonlarda değildir. Bunların birçoğu mikromolar (çözeltinin her litresinde milyonda bir mol; μ*M*) ya da milimolar (çözeltinin her litresinde binde bir mol; m*M*) aralığındadır. Hormon molekülleri gibi bazı çözünenler ise bundan da az konsantrasyondadır. Bu molariteler çok düşük konsantrasyonları belirtse de, 1μ*M* çözeltinin bir litresinde yine de $6{,}02 \times 10^{17}$ çözünen molekülü olduğunu aklınızda tutunuz.

## Sulu çözeltiler asidik ya da bazik olabilir

Bazı bileşikler su içinde çözündüğünde, pozitif yüklü protonlar halinde *hidrojen iyonları* ($H^+$) verir. Hidrojen iyonları diğer moleküllere tutunabilir ve onların özelliklerini değiştirir. Örneğin, "asit yağmurlarındaki" protonlar bitkilere zarar verir.

Burada **asit** ($H^+$ veren bileşikler) ve **baz**ların ($H^+$ alan bileşikler) özelliklerini gözden geçireceğiz. Kuvvetli ve zayıf asit ve bazlar arasında ayrım yapacak ve çözeltilerdeki $H^+$ konsantrasyonunu saptamak için niceliksel bir yol olan pH ölçeği üzerinde duracağız.

**ASİTLER $H^+$ VERİR** Hidroklorik asit (HCl) suya eklendiğinde, $H^+$ ve $Cl^-$ iyonları verecek şekilde çözünür:

$$HCl \rightarrow H^+ + Cl^-$$

$H^+$ konsantrasyonu artan bunun gibi bir çözelti *asidik*tir.

Asitler çözeltiye $H^+$ iyonları veren bileşiklerdir. $H_2SO_4$ (sülfirik asit) ve HCl, asittir. Bir molekül sülfirik asit iki tane $H^+$, bir tane $SO_4^{2-}$ iyonu vererek iyonize olur. –COOH (karboksil) grubu içeren biyolojik bileşikler de asittir, çünkü çözündüklerinde aşağıdaki gibi ortama $H^+$ iyonu verir.

$$—COOH \rightarrow —COO^- + H^+$$

Çözelti içinde HCl ve $H_2SO_4$ gibi tümüyle iyonize olan asitler *kuvvetli asit*tir. Ancak, bütün asitler su içinde tümüyle iyonize olmaz. Örneğin, asetik asit ($CH_3COOH$) suya eklendiğinde, bir kısmı iki iyona ($CH_3COO^-$ ve $H^+$) disosiye olur, ama geri kalanı asetik asit olarak kalır. Bu tepkime tamamlanmamış olduğundan, asetik asit bir *zayıf asit*tir.

**BAZLAR $H^+$ ALIR** Bazlar çözeltiden $H^+$ alan bileşiklerdir. Asitlerde olduğu gibi, kuvvetli ve zayıf bazlar vardır. Eğer NaOH (sodyum hidroksit) suya eklenirse, $OH^-$ ve $Na^+$ iyonları verecek şekilde çözünür:

$$NaOH \rightarrow Na^+ + OH^-$$

$OH^-$ konsantrasyonu arttığı ve $OH^-$ sudan $H^+$ absorbladığı için, bu çözelti *bazik*tir. Tepkime tamamlandığından dolayı, NaOH *kuvvetli baz*dır.

Zayıf bazlar arasında, $H^+$ iyonu alarak karbonik asit ($H_2CO_3$) haline gelen bikarbonat iyonu ($HCO_3^-$) ve $H^+$ alarak amonyum iyonu ($NH_4^+$) haline gelen amonyak ($NH_3$) vardır. $–NH_2$ (amino grubu) içeren biyolojik bileşikler de bazdır, çünkü aşağıdaki reaksiyondaki gibi ortamdan $H^+$ iyonu alır.

$$—NH_2 + H^+ \rightarrow NH_3$$

**ASİT-BAZ TEPKİMELERİ GERİ DÖNÜŞÜMLÜDÜR** Asetik asit suda çözündüğünde, iki tepkime gerçekleşir. İlk olarak, asetik asit iyonlarına ayrışır:

$$CH_3COOH \rightarrow CH_3COO^- + H^+$$

Daha sonra, oluşan iyonlardan bir kısmı yeniden asetik asit oluşturur:

$$CH_3COO^- + H^+ \rightarrow CH_3COOH$$

Bu iki tepkime geri dönüşümlüdür. **Geri dönüşümlü tepkime** reaktant ve ürünlerin bağıl başlangıç konsantrasyonlarına bağlı olarak iki yönden birine –soldan sağa ya da sağdan sola– doğru ilerleyebilir. Geri dönüşümlü bir tepkimenin fomülü çift yönlü ok kullanılarak yazılabilir:

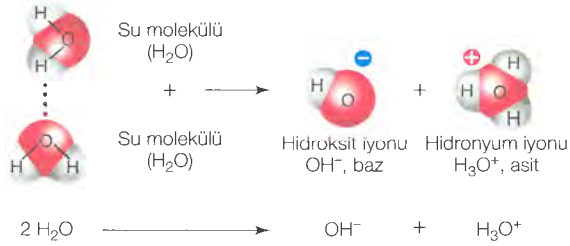
$$CH_3COOH \rightleftharpoons CH_3COO^- + H^+$$

Asit ve bazlar için geri dönüşümün kapsamına bağlı olarak iki tip tepkime söz konusudur:

- Kuvvetli asit ve bazların su içindeki iyonizasyonu geri dönüşümsüzdür.
- Zayıf asit ve bazların su içindeki iyonizasyonu belirli ölçüde geri dönüşümlüdür.

**SU ZAYIF ASİT VE ZAYIF BAZDIR** Su molekülünün hidroksit ($OH^-$) ve hidrojen iyonuna ($H^+$) iyonize olma eğilimi zayıf olmakla birlikte oldukça önemlidir. Bu tepkimeye iki su molekülü katılır. İki molekülden biri diğerinden bir hidrojen iyo-

nu "yakalar" ve bir hidroksit iyonu bir de hidronyum iyonu oluşturur.




Hidronyum iyonu, bir su molekülüne bağlı bir hidrojen iyonundan oluşur. Kolaylık olması açısından, biyokimyacılar suyun iyonizasyonunu modifiye ederek aşağıdaki şekilde ifade ederler:

$$H_2O \rightarrow H^+ + OH^-$$

Suyun iyonizasyonu tüm canlılar için önem taşır. Bu durum sürpriz gibi görünebilir; çünkü, herhangi bir anda her 500 milyon su molekülünden sadece bir tanesi iyonize olmuş haldedir. Ancak suyun canlı sistemlerdeki bolluğu ve iyonizasyonu sonucu oluşan $H^+$ iyonlarının reaktif doğası düşünüldüğünde, bunun bir sürpriz olmadığı görülür.

**pH: HİDROJEN İYONU KONSANTRASYONU** Bileşikler ya da iyonlar asit ya da baz olabildiği için, çözeltiler de asidik ya da bazik olabilirler. Bir çözeltinin ne kadar asidik ya da bazik olduğunu, $H^+$ iyonu konsantrasyonunu litredeki mol olarak (*molarite* için sayfa 33'e bakınız) ölçerek saptayabiliriz. Buna ait bir kaç örnek verelim:

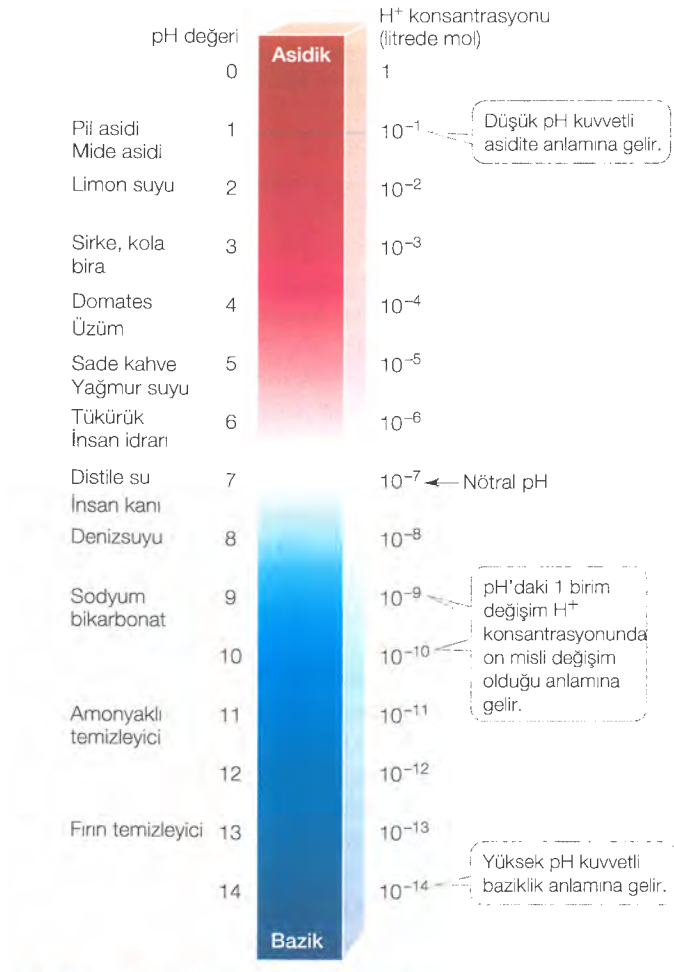
- Saf suyun $H^+$ konsantrasyonu $10^{-7}M$'dır.
- 1 *M* HCl çözeltisinin $H^+$ konsantrasyonu 1 *M*'dır (tüm HCl'in iyonlarına disosiye olduğunu hatırlayınız).
- 1 *M* NaOH çözeltisinin $H^+$ konsantrasyonu $10^{-14}$ *M*'dır

Burada gördüğümüz rakamlar oldukça geniş bir skalada yer almaktadır. Bu nedenle $H^+$ konsantrasyonunu *logaritmik* olarak hesaplamak daha kolay olacaktır; çünkü logaritma bu geniş aralığı daraltır: örneğin, 100 rakamı için $\log_{10}$ 2; 0.01 için ise -2'dir. Canlı sistemlerdeki $H^+$ konsantrasyonlarının çoğu 1M'dan az olduğu için, bunların $\log_{10}$ değerleri negatiftir. Kolaylık olması açısından bu negatif sayıları pozitife çevirirız. Bunun için $H^+$ molar konsantrasyonunun *negatif* logaritmasını kullanırız (molar konsantrasyonlar köşeli parantezler içinde gösterilir: $[H^+]$). Bu sayı çözeltinin **pH**'sı olarak adlandırılır.

Saf suyun $H^+$ konsantrasyonu $10^{-7}$ *M* olduğu için, pH'sı –log $(10^{-7})$ = -(-7) ya da 7'dir. Daha küçük negatif logaritma daha büyük sayı anlamına gelir. Pratik terimlerle ifade etmek gerekirse, pH'nın düşük olması, $H^+$ konsantrasyonunun ya da asiditenin yüksek olması anlamına gelir. 1 *M* HCl'de $H^+$ konsantrasyonu 1 *M*, dolayısıyla 1'in negatif logaritması (-log $10^0$) 0'dır. 1 *M* NaOH'ın pH'sı $10^{-14}$'ün negatif logaritması yani 14'dür.

pH'sı 7'den az olan bir çözelti asidiktir –$H^+$ iyonlarının miktarı $OH^-$ iyonlarından fazladır. pH'sı 7 olan bir çözelti *nötral*dir (net yük taşımaz), pH'sı 7'den fazla olan bir çözelti ise baziktir. Şekil 2.16 yaygın olarak bulunan bazı bileşiklerin pH değerlerini göstermektedir.

pH ile ilgili bu tartışma biyolojide neden çok önemlidir? Biyolojik olarak önemli moleküllerin birçoğu yüklü gruplar

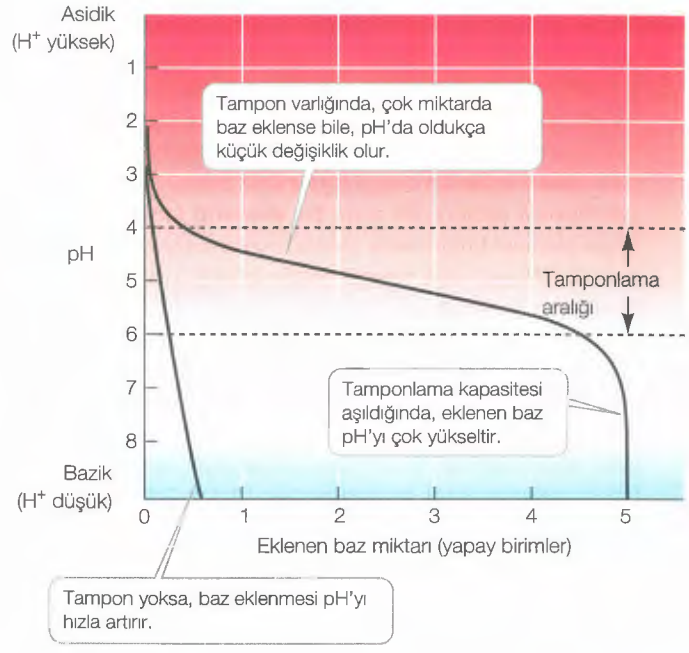



**2.16 Bazı Yaygın Bileşiklerin pH Değerleri**

(örneğin $-COO^-$) taşır ve yapılarını kazanmak için suyun polar kısımları ile etkileşirler. Ancak bu gruplar, çevrelerindeki $H^+$ ya da diğer iyonlarla birleşerek yüksüz gruplar (örneğin –COOH) oluşturabilirler. Bu yüksüz gruplar su ile daha az etkileşme eğilimindedirler. Eğer böyle bir grup büyük bir molekülün parçası ise, hidorofobik olması nedeniyle kendisini sudan uzak tutacak şekilde, molekülü katlanmaya yöneltebilir. Daha asidik bir ortamda, $-COO^-$ gibi negatif yüklü gruplar $H^+$ ile birleşmeye daha yatkındır. Dolayısıyla biyolojik bir dokunun pH'sı, onun bileşeni olan birçok molekülün üç-boyutlu yapısı için kritik öneme sahiptir. Organizmalar sulu ortamlarındaki pH değişikliklerini en aza indirmek için ne gerekiyorsa yaparlar. Bunu yapmak için önemli araçlardan biri tamponlardır.

**TAMPONLAR** Tüm canlıların iç ortamlarının sabit tutulması –*homeostasis*- hayatî önem taşır ve pH da bu kapsama dahildir. Daha önce de değindiğimiz gibi, biyolojik moleküller $H^+$ iyonları kaybeder ya da kazanırlarsa, özellikleri değişebilir ve bu durum homeostasisi bozabilir. İç ortamın sabit tutulması tamponlar aracılığı ile sağlanır. Tamponlar, önemli ölçüde asit ya da baz eklenmesi durumunda dahi pH'yı oldukça değişmez tutan çözeltilerdir. Bu nasıl sağlanır?

**Tampon**, zayıf bir asit ile bunun eşleniği bazdan –örneğin, karbonik asit ($H_2CO_3$) ve bikarbonat iyonları ($HCO_3^-$)- oluşan bir çözeltidir. Bu tamponu içeren bir çözeltiye asit eklenirse,




**2.17 Tamponlar pH'daki Değişiklikleri Minimuma İndirir** İlave edilen bazların miktarındaki artışla birlikte pH grafiğinin genel eğimi aşağıya doğrudur. Tamponun yokluğunda, eğim diktir. Ancak, ilave edilen tamponun tamponlama aralığı içerisinde eğim, düzleşir. Tamponun etkisiz olduğu yerler olan pH'nın çok yüksek ve çok düşük olduğu değerlerde, eğimler çok diktir.

asitten gelen iyonların tümü çözeltide kalmaz. Bunun yerine, bu iyonların çoğu daha fazla karbonik asit oluşturmak üzere bikarbonat iyonları ile birleşir:

$$HCO_3^- + H^+ \rightarrow H_2CO_3$$

Bu tepkime çözeltideki $H^+$ iyonlarının bir kısmını kullanır ve eklenen asidin asitleştirici etkisini azaltır. Eğer bir baz eklenirse, tepkime ters yönde gerçekleşir. Karbonik asidin bir kısmı bikarbonat iyonları ve eklenen bazın etkisini ortadan kaldıracak daha fazla $H^+$ oluşturmak üzere iyonize olur. Bu yolla tampon, eklenen asit ya da bazın pH üzerindeki etkisini en aza indirir. Bu tamponlama sistemi kanda bulunur. Kan pH'sındaki değişikliklerin önlenmesi önemlidir; çünkü, pH'daki değişiklik kanın dokular için hayatî öneme sahip olan oksijen taşıma yeteneğini ortadan kaldırabilir. Belirli miktarda asit ya da baz, tamponlanmış bir çözeltideki pH'yı tamponlanmamış bir çözeltiye oranla daha az değiştirir (**Şekil 2.17**).

Tamponlar, geri dönüşümlü tepkimeler için önemli olan ve *kütle etkisi yasası* denilen kimyasal prensibe uyarlar. Geri dönüşümlü sistemin bir tarafına eklenen reaktant, tepkimeyi bu bileşiği kullanan yöne doğru çeker. Tamponlar söz konusu olduğunda, asit eklenmesi tepkimeyi bir yöne doğru çekerken, baz eklenmesi tepkimeyi diğer yöne doğru çeker.

Yaygın bir sorun olan hazımsızlığı ortadan kaldırmak için bir tampon kullanırız. Midenin içini döşeyen hücreler sürekli olarak hidroklorik asit salgılar ve mide içeriğini asidik hale getirir. Aşırı mide asidi sindirimi engeller ve rahatsızlık yaratır. Bu rahatsızlığı gidermek için, tampon gibi davranan $NaHCO_3$ (sodyum bikarbonat) gibi bir tuz kullanırız.

## 2.4 ÖZET

**Canlı kimyasının büyük kısmı su içinde gerçekleşir. Suyun moleküler özellikleri, onun önemli biyokimyasal rolleri için uygundur. Suyun ayrıcalıklı özelliklerinden biri, iyonize olma (hidrojen iyonları verme) yeteneğidir. Çözelti içinde hidrojen iyonlarının bulunması, biyolojik moleküllerin özelliklerini değiştirebilir.**

- Suyun molekül yapısından ileri gelen ve biyolojik olarak önemli olan bazı özelliklerini tanımlayınız. **Bakınız ss. 31-32 ve Şekil 2.14**
- Çözelti nedir ve suyu niçin "yaşam ortamı" olarak adlandırıyoruz? **Bakınız ss. 32-33**
- Hidrojen iyonları ile asit ve bazlar arasında nasıl bir ilişki vardır? pH ölçeğinin neyi ölçtüğünü açıklayınız. **Bakınız ss. 33-34 ve Şekil 2.16**
- Bir tampon nasıl çalışır ve canlı sistemler için tamponlama neden önemlidir? **Bakınız ss. 34-35 ve Şekil 2.17**

### Genel Bakış ve Tekrar

Buraya kadar atom ve moleküllerin temel özelliklerini inceledik. Şimdi bu özelliklerin biyolojik sistemlerdeki moleküllerle nasıl ilişkili olduklarını tekrar gözden geçirelim.

- *Moleküller farklı büyüklüklerdedir.* Hidrojen gazı ($H_2$) ve metan ($CH_4$) gibi bazı moleküller küçüktür. Kırk beş atom içeren çay şekeri ($C_{12}H_{22}O_{11}$) gibi bazı moleküller daha büyüktür. Özellikle nükleik asitler ve proteinler gibi on binlerce ve hatta milyonlarca atom içeren bazı moleküller ise devasa büyüklüktedir.
- *Tüm moleküller özgül üç-boyutlu biçime sahiptir.* Örneğin, karbon atomu etrafındaki bağ yörüngelerinin yerleşimi metan molekülüne ($CH_4$) düzgün dörtyüzlü bir biçim kazandırır (bakınız Şekil 2.7B). Daha büyük moleküllerin kompleks biçimleri, içerdikleri atomların çeşidi ve bunların birbirlerine bağlanma tarzlarının bir sonucudur. Örneğin, hemoglobin proteini (alyuvarlardaki oksijen taşıyıcı protein) gibi bazı büyük moleküller topa benzer kompakt biçimdedir. Saçın yapısını kuran keratin proteini gibi bazıları ise ince, uzun iplik benzeri yapıdadır. Bu moleküllerin biçimleri canlı hücrelerde oynadıkları rollerle ilişkilidir.
- *Moleküller belirli kimyasal özellikleri ile karakterize edilir* ve bu özellikler onların biyolojik rollerini belirler. Kimyacılar saf bir molekül örneğini farklı bir molekül örneğinden ayırt etmek için, bileşim, yapı (üç-boyutlu biçim), reaktivite ve çözünürlük gibi özellikleri kullanırlar. Belirli atom gruplarının varlığı, bir moleküle belirgin kimyasal özellikler kazandırır.

Bu bölümde üzerinde durduğumuz küçük moleküllerle canlı hücreler dünyası arasında makromoleküller yer alır. Bu büyük molekülleri –proteinler, lipidler, karbohidratlar ve nükleik asitler- bundan sonraki iki bölümde ele alacağız.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 2.1 Atomik Yapı Maddenin Özelliklerini Nasıl Açıklar?

- Madde atomlardan yapılmıştır. Her **atom proton** ve **nötronları** içeren pozitif yüklü bir **çekirdek** ile bunun çevresindeki negatif yüklü **elektronlar**dan oluşur. İnceleyiniz Şekil 2.1
- Çekirdekteki protonların sayısı bir **element**i tanımlar. Evrende birçok element bulunmakla birlikte, bunların sadece birkaçı yani C, H, O, P, N ve S canlı organizmaların büyük kısmını oluşturur. . İnceleyiniz Şekil 2.2
- Bir elementin **izotop**ları nötron sayıları açısından birbirinden farklıdır. **Radyoizotoplar** radyoaktiftir ve yıkıldıkça radyasyon yayarlar.
- Elektronlar **kabuklar**a dağılmıştır. Kabuklar özgül sayıda yörüngeler tarafından belirlenen uzay parçalarıdır. Her **yörünge** en fazla iki elektron içerir. İnceleyiniz Şekil 2.4 ve 2.5, WEB AKTİVİTESİ 2.1
- Bir atom daha kararlı hale gelmek için elektron kaybeder, elektron kazanır ya da elektronlarını paylaşır ve bu yolla diğer atomlarla birleşerek bir **molekül** oluşturur.

### 2.2 Atomlar Molekülleri Oluşturmak İçin Nasıl Bağlanır?

BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 2.1

- **Kimyasal bağ** bir molekül içindeki atomları birbirine bağlayan çekim gücüdür. İnceleyiniz Tablo 2.1
- **Bileşik**, birbirine bağlı iki ya da daha fazla elementi sabit bir oranda içerir. Örneğin su ($H_2O$) ve glukoz ($C_6H_{12}O_6$) birer bileşiktir.
- **Kovalent bağlar**, iki atomun bir ya daha fazla elektron çiftini paylaşmasıyla kurulan güçlü bağlardır. İnceleyiniz Şekil 2.6
- Eşit olmayan elektronegativiteye sahip iki atom birbirine bağlandığında, **polar** kovalent bağ oluşur. Bağın iki ucu yani kutupları kısmî ($\delta^+$ ya da $\delta^-$) yükler taşır. İnceleyiniz Şekil 2.8
- **İyonlar**, bir atomun daha kararlı bir elektron konfigürasyonuna sahip olmak için, bir ya da daha fazla elektron kazanması ya da kaybetmesi ile oluşurlar. **Anyonlar** negatif, **katyonlar** ise pozitif elektrik yüklü iyonlardır. Zıt yükler birbirini çekerken, aynı yükler birbirini iter.
- **İyonik bağlar**, zıt yüklü iyonlar arasındaki elektriksel çekim gücüdür. Katı maddeler (örneğin tuzlar) içindeki iyonik bağlar güçlü olduğu halde, çözelti içinde birbirinden ayrılmış iyonlar arasındaki iyonik güçler zayıftır. İnceleyiniz Şekil 2.9
- **Hidrojen bağı**, bir molekül içindeki $\delta^+$ hidrojen atomu ile bir başka molekül içindeki (ya da büyük bir molekülün bir başka kısmındaki) $\delta^-$ atom arasında oluşan zayıf elektriksel çekimdir. Hidrojen bağları su içinde oldukça fazladır.
- Polar oymayan moleküller, hem su ile, hem de polar moleküllerle çok az etkileşirler. Polar olmayan moleküller, **van der Waals güçleri** denilen çok zayıf bağlar aracılığı ile birbirlerine çekilirler.

### 2.3 Kimyasal Tepkimeler Sırasında Atomlar Partnerlerini Nasıl Değiştirir?

- **Kimyasal tepkimeler** sırasında atomlar ya bir araya gelir ya da bağ yaptıkları partnerlerini değiştirirler. **Reaktantlar ürünlere** dönüştürülür.
- Bazı kimyasal tepkimeler ürünlerden biri olarak enerji salar; bazı tepkimeler ise sadece reaktantlara enerji sağlandığında gerçekleşebilir.
- Bir kimyasal tepkimede ne madde ne de enerji yeniden yaratılabilir ya da yok edilebilir; her ikisi de form değiştirir. İnceleyiniz Şekil 2.13
- Özellikle biyolojideki bazı kimyasal tepkimeler geri dönüşümlüdür. Yani ürünler reaktantlara çevrilebilir.
- Canlı hücrelerdeki tepkimeler çoklu basamaklarda gerçekleşir. Böylece açığa çıkan enerji hücresel aktiviteler için kullanışlı formda elde edilir.

### 2.4 Suyu Canlılar İçin Önemli Yapan Nedir?

- Suyun moleküler yapısı ve hidrojen bağı kurabilme yeteneği ona canlılar açısından önemli özellikler kazandırır. İnceleyiniz Şekil 2.14
- Suyun yüksek **özgül ısısı** durum değiştiren suyun çok miktarda ısı kazanması ya da kaybetmesi anlamına gelir. Suyun yüksek **buharlaşma ısısı** sayesinde buharlaşan su etkili bir soğutma sağlar.
- Su moleküllerinin **kohezyon**u, birbirlerinden ayrılmaya karşı direnme yeteneğinde oldukları anlamına gelir. Bu özelliklerin ortaya çıkışında su molekülleri arasındaki hidrojen bağları asal bir rol oynar.
- Katı bir bileşik (**çözünen**) bir sıvı (**çözücü**) içinde çözündüğünde çözelti oluşur. Su canlılık için hayatî öneme sahip bir çözücüdür.
- **Asitler** sulu çözeltilerde hidrojen iyonları veren çözünenlerdir. **Bazlar** ise hidrojen iyonları alır.
- Bir çözeltinin **pH**'sı onun hidrojen iyonu konsantrasyonunun negatif logaritmasıdır. pH'sı 7'den az olan çözeltiler asidik, 7'den büyük olan çözeltiler ise baziktir. İnceleyiniz Şekil 2.16
- Asit ya da baz eklendiğinde çözelti pH'sındaki değişiklikleri sınırlayan **tamponlar**, zayıf bir asit ile bazdan oluşan karışımlardır.

## DENEME TESTİ

1. Bir elementin atom sayısı,
   *a*. atomdaki nötronların sayısına eşittir.
   *b*. atomdaki protonların sayısına eşittir.
   *c*. nötron sayısının proton sayısından çıkarılmasıyla elde edilen sayıya eşittir.
   *d*. nötron sayısı ile proton sayısının toplamına eşittir.
   *e*. izotopun tipine bağlıdır.

2. Bir elementin atom ağırlığı (atomik kütlesi),
   *a*. atomdaki nötronların sayısına eşittir.
   *b*. atomdaki protonların sayısına eşittir.
   *c*. atomdaki elektronların sayısına eşittir.
   *d*. nötron sayısı ile proton sayısının toplamına eşittir.
   *e*. elektronlarının ve nötronlarının bağıl çokluğuna bağlıdır.

3. Bir elementin izotopları ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a*. Hepsinin atomik sayısı aynıdır.
   *b*. Hepsi aynı sayıda proton içerir.
   *c*. Hepsi aynı sayıda nötron içerir.
   *d*. Hepsi aynı sayıda elektron içerir.
   *e*. Hepsinin kimyasal özellikleri aynıdır.

4. Kovalent bağlarla ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a* Kovalent bağ hidrojen bağından daha güçlüdür.
   *b*. Kovalent bağ aynı elementin atomları arasında kurulabilir.
   *c* İki atom arasında sadece tek bir kovalent bağ kurulabilir.
   *d* Kovalent bağ iki atom arasında elektron paylaşımının sonucudur.
   *e* Kovalent bağ farklı elementlerin atomları arasında kurulabilir.

5. Hidrofobik etkileşimler
   *a* hidrojen bağlarından daha güçlüdür.
   *b*. kovalent bağlardan daha güçlüdür.
   *c* iki iyonu bir arada tutabilir.
   *d*. polar olmayan iki molekülü bir arada tutabilir.
   *e*. suyun yüzey geriliminden sorumludur.

6. Su ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a*. Sıvı halden buhar haline geçerken çok miktarda ısı verir.
   *b* Katı hali sıvı halinden daha az yoğundur.
   *c* Polar moleküller için en etkili çözücüdür.
   *d*. Canlı organizmalarda en çok bulunan bileşiktir.
   *e*. Bazı önemli kimyasal tepkimelerde görev alır.

7. İnsan midesindeki $HCl \rightarrow H^+ + Cl^-$ tepkimesi aşağıdakilerden hangisine örnek oluşturur?
   *a*. Hidrofobik bağ kırılması
   *b*. Hidrojen bağı kurulması
   *c*. Mide pH'sının artması
   *d*. Bir asit disosiyasyonu ile iyonlar oluşması
   *e*. Polar kovalent bağ kurulması

8. İki su molekülü arasında hidrojen bağı kurulur; çünkü su,
   *a*. polardır.
   *b*. polar değildir.
   *c*. sıvıdır.
   *d*. molekülleri küçüktür.
   *e*. hidrofobiktir.

9. Sofra tuzu (NaCl) suya eklendiğinde,
   *a*. bir kovalent bağ kırılır.
   *b*. asidik bir çözelti oluşturulur.
   *c*. $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonları birbirinden ayrılır.
   *d*. $Na^+$ iyonları suyun hidrojen atomları tarafından çekilir.
   *e*. su molekülleri $Na^+$ iyonları tarafından çevrelendiği halde, $Cl^-$ iyonları tarafından çevrelenmez.

10. İnsanın bir deri hücresinde en bol bulunan üç element
    *a*. kalsiyum, karbon ve oksijendir.
    *b*. karbon, hidrojen ve oksijendir.
    *c*. karbon, hidrojen ve sodyumdur.
    *d*. karbon, azot ve potasyumdur.
    *e*. azot, hidrojen ve argondur.

## TARTIŞMA

1 Periyodik tablodaki (Şekil 2.2) bilgiyi kullanarak silisyum dioksit için bir Bohr modeli (bakınız Şekil 2.5 ve 2.7) çiziniz ve kovalent bağlarda paylaşılan elektronları gösteriniz.

2 İki hidrojen atomu arasındaki kovalent bağ ile bir hidrojen ve bir oksijen atomu arasındaki hidrojen bağını karşılaştırınız. Bu karşılaştırmayı yaparken, bağlara katılan elektronları, polaritenin rolünü ve bağın güçünü dikkate alınız.

3. Glukozun ($C_6H_{12}O_6$) karbon dioksit ve su oluşturacak şekilde yanmasını tanımlayan eşitliği yazınız.

4. İnsanın mide pH'sı yaklaşık 2.0 iken, ince bağırsak pH'sı yaklaşık olarak 10.0'dur. Bu iki organın içindeki hidrojen iyonu konsantrasyonları $[H^+]$ nedir?

## EK ARAŞTIRMA

1. Dünya kabuğundaki element bileşiminin insan vücudu ile aynı olduğunu düşünür müsünüz? Bunu nasıl saptarsınız?

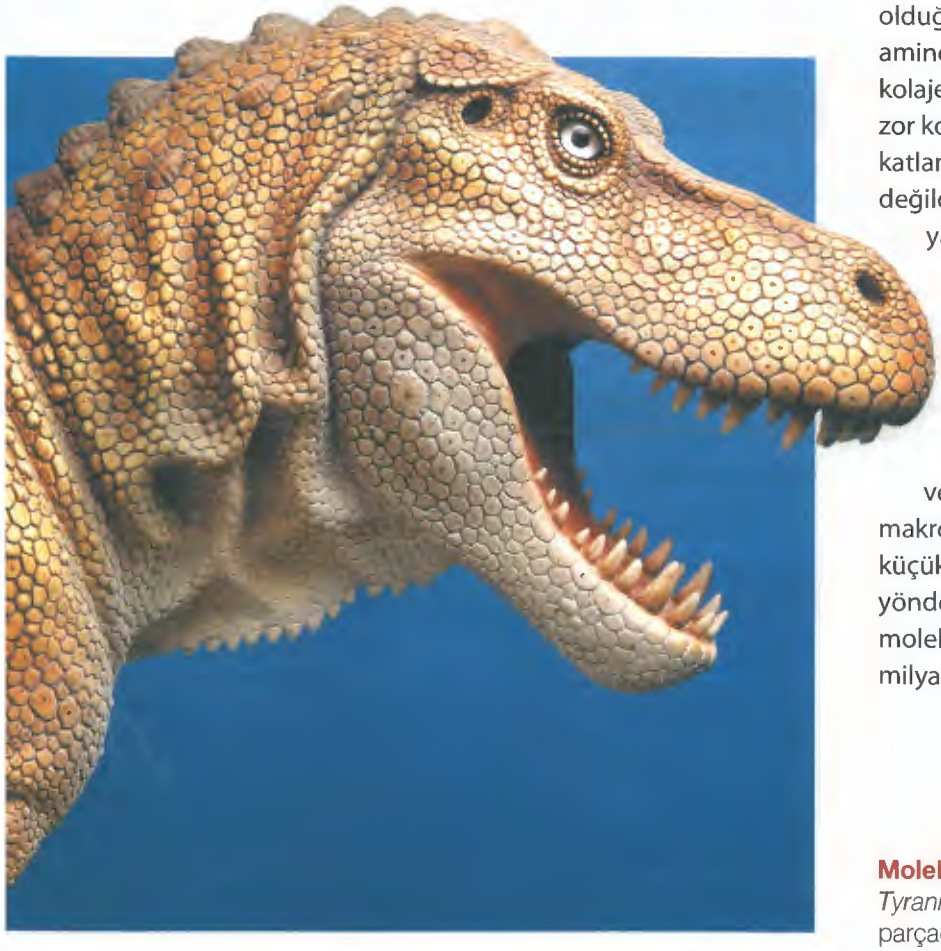
# 3 Proteinler, Karbonhidratlar ve Lipitler

## Moleküler Fosiller

Bir korkunç film yıldızı olan *Tyrannosaurus rex*, 68 milyon yıl önce, Birleşik Eyaletlerdeki şimdi Wyoming adı verilen yerde öldü. Zaman içerisinde, onun dev cesedi, jeologların Hell Creek formasyonu dedikleri tabakanın yüzeyinin 60 feet altına gömüldü. Rockies Müzesinden meşhur dinozor avcısı/biyolog John Horner, 2003 yılında, uzun süre önce ölmüş olan bu hayvanın uyluk kemiğini buldu. Bir moleküler paleontolog olan Mary Schweitzer, Kuzey Carolina Eyalet Üniversitesinden Horner'in Montana laboratuvarını ziyaret etti. O, kemiği kesti ve kemiğin yumuşak doku (kemik iliği gibi) kalıntıları içerdiğini buldu. Bu keşif, çok dikkat çekiciydi; çünkü o tarihe kadar bilim insanları, kemik içerisindeki tüm yumuşak dokuların yerini milyonlarca yıllık süre içerisinde minerallerin alacağını düşünmüştü.

Harvard Üniversitesinde bir biyokimyacı olan Lewis Cantley, gazetelerde Schweitzer'in bulgularını okudu ve benzersiz bir fırsat için olasılığı gördü: ilk kez, bir bilim insanı nesli tükenmiş bir organizmanın yumuşak dokusundan kompleks bir molekülü izole edip üzerinde çalışabilecekti. O, Schweitzer'den kendisine bir örnek göndermesini istedi. Cantley ve çalışma arkadaşları, dinozora ait materyali analiz ederek protein moleküllü parçacıklarını buldular.

Protein molekülleri, amino asit adı verilen bireysel moleküllerden oluşmuş uzun zincirlerden meydana gelmiştir. *T. rex*'in kemiğinden elde edilen protein parçacıklarının, günümüzdeki birçok hayvanda bulunan bir madde olan kollajen olduğu belirlendi. Ayrıca, kolajen parçacıklarındaki amino asitlerin özgül dizilimi ve kimliği, tavukların kolajeninkiyle çok yakından uyuşuyordu ve dinozor kolajeni, kuş kolajeninkiyle çok benzer şekilde katlanıyordu. Kuşlarla olan bu benzerlik, sürpriz değildi; çünkü bilim insanları, diğer kanıtlara dayanarak, kuşların evrimsel olarak dinozorlarla yakından akraba olduğuna inanmaktaydı. Cantley'in moleküler analizi, bu düşünceyi iyice onayladı.



Proteinler, canlı sistemleri karakterize eden belli başlı dört büyük molekül çeşidinden biridir. *Karbonhidratların, lipitlerin* ve *nükleik asitlerin* de aralarında yer aldığı bu makromoleküller, Bölüm 2'de tanımlanmış olan küçük moleküllerden ve iyonlardan önemli birkaç yönden farklılık gösterirler. Birincisi, bunlar büyük moleküllerdir; bazı nükleik asitlerin molekül ağırlığı milyarlarca daltona ulaşır. İkincisi, bu moleküllerin

**Moleküler İpuçları** 68 milyon yıl önce ölmüş olan *Tyrannosaurus rex*'in uyluk kemiği, kolajen proteininin parçacıklarını içermekteydi.



**Moleküler Evrim** Kolajendeki amino asitlerin dizisi, proteinin katlanma biçimini belirler. Kolajenin amino asit dizisi, T. rex ve tavukta birbirine benzerdir; bu, iki türün ortak bir evrimsel atayı paylaştığına işaret eder.

hepsi karbon atomları içerir; onun için *organik* kimyasallar olarak bilinen gruba aittirler. Üçüncüsü, bireysel makromoleküllerin atomları, çoğunlukla kovalent bağlarla bir arada tutulurlar; bu bağlar, onlara önemli ölçüde yapısal kararlılık verir ve ayırt ettirici üç boyutlu geometri kazandırır. Bu ayırt ettirici biçimler, özellikle proteinler gibi makromoleküllerin birçok fonksiyonunun temelini oluşturur.

Son olarak, karbonhidratlar, proteinler, lipitler ve nükleik asitlerin tümü canlılar dünyasına özgüdür. Bu molekül sınıflarının hiçbirisi, cansız doğada bulunmaz. Bir kaya içerisinde protein bulma olasılığınız yoktur –fakat eğer proteine rastlarsanız, bunun bir canlı organizmadan geldiğine emin olabilirsiniz.

**BU BÖLÜMDE** Proteinlerin, karbonhidratların ve lipitlerin kimyasal ve biyolojik özelliklerini tanımlayacağız. Bu büyük molekülleri oluşturan elemanları tanımlayacağız ve onların bir araya gelmelerini, geometrilerini inceleyeceğiz ve canlı organizmalarda oynadıkları rolleri açıklayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


3.1 Hangi Molekül Çeşitleri Canlıları Karakterize Eder?
3.2 Proteinlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?
3.3 Karbonhidratların Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?
3.4 Lipitlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?


## 3.1 Hangi Molekül Çeşitleri Canlıları Karakterize Eder?

Canlı organizmaları dört çeşit molekül karakterize eder: proteinler, karbonhidratlar, lipitler ve nükleik asitler. Lipitlerin dışında kalan bu *biyolojik moleküller*, **polimerdir** (*poly*, "çok"; *mer*, "birim") ve **monomer** adı verilen daha küçük moleküllerin birbirlerine kovalent bağlarla bağlanmasıyla oluşmuşlardır. Biyolojik moleküllerin her bir çeşidini yapan monomerler, benzer kimyasal yapılara sahiptirler:

- *Proteinler*, tümü benzer kimyasal yapıyı paylaşan 20 *amino asidin* farklı kombinasyonlarından oluşturulur.
- *Karbonhidratlar*, polisakkaritleri oluşturmak üzere kimyasal olarak benzer şeker monomerlerin (*monosakkaritler*) birbirlerine bağlanmasıyla dev moleküller meydana getirebilir.
- *Nükleik asitler*, birbirine bağlanarak birlikte uzun zincirler oluşturan dört çeşit nükleotid monomerinden oluşturulur.
- *Lipitler*, sınırlı sayıda daha küçük molekül takımından oluşmuş büyük yapılardır; fakat bu durumda kovalent olmayan kuvvetler, lipid monomerleri arasındaki etkileşimi sürdürür.

Mol başına 1.000 gramı aşan moleküler ağırlığa sahip olan polimerlerin **makromolekül** olduğu düşünülür. Canlı sistemlerdeki proteinler, karbonhidratlar ve nükleik asitler, kesinlikle bu kategori içerisinde yer alır. Büyük lipid yapıları, harfi harfine polimer olmamasına karşın, onları makromoleküllerin ayrı bir tipi olarak ele almak uygundur (bakınız Kısım 3.4).

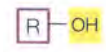
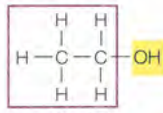
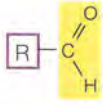
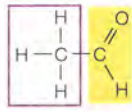
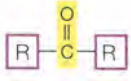
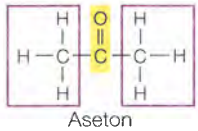
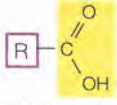
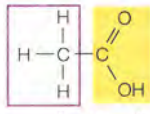
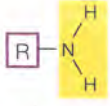
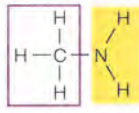
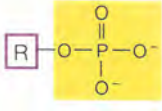
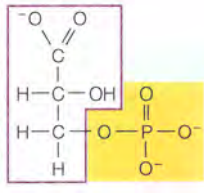
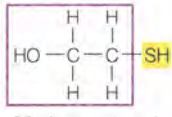
Makromoleküllerin nasıl işlev gördükleri ve diğer moleküllerle nasıl etkileştikleri, onların monomerlerinde yer alan *işlevsel grup* denen belirli kimyasal grupların özelliklerine bağlıdır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 3.1 • Makromoleküller

### İşlevsel gruplar biyolojik moleküllere özgül özellikler verir

Atomların **işlevsel grup** adı verilen belirli küçük grupları, çok farklı biyolojik moleküllerde sürekli olarak birlikte bulunurlar. Biyoloji çalışmalarınızda birkaç işlevsel grupla tekrar tekrar karşılaşacaksınız (**Şekil 3.1**). Her bir işlevsel grup, kimyasal olarak özgül özelliklere sahiptir; ve daha büyük bir moleküle bağlandığı zaman ona bu özellikleri sunar. Bu özelliklerden bir tanesi, polaritedir. Şekil 3.1'deki yapılara göz attığınızda,

| İşlevsel grup | Bileşiklerin sınıfı ve bir örnek | Özellikleri |
|---|---|---|
|  Hidroksil | Alkoller  Etanol | Polar. Suyla yaptıkları hidrojen bağları, molekülleri çözmeye yardım eder. Dehidrasyonla diğer moleküllerle bağ kurma yeteneğine sahip |
|  Aldehit | Aldehitler  Asetaldehit | C=O grubu, çok reaktiftir. Molekülleri oluşturmada ve enerji salınan reaksiyonlarda önemlidir. |
|  Keto | Ketonlar  Aseton | C=O grubu, karbonhidratlarda ve enerji salınan reaksiyonlarda önemlidir. |
|  Karboksil | Karboksilik asitler  Asetik asit | Asidik. Canlı dokularda $-COO^-$ ve $H^+$ şeklinde iyonlaşır. —OH vererek dehidrasyon sentezine girer. Bazı karboksilik asitler, enerji salınan reaksiyonlarda önemlidir. |
|  Amino | Aminler  Metilamin | Bazık. Canlı dokularda $H^+$ kabul ederek $-NH_3$ oluşturur. $H^+$ vererek dehidrasyon sentezine girer |
|  Fosfat | Organik fosfatlar  3-Fosfogliserat | Negatif yüklü. —OH vererek dehidrasyon sentezine girer. Başka bir fosfata bağlandığı zaman hidroliz daha fazla enerji salar. |
|  Sülfidril | Tıyoller  Merkaptoetanol | H vererek, iki tane —SH grubu disülfid köprüsü oluşturmak üzere reaksiyona girebilir; böylece protein yapısı kararlı hale getirilir. |

**3.1 Bazı İşlevsel Gruplar Canlı Sistemler İçin Önemlidir** Burada vurgulanmış olan yedi tane işlevsel grup, biyolojik olarak önemli olan moleküllerde en yaygın olarak bulunmaktadır. "R", değişken kimyasal gruptur.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 3.1 • İşlevsel Gruplar

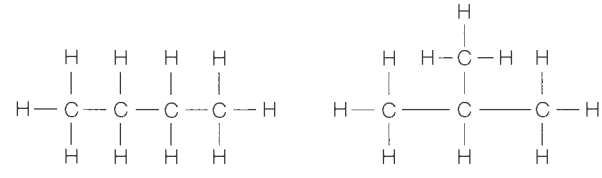
hangi işlevsel grupların en polar olduğunu belirleyebilir misiniz? (İpucu: C–O, N–H ve P–O bağlarını bulmaya çalışın.) İşlevsel grupların tutarlı kimyasal davranışı, onları içeren moleküllerin özelliklerini anlamamıza yardım eder.

Makromoleküller çok büyük olduklarından dolayı, çok farklı işlevsel gruplar içerirler (bakınız Şekil 3.1). Tek bir büyük protein, hidrofobik, polar ve yüklü işlevsel gruplar içerebilir; bu grupların her biri, makromolekül üzerindeki lokal bölgelere farklı özgül özellikler verir. Göreceğimiz gibi, bazen bu farklı gruplar, aynı makromolekül üzerinde birbiriyle etkileşir. Çeşitlilik gösteren bu gruplar ve onların özellikleri, diğer makromoleküllerle ve küçük moleküllerle onların nasıl etkileşeceğini belirlemesinin yanında makromoleküllerin biçimlerini belirlemeye de yardım eder.

## İzomerler aynı atomların farklı düzenlemelerine sahiptir

**İzomerler** aynı kimyasal formüle sahip olan moleküllerdir – aynı sayıda ve aynı çeşit atomlara sahiptirler– fakat, atomlar farklı düzenlenmiştir. (Birçok biyoloji teriminde karşılaşılan *iso–* öneki, "aynı" demektir.) Farklı izomer çeşitlerinden sadece ikisini ele alacağız: yapısal izomerler ve optik izomerler.

**Yapısal izomerler**, atomlarının birleşmelerinde farklılığa sahiptir. Her biri kovalent bağlarla bağlanmış dört karbon ve on hidrojen atomu içeren iki tane basit molekül düşünün; bunların her ikisi de $C_4H_{10}$ formülüne sahiptir.



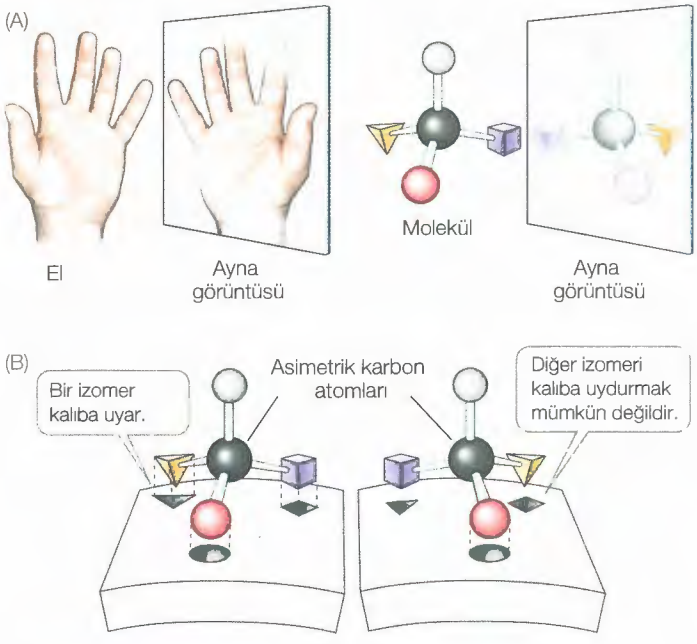
Bütan İzobütan

Bütan ve izobütandaki farklı bağ oluşturma ilişkisi, onların yapısal formüllerinden ayırt edilebilir; ve iki molekül farklı kimyasal özelliklere sahiptir.

Bir karbon atomu, kendisine bağlı dört farklı atom ya da atom grubuna sahip olduğu zaman **optik izomerler** meydana gelir. Bu model, onların iki farklı şekilde tutunmalarına izin vererek biri diğerinin ayna görüntüsü olan iki yapı oluşturur (Şekil 3.2). Böyle bir karbon atomuna *asimetrik karbon* adı verilir ve meydana gelen iki molekül, birbirinin optik izomeridir. Optik izomerler olarak sol ve sağ elinizi gözünüzün önüne getirebilirsiniz. Tıpkı belirli bir ele özgün olan eldivende olduğu gibi, karbonlu bir bileşiğin bir optik izomeri ile etkileşebilen bazı biyokimyasal moleküller, diğer izomere "uymaz".

## Makromoleküllerin yapıları onların işlevlerini yansıtır

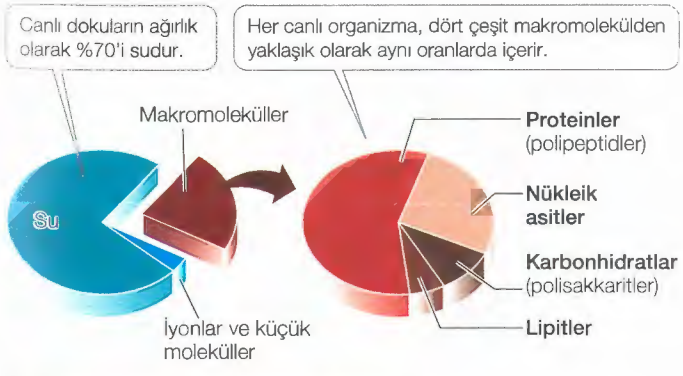
Biyolojik makromoleküllerin dört çeşidi, yaşayan tüm canlılarda kabaca aynı oranlarda bulunurlar (Şekil 3.3). Ayrıca, bir elma ağacında belirli bir işleve sahip olan bir protein, insanda da benzer bir işleve sahiptir; çünkü onun kimyası, bulunduğu her yerde aynıdır. Böyle bir *biyokimyasal birlik*, tüm yaşam formlarının ortak bir atadan değişikliğe uğramak suretiyle evrimleştiğini yansıtır. Biyokimyasal birliğin önemli bir avantajı, bazı organizmaların diğerlerini yemek suretiyle ham madde gereksinimini karşılayabilmesidir. Bir elma yediğiniz zaman,




**3.2 Optik İzomerler** (A) Optik izomerler, birbirinin ayna görüntüsüdür. (B) Moleküler optik izomerler, tek bir karbon atomuna dört farklı atom ya da atom grubu bağlandığı zaman meydana gelir. Eğer kalıp (canlı sistemdeki büyük bir biyolojik molekülü temsil etmektedir), bir karbon atomu üzerindeki gruplarla eşleştirmek üzere tasarlanmışsa, karbonun optik izomeri üzerindeki gruplar, aynı kalıba uydurmak için döndürülemez. Bu, biyolojik yapıda ve biyokimyasal transformasyondaki özgüllüğün bir kaynağıdır.

onunla birlikte aldığınız karbonhidratlar, lipitler ve proteinler gibi moleküller, yıkılabilir ve insan tarafından gereksinim duyulan çeşitli moleküller yeniden oluşturulabilir.

Makromoleküllerin her bir çeşidi, enerji depolama, yapısal destek, koruma, kataliz (bir kimyasal reaksiyonu hızlandırma), taşıma, savunma, düzenleme, hareket ve bilgi depolama gibi işlevlerin bazı kombinasyonlarını yerine getirirler. Bu rollerin özel olması gerekmez; örneğin hem karbonhidratlar ve hem de proteinler yapısal roller oynayabilir; dokuları ve organları destekleme ve koruma işlevi görebilir. Bununla birlikte, sadece nükleik asitler, bilgi depolama ve aktarılmasında özelleşmiştirler. Bu makromoleküller, kalıtım maddesi olarak



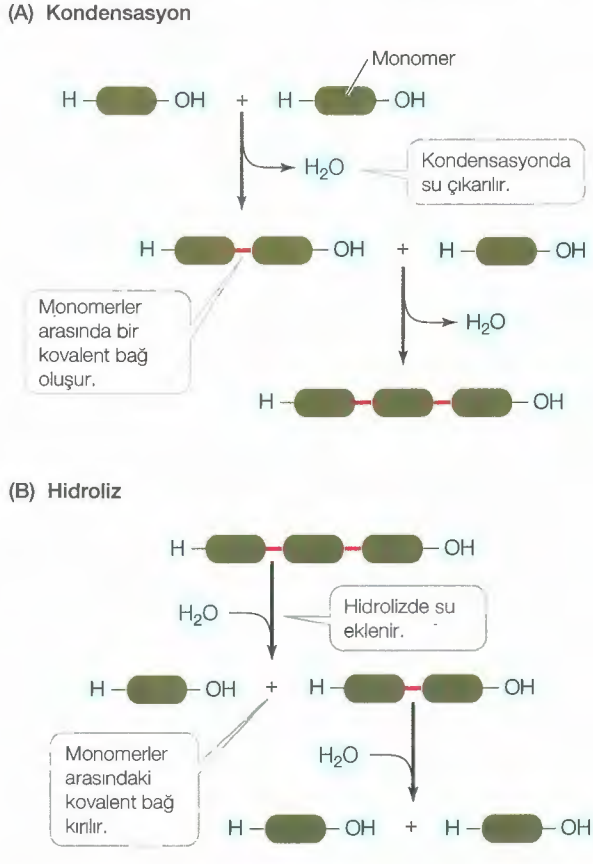

**3.3 Canlı Dokularda Bulunan Maddeler** Burada gösterilmiş olan maddeler, canlı dokuların mineral olmayan bileşenlerini oluşturur (kemik, bir mineral bileşen örneği olacaktır).

işlev görür, hem türlerin ve hem de bireylerin özelliklerini kuşaktan kuşağa taşırlar.

Makromoleküllerin işlevleri, onların üç boyutlu biçimleriyle, monomerlerinin dizilimiyle ve kimyasal özellikleriyle doğrudan ilişkilidir. Bazı makromoleküller, kompakt küresel formlar şeklinde katlanır ve yüzey özellikleri onları su içerisinde çözünebilir kılar; bu durum onlara, diğer moleküllerle yakından etkileşim kurma yeteneği kazandırır. Bazı proteinler ve karbonhidratlar, hücrelere ve dokulara dayanıklılık ve sertlik sağlayan uzun, fibröz sistemler (kılda bulunanlar gibi) oluşturur. Kaslarda bulunanlar gibi proteinlerin uzun ve ince demetleri, kasılabilir ve hareketin meydana gelmesine yol açabilir.

## Çoğu makromolekül, kondensasyon ile oluşturulur ve hidrolizle yıkılır

Polimerler, **kondensasyon reaksiyonları** (bazen *dehidrasyon* reaksiyonları adı verilir; her iki terimde su kaybına işaret eder) adı verilen bir seri reaksiyonlar sayesinde monomerlerden oluşturulur. Kondensasyon reaksiyonları, monomerler arasında kovalent bağların oluşmasıyla sonuçlanır. Her kovalent bağ oluşurken, bir molekül su salınır (**Şekil 3.4A**). Farklı polimer çeşitlerini üreten kondensasyon reaksiyonları, ayrıntıda farklılık gösterir; fakat tüm olaylarda polimerler, sadece su molekülleri kaldırıldığında ve sisteme enerji ilave




**3.4 Polimerlerin Kondensasyonu ve Hidrolizi** (A) Kondensasyon reaksiyonları, monomerleri birbirine bağlayarak polimer oluşturur ve su üretir. (B) Hidroliz reaksiyonları, polimerleri bireysel monomerlere yıkar ve su kullanır.

edildiğinde oluşur. Canlı sistemlerde, enerjice zengin özgül maddeler, gerekli enerjiyi sağlar.

Bir kondensasyon reaksiyonunun tersi, **hidroliz reaksiyonudur** (*hydro*, "su"; *lysis*, "kırmak" demek). Hidroliz reaksiyonları, polimerlerin kendi bileşenleri olan monomerlere yıkılmasıyla sonuçlanır. Su, polimeri birarada tutan kovalent bağlar ile reaksiyona girer. Yıkılan her bir kovalent bağ için, bir su molekülü iki iyona ayrılır ($H^+$ ve $OH^-$) ve oluşan ürünlerden birinin yapısına katılır (**Şekil 3.4B**). Böylece canlı dokularda, monomerler arasındaki bağlantılar oluşturulabilir ve kırılabilir.

## 3.1 ÖZET

**Canlı dokularda ayırt edilebilen dört büyük molekül çeşidi, proteinler, lipitler, karbonhidratlar ve nükleik asitlerdir. Bu biyolojik moleküller, yaşamın sürdürülmesi işçin gerekli işlevlerin genişçe bir grubunu gerçekleştirir. Onların çoğu, monomerik alt birimlerden yapılmış olan polimerlerdir. Çok büyük olan polimerlere, makromoleküller adı verilir.**

- İşlevsel gruplar, makromoleküllerin yapısını ve işlevini nasıl etkiler? (Bu soruyu aklınızda tutarak bu bölümün geri kalan kısmını okuyunuz.) Bakınız ss. 39–40 ve Şekil 3.1
- Makromoleküllerin dört çeşidinin tüm organizmalardaki oranlarında görüldüğü gibi, niçin biyokimyasal birlik yaşam için önemlidir? Bakınız s. 40 ve Şekil 3.3
- Monomerler, polimerleri oluşturmak için birbirlerine nasıl bağlanır ve monomerlerine tekrar nasıl yıkılır? Bakınız ss. 41–42 ve Şekil 3.4

Makromoleküllerin dört çeşidi, yaşamın yapı taşları olduğu görülebilir. Nükleik asitlerin özgün özellikleri, Bölüm 4'de anlatılacaktır. Bu bölümün geri kalan kısmında, proteinlerin, karbonhidratların ve lipitlerin yapısı ve işlevleri tanımlanacaktır.

## 3.2 Proteinlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?

Büyük moleküllerin tüm çeşitleri, canlıların işlevleri için elzem olmasına karşın bazıları proteinler gibi çeşitli rollere sahiptir. Bu kitabın nerdeyse her bölümünde, onların kapsamlı işlevlerinin örneklerini inceleyeceksiniz.

- *Enzimler*, biyokimyasal reaksiyonları hızlandıran katalitik proteinlerdir.
- Antikorlar gibi *savunma proteinleri*, çevreden organizma içerisine girmiş olan yabancı maddeleri tanır ve cevap verir.
- İnsülin gibi *hormonlar ve düzenleyici proteinler*, fizyolojik olayları kontrol eder.
- *Reseptör proteinler*, organizmanın içerisinden ya da dışarıdan gelen moleküler sinyalleri kabul eder ve cevap verir.
- *Depo proteinleri*, kimyasal yapı taşlarını –amino asitleri– daha sonra kullanım için depolar.
- Kolajen gibi *yapısal proteinler*, fiziksel kararlılık ve hareket sağlar.
- Hemoglobin gibi *taşıma proteinleri*, maddeleri organizmanın içinde taşır.
- *Genetik düzenleyici proteinler*, bir genin ne zaman, nasıl ve hangi kapsamda ifade edileceğini düzenler.

Makromoleküllerin daha önce listelenmiş olan işlevleri arasında yer alan sadece iki tanesi –enerji depolama ve bilgi depolama– proteinler tarafından yerine getirilmez.

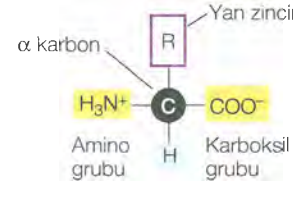
**Proteinlerin** hepsi, 20 amino asidin farklı oranlarda yer almasıyla ve farklı sıralanmalarıyla meydana getirmiş oldukları polimerlerdir. Proteinlerin büyüklüğü, insülin gibi 51 amino aside ve 5.733 dalton molekül ağırlığına sahip küçük moleküllerden bir kas proteini olan titin gibi 26.926 amino aside ve 2.993.451 dalton molekül ağırlığına sahip dev moleküllere kadar değişiklik gösterir. Proteinlerin hepsi, bir ya da daha fazla sayıda *polipeptid zincirlerinden* oluşur; bu zincirler, kovalent olarak birbirine bağlanmış amino asitlerden oluşmuş dallanmamış (doğrusal) polimerlerdir. Bir proteinin *kompozisyonu* onun polipeptid zincirlerinde bulunan farklı amino asitlerin görece miktarlarına işaret eder. Her bir zincirin özgül üç boyutlu biçimde katlanması, zincirde mevcut olan amino asitlerin hassas dizisi tarafından belirlendiğinden dolayı, polipeptid zincirlerindeki amino asitlerin *dizilimindeki* değişiklik, protein yapı ve işlevindeki çeşitliliğin kaynağıdır.

Birçok protein, birden fazla sayıda polipeptid zincirinden yapılmıştır. Örneğin, oksijen taşıyan protein olan hemoglobin, ayrı ayrı katlanmış olan dört zincire sahiptir ve bu zincirler, işlevsel bir proteini yapmak üzere bir araya gelir. Proteinler, aynı zamanda, başka bir proteinle bir araya gelerek DNA sentezinde olduğu gibi karmaşık işleri gerçekleştirmek için çoklu–protein kompleksleri oluşturur.

Proteinlerin birçok işlevini anlamak için, ilk olarak protein yapısı incelemeliyiz. Biz işe, amino asitlerin özelliklerini inceleyerek başlayacağız ve onların polipeptid zincirlerini oluşturmak üzere birbirlerine nasıl bağlandıklarını göreceğiz. Daha sonra, amino asitlerden oluşmuş doğrusal bir zincirin, uygun bir şekilde özgün üç boyutlu biçimde nasıl katlandığını tanımlayacağız. Son olarak, bu üç boyutlu yapının, sağladığı kusursuz fiziksel ve kimyasal çevrenin proteinin diğer moleküllerle etkileşimini nasıl etkilediğini göreceğiz.

### Amino asitler proteinlerin yapı taşlarıdır

Amino asitler, α (alfa) karbon adı verilen aynı karbon atomuna bağlı olan hem karboksil ve hem de amino işlevsel gruplarına (bakınız Şekil 3.1) sahiptir. Aynı zamanda α karbon atomuna, bir hidrojen atomu ve bir **yan zincir** ya da R harfiyle gösterilen **R grubu** bağlanmıştır.




Kendisine dört farklı atom ya da atom grubu bağlandığından dolayı α karbon atomu asimetriktir. Bu nedenle amino asitlerin

D–amino asitler ve L–amino asitler olmak üzere iki izomerik formu vardır. D ve L şeklindeki kısaltmalar, Latince sağ (*dextro*) ve sol (*levo*) terimlerinden gelmektedir. Çoğu organizmadaki proteinlerde, sadece L–amino asitler yaygın olarak bulunur; ve onların varlığı, yaşamın önemli kimyasal "imzasıdır".

Hücrede yaygın olarak bulunan pH değerlerinde amino asitlerin karboksil ve amino gruplarının her ikisi de iyonlaşmıştır: karboksil grubu, hidrojen iyonunu kaybetmiştir ve amino grubu bir tanesini kazanmıştır. Böylece *amino asitler, aynı anda asit ve bazdır.*

Amino asitlerin yan zincirleri, üç boyutlu yapıyı belirlemede ve böylece proteinin işlevini belirlemede önemli olan işlevsel gruplar içerir. Canlı organizmalarda bulunan 20 amino asit, **Tablo 3.1**'de görüldüğü gibi gruplandırılır ve bu amino asitler yan zincirleri tarafından birbirlerinden ayırt edilirler:

- Elektriksel olarak yüklü yan zincirlere (+1, –1) sahip olan beş amino asit, suyu çeker (hidrofiliktir) ve zıt yüklü her çeşit iyonu çeker.
- Polar yan zincirlere sahip ($\delta^+$, $\delta^-$) beş amino asit, su ile ve diğer polar ve yüklü maddelerle hidrojen bağı oluşturma eğilimindedir. Bu amino asitler, aynı zamanda, hidrofiliktir.
- Yedi tane amino asit, polar olmayan ya da çok az değişikliğe uğramış olan yan zincirlere sahiptir. Hücrenin sulu ortamındaki bu hidrofobik yan zincirler, proteinin iç kısmında bir araya toplanabilir. Bu amino asitler, hidrofobiktir.

## TABLO 3.1

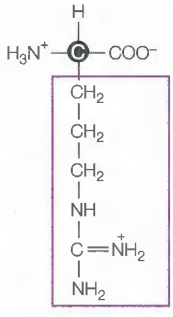
### Yirmi Amino Asit

Amino asitler, hem üç harfli hem de tek harfli kısaltmalara sahiptir.

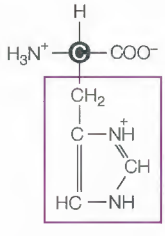
**A. Elektriksel olarak yüklü hidrofilik yan zincirli amino asitler**

Positive ⊕

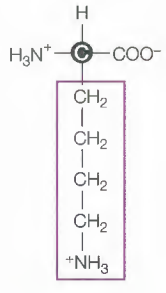
Arjinin (Arg; R)



Histidin (His; H)



Lizin (Lys; K)

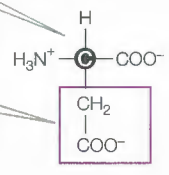


Tüm amino asitlerin genel yapısı aynıdır...

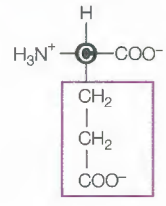
...fakat her biri farklı yan zincire sahiptir.

Negatif ⊖

Aspartik asit (Asp; D)

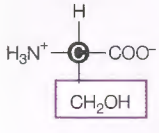


Glutamik asit (Glu; E)

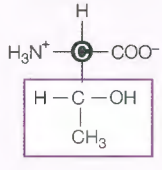


**B. Yüksüz yan zincirli fakat polar olan (hidrofilik) amino asitler**

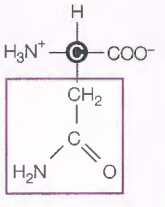
Serin (Ser; S)



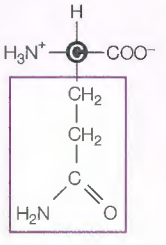
Threonin (Thr; T)



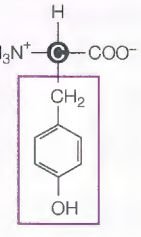
Asparajin (Asn; N)



Glutamin (Gln; Q)

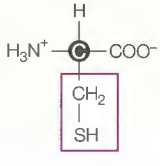


Tirozin (Tyr; Y)

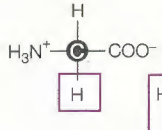


**C. Özel durumlar**

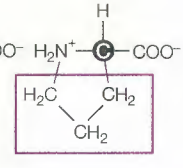
Sistein (Cys; C)



Glisin (Gly; G)

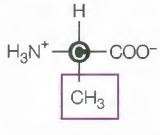


Prolin (Pro; P)

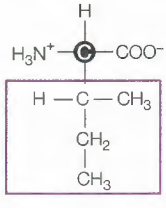


**D. Polar olmayan hidrofobik yan zincirli amino asitler**

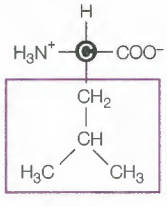
Alanin (Ala; A)



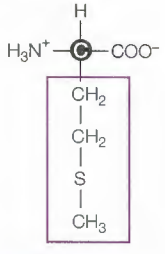
İzolösin (Ile; I)



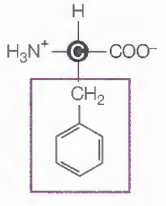
Lösin (Leu; L)



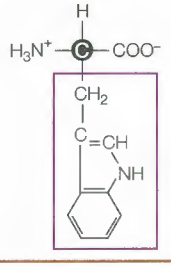
Metiyonin (Met; M)



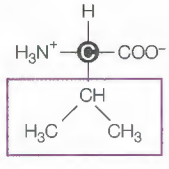
Fenilalanin (Phe; F)

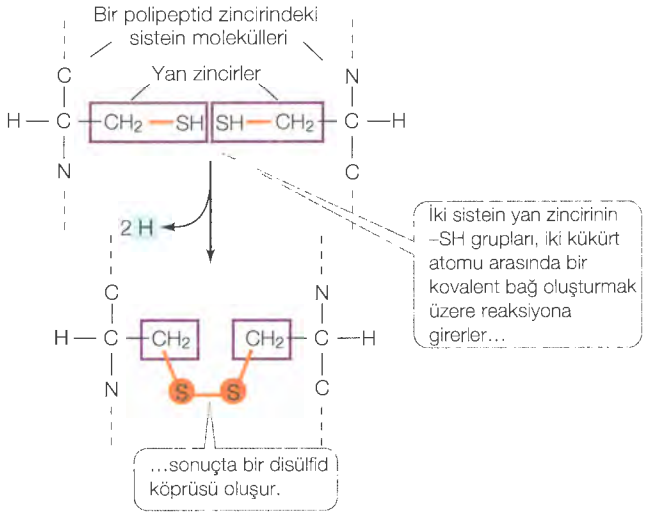


Triptofan (Trp; W)



Valin (Val; V)






**3.5 Bir Disülfid Köprüsü** Bir polipeptid zincirindeki iki sistein molekülü, oksidasyonla (H atomlarını kaldırarak) bir disülfid köprüsü oluşturabilir.

Üç amino asit –sistein, glisin ve prolin– için özel bir durum söz konusudur; son ikisinin yan zincirleri genellikle hidrofobiktir.

- Uç kısmında –SH grubuna sahip olan *sistein* yan zinciri, bir oksidasyon reaksiyonu sırasında **disülfid köprüsü** ya da *disülfid bağı* (–S–S–) adı verilen kovalent bağı oluşturmak üzere başka bir sistein yan zinciriyle reaksiyona girebilir (**Şekil 3.5**). Disülfid köprüleri, bir polipeptid zincirinin nasıl katlanacağını belirlemeye yardım eder.
- *Glisin* yan zinciri, tek bir hidrojen atomundan oluşmuştur; ve bir protein molekülünün içerisinde büyük bir yan zincirin uyamayacağı dar köşelere uyması için yeterli küçüklüğe sahiptir.
- *Prolin*, hidrojenden yoksun değişikliğe uğramış bir amino grubuna sahiptir ve hidrokarbon yan zinciri ile bir kovalent bağ oluşturmuştur; böylece, bir halkasal yapı oluşmuştur. Bu, onun hem hidrojen–bağlama yeteneğini ve hem de α karbon etrafında dönme yeteneğini sınırlar. Böylece prolin, sıklıkla, proteinin büküldüğü ya da dönüş yaptığı yerlerde bulunur.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 3.2 • Amino Asitlerin Özellikleri

## Peptid bağları bir proteinin omurgasını oluşturur

Amino asitler polimer oluştururken, α karbona bağlanan karboksil ve amino grupları, reaktif gruplardır. Bir amino asidin karboksil grubu, diğer amino asidin amino grubuyla etkileşime girerek oluşan kondensasyon reaksiyonu ile bir **peptid bağı** meydana gelir. **Şekil 3.6**'da, bu reaksiyonun basitleştirilmiş bir tanımı verilmiştir.

Bir cümlenin büyük harfle başlayıp nokta ile bitmesine benzer şekilde, polipeptid zincirleri, bir başlangıç ve bir bitiş ucuna sahiptir. Polipeptidin başlangıç kısmına işaret eden "büyük harf", zincire eklenen ilk amino asidin amino grubudur ve *N terminali* olarak bilinir. "Nokta", eklenen son amino asidin karboksil grubudur; bu, *C terminalidir*.

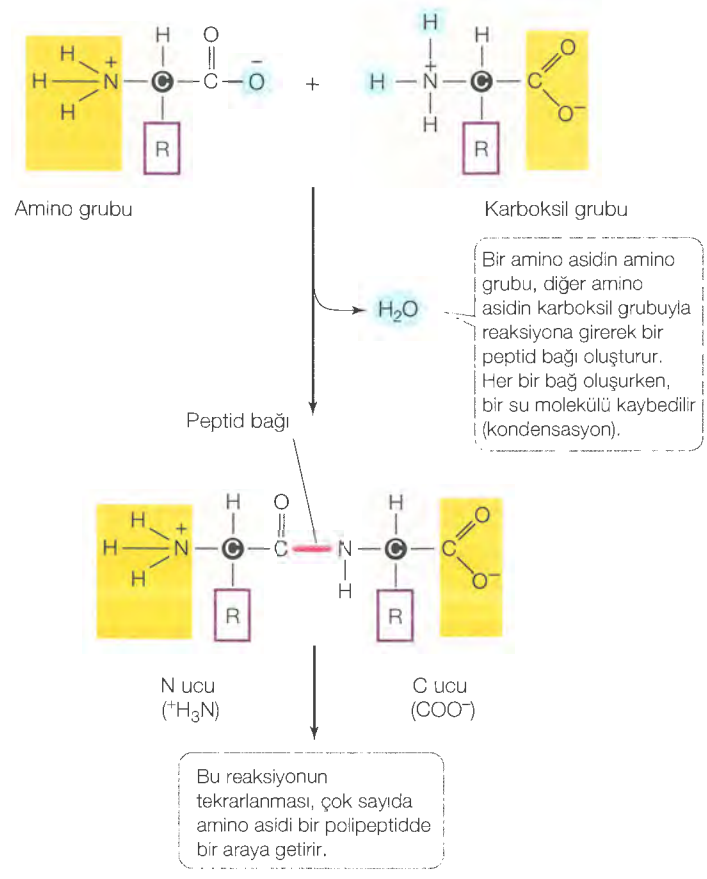
Bir peptid bağının iki özelliği, proteinlerin üç boyutlu yapısının belirlenmesinde özellikle önemlidir:

- C—N bağlantısındaki komşu α karbonlar (αC—C—N—αC) tamamıyla dönmek için serbest değildir; bu, polipeptid zincirinin katlanmasını sınırlar.
- Karboksil grubundaki karbona bağlı olan oksijen (C=O), hafif negatif yük taşır ($\delta^-$); oysa amino grubundaki azota bağlı hidrojen (N—H), hafif pozitiftir ($\delta^+$). Yükün bu asimetrisi, protein molekülünün kendisi içerisinde ve diğer moleküllerle hidrojen bağı oluşmasını elverişli kılar; bu, birçok proteinin hem yapısına ve hem işlevine katkı yapar.

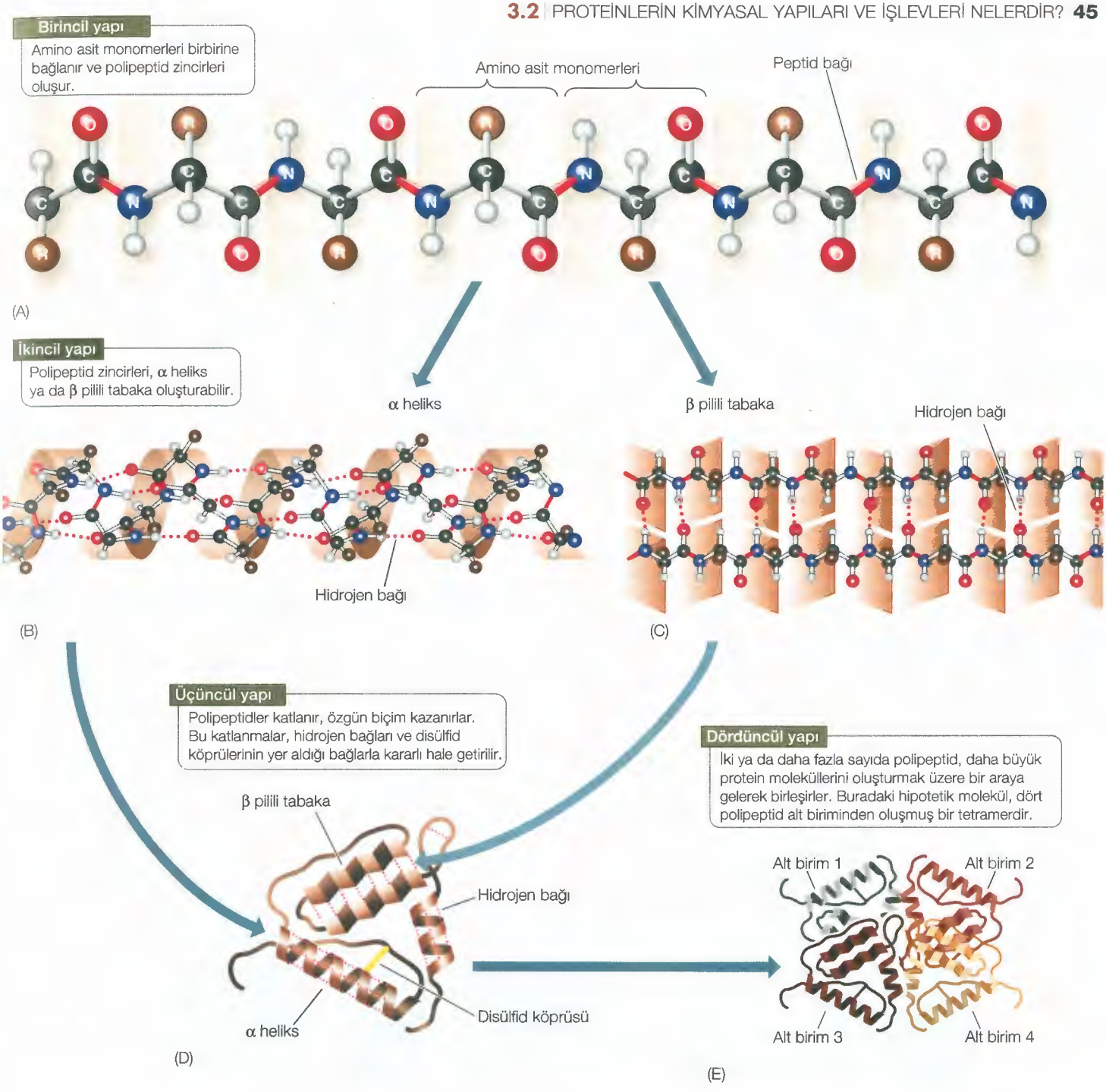
Ancak, peptid bağının bu özelliklerinin önemini keşfetmeden önce, bir proteinin yapısını belirlemede amino asitlerin dizilimin önemini tanımlayacağız.

## Bir proteinin birincil yapısı onun amino asit dizisidir

Protein yapısının dört düzeyi vardır: birincil, ikincil, üçüncül ve dördüncül. Sonraki birkaç sayfada bunların her birini tek tek ele alacağız. Bir polipeptid zincirinde peptid bağları tarafından birarada tutulan amino asitlerin oluşturduğu tam dizi, bir proteinin **birincil yapısını** meydana getirir (**Şekil 3.7A**). Bir polipeptid zincirinin peptid omurgası, amino grubundan gelen N atomu, α karbon atomu ve her bir amino asidin karbok-




**3.6 Peptid Bağının Oluşumu** Canlılarda peptid bağının oluşmasına yol açan reaksiyon, birkaç ara basamağa sahiptir; fakat reaksiyona girenler ve ürünler, bu basitleştirilmiş diyagramda gösterilenlerle aynıdır.




**3.7 Protein Yapısının Dört Düzeyi** İkincil, üçüncül ve dördüncül yapıların tümü, proteinin birincil yapısından doğar.

sil grubundan gelen C atomundan oluşan —N—C—C– dizisinin tekrarlanmasıyla oluşmuştur.

Bilim insanları, birçok proteinin birincil yapısını belirlemiştir. Bir proteinin amino asit dizisini kaydetmede, amino asitlerin tek harfli kısaltmaları (bakınız Tablo 3.1) kullanılır. Örneğin, burada, sığırdan elde edilen ribonükleaz proteinindeki ilk 20 amino asit (toplam 124 amino asit üzerinden) şu şekildedir:

KETAAAKFERQHMDSSTSAA

Farklı proteinlerin teorik sayısı, çok büyüktür. 20 farklı amino asit olduğundan, 20 x 20 = 400 farklı dipeptid (birbirine bağlı iki amino asit) ve 20 x 20 x 20 = 8.000 farklı tripeptid (birbirine bağlı üç amino asit) olabilir. Bu işlemi 100 amino asitten oluşmuş bir proteine (küçük bir protein olduğu varsayılacaktır) genişleterek 20 ile çarpmak suretiyle boyutunu düşünün. Böyle küçük proteinler için her biri kendine özgün birincil yapıya sahip $20^{100}$ (yani yaklaşık $10^{130}$) farklı dizilim söz konusu olabilir. $20^{100}$ ne kadar büyük bir sayıdır? Fizikçiler, tüm evrende bu kadar fazla sayıda elektronun olmadığını söylerler.

Protein yapısının daha yüksek düzeylerinde (ikincil, üçüncül ve dördüncül), polipeptid zincirindeki (–lerindeki) bölge-

sel kıvrılmalar ve katlanmalar, moleküle onun nihai işlevsel biçimini verir. Ancak, bu düzeylerin tümü, proteinin birincil yapısından –yani, polipeptid zincirindeki özgül amino asitlerin tamtamına yerleşmiş oldukları yerler– türemiştir. Amino asitlerin dizilimiyle bağlantılı özellikler, bir proteinin nasıl bükülebildiğini ve katlandığını belirler; böylece proteine onu diğer her bir proteinden ayırt ettiren özgül bir kararlı yapı kazandırır.

Birincil yapı, kovalent bağlarla kurulur. Protein yapısının bir sonraki düzeyi ortaya çıkarken daha zayıf olan hidrojen bağları kullanılır.

## Bir proteinin ikincil yapısı hidrojen bağı oluşmasını gerektirir

Bir proteinin **ikincil yapısı**, bir polipeptid zincirinin farklı bölgelerindeki tekrarlanmış düzenli uzamsal modellerden oluşmuştur. İkincil yapının iki temel tipi vardır; bunların her ikisi de birincil yapıyı yapan amino asitler arasındaki hidrojen bağlarıyla belirlenir. Bunlar, α heliks ve β pilili tabakadır.

**α HELİKS** α **(alfa) heliks,** standart bir ağaç vidasındaki gibi aynı yönde dönen bir sağ el sarmalıdır (**Şekil 3.7B**). R grupları, heliksin peptid omurgasından dışarıya doğru uzanır. Kıvrılma, bir amino asidin N—H kısmının $\delta^+$ hidrojeni ile bir diğerinin C=O kısmının $\delta^-$ oksijeni arasında oluşan hidrojen bağları sayesinde olur. Proteinin bir segmenti üzerinde bu türden hidrojen bağları art arda oluştuğunda, bunlar sarmalı kararlı hale getirir.

**β PİLİLİ TABAKA** β **(beta) pilili tabaka,** tamamıyla uzanmış ve hizalanmış olan iki ya da daha fazla sayıda polipeptid zincirinden oluşur. Tabaka, bir zincirdeki N—H grupları ile diğerindeki C=O grupları arasında oluşan hidrojen bağlarıyla kararlı hale getirilir (**Şekil 3.7C**). β pilili tabaka örümcek ipeğinde olduğu gibi ayrı polipeptid zincirleri arasında oluşabilir; ya da kendi üstüne kıvrılmış tek bir polipeptid zincirinin farklı bölgelerinde meydana gelebilir. Birçok protein, aynı polipeptid zincirinde hem α heliks ve hem de β pilili tabaka bölgelerini içerir.

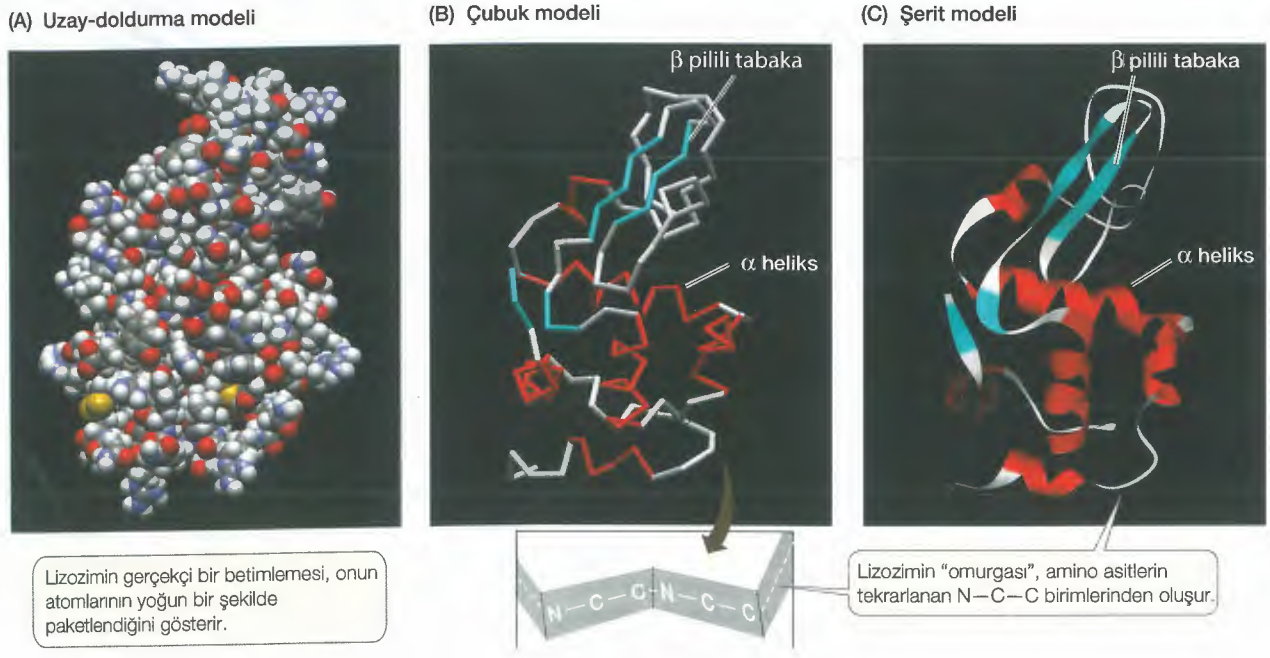
## Bir proteinin üçüncül yapısı, bükülmeler ve katlanmalar tarafından oluşturulur

Birçok proteindeki polipeptid zinciri, özgül kısımlarda bükülür ve daha sonra ileriye ve geriye doğru katlanır; böylece proteinin **üçüncül yapısı** oluşur (**Şekil 3.7D**). α heliks ve β pilili tabakalar, üçüncül yapıya katkı yapmasına karşın, ekseriyetle makromolekülün sadece bu ikincil yapılara sahip olan kısımları ve büyük bölgeler, belirli bir proteine özgün olan üçüncül yapılardan oluşmuştur. Üçüncül yapı, bir makromolekülün kendine has üç boyutlu biçiminin oluşmasıyla sonuçlanır; sıklıkla çevreye açık kalan yüzey kısımları bulunduğu gibi içeriye gömülmüş kısımlar da içerir.

Proteinin açık olan dış yüzeylerinde, hücredeki diğer moleküllerle etkileşebilen işlevsel gruplar vardır. Bu moleküller, diğer proteinler olabilir (aşağıda göreceğimiz dördüncül yapıda olduğu gibi) ya da daha küçük kimyasal reaktantlar (enzimlerde olduğu gibi, bakınız Kısım 7.4) olabilir.

Zincirlerin arasında ve içinde N—H ve C=O grupları arasında oluşan hidrojen bağlarının oluşması, ikincil yapının oluşmasından sorumludur; R grupları –amino asit yan zincirleri– arasındaki etkileşimler ise üçüncül yapıyı belirler. Kısım 2.2'de atomlar arasındaki çeşitli kuvvetli ve zayıf etkileşimleri tanımladık. Bu etkileşimlerin çoğu, üçüncül yapıyı belirleme ve korumada işlev görür.

**3.8 Lizozimin Üç Çeşit Gösterimi** Bir proteinin faklı moleküler gösterimleri, onun üçüncül yapısının farklı yönlerini vurgular: yüzey özelliklerini, kıvrılma ve bükülme yerlerini, alfa ya da beta yapısının hakim olduğu yerleri. Lizozimin bu üç gösterimi, benzer şekilde yönlendirilmiştir.



- Kovalent *disülfid köprüleri*, özgül sistein yan zincirleri arasında oluşabilir (bakınız Şekil 3.5) ve katlanmış olan bir polipeptidi yerinde tutar.
- Yan zincirler arasındaki *hidrojen bağları* da proteinlerdeki kıvrımları kararlı hale getirir.
- Süreçte polipeptidler katlandığında *hidrofobik* yan zincirler, proteinin sudan uzak olan iç kısmında kümelenebilir.
- *van der Waals kuvvetleri*, hidrofobik yan zincirler arasındaki yakın etkileşimleri kararlı hale getirebilir.
- *İyonik bağlar*, pozitif ve negatif yüklü yan zincirler arasında oluşabilir ve amino asitler arasında *tuz köprüleri* oluşur. İyonik bağlar da proteinin sudan uzak olan iç kısmına derine gömülmüş olabilir.

Bir proteinin üçüncül yapısının tam bir tanımı, üç boyutlu uzayda yer alan moleküldeki her atomun yerini tüm diğer atomlara göre belirlemek olacaktır. Böyle bir tanımlama, lizozim proteini için mevcuttur (**Şekil 3.8**).

Molekülü tanımlamanın farklı şekilleri vardır. Uzaydaki duruş modeli, diğer moleküllerin proteinin üzerindeki özgül kısımlarla ve R gruplarıyla nasıl etkileştiklerinin çalışılmasında kullanılabilir. Çubuk modeli, polipeptid zincirinin kıvrımlarını oluşturmak için kıvrımların nerede olduğunu vurgular. Belki de en yaygın olarak kullanılan model olan şerit modeli, ikincil yapının farklı tiplerini göstermekte ve onların üçüncül yapı şeklinde nasıl kıvrılmış olduklarını ortaya koymaktadır.

İkincil ve üçüncül yapının her ikisinin de birincil yapıdan türediğini hatırlayın. Eğer bir protein yavaş yavaş ısıtılacak olursa ısı enerjisi, sadece zayıf etkileşimleri bozacak ve ikincil ve üçüncül yapının yıkılmasına yol açacaktır. O zaman, bu proteinin **denatüre** olduğu söylenir. Fakat protein soğutulduğu zaman onun tekrar normal üçüncül yapısına geri dönebilmesi, bir proteinin özgün biçimini belirlemek için gereksinim duyulan tüm bilginin onun birincil yapısı içerisinde yer aldığını kanıtlamaktadır. Bu, ilk olarak biyokimyacı Christian Anfinsen tarafından ribonükleaz proteini için gösterildi (bu olayda proteini denatüre etmek için ısı yerine kimyasallar kullanıldı) (**Şekil 3.9**).

### Bir proteinin dördüncül yapısı alt birimlerden oluşur

Birçok işlevsel protein *alt birim* adı verilen iki ya da daha fazla sayıda polipeptid zinciri içerir; onların her biri kendisine özgü dördüncül yapıyı oluşturmak üzere kıvrılır. Proteinin **dördüncül yapısı**, bu alt birimlerin birbirlerine bağlanması ve etkileşmesiyle ortaya çıkar (**Şekil 3.7E**).

**Şekil 3.10**'daki hemoglobin modelleri, dördüncül yapıyı göstermektedir. Hidrofobik etkileşimler, van der Waals kuvvetleri, hidrojen bağları ve iyonik bağlar, bir hemoglobin molekülü oluşturmak üzere dört tane alt birimin bir arada tutulmasına yardım eder. Ancak, bu kuvvetlerin zayıf özelliği, proteinin işlevine –kırmızı kan hücreleri içerisinde oksijeni taşıma işlevi– yar-

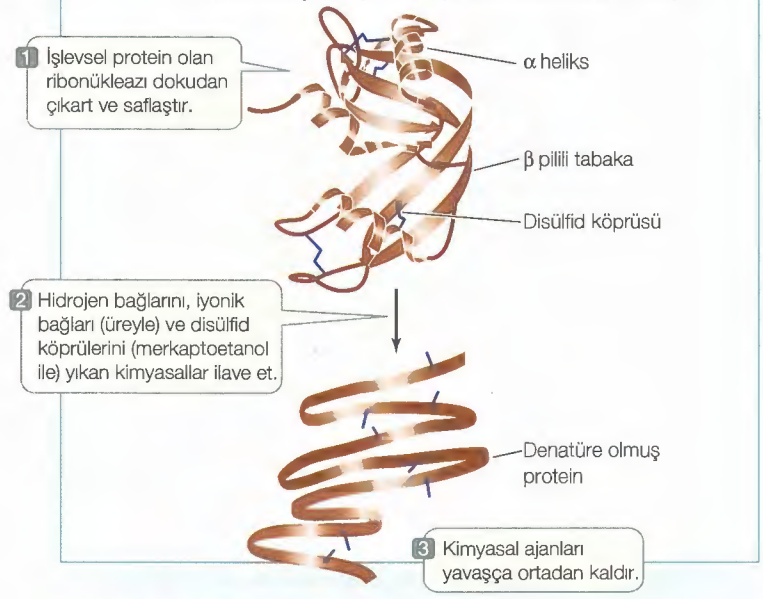
## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 3.9 Birincil Yapı Üçüncül Yapıyı Belirler

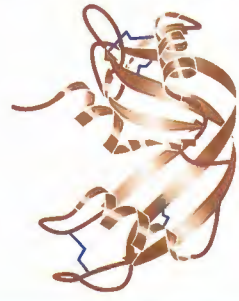
Christian Anfinsen, ribonükleaz proteinini kullanarak proteinin kendiliğinden işlevsel olarak doğru olan üç boyutlu konfigürasyonuna kıvrıldığını gösterdi. Birincil yapı bozulmadığı sürece, doğru koşullar altında doğru biçimde kıvrılması için gerekli bilgiyi korur.

**HİPOTEZ** **Bir denatüre proteinin birincil yapısı, laboratuvardaki normal hücresel ortamı taklit eden kontrollü koşullar altında, proteinin üç boyutlu yapısını yeniden kurabilir.**

**YÖNTEM** Proteinin biçimini koruyan disülfid köprüleri ve diğer molekül içi etkileşimler bozulmak suretiyle işlevsel ribonükleaz, kimyasal olarak denatüre edilir ve sadece birincil yapısı (yani amino asit dizisi) ayakta kalır. Denatürasyon tamamlandığında, yıkıcı kimyasallar ortamdan uzaklaştırılır.

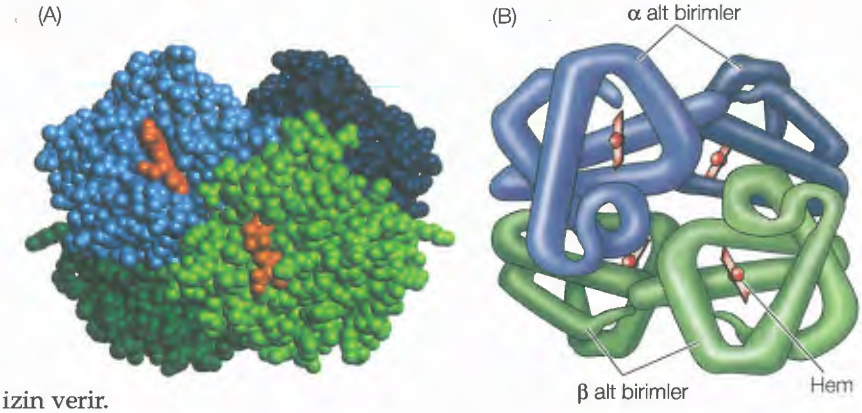



**BULGULAR** Yıkıcı ajanlar ortamdan kaldırıldığı zaman, üç boyutlu yapı yeniden kurulur ve protein tekrar işlevsel hale gelir.



**SONUÇ** **Normal koşullar altında bir proteinin birincil yapısı, onun işlevsel üç boyutlu yapısına nasıl kıvrılacağını belirler.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.




**3.10 Bir Proteinin Dördüncül Yapısı** Burada, dört tane katlanmış polipeptid alt biriminden oluşmuş olan hemoglobinin bu alt birimlerin bir araya gelerek oluşturdukları dördüncül yapı gösterilmiştir. Bu iki grafik gösteriminde, alt birimlerin her bir tipi farklı renktedir. Hem grupları, demir içerir ve oksijen taşıyan bölgelerdir.

dım eden dördüncül yapıdaki küçük değişikliklere izin verir. Hemoglobin, bir $O_2$ molekülü bağladığında, dört alt birim görece pozisyonlarını hafif kaydırır ve dördüncül yapıda değişiklik yaratır. İyonik bağlar kırılarak içeriye gömülmüş olan yan zincirlerin açığa çıkmasını ve ilave $O_2$ moleküllerini bağlamasını sağlar. Dördüncül yapı, hemoglobin molekülleri $O_2$ moleküllerini vücut hücrelerine saldığı zaman tekrar değişir.

## Biçim ve yüzey kimyası proteinin işlevine katkı yapar

Bir proteinin biçimi ve yapısı, onun açık yüzeyindeki özgül kısımların, küçük ya da büyük olabilen başka bir moleküle kovalent olamayacak şekilde bağlanmasına izin verir. Sadece uyabilen belirli kimyasal gruplar bir diğerine bağlanabileceğinden, bağlanmanın özgün olduğu söylenir. Protein bağlanmasının özgünlüğü, proteinin iki genel özelliğine bağlıdır: onun biçimi ve onun açık olan yüzeyindeki grupların kimyası.

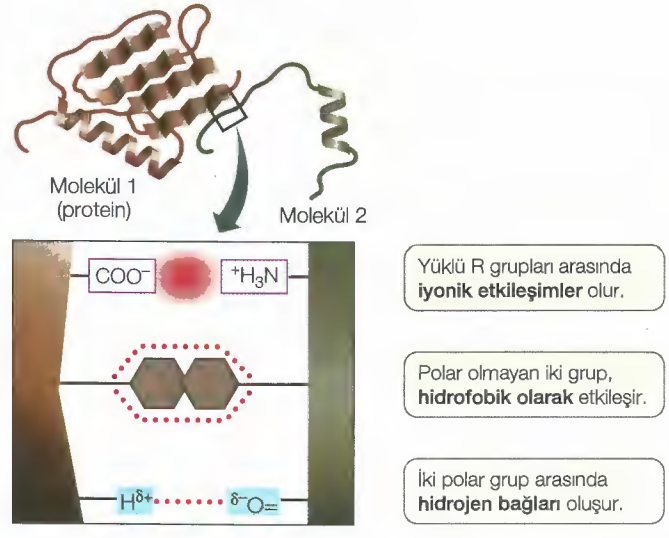
- *Biçim*. Küçük bir molekül daha büyük bir proteinle çarpışıp bağlandığı zaman, beysboldakine benzer şekilde yakalayıcının eldiveni tarafından yakalanır. Eldiven, topu tutacak ve onun etrafını saracak bir biçime sahiptir. Nasıl ki bir buz hokeyi diski ya da ping–pong topu, beysboldaki yakalayıcının eldivenine uymaz, herhangi bir molekül de, onların üç boyutlu biçimleri arasında bir genel "uyum" olmadıkça proteine bağlanmayacaktır.
- *Kimya*. Bir proteinin yüzeyindeki amino asit R grupları, diğer maddeler ile kimyasal etkileşimlere izin verir (Şekil 3.11). Etkileşimlerin üç tipi olabilir. iyonik, hidrofobik ve hidrojen bağı oluşumu. Proteinlerin birçok önemli işlevi, dışarıya açık olan R grupları ve diğer moleküller arasındaki etkileşimleri gerektirir.

## Çevresel koşullar protein yapısını etkiler

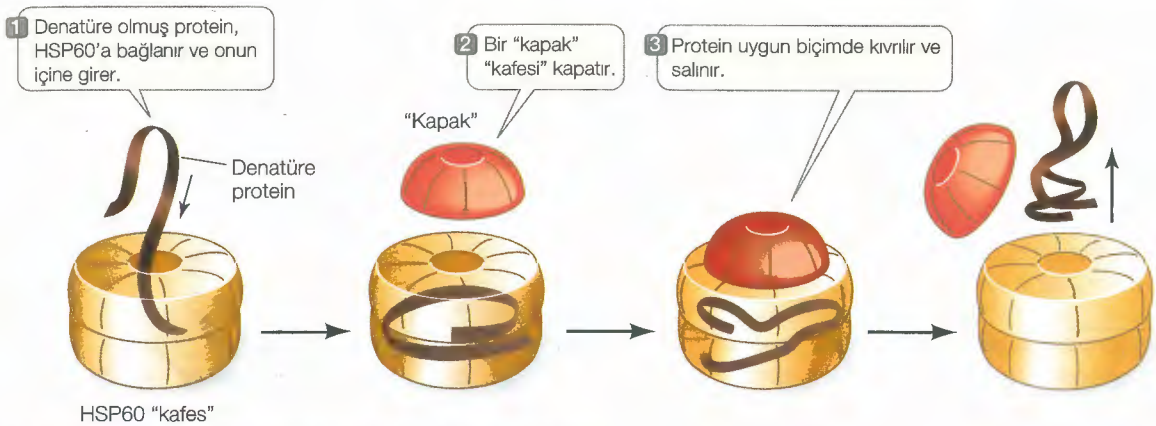
Protein yapısı zayıf kuvvetler tarafından belirlendiğinden dolayı, onların üç boyutlu yapısı, çevresel koşullar tarafından etkilenir. Kovalent bağları kırmayan koşullar, ikincil ve üçüncül yapıyı belirleyen zayıf kuvvetleri ve kovalent olmayan etkileşimleri bozabilir. Böyle değişiklikler, proteinin biçimini ve dolayısıyla onun işlevini etkileyebilir. Çeşitli koşullar, zayıf ve kovalent olmayan etkileşimleri değiştirebilir:

- *Sıcaklıktaki artış* molekülerin daha hızlı hareketine neden olur ve böylece hidrojen bağlarını ve hidrofobik etkileşimleri kırabilir.
- *pH'daki değişiklikler*, amino asitlerin R gruplarındaki dışarıya bakan karboksil ve amino gruplarının iyonlaşma tarzını değiştirerek iyonlar arasındaki çekişlerin ve itişlerin biçimini bozar.
- Üre gibi *polar maddelerin yüksek konsantrasyonları*, protein yapısı için ciddi öneme sahip olan hidrojen bağlarını yıkar. Bu, Şekil 3.9'da gösterilmiş olan tersinir protein denatürasyonu üzerine yapılmış olan deneyde kullanıldı.
- *Polar olamayan maddeler* de hidrofobik grupların yapıyı korumak için elzem oldukları yerlerde normal protein yapısını bozabilir.

Proteinin iç kısmına gömülü olan amino asitler, yüzeyde açıkta kalırlarsa ya da bunun tersi olursa denatürasyon olabilir; ve yeni bir yapının oluşmasına ya da proteine farklı moleküllerin bağlanmasına neden olabilir. Bildiğiniz gibi, bir yumurta kaynatıldığında proteinleri denatüre olur ve bu durum geriye dönüşümlü değildir.




**3.11 Proteinler ve Diğer Moleküller Arasındaki Kovalent Olmayan Etkileşimler** Kovalent olmayan etkileşimler, bir proteinin (kahverengi) özgül özellikleri olan başka bir moleküle (yeşil) sıkıca bağlanmasına izin verir. Kovalent olmayan etkileşimler, aynı zamanda, aynı protein içerisindeki bölgelerin bir diğeri ile etkileşimine izin verir.




**3.12 Şaperonlar, Proteinleri Uygun Olmayan Bağlanmalardan Korur** Şaperon proteinleri, yeni ya da denatüre olmuş proteinlerin etrafını sarar ve onlara yanlış maddelerin bağlanmasını önler. Eylemleri burada gösterilmiş olan HSP60 gibi ısı şok proteinleri, şaperon proteinlerinin bir sınıfıdır.

### Moleküler şaperonlar proteinleri biçimlendirmeye yardım eder

Proteinler, özgün biçimleri ve yüzeylerindeki açıkta olan kimyasal gruplardan dolayı, özgül maddeleri bağlayabilir. Canlı hücre içerisinde bir polipeptid zinciri, bazen, yanlış maddelerin bağlanma tehlikesi altındadır. Böyle bir durumun iki önemli örneği aşağıda verilmiştir:

- Denatürasyonu takiben: Bir hücredeki uygun olmayan çevresel koşullar, yükselmiş sıcaklıkta olduğu gibi, denatüre olmuş proteinin yanlış bir şekilde yeniden kıvrılmasına neden olabilir.
- Bir protein sentezlendikten hemen sonra: Bir protein henüz tamamıyla kıvrılmamış olduğu zaman, yanlış molekülün bağlanacağı bir yüzey sunabilir.

Bu gibi durumlarda, değişiklik dönüşümsüz olabilir. Ökaryotik hücreler, üç boyutlu yapı için tehditlere karşı etkili olan özel bir protein sınıfına sahiptir. **Şaperonlar** olarak isimlendirilen bu sınıfta yer alan proteinler, diğer proteinler için moleküler bekçi olarak davranırlar. Bir yüksek okul dansındaki refakatçiler gibi, onlar, uygun olamayan etkileşimleri önlerler ve uygun olanları artırırlar.

Moleküler şaperonlar, 1962 yılında, meyve sineklerinin bulunduğu etüvün sıcaklığı yanlışlıkla yükseldiğinde tesadüfen keşfedildi. İtalyan genetikçi Ferruccio Ritossa, bu "ısı şokunun" sinekleri öldürmediğini fark etti. Bunun yerine, daha sonra şaperonlar olarak isimlendirilen bir protein takımının sentezi artmıştı. Onlar, meyve sineği hücrelerindeki birçok hedef proteine bağlanmış ve onları denatüre olmaktan korumuştu; ve bazı durumlarda, proteinlerin doğru bir şekilde yeniden kıvrılmalarını kolaylaştırmıştır.

Stresin indüklediği şaperon proteinlerinin genel sınıfına, bu keşfin ardından **ısı şok proteinleri (HSP)** adı verildi. Isı şok proteinleri, çoğu ökaryotik hücre tarafından yapılır; ve çoğu, stres boyunca koruyucu rollerine ilave olarak proteinlerin kıvrılmalarını artırır. Bir örnek olarak HSP60, bir proteini içine çeken bir kafes oluşturur; bu kafes, onun doğru biçimde kıvrılmasına yol açar ve daha sonrada onu salar (**Şekil 3.12**). Tümörler, bol miktarlarda HSP üretmektedir, onların kanser sürecinde önemli olan proteinleri kararlı hale getirmesi olasıdır. Onun için HSP–inhibe edici ilaçlar, tasarlanmaktadır. Bazı klinik durumlarda bu inhibitörlerle muamele etmek, tümör hücre proteinlerinin uygun olamayan şekillerde kıvrılmasıyla sonuçlanır ve tümörlerin büyümesinin durmasına ve hatta gözden kaybolmasına yol açar.

## 3.2 ÖZET

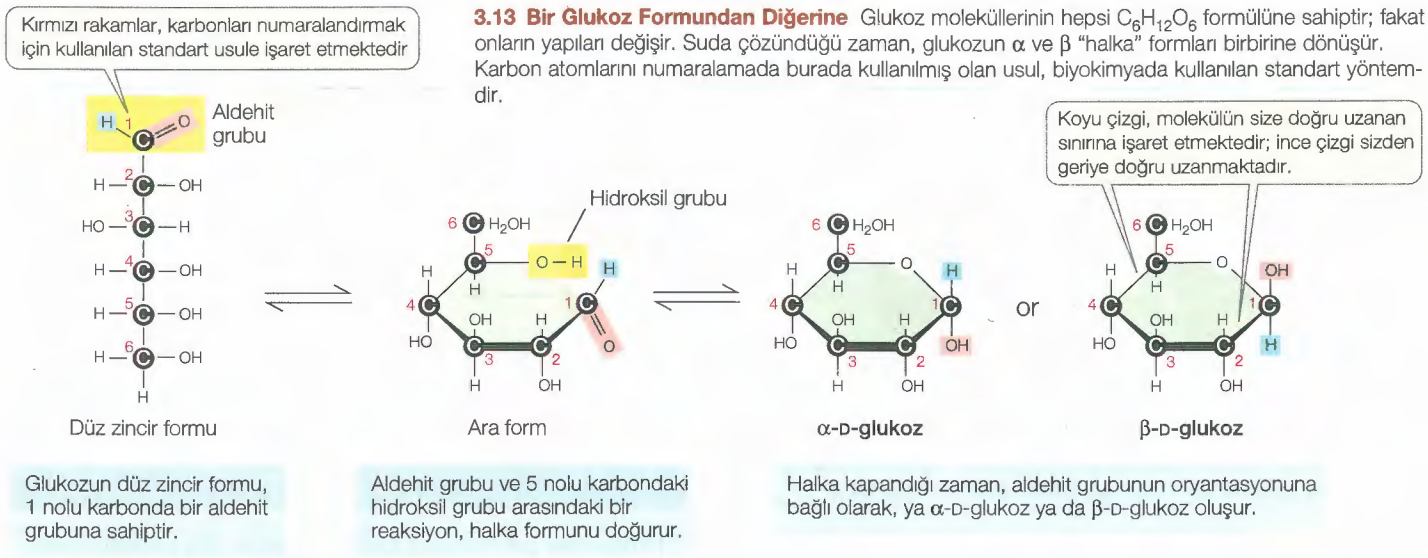
**Proteinler amino asit polimerleridir. Bir proteindeki amino asitlerin dizisi, onun birincil yapısını belirler. İkincil, üçüncül ve dördüncül yapılar, amino asitler arasındaki etkileşimlerden doğar. Bir proteinin üç boyutlu biçimi ve açıktaki kimyasal gruplar, diğer maddeler için bağlanma özgüllüğünü tesis eder.**

- Amino asidi hidrofobik ya da hidrofilik yapacak olan bir amino asidin R grubunun özellikleri nelerdir? **Bakınız ss. 42–43 ve Tablo 3.1**
- İki amino asidin bir peptid bağı oluşturmak üzere birbirine nasıl bağlandığını, şekil çizerek gösterin ve açıklayın **Bakınız s. 44 ve Şekil 3.6**
- Protein yapısının dört düzeyi nelerdir ve onlar, proteinin birincil yapısı (yani, amino asit dizisi) tarafından nasıl belirlenir? **Bakınız ss. 44–48 ve Şekil 3.7**
- Sıcaklık ve pH gibi çevre faktörleri, bir proteine özgül biçimini ve işlevini vermek için zayıf etkileşimleri nasıl etkiler? **Bakınız s. 48**

20 amino asidin biyokimyasal özellikleri tarafından görünüşte sonsuz sayıda protein konfigürasyonunun yapılma olasılığının olması, canlıların çeşitliliğindeki evrimi teşvik etmiştir. Şeker monomerlerinin (monosakkaritler) bağlantı konfigürasyonları, canlılar için enerji sağlayan karbonhidratlar olan sonraki makromolekül grubunun yapısını yönetir.

## 3.2 Karbonhidratların Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?

**Karbonhidratlar**, hepsi benzer atomik kompozisyona sahip fakat büyüklük, kimyasal özellikler ve biyolojik işlevler bakımından çok fazla farklılık gösteren büyük bir molekül grubudur. Karbonhidratların genel formülü $C_n(H_2O)_n$ şeklinde olup bu formülde karbonların sulu olduğu (su molekülleri ve karbon arasındaki ilişki, $C_1H_2O_1$ oranı şeklindedir) görünmektedir ve onlar isimlerini buradan almışlardır. Onların moleküler yapıları incelendiğinde, birbirleriyle bağlanmış olan karbon atomlarının suyun bileşenleri olan hidrojen atomlarıyla (—H)




**3.13 Bir Glukoz Formundan Diğerine** Glukoz moleküllerinin hepsi $C_6H_{12}O_6$ formülüne sahiptir; fakat onların yapıları değişir. Suda çözündüğü zaman, glukozun α ve β "halka" formları birbirine dönüşür. Karbon atomlarını numaralamada burada kullanılmış olan usul, biyokimyada kullanılan standart yöntemdir.

ve hidroksil gruplarıyla (–OH) bağlanmış oldukları görülür. Karbonhidratlar üç tane temel biyokimyasal role sahiptir:

- Onlar, organizmalar tarafından kullanılabilecek formda salınabilen depolanmış enerji kaynağıdır.
- Onlar, depolanmış enerjiyi kompleks organizmaların içinde nakletmede kullanılır.
- Onlar, yeni moleküller oluşturmak üzere tekrardan düzenlenebilen *karbon iskeletleri* olarak hizmet eder.

Bazı karbonhidratların molekül ağırlıkları 100 Da'dan daha düşük olup görece küçük moleküllerdir. Diğerleri ise gerçek makromoleküller olup molekül ağırlıkları binlerce daltondur.

Biyolojik olarak önemli olan karbonhidratların dört sınıfı vardır:

- Glukoz, riboz ve fruktoz gibi **monosakkaritler** (*mono*, "bir"; *saccharide*, "şeker"), *basit şekerlerdir*. Onlar, kendilerinden daha büyük karbonhidratların oluşturulduğu monomerlerdir.
- İki monosakkaritten oluşmuş olan **disakkaritler** (*di*, "iki"), kovalent bağlarla birbirine bağlanmıştır. En bilindik disakkarit olan sükroz, glukoz ve fruktoz moleküllerinin kovalent bağla birbirleriyle bağlanmasıyla oluşmuştur.
- **Oligosakkaritler** (*oligo*, "birkaç"), birkaç (3–20) monosakkaritten yapılmıştır.
- Nişasta, glikojen ve selüloz gibi **polisakkaritler** (*poly*, "çok"), binlerce monosakkaritten yapılmış polimerlerdir.

## Monosakkaritler basit şekerlerdir

Tüm canlı hücreler, bir monosakkarit olan **glukozu** içerir; glukoz, herkesçe bilinen "kan şekeridir" ve insanda enerji taşımak için kullanılır. Hücreler, enerji kaynağı olarak glukozu kullanır; glukozu, bir seri reaksiyonla yıkmak suretiyle depolanmış enerjinin salınması sağlanır, ve su ve karbon dioksit meydana gelir. Bu olay, Bölüm 2'de tanımlanmış olan yanma reaksiyonunun hücredeki şeklidir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 3.3 • Glukozun Formları

Glukozun, düz zincirli ve halkasal olmak üzere iki formu vardır. Halka formları, nerdeyse tüm biyolojik koşullarda baskındır; çünkü onlar, fizyolojik koşullar altında daha kararlıdır. Glukoz halkasının α– ve β–glukoz olmak üzere iki versiyonu vardır; bunlar, 1 nolu karbon atomuna tutunan —H ve —OH gruplarının sadece oryantasyonu bakımından farklıdır (**Şekil 3.13**). α ve β formları, birbirine dönüşür ve suda çözündüğü zaman dengede bulunurlar.

Farklı monosakkaritler, farklı sayıda karbon içerir. Bazı monosakkaritler, yapısal izomerlerdir; yani aynı çeşitte ve sayıda atom içerirler fakat onların düzenlenmesi farklıdır (**Şekil 3.14**). Görünüşte küçük olan yapısal değişiklikler, özellikleri önemli ölçüde değiştirebilir. Canlı sistemlerdeki monosakkaritlerin çoğu, izomerlerin D (sağa doğru dönen) serisine aittir.

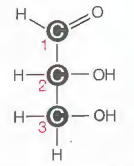
**Pentozlar** (*pente*, "beş"), beş karbonlu şekerlerdir. Pentozlardan ikisi, biyolojik bakımdan özellikle önemlidir: nükleik asitler olan RNA ve DNA'nın omurgası, sırasıyla riboz ve deoksiriboz içerir (bakınız Kısım 4.1). Bu iki pentoz, birbirinin izomeri değildir; aksine, deoksiribozdaki (*de–*, "yok") ikinci karbon atomundan bir oksijen atomu kaybolmuştur. Bu oksijen atomunun olmayışı, RNA ve DNA arasındaki önemli bir ayırımdır.

Bir yapısal izomer grubu olan **heksozların** (*hex*, "altı") tümü, $C_6H_{12}O_6$ formülüne sahiptir. Heksozlar arasında glukoz, fruktoz (ilk olarak meyvede bulundukları için bu isim verilmiştir) mannoz ve galaktoz yer alır.

## Glikozit bağlar monosakkaritleri birbirine bağlar

Disakkaritler, oligosakkaritler ve polisakkaritlerin tümü, **glikozit bağlantılar** oluşturan kondensasyon reaksiyonlarıyla monosakkaritlerin kovalent olarak birbirlerine bağlanmasıyla oluşturulur. İki monosakkarit arasındaki tek bir glikozit bağlantı, bir disakkarit oluşturur. Örneğin sükroz –insan diyetindeki sofra şekeri ve bitkilerdeki ana disakkarit– glukoz ve fruktoz moleküllerinden oluşmuş bir disakkarittir.

**Üç karbonlu şeker**

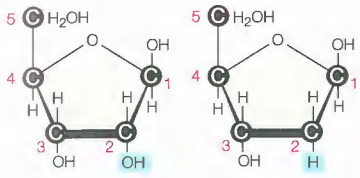


Gliseraldehit

Gliseraldehit, en küçük monosakkarittir ve sadece düz zincirli formu vardır.

**3.14 Monosakkaritler Basit Şekerlerdir** Monosakkritler çeşitli sayıda karbondan yapılır. Bazı heksozlar, aynı çeşit ve aynı sayıda atoma sahip olan yapısal izomerlerdir; fakat atomlar farklı şekilde düzenlenmiştir. Örneğin fruktoz bir heksozdur; fakat pentozlar gibi beş üyeli halka oluşturur.

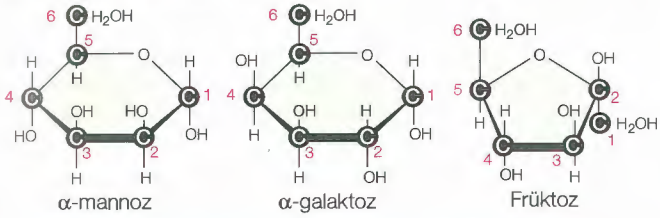
**Beş karbonlu şekerler (pentozlar)**



Riboz ve deoksiribozun her biri beş karbonludur; fakat çok farklı kimyasal özellikleri ve biyolojik rolleri vardır.

Riboz Deoksiriboz

**Altı karbonlu şekerler (heksozlar)**



α-mannoz α-galaktoz Früktoz

Bu heksozlar, yapısal izomerlerdir. Hepsi, $C_6H_{12}O_6$ formülüne sahiptir, fakat her biri ayrı biyokimyasal özelliklere sahiptir.

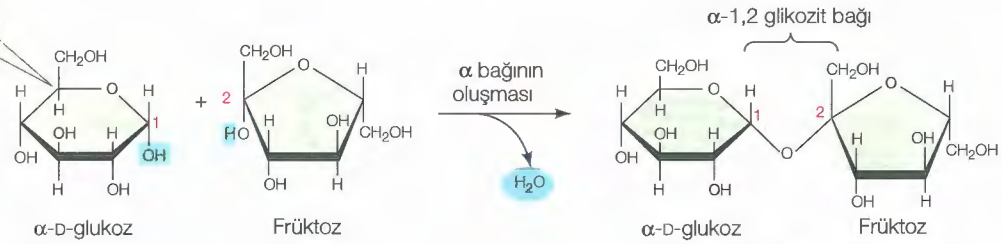
Disakkarit olan maltoz ve sellobiyoz, iki glukoz molekülünden yapılmıştır (**Şekil 3.15**). Maltoz ve sellobiyoz, yapısal izomerlerdir ve her ikisi de $C_{12}H_{22}O_{11}$ formülüne sahiptir. Ancak, onlar farklı kimyasal özelliklere sahiptir ve biyolojik dokulardaki farklı enzimler tarafından tanınırlar. Örneğin, maltoz insan vücudunda kendisini oluşturan monosakkaritlere yıkılabilir, oysa sellobiyoz yıkılamaz.

Oligosakkaritler, çeşitli bölgelerde glikozit bağlantılarla bağlanmış birkaç monosakkarit içerir. Birçok oligosakkarit, kendilerine özel özellikler veren ilave işlevsel gruplara sahiptir. Oligosakkaritler, çoğunlukla, hücrenin dış yüzeyindeki proteinlere ve lipitlere kovalent olarak bağlanmıştır ve orada tanınma sinyali olarak hizmet ederler. İnsanlardaki farklı kan grupları (örneğin, ABO kan tipleri), özgüllüklerini oligosakkarit zincirlerinden alırlar.

**3.15 Disakkaritler Glikozit Bağlar Tarafından Meydana Getirilir** İki monosakkarit arasındaki glikozit bağlar, çok sayıda farklı disakkaritler meydana getirebilir. Hangi disakkaritin oluşacağı, hangi monosakkaritlerin birbirine bağlanacağına; bağlantı yerine (yani, hangi karbon atomlarının yer aldığına) ve bağlantı şekline (α ya da β) bağlıdır.

Bağlantı yerinde bir karbon atomunun (C) var olduğu kastedilmiştir.

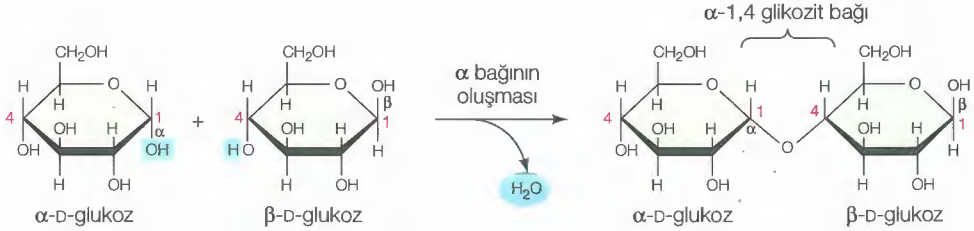
Sükrozda, glukoz ve fruktoz α-1,2 glikozidik bağıyla bağlanmıştır.



α-D-glukoz Früktoz α bağının oluşması $H_2O$ α-1,2 glikozit bağı α-D-glukoz Früktoz

**Sükroz**

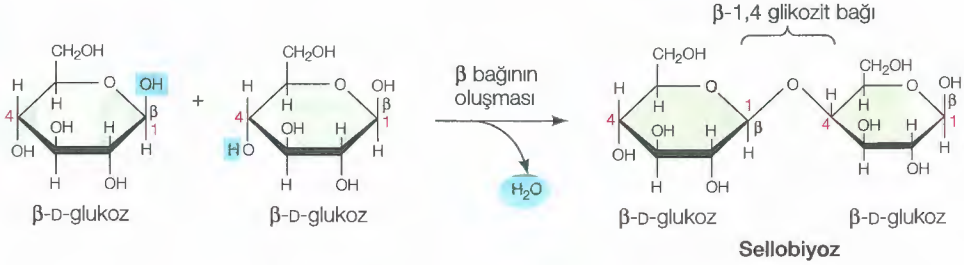
İki glukoz molekülü arasında α-1,4 glikozit bağı oluştuğunda maltoz meydana gelir. α (aşağı) pozisyonundaki bir tane D-glukozun 1. karbonundaki hidroksil grubu, diğer glukozun 4.karbonundaki hidroksil grubuyla reaksiyona girer.



α-D-glukoz β-D-glukoz α bağının oluşması $H_2O$ α-1,4 glikozit bağı α-D-glukoz β-D-glukoz

**Maltoz**

Sellobiyozda, iki glukoz molekülü, β-1,4 glikozit bağıyla birbirine bağlanır.



β-D-glukoz β-D-glukoz β bağının oluşması $H_2O$ β-1,4 glikozit bağı β-D-glukoz β-D-glukoz

**Sellobiyoz**

## Polisakkaritler enerji depolar ve yapısal materyal sağlar

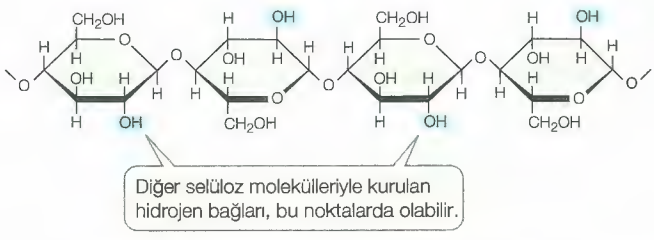
Polisakkaritler, glikozit bağlarla birbirine bağlanmış büyük (bazen dev) monosakkarit polimerleridir (**Şekil 3.16**). Proteinlerin aksine, polisakkaritlerin monomerlerden oluşmuş doğrusal zincirler olması gerekmez. Her monomer birim, glikozit bağ oluşturabilme yeteneğinde olan birkaç bölgeye sahip olabilir; onun için dallanmış moleküller olasıdır.

**NİŞASTA** Nişastalar, büyük ölçüde benzer yapıya sahip dev moleküllerden oluşmuş bir aileyi kapsar. Nişastaların tümü, α–glikozit bağlarla (α–1,4 ve α–1,6 glikozit bağlar; Şekil 3.16A) birbirine bağlanmış glukozlardan oluşmuş polisakkaritlerdir; farklı nişastalar, karbon 1 ve 6'daki dallanmaların miktarıyla ayırt edilebilir (Şekil 3.16B). Nişasta, bitkilerin ana enerji depo bileşiğidir. Amiloz gibi bazı bitki nişastaları, dallanmamıştır; diğerleri orta derecede dallanmıştır (örneğin amilopektin). Nişasta, suyu kolaylıkla bağlar. Ancak, su uzaklaştırıldığı zaman, dallanmamış polisakkarit zincirleri arasında hidrojen bağları oluşma eğilimindedir, ve ondan sonra, bitki tohumlarındaki depo materyallerinde gözlenen büyük nişasta taneciklerinde olduğu gibi, bir araya toplanırlar (bakınız Şekil 3.16C).

**3.16 Polisakkarit Örnekleri** Selüloz, nişasta ve glikojen, farklı düzeylerde dallanma sergileyen polisakkaritlerdir.

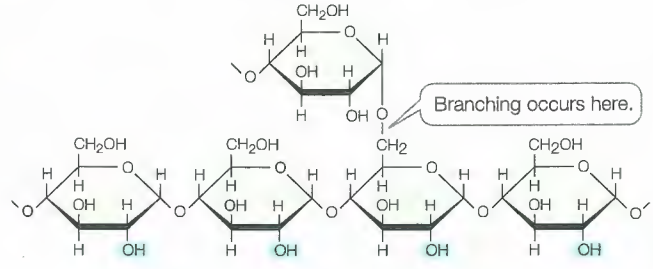
**(A) Moleküler yapı**

**Selüloz**




Selüloz, kimyasal olarak çok kararlı olan β-1,4 glikozit bağları olan glukozun dallanmamış polimeridir.

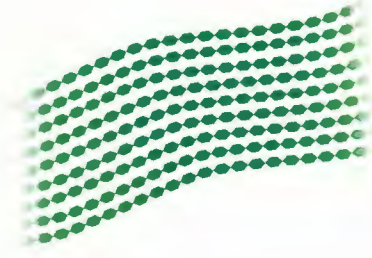
**Nişasta ve glikojen**




Glikojen ve nişasta, α-1,4 glikozit bağları olan glukoz polimerleridir. α-1,6 glikozit bağlar, 6. karbonda dallanma meydana getirir.

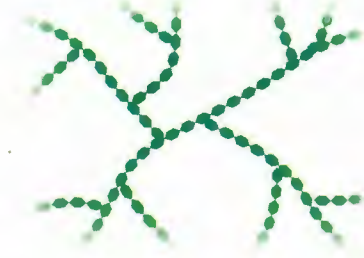
**(B) Makromoleküler yapı**

Doğrusal (selüloz)



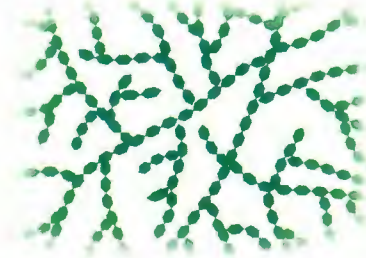
Paralel selüloz molekülleri, hidrojen bağları oluşturur ve ince lifler ortaya çıkar.

Dallanmış (nişasta)



Dallanma, nişasta molekülleri yapılırken hidrojen bağlarının yapılmasını sınırlar; bu, nişastayı selülozdan daha az kompakt yapar.

Çok dallanmış (glikojen)

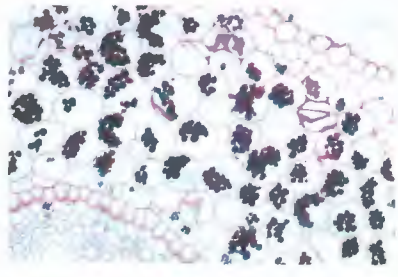


Glikojendeki çok fazla dallanma, onu nişastadan daha kompakt katı depo maddesi yapar.

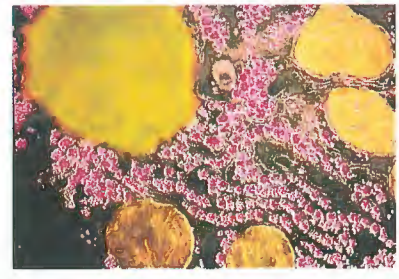
**(C) Hücrelerdeki polisakkaritler**



Bu taramalı elektron mikrografında görüldüğü gibi, selüloz liflerinden oluşan tabakalar, bitki hücre duvarlarına büyük dayanıklılık verir.



Bu bitki hücrelerinin içerisindeki nişasta birikintileri (bu mikrografta mor boyalı), tanecikli biçime sahiptirler.



Bu elektron mikrografındaki pembe boyalı tanecikler, insan karaciğerindeki glikojen birikintileridir.

**GLİKOJEN** Glikojen, suda çözünmeyen, çok fazla dallanmış glukoz polimeridir. Glikojen, glukozu karaciğerde ve kaslarda depolayarak hayvanlarda enerji depo bileşiği olarak hizmet eder; bunu bitkiler için nişasta yapar. Glikojen ve nişastanın her ikisi de kolayca glukoz monomerlerine hidroliz olur; glukoz monomerleri ise bünyelerinde depolanmış enerjiyi salmak üzere yıkılabilir.

Fakat eğer yakıt için gerekli olan glukoz ise, niçin glikojen formunda depolanıyor? Bunun nedeni 1.000 glukoz molekülünün tek bir glikojen molekülünün yarattığı *ozmotik basıncın* 1.000 kat fazlasını yaratacak olması ve böylece suyun hücre içerisine girmesine yol açmasıdır (bakınız Kısım 6.3). Eğer polisakkaritler olmasaydı, birçok organizma, hücrelerinden aşırı suyu dışarıya atmak için fazla miktarda enerji harcayacaktı.

**SELÜLOZ** Bitki hücre duvarının ana bileşeni olan selüloz, dünyadaki en bol bulunan organik bileşiktir. Nişasta ve glikojen gibi selüloz da glukoz polimeridir; fakat onun bireysel monosakkaritleri α–glikozit bağlar yerine β–glikozit bağlarla birbirine bağlanmıştır. Nişasta, kimyasallarla ya da enzimlerle kolayca yıkılabilir. Bununla birlikte, selüloz, bünyesindeki β–glikozit bağlardan dolayı kimyasal olarak daha kararlıdır. Böylece, nişasta, enerji üreten reaksiyonlar için glukoz sağlanması için kolayca yıkılabilirken selüloz mükemmel bir yapı materyalidir ve sert çevresel koşullarda önemli bir değişiklik geçirmeksizin varlığını sürdürebilir.

## Kimyasal olarak değişikliğe uğramış karbonhidratlar, ilave işlevsel gruplar içerir

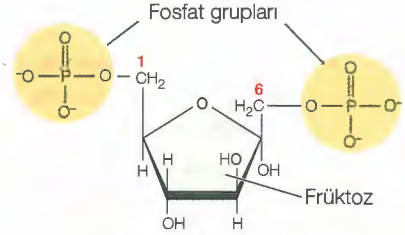
Bazı karbonhidratlar, fosfat ve amino grupları gibi işlevsel grupların eklenmesiyle kimyasal olarak değişikliğe uğratılmıştır (**Şekil 3.17**). Örneğin glukozdaki altıncı karbon, —$CH_2OH$'dan karboksil grubuna (—COOH) okside olabilir ve glukuronik asit meydana gelir. Veya bir fosfat grubu, —OH bölgesinin bir ya da birkaç yerine eklenebilir. Meydana gelen, fruktoz 1–6–bisfosfat gibi bazı *şeker fosfatlar*, Bölüm 9'da tartışılacak olan hücresel enerji reaksiyonlarında önemli ara maddelerdir.

Bir amino grubu, —OH grubunun yerini aldığında glukozamin ve galaktozamin gibi *amino şekerler* üretilir. Bu bileşikler, hücre dışı matrikste önemlidir (bakınız Kısım 5.4); onlar orada, dokuları bir arada tutmada rol alan moleküller olan glikoproteinlerin kısımlarını oluşturur. Galaktozamin, kıkırdağın ana bileşenidir; kıkırdak, kemiklerin uç kısmını kaplar, kulakları ve burnu sertleştirir. Glukozaminin bir türevi, böceklerin ve birçok kabuklunun (örneğin yengeçler, ıstakozlar) dış iskeletinde bulunan ve mantarların hücre duvarının bir elemanı olan *kitindir*. Bu organizmalar dünyada en bol bulunan ökaryotlar arasında yer aldıklarından dolayı, kitin, canlılar dünyasında en bol bulunan maddelerden birisi olarak ikincil selülozdur.

**3.17 Kimyasal Olarak Değişikliğe Uğramış Karbonhidratlar**
İlave işlevsel gruplar, bir karbonhidratın biçimini ve özelliklerini değişikliğe uğratabilir.

(A) **Şeker fosfat**

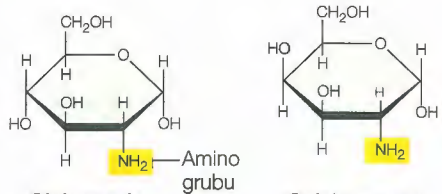
Fruktoz 1,6 bisfosfat, glukozdan enerji salınmasının olduğu reaksiyonlarda yer alır. (Onun isminde yer alan rakamlar, fosfat bağlayan karbonların yerini işaret etmektedir; bis, iki fosfatın olduğuna işaret etmektedir).




Fruktoz 1,6 bisfosfat

(B) **Amino şekerler**

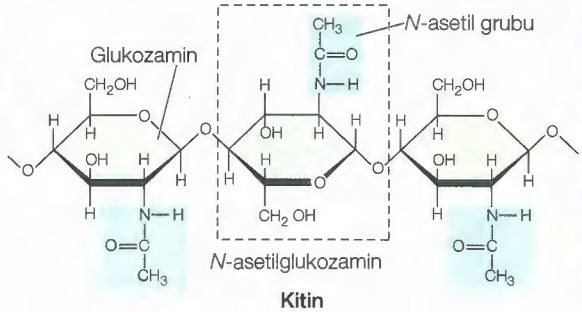
Monosakkarit olan glukozamin ve galaktozamin, hidroksil grubunun yerinde bir amino grubu olan amino şekerlerdir.




Glukozamin Galaktozamin

(C) **Kitin**

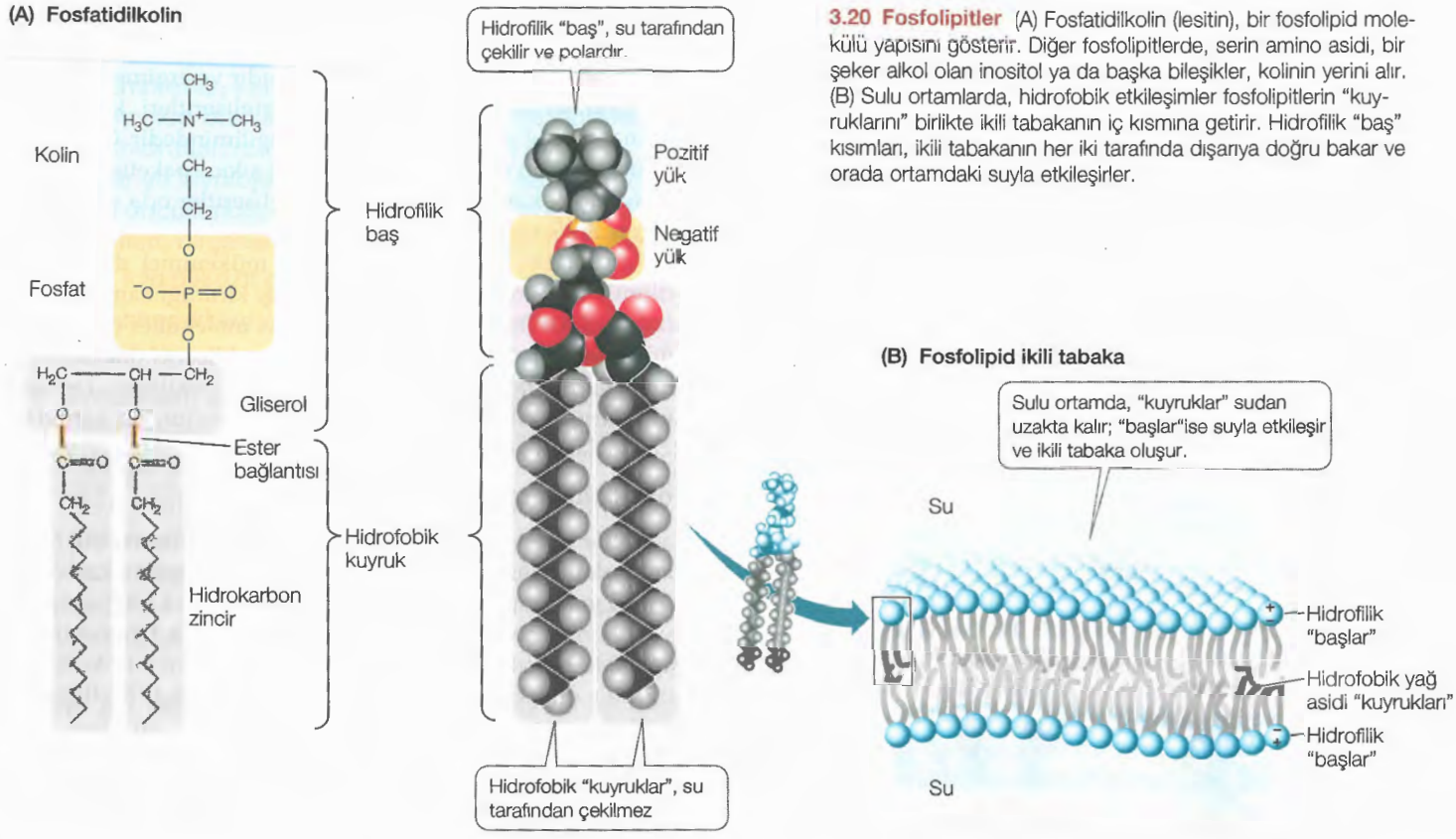
Kitin, *N*-asetilglukozamin polimeridir; *N*-asetil grubu, polimerler arasında hidrojen bağlarının oluşması için ilave bölgeler sağlar.




Kitin





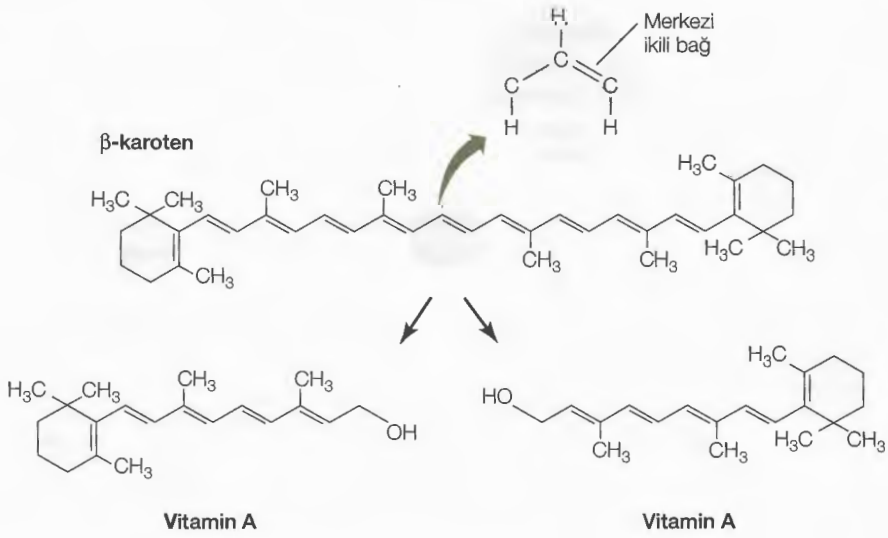




**3.20 Fosfolipitler** (A) Fosfatidilkolin (lesitin), bir fosfolipid molekülü yapısını gösterir. Diğer fosfolipitlerde, serin amino asidi, bir şeker alkol olan inositol ya da başka bileşikler, kolinin yerini alır. (B) Sulu ortamlarda, hidrofobik etkileşimler fosfolipitlerin "kuyruklarını" birlikte ikili tabakanın iç kısmına getirir. Hidrofilik "baş" kısımları, ikili tabakanın her iki tarafında dışarıya doğru bakar ve orada ortamdaki suyla etkileşirler.

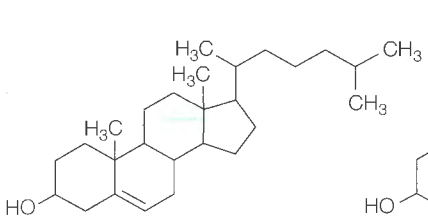
**KAROTENOİDLER** Karotenoidler, bitkilerde ve hayvanlarda bulunan ışık absorblayan pigmentler ailesidir. Beta–karoten (β–karoten), fotosentez sırasında yapraklarda ışık enerjisini yakalayan pigmentlerden biridir. İnsanlarda, bir β–karoten molekülü, iki tane vitamin A molekülüne (Şekil 3.21) bölünebilir; bunlardan, görme için gerekli olan *cis*–retinal pigmentini yaparız. Karotenoidler, havucun, domatesin, kabağın, yumurta sarısının ve tereyağının renklerinden sorumludur.

**STEROİDLER** Steroidler, karbonları paylaşan çoklu halkalara sahip organik bileşikler ailesidir (Şekil 3.22). Bir steroid olan kolesterol, zarların önemli bir bileşenidir. Diğer steroidler, vücudun bir kısmından diğer kısmına mesajları taşıyan kimyasal sinyaller olan hormonlar olarak işlev görür (bakınız Bölüm 41). Kolesterol, karaciğerde sentezlenir; testosteronun ve östrojen gibi diğer steroid hormonları yapmak için başlangıç materyalidir.

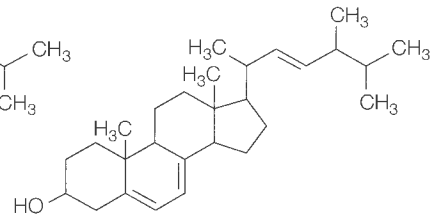
**VİTAMİNLER** *Vitaminler*, insan vücudu tarafından sentezlenemeyen ve onun için diyetle alınması zorunlu olan küçük moleküllerdir (bakınız Bölüm 50). Örneğin, *vitamin A* yeşil ve sarı sebzelerde bulunan β–karotenden oluşturulur (bakınız Şekil 3.21). İnsanlarda vitamin A eksikliği, derinin, gözlerin ve iç vücut yüzeylerinin kurumasına, büyüme ve gelişmenin gerilemesine ve gece körlüğüne yol açar; gece körlüğü, bu vitaminin eksikliğinin tanı belirtisidir. Vitamin D, E ve K' da lipittir.




**3.21 β–Karoten, Vitamin A'nın Kaynağıdır** Karotenoid β–karoten, merkezdeki ikili bağın etrafında simetriktir. O bağ kırıldığı zaman, iki molekül vitamin A oluşur. Burada sunulan yapısal formül, çok sayıda karbon atomlu büyük organik moleküller için standart kimyasal kısaltmadır; kovalent bağları gösteren kesitte, C (bir karbon atomuna işaret eden) çıkartılarak formül basitleştirilmiştir. Her bir C üzerindeki uygun bağlanma yerlerinin tümünün, hidrojen atomları (H) tarafından doldurulduğu varsayılır.

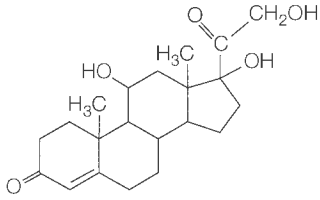


**Kolesterol**, zarların bileşenidir ve steroid hormonların kaynağıdır.

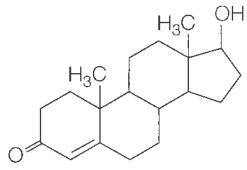


**Vitamin $D_2$**, kolesterol türevlerinden ışığın etkisiyle deride üretilebilir.

**3.22 Tüm Steroidler Aynı Halka Yapısına Sahiptir** Burada gösterilen steroidlerin hepsi omurgalılar için önemli olup karbon ve hidrojenden oluşmuştur; oldukça fazla hidrofobiktirler. Bununla birlikte, bir hidroksil grubunun bulunup bulunmaması gibi küçük kimyasal varyasyonlar, bu moleküller arasında çok önemli işlevsel farklılıklar meydana getirebilir.

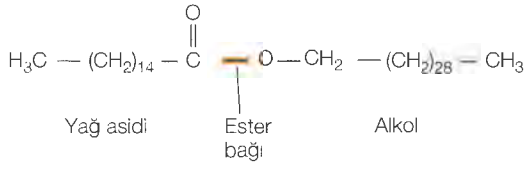


**Kortizol**, adrenal bezlerden salgılanan bir hormondur.



**Testosteron**, erkek cinsiyet hormonudur.

**MUMLAR** İnsan saçındaki parlaklık, kozmetikten daha fazladır. Derideki bezler, suyu defeden ve kılları yumuşak tutan mumsu örtü salgılar. Su yakınlarında yaşayan kuşlar, tüylerinin üzerinde benzer mumsu örtüye sahiptir. Kış tatilleri sırasında aşina olduğunuz çobanpüskülü gibi bitkilerin parlak yaprakları da mumsu örtüye sahiptir. Nihayet arılar, mumdan kendi peteklerini yaparlar. Mumların hepsi, aynı temel yapıya sahiptir: onlar, uzun zincirli doymuş yağ asidi ve uzun zincirli doymuş alkol arasında bir ester bağının oluşmasıyla meydana gelmiştir. Sonuç, 40–60$CH_2$ gruplu çok uzun bir moleküldür. Örneğin balmumunun yapısı aşağıdaki gibidir.




Bu polar olmayan yapı, mumun suya karşı geçirgen olmamasından sorumludur.

## 3.4 ÖZET

**Lipitler, büyük ölçüde karbon ve hidrojenden oluşmuş hem polar olmayan ve hem de amfipatik olan moleküller içerir. Onlar, enerji depolamada, ışık absorbsiyonunda, düzenlemede ve biyolojik yapılarda önemlidirler. Hücre zarları, fosfolipidleri içerir; fosfolipidler, gliserole bağlanmış olan hidrofobik yağ asitleri ve hidrofilik fosfat grubundan oluşmuştur.**

Gliserol ve yağ asitlerinin moleküler yapısını çiziniz ve onların bağlanarak bir trigliseridi nasıl oluşturduğunu gösteriniz. Bakınız s. 54 ve Şekil 3.18

- Katı yağ ve sıvı yağ arasında ne fark vardır? Bakınız s. 54
- Fosfolipidlerin polar özelliği, onların ikili tabaka oluşturmasıyla nasıl sonuçlanır? Bakınız s. 55 ve Şekil 3.20
- Niçin, steroidler ve bazı vitaminler lipid olarak sınıflandırılır? Bakınız s. 56

Bu bölümde tartışmış olduğumuz tüm molekül tipleri, sadece canlı organizmalarda bulunur; fakat biyolojik moleküllerin son bir sınıfının, canlılar dünyası için özel önemi vardır. Nükleik asitlerin işlevi, her bir yeni organizmaya yaşamın "planını" aktarmaktan başka bir şey değildir. Bu bölüm, yaşamın harika biyokimyasal birliğini gösterdi; bu birlik, tüm yaşam formlarının ortak bir kökene sahip olduğuna işaret eder. Bu orijin için gerekli olan monomerik nükleotidler ve onların polimerleri olan nükleik asitlerdi. Gelecek bölümde, nükleik asitlerin ilgili konularına ve yaşamın kökenine döneceğiz.

# BÖLÜM ÖZETİ

### 3.1 Hangi Molekül Çeşitleri Canlıları Karakterize Eder?

BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 3.1

- **Makromoleküller, monomer** adı verilen küçük moleküller arasında kovalent bağların oluşmasıyla meydana getirilen **polimerlerdir.** Canlı organizmalardaki makromoleküller, polisakkaritleri, proteinleri ve nükleik asitleri içerir. Büyük lipid yapılar, makromoleküller olarak da düşünülebilir.
- **İşlevsel gruplar**, çeşitli farklı makromoleküllerle sürekli olarak birlikte bulunan, atomlardan oluşmuş küçük gruplardır. İşlevsel gruplar, belirli kimyasal özelliklere sahiptir ve onlar, bu özellikleri parçası oldukları herhangi bir büyük moleküle sunarlar. İnceleyiniz Şekil 3.1, WEB AKTİVİTESİ 3.1
- Yapısal ve optik **izomerler**, aynı çeşit ve aynı sayıda atoma sahiptir; fakat yapıları ve özellikleri bakımından farklıdırlar. İnceleyiniz Şekil 3.2
- Makromoleküllerin birçok işlevi, doğrudan onların üç boyutlu biçimiyle ilişkilidir; bu ise onların monomerlerinin diziliminden ve kimyasal özelliklerinden kaynaklanmaktadır.
- Monomerler, **kondensasyon reaksiyonlarıyla** birleştirilir ve bu olayda her bağ oluşumunda bir molekül su salınır. **Hidroliz reaksiyonları**, polimerleri monomerlere yıkmak için su kullanır. İnceleyiniz Şekil 3.4

## 3.2 Proteinlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?

- Proteinlerin işlevleri, destek, koruma, kataliz, taşıma, savunma, düzenleme ve hareketi kapsar.
- **Amino asitler**, kendilerinden proteinlerin oluşturuldukları monomerlerdir. Merkezi karbon atomuna dört grup bağlanır: hidrojen atomu, amino grubu, karboksil grubu ve değişken R grubu. Her bir amino asidin belirli özellikleri, onun **yan zincirine** ya da **R grubuna** bağlıdır. R grubu, yüklü, polar ya da hidrofobik olabilir. **İnceleyiniz Tablo 3.1, WEB AKTİVİTESİ 3.2**
- **Peptid bağları**, polipeptid zincirindeki amino asitleri kovalent olarak bağlar. Bu bağlar, karboksil ve amino grupları arasındaki kondensasyon reaksiyonlarıyla oluşturulur. **İnceleyiniz Şekil 3.6**
- Bir proteinin **birincil yapısı**, zincirdeki amino asitlerin dizisidir. Bu zincir, kıvrılarak **ikincil yapıyı** oluşturur; bu yapı, proteinin farklı kısımlarında bir α **heliks** ya da β **pilili tabaka** oluşturabilir. **İnceleyiniz Şekil 3.7A–C**
- Amino asitler arasındaki **disülfid köprüleri** ve kovalent olmayan etkileşimler, polipeptid zincirlerinin üç boyutlu **üçüncül yapılara** kıvrılmasına neden olur ve çoklu zincirlerin bir **dördüncül yapı** içerisinde birbirleriyle etkileşmesine izin verir. **İnceleyiniz Şekil 3.7D,E**
- Isı, pH değişiklikleri ya da belirli kimyasallar, protein **denatürasyonuna** yol açabilir; denatürasyon, üçüncül ve/veya ikincil yapının bozulmasını dolayısıyla biyolojik işlevin kaybını kapsar. **İnceleyiniz Şekil 3.9**
- Bir proteinin özgün biçimi ve yapısı, başka moleküllere kovalent olmadan bağlanmasına izin verir. **İnceleyiniz Şekil 3.11**
- **Şaperon proteinleri**, proteinlerin doğru olarak kıvrılma şansını artırır ve uygun olamayan ligandlara bağlanmasını önler. **İnceleyiniz Şekil 3.12**

## 3.3 Karbonhidratların Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?

- **Karbonhidratlar**, 1:2:1 oranında ya da $(CH_2O)n$ şeklinde karbon, hidrojen ve oksijen atomları içeren bileşiklerdir.
- **Monosakkaritler**, karbonhidratları yapan monomerlerdir. **Glukoz** gibi **heksozlar**, altı karbonlu monosakkaritlerdir; **pentozlar** beş karbonludur. **İnceleyiniz Şekil 3.14, WEB AKTİVİTESİ 3.3**
- Uzayda α ya da β oryantasyonuna sahip olan **glikozit bağlar**, monosakkaritleri **disakkaritler, oligosakkaritler** ve **polisakkaritler** gibi daha büyük birimler şeklinde kovalent olarak birbirine bağlarlar. **İnceleyiniz Şekil 3.15**
- **Nişasta**, bitkilerde enerji depolar. Nişasta ve **glikojen**, glukoz monomerleri arasında α glikozit bağların oluşmasıyla meydana getirilir ve sergilemiş oldukları dallanmanın miktarıyla ayırt edilirler. Onlar, kolayca yıkılabilirler ve depolanmış enerjilerini salarlar. **İnceleyiniz Şekil 3.16**
- **Selüloz**, çok kararlı glukoz polimeridir ve bitki hücre duvarının yapısal ana elemanıdır.

## 3.4 Lipitlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?

- Katı ve sıvı yağlar, **trigliserittir**; bunlar, bir molekül gliserole ester bağlarıyla üç tane yağ asidinin kovalent olarak bağlanmasıyla oluşur. **İnceleyiniz Şekil 3.18**
- **Doymuş** yağ asitleri, ikili bağ içermeyen hidrokarbon zincirine sahiptir. **Doymamış** yağ asitlerinin hidrokarbon zincirleri, zincirin bükülmesine neden olan ve daha az paketlenir kılan bir ya da daha fazla sayıda ikili bağa sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 3.19**
- **Fosfolipidler**, bir hidrofobik hidrokarbon "kuyruğa" ve bir tanede hidrofilik fosfat "başa" sahiptir; yani, onlar **amfipatiktir**. Su içerisinde, fosfolipidlerin kuyruk ve başlarının etkileşimleri, **fosfolipid ikili tabakayı** yaratır. Başlar dışarıya doğru yönelir ve orada çevredeki suyla etkileşirler. Kuyruk kısımları, sudan uzak olan ikili tabakanın içerisinde birlikte paketlenirler. **İnceleyiniz Şekil 3.20**
- Diğer lipitler, vitamin A ve D'yi, steroidler ve karotenoidler gibi bitki pigmentlerini içerir.

## DENEME TESTİ

1. Hücrede en bol bulunan molekül aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Karbonhidrat
   *b.* Lipid
   *c.* Nükleik asit
   *d.* Protein
   *e.* Su
2. Lipitlerin hepsi,
   *a.* trigliserittir.
   *b.* polardır.
   *c.* hidrofiliktir.
   *d.* yağ asidi polimerleridir.
   *e.* polar olmayan çözücüler içerisinde su içerisindekinden daha fazla çözünürler.
3. Karbonhidratların hepsi,
   *a.* polimerdir.
   *b.* basit şekerlerdir.
   *c.* bir ya da daha fazla sayıda basit şekerden oluşur.
   *d.* biyolojik zarlarda bulunurlar.
   *e.* polar olmayan çözücüler içerisinde su içerisindekinden daha fazla çözünürler.
4. Aşağıdakilerden hangisi, karbonhidrat *değildir*?
   *a.* Glukoz
   *b.* Nişasta
   *c.* Selüloz
   *d.* Hemoglobin
   *e.* Deoksiriboz
5. Proteinlerin hepsi,
   *a.* enzimdir.
   *b.* bir ya da daha fazla polipeptid zincirlerinden oluşur.
   *c.* amino asitlerdir.
   *d.* dördüncül yapıya sahiptirler.
   *e.* polar olmayan çözücüler içerisinde su içerisindekinden daha fazla çözünürler.
6. Bir proteinin birincil yapısı ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Dallanmış olabilir.
   *b.* Kovalent bağlar tarafından bir arada tutulur.
   *c.* O proteinin kendisine özgüdür.
   *d.* Proteinin üçüncül yapısını belirler.
   *e.* Proteindeki amino asitlerin dizisidir.

7. Lösin amino asidi,
   *a.* tüm proteinlerde bulunur.
   *b.* peptid bağı oluşturamaz.
   *c.* hidrofobik yan zincire sahiptir.
   *d.* hidrofilik yan zincire sahiptir.
   *e.* lizin amino asidiyle özdeştir.
8. Bir proteinin dördüncül yapısı,
   *a.* dört alt birimden meydana geldiği için bu ismi almıştır.
   *b.* proteinin işleviyle ilişkili değildir.
   *c.* alfa ya da beta olabilir.
   *d.* alt birimler arasındaki kovalent bağlara bağlıdır.
   *e.* alt birimlerin birincil yapılarına bağlıdır.
9. Fosfolipidlerin amfipatik özelliği,
   *a.* yağ asidi kompozisyonu ile belirlenir.
   *b.* zarın yapısında önemlidir.
   *c.* polardır.
   *d.* sadece polar olmayan çözeltiler içerisinde kendisini gösterir.
   *e.* lipitler tarafından enerji depolanmasında önemlidir.
10. Kondensasyon reaksiyonlarıyla ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi doğru *değildir*?
    *a.* Protein sentezi bu reaksiyonlarla gerçekleşir.
    *b.* Polisakkarit sentezi bu reaksiyonlarla gerçekleşir.
    *c.* Onlar kovalent bağların oluşmasını içerir.
    *d.* Reaktant olarak suyu kullanırlar.
    *e.* Farklı kondensasyon reaksiyonları makromoleküllerin farklı çeşitlerini üretir.

## TARTIŞMA

1. Bir proteinde bir lizinin yerini aspartik asidin aldığını varsayın (bakınız Tablo 1). Bu değişiklik birincil yapıda mı ya da ikincil yapıda mı olur? Üçüncül yapıda, nasıl bir değişiklik meydana gelebilir? Dördüncül yapıda, nasıl bir değişiklik meydana gelebilir?
2. Eğer proteinlerde yaygın olarak bulunan 20 farklı amino asit varsa, kaç farklı dipeptid bulunabilir? Kaç tane farklı tripeptid vardır?

## EK ARAŞTIRMA

İnsan saçı, bir protein olan keratinden oluşur. Bir berber salonunda, saçın üç boyutlu biçimini değiştirmede iki teknik kullanılır. Stil verme, ısıtmayı içerir; ve perma, disülfid bağlarını kırma ve yeniden oluşturmayı gerektirir. Bu olayları, protein yapısı bakımından nasıl incelersiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (ZİYARET EDİNİZ yourBioPortal.com)

**Birincil Yapı Üçüncül Yapıyı Belirler** Şekil 3.9'a dayandırılmış bu egzersizde, proteinlerin üçüncül yapısını belirleyen kimyasal etkileşimleri yıkmada kullanılan yöntemleri öğreneceksiniz. Anfinsen'i ribonükleazın denatürasyonunun dönüşümlü olduğu sonucuna götüren orijinal verileri inceleyeceksiniz.

# 4 Nükleik Asitler ve Yaşamın Kökeni

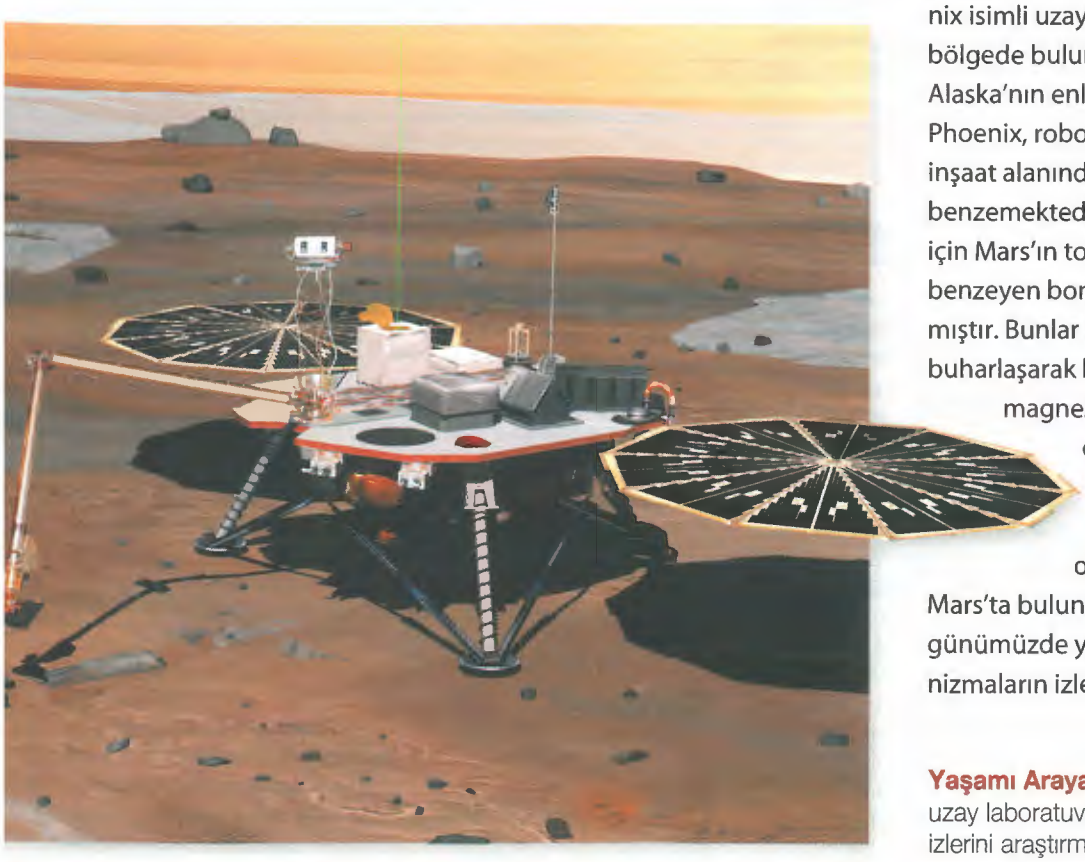
## Yaşamın İzlerinin Aranması

Dünya'dan iki ziyaretçi, 1976 yazında, Mars'ın yüzeyine indiğinde, bu yolculuk uzun ve meraklı bir on ay sürmüştür. İkinci bir uzay aracı Eylül'de varmıştır. NASA'nın Viking projesinin, bir bölümünü oluşturan bu robotik laboratuvarların amacı orada yaşam olup olmadığını aramaktı.

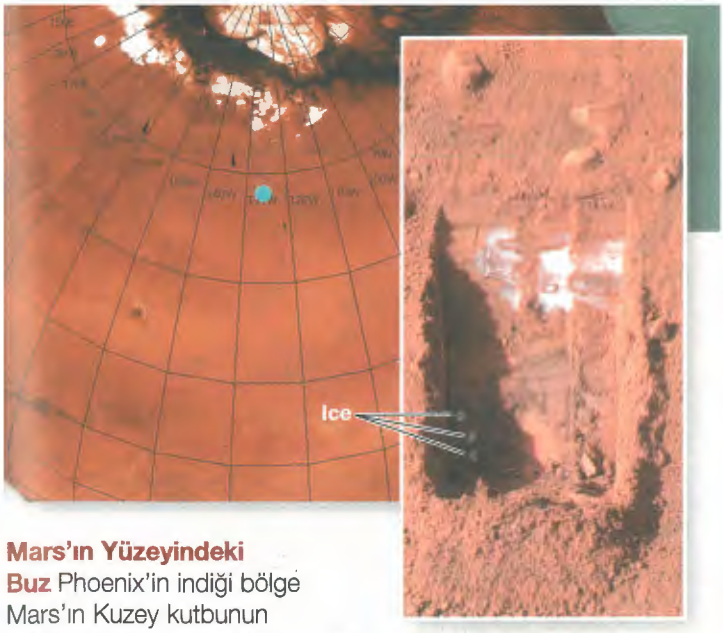
Dünya üzerinde birkaç milyar yıldan beri var olan yaşam, gezegenin bütün yüzeyine yayılmıştır. Ancak, basit organizmalar (birkaç istisna dışında) geride fosil bırakmadıklarından, yaşamın başlangıcını belirlemek zordur. Bilim insanları Mars'ta olayların farklı olabileceğini düşünmüşlerdir. Şu an orada ilkel bir yaşam bulunabilir ya da geride, diğer organizmaların temas etmedikleri yerlerde kimyasal sinyaller bırakmış olabilirler.

Mars'a 1976'da inen iki Viking Uzay aracı, basit şekerler ve aminoasitler dahil, yaşama ait küçük molekülleri bulmak için toprak örneklerini analiz etti. Hiçbir şey bulunamadı. Robotik laboratuvarlar, toprak örneklerini şeker, amino asit ve mineral içeren bir sulu çözeltiye daldırdı. Canlı organizmalar, bu maddeleri bulundukları ortamdan alır, $CO_2$ gibi gazları ise çevreye yayarlar. Deneylerden birinde küçük miktarda $CO_2$ saptanmış olsa da, daha sonraki deneylerde gaz çıkışı olmamış ve bu durum hayal kırıklığı yaratmıştır.

Böylece, Viking araçlarından elde edilen bulgular çelişkili kalmıştır. Deneylerden birinde neden bir yaşam sinyali saptanmıştır? 1976'daki robotik araçlar hala Mars'ta bulunmakla birlikte, uzun bir süreden beri çalışmamaktadır. 2008'de, Dünya'dan daha gelişmiş cihazlar taşıyan daha fazla sayıda insansız uzay aracı gönderildi. Bunlardan biri olan Phoenix isimli uzay aracı, Mars'ın kuzeyindeki bir bölgede bulunmaktadır. Bu bölge Dünya'da Alaska'nın enlemine denk düşmektedir. Phoenix, robotik kol taşımaktadır. Bu kol bir inşaat alanında kullanılan kazıcı iş makinesine benzemektedir. Bu kol, küçük bir parça almak için Mars'ın toprağını kazdığında, parlak küpe benzeyen boncuk şeklinde buzlar ortaya çıkmıştır. Bunlar atmosfere maruz kaldıktan sonra buharlaşarak birkaç günde erimiştir. Sodyum, magnezyum, potasyum ve klor gibi çözünmüş tuzların hepsinin donmuş suda bulunduğu saptanmıştır. Yaşam için gerekli olan en azından bu maddelerin Mars'ta bulunduğu anlaşılmıştır. Toprak, günümüzde yaşayan ve geçmişe ait organizmaların izlerini bulmak için analiz edilmiş



**Yaşamı Arayan Lab** Burada görülen Robotik uzay laboratuvarı Phoenix, Mars'taki yaşamın izlerini araştırmak için gönderilmiştir.




**Mars'ın Yüzeyindeki Buz** Phoenix'in indiği bölge Mars'ın Kuzey kutbunun yakınındadır (mavi nokta). Bu bölgenin çok soğuk ortamında yaşamın kimyasal izleri korunmuş olabilir. Uzay aracı analiz etmek için bir parça toprak aldığında, aynı zamanda fotoğraf da çekmektedir. Bu fotoğraflar Kırmızı Gezegen'in yüzeyinin hemen altında buz kristallerinin bulunduğunu göstermiştir.

ve bir kez daha, olumsuz sonuçlar elde edilmiştir. Ancak günümüzde Mars'ta yaşam bulunmasa bile, geçmişte var olmuş olabilir. Bölüm 2'de gördüğümüz gibi, su yaşam için anahtar gereksinimdir. Yörüngedeki uzay araçları ve özel teleskoplar kullanılarak yapılan kimyasal ölçümler, Mars'ta ve güneş sistemimizdeki diğer gezegenlerin aylarında su bulunduğunu göstermiştir.

Bilim insanları diğer gezegenlerde yaşamın kimyasal izlerini araştırmak için canlı organizmalarda bulunan küçük ve büyük moleküllere ait bilgileri kullanmaktadırlar. Bölüm 2 ve 3'te biyolojik yapı ve işlev için önemli olan moleküller anlatılmıştır. Bölüm 4'te yaşamın kökeninde ve sürdürülmesinde gerekli olan bazı molekülleri ele alacağız.

**BU BÖLÜMDE** İlk olarak, yaşamın sürdürülmesi için gerekli olan bilgi sağlayıcı molekülleri, yani nükleik asitleri tanımlayacağız. Daha sonra yaşamın başlangıcına ilişkin biyologların yaptıkları spekülasyonları ele alarak Dünya-daki yaşamın, daha önceden mevcut olan yaşamdan geldiğini kanıtlayan ilk deneyleri inceleyeceğiz. Biyolojik sistemlere özgü monomerler ve polimerler dahil, yaşamın yapıtaşlarının oluşumu ile ilgili bazı bilgiler sunacağız. Son olarak, hücrelerin kökeni ile ilgili bazı önerileri açıklayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


4.1 Nükleik Asitlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?
4.2 Yaşamın Küçük Molekülleri Nasıl ve Nerede Ortaya Çıktı?
4.3 Yaşamın Büyük Molekülleri Nasıl Oluştu?
4.4 İlk Hücre Nasıl Ortaya Çıktı?


## 4.1 Nükleik Asitlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?

Tıptan evrime, tarımdan adli tıbba, nükleik asitlerin özellikleri günlük yaşamımızı etkilemektedir. "Bilgi" kavramının biyoloji sözlüğüne girmesi nükleik asitlerle olmuştur. Nükleik asitler eşsiz bir şekilde biyolojik bilgiyi kodlama ve iletme yeteneğindedirler.

**Nükleik asitler** bilgiyi depolama ve kuşaklar arasında iletmek için özelleşmiş polimerlerdir. İki tip nükleik asit vardır: **DNA** (deoksiribonükleik asit) ve **RNA** (ribonükleik asit). DNA kalıtsal bilgiyi kodlayan ve onu kuşaktan kuşağa geçiren bir makromoleküldür. DNA'da kodlanan bilgi, aracı bir RNA ile, proteinleri oluşturan amino asitlerinin dizisinin belirlenmesinde kullanılır. Bilgi, üreme sırasında DNA'dan DNA'ya aktarılır. Hücrenin üreme ile ilgili olmayan etkinliklerinde ise bilgi DNA'dan RNA'ya akar. Sonuçta, yaşam işlevlerini gerçekleştirenler proteinlerdir.

### Nükleotidler, Nükleik asitlerin Yapıtaşlarıdır

Nükleik asitler **nükleotidler** olarak isimlendirilen monomerlerden oluşur. Nükleotidlerin her biri bir pentoz şeker, bir fosfat grubu ve azot içeren bir bazdan oluşur. (Bir pentoz şeker ve azotlu bir bazdan oluşan moleküller –fakat fosfat grubu içermeyen- *nükleozitler* olarak isimlendirilir.) Nükleik asitlerin bazları iki kimyasal formdan birine sahiptir: **pirimidin** olarak isimlendirilen altı elemanlı, tek halkalı yapı; ya da **pürin** olarak isimlendirilen kaynaşmış, iki halkalı bir yapı (**Şekil 4.1**). DNA'da bulunan pentoz şeker, **deoksiribozdur**. Deoksiriboz bir oksijen atomunun eksik oluşu ile RNA'da bulunan **ribozdan** farklılık gösterir (Bakınız Şekil 3.14).

Hem RNA hem de DNA'da, makromoleküllerin omurgası birbirini izleyen pentoz şeker ve fosfat grupları (şeker-fosfat-şeker-fosfat) zincirinden oluşur. Bazlar, şekerlere tutunmuş olup, ve polinükleotid zincirden dışa doğru uzanırlar (**Şekil 4.2**). Nükleotidler bir nükleotidin şekeri ve diğerinin fosfatı arasındaki **fosfodiester bağları** ile birleşirler (*diester*, asidik fosfat grupları ile reaksiyona giren –OH gruplarının oluşturduğu iki kovalent bağı ifade eder). Fosfat grupları, bir pentoz şekerinin 3. karbonunu, komşu şekerin 5. karbonuna bağlar.

RNA moleküllerinin çoğu sadece bir polinükleotid zincirden oluşmuştur. Bununla birlikte, DNA çoğunlukla çift ipliklidir; DNA'nın iki polinükleotid zinciri, azot bazları arasındaki hidrojen bağları ile bir arada tutulur. DNA'nın iki ipliği zıt yönlerde uzanır. Bunun ne anlama geldiğini, 5. karbondaki bir fosfat grubundan bir sonraki ribozdaki 3. karbona bir ok çizerek anlayabilirsiniz. Eğer bunu Şekil 4.2'deki DNA'nın her iki

**4.1 Nükleotidler Üç Elemana Sahiptir** Nükleotid monomerleri, DNA'nın ve RNA'nın yapıtaşlarıdır.

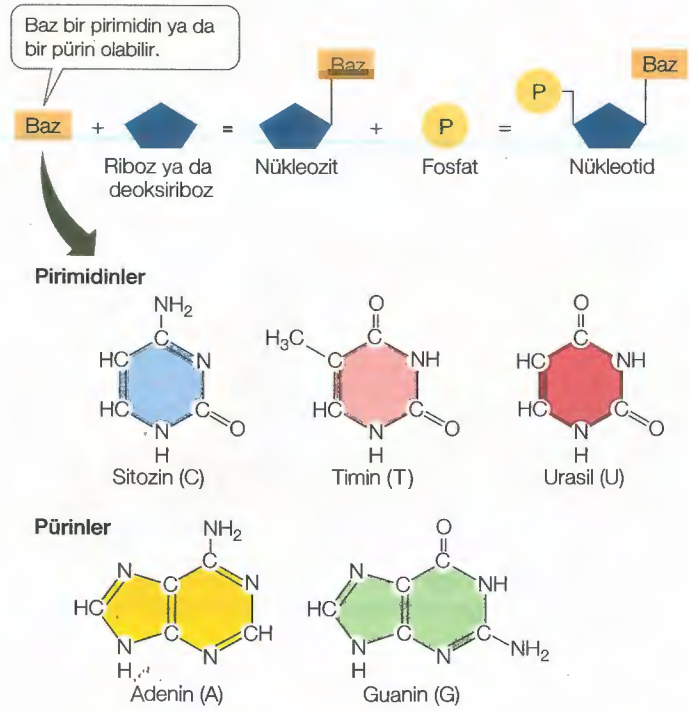
yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 4.1 • Nükleik Asitlerin Yapıtaşları**

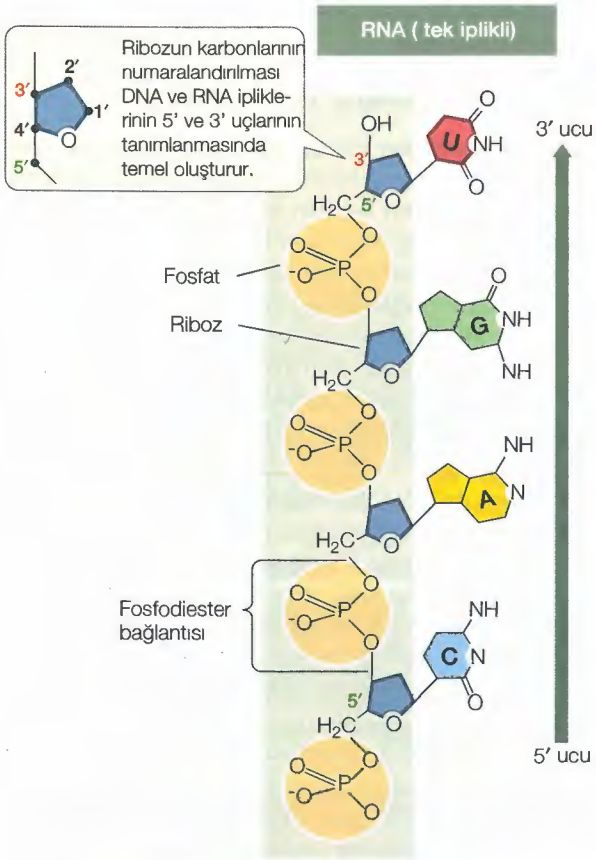
ipliği için yaparsanız, oklar zıt yönleri gösterecektir. Bu *paralel olmayan yönelim*, ipliklerin üç boyutlu alana birlikte uymasını sağlar.

## Hem DNA Hem de RNA'da bazlar eşleşmişlerdir

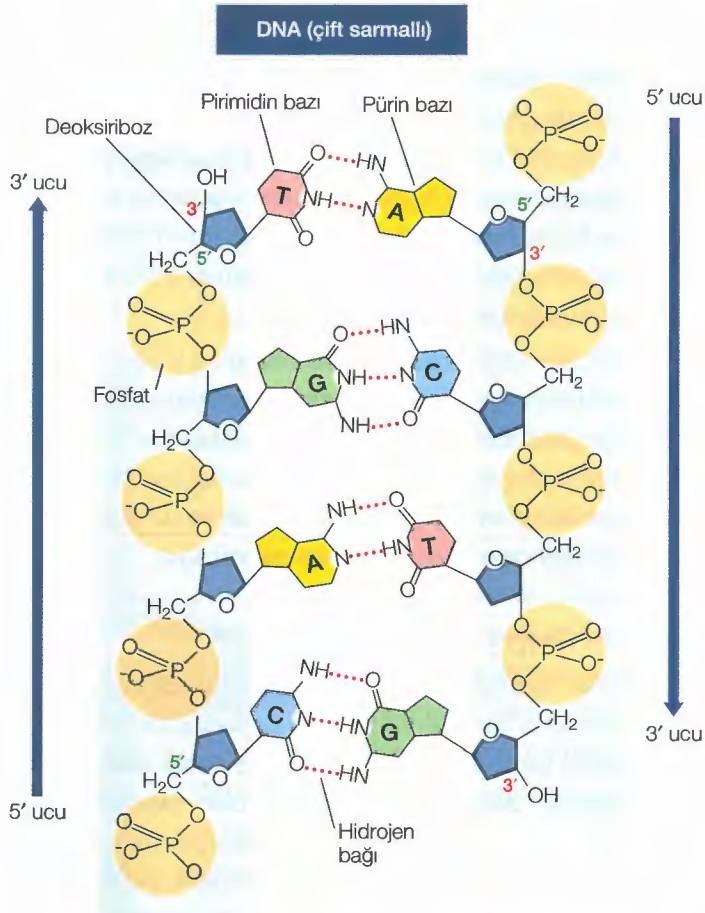
DNA'da sadece dört azotlu baz -ve dolayısıyla dört nükleotid- bulunur. DNA bazları ve onların kısaltmaları **adenin (A), sitozin (C), guanin (G)** ve **timin(T)** şeklindedir. Adenin ve guanin pürin; timin ve sitozin ise pirimidindir. RNA da dört farklı monomerden yapılmıştır, ancak içerdiği nükleotidler DNA'nınkinden farklıdır. RNA'da nükleotidler *ribonükleotid* olarak isimlendirilir (DNA'dakiler ise *deoksiribonükleotid*). RNA'daki nükleotidler deoksiriboz yerine, riboz içerirler. Ayrıca, timin bazı yerine **urasil (U)** bazını kullanırlar. Diğer üç temel özellik, RNA ve DNA'da aynıdır **(Tablo 4.1)**.




**4.2 DNA ve RNA Polimerlerinin Ayırt Ettirici Özellikleri** RNA genellikle tek iplikçikten oluşur. DNA ise çoğunlukla zıt yönlerde uzanan (paralel olmayan) iki iplikçikten oluşmuştur.




RNA'da bazlar, riboza bağlanmıştır. RNA'daki bazlar adenin (A) ve guanin (G) gibi pürinler ve sitozin (C) ve urasil (U) gibi pirimidinlerdir.




DNA'daki bazlar deoksiriboza bağlanmıştır. DNA'da urasil yerine timin (T) bazı bulunur. Pürinler ve pirimidinler arasındaki hidrojen bağları, iki DNA ipliğini bir arada tutar.

**TABLO 4.1**

**RNA'nın DNA'dan Farklılıkları**

| NÜKLEİK ASİT | ŞEKER | BAZLAR | İPLİKLER |
|---|---|---|---|
| RNA | Riboz | Adenin | Tek |
| | | Sitozin | |
| | | Guanin | |
| | | Urasil | |
| DNA | Deoksiriboz | Adenin | Çift |
| | | Sitozin | |
| | | Guanin | |
| | | Timin | |

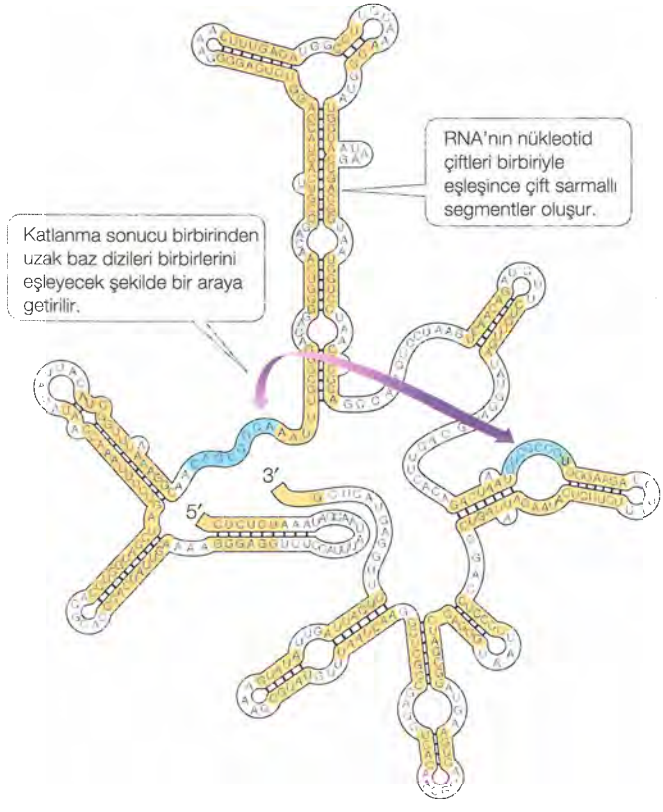
Nükleik asitlerin yapı ve işlevini anlamada kilit nokta, **birbirini tamamlayan baz eşle**şmesidir. Çift sarmallı DNA'da, her zaman adenin timin (A-T), sitozin ise guanin (C-G) ile eşleşir.

Baz çiftlerinin uygun eşleşmesini üç faktör sağlar:

- Her bazdaki hidrojen bağlarının yerleri
- Birbirini eşleyen bazları birbirine yakınlaştıran şeker-fosfat omurganın geometrisi
- Eşleşmiş bazların moleküler büyüklüğü; daha büyük olan pürin ile daha küçük olan bir pirimidinin eşleşmesi çift sarmallı DNA molekülüne kararlılık ve özgünlük sağlar.

RNA genellikle tek iplikli olmasına karşın, ribonükleotidler arasındaki tamamlayıcı hidrojen bağları bazı RNA moleküllerinin üç boyutlu yapılarının belirlenmesinde önemli roller oynar. Çünkü tek iplikli RNA'nın kısımları geri katlanabilir ve birbirleri ile çift oluşturabilir (Şekil 4.3). Tamamlayıcı baz eşleşmesi, ribonükleotidler ve deoksiribonükleotidler arasında da yer alabilir. DNA'daki gibi RNA'da da guanin ve sitozin ile eşleşir, adenin ise urasil ile eşleşir (A-U). Bir RNA ipliğindeki adenin, ya urasil ile (diğer bir RNA dizisindeki) ya da timin ile (bir DNA dizisindeki) eşleşebilir.

DNA'nın fiziksel üç boyutlu görünümü, belirgin şekilde tekdüzedir. Şekil 4.4'te gösterilen parça, herhangi bir DNA molekülüne ait olabilir. DNA'daki varyasyonlar -farklı baz dizileri- kesinlikle içseldir. Birbirini tamamlayan iki polinükleotid ipliği, hidrojen bağlarıyla eşleşebilir ve çifte **sarmal** oluşturmak üzere kıvrılır. Proteinlerin karmaşık ve çeşitlilik gösteren tersiyer yapıları ile karşılaştırıldığında, bu tekdüzelik şaşırtıcıdır. Ancak bu yapısal zıtlık, bu iki makromolekül sınıfının işlevleri açısından anlamlıdır. Kısım 3.2'de anlattığımız gibi, proteinlerin farklı ve özgün yapıları, bu makromoleküllerin "hedef" moleküller olarak tanımlanmalarını sağlar. Hedef molekül ile etkileşen bir proteinin yüzey alanı hedef molekülün şekli ile en azından kısmen uygunluk göstermelidir. Başka bir deyişle, hedef moleküllerdeki yapısal çeşitlilik, proteinlerin kendi yapılarında karşılık gelen çeşitliliğe gereksinim gösterir. DNA'da da yapısal çeşitlilik gereklidir. Ancak, DNA'daki çeşitlilik molekülün şeklinden çok, baz dizisindedir. Farklı baz dizileri özel bilgiyi kodlar.

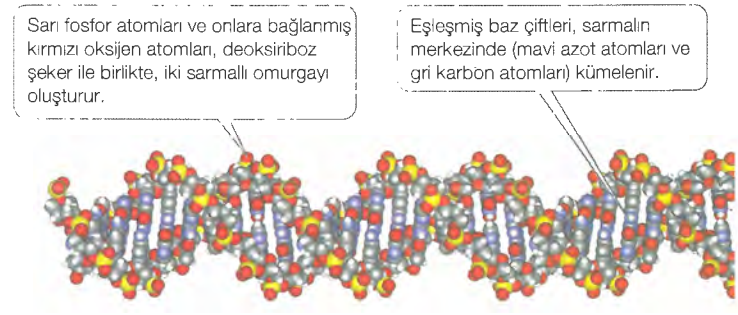



**4.3 RNA'da Hidrojen Bağlarının Oluşması** Tek iplikli bir RNA kendi üzerine katlanırsa, birbirini tamamlayan diziler arasındaki hidrojen bağları RNA'ya yüzey özellikleri karmaşıklaşmış, üç boyutlu bir şekil kazandırır.

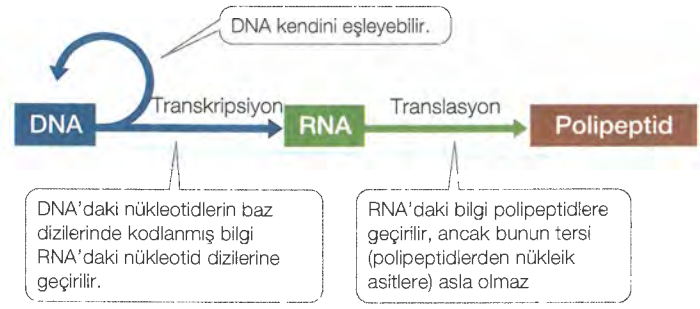
yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 4.2 • DNA'nın Yapısı

## DNA bilgi taşır ve RNA aracılığıyla ifade edilir

DNA tamamen *bilgilendirici* bir moleküldür. Bilgi, DNA ipliğinin baz dizilerinde kodlanmıştır -TCAGCA dizisinde kodlanan




**4.4 DNA Çift Sarmalı** Bir DNA molekülünde iki ipliğin iskeletleri bir çift sarmal şeklinde birbirilerine sarılmışlardır. Bu çift sarmal yapının iç kısmındaki pürinler ve pirimidinler arasındaki hidrojen bağları ile bir arada tutulur.




**4.5 DNA Bilgi Biriktirir** DNA makromolekülü ya kopyalanabilen (çoğaltılmış) ya da transkripsiyonla RNA'ya dönüştürülebilen bilgiyi biriktirir. Daha sonra RNA translasyonla proteine dönüştürülebilir.

bilgi CCAGCA dizisindeki bilgiden farklıdır. Bilgi açısından DNA iki işleve sahiptir. Birlikte ele alındığında, bu iki işlev *moleküler biyolojinin santral dogma*sını oluşturur (Şekil 4.5).

- DNA kendini tamtamına çoğaltabilir. Bu, DNA *replikasyonu* olarak isimlendirilir. Bu işlem, bir kalıp üzerinden polimerleşme ile yapılır.
- DNA, içerdiği bilgiyi RNA'ya kopyalayabilir. Bu süreç, *transkripsiyon* olarak isimlendirilir. RNA'daki nükleotid dizisi bir polipeptiddeki amino asitlerin dizisini belirleyebilir. Bu *translasyon* olarak isimlendirilir.

Bu önemli süreçlerin ayrıntıları daha sonraki bölümlerde açıklanırken, bu noktada iki şeyi anlamak önemlidir:

1. DNA'nın *replikasyonu ve transkripsiyonu*, nükleik asitlerin *baz eşleşme özelliklerine bağlıdır*. Hidrojen bağlarıyla bağlı baz çiftleri DNA'da A-T ve G-C, RNA'da ise, A-U ve G-C'dir (bakınız Şekil 4.2). Bu çifte sarmallı DNA bölgesini göz önüne alalım:

TCAGCA
AGTCGT

Alttaki iplikçiğin transkripsiyonu, UCAGCA dizisine sahip, tek iplikli bir RNA'nın oluşmasını sağlayacaktır. Yukarıdaki iplikçiğin neyi oluşturacağını çözebilir misiniz?

2. *DNA replikasyonu DNA molekülünün tamamının eşlenmesini kapsar; ancak DNA'nın sadece küçük bölgeleri RNA molekülü oluşturmak üzere transkripsiyona uğrar*. DNA, önemli bilgi içerdiğinden kendisini tamamen eşlemesi gerekir: Böylelikle her bir yeni hücre ya da yeni organizma, ebeveyninden tam bir DNA seti alabilir. Canlı bir organizmada tam DNA seti **genom** olarak isimlendirilir. Ancak, her zaman genomdaki bilginin tamamı gerekmez (Şekil 4.6A).

Özel proteinleri kodlayan DNA dizileri, RNA'yı oluşturmak üzere transkripsiyona uğrar. Bu diziler **gen** olarak isimlendirilirler (Şekil 4.6B). İnsanlarda, hemoglobin isimli proteinin alt birimlerini kodlayan genler (bakınız Şekil 3.10) yalnızca kırmızı kan hücrelerinin öncüllerinde ifade edilir. Her bir globin genindeki kalıtsal bilgi, RNA'yı oluşturma üzere transkripsiyona ve daha sonra bir globin polipeptidi şeklinde translasyona uğrar. Kas gibi diğer dokularda, globinin alt birimlerini kodlayan genler transkripsiyona uğramazlar, ancak transkripsiyon kas liflerinin başlıca elemanı olan miyozin proteinini kodlayan diğer genlerde gerçekleşir (bakınız, Kısım 48.1).

## DNA'daki baz dizileri evrimsel akrabalıkları gösterir

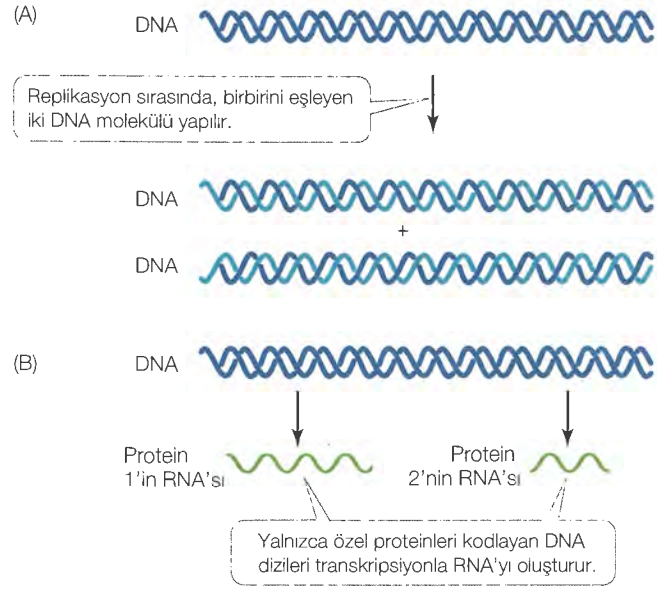
DNA bir nesilden diğerine kalıtsal bilgi taşır. Bu nedenle, baz dizisinde değişiklik gösteren kuramsal DNA molekülü serileri her bir organizmanın soy hattı boyunca, yaklaşık 4 milyar yıl öncesine, yani Dünya'da biyolojik evrimin başlangıcına kadar uzanır. Bu nedenle, birbiri ile yakın akraba türlerin baz dizilerinin, birbirinden daha uzak akraba türlere göre, birbirine daha çok benzemesi gerekir. Bilim insanlarının bu bilgileri nasıl kullandıklarının ayrıntıları Bölüm 24'te verilmiştir.

DNA'daki baz dizilerinin incelenmesi sonucu elde edilen bulgular, vücutta yapıları, biyokimya ve fizyoloji ile ilgili daha önce geleneksel olarak yapılan karşılaştırmalardan elde edilen pek çok evrimsel ilişkiyi doğrulamıştır. Anatomi, fizyoloji ve davranış üzerine yapılan pekçok çalışma, insanın (*Homo sapiens*) yaşayan en yakın akrabasının şempanze (*Pan* cinsi) olduğunu göstermiştir. Gerçekten, şempanze genomundaki baz dizlerinin yüzde 98'i insan genomununki ile ortaktır. Bilim insanları diğer karşılaştırmalar mümkün olmadığı ya da sonuç vermediğinde, evrimsel ilişkileri göstermek için DNA analizlerine giderek daha fazla sıklıkla başvurmaktadır. Örneğin, DNA çalışmaları, sığırcıklar ve alaycı kuş arasında beklenmedik şekilde yakın bir ilişki olduğunu göstermiştir. Bu yakın ilişki, anatomik ya da davranışla ilgili özelliklerin incelenmesiyle öngörülememiştir.

### Nükleotidler, başka önemli rollere de sahiptir

Nükleotidlerin nükleik asitlerin yapıtaşı olma dışında da rolleri vardır. Daha sonraki bölümlerde anlatacağımız gibi, başka işlevleri olan birkaç nükleotid bulunmaktadır:

- ATP (adenozin trifosfat) pekçok biyokimyasal tepkimede enerji dönüştürücüsü olarak iş görür (bakınız Kısım 8.2).




**4.6 DNA Replikasyonu ve Transkripsiyon** DNA, genellikle kendisini tamamıyla eşler (A), ancak, kısmen transkripsiyona uğrar (B). RNA transkriptleri özel protein genlerini kodlar. Pekçok farklı proteinin transkripsiyonu farklı zamanlarda ve çok hücreli organizmalarda vücudun farklı hücrelerinde aktifleştirilir.

- GTP (guanozin trifosfat) özellikle protein sentezinde bir enerji kaynağı olarak iş görür. Aynı zamanda, çevreden hücrelere bilgi aktarımında bir rol oynar (bakınız Kısım 7.2).
- cAMP (devirsel adenozin monofosfat) özel bir nükleotiddir. Bu nükleotidde şeker ve fosfat grubu arasında fazladan bir bağ bulunur. cAMP'nin hormonların çalışması ve sinir sistemi tarafından bilginin iletilmesi dahil, pekçok süreçte yer alması zorunludur (bakınız Kısım 7.3).

## 4.1 ÖZET

**DNA ve RNA nükleik asitleri, monomer yapısındaki nükleotidlerden yapılmış polimerlerdir. DNA'daki nükleotid dizisi bilgi taşır. Bu bilgi RNA tarafından özel primer proteinin yapısını belirlemede kullanılır. DNA'daki kalıtsal bilgi kuşaktan kuşağa geçirilebilir ve evrimsel akrabalıkların açıklanmasında kullanılabilir.**

- DNA ve RNA arasındaki anahtar farklılıkları listeleyiniz. Pürinler ve pirimidinler arasındaki temel farklılıkları listeleyiniz. Bakınız s. 61, Tablo 4.1 ve Şekil 4.1
- Pürinler ve pirimidinlerde, bazlar eşleşirken nasıl çift oluştururlar? Bakınız ss. 62-63 ve Şekil 4.2
- DNA'nın kendini eşlemesi (replikasyon) ve transkripsiyon arasında ne tür farklılıklar vardır? Bakınız ss. 63-64 ve Şekil 4.5 ve 4.6
- DNA molekülleri yapısal olarak benzer görünseler de, neden büyük bir çeşitlilik gösterirler? Bakınız s. 64

RNA ve DNA nükleik asitlerinin yaşamın izlerini taşıdığını ve bu moleküllerinin kalıtımlarının evrimsel sürecin başlangıcına kadar gittiğini görmüş bulunuyoruz. Ancak, nükleik asitler Dünya üzerinde ne zaman, nerede ve nasıl ortaya çıkmıştır? Amino asitler ve şekerler gibi yaşam yapıtaşları ilk olarak nasıl oluşmuştur?

# 4.2 Yaşamın Küçük Molekülleri Nasıl ve Nerede Ortaya Çıktı?

Bölüm 2'de, canlıların, cansız evren gibi aynı atomik elementlerden –periyodik tablodaki doğal 92 element– oluştuğu belirtilmiştir (bakınız Şekil 2.2). Ancak bu atomların moleküller şeklinde yeniden düzenlenmesi, biyolojik sistemler için özgündür. Eğer daha eskiden yaşamış bir canlı tarafından oluşturulmamışsa, cansız bir maddenin içerisinde biyolojik molekülleri bulamazsınız.

Dünya'da yaşamın nasıl başladığını kesinlikle bilmek mümkün değildir. Ancak kesin olan bir şey vardır: yaşam (ya da en azından bizim bildiğimiz yaşam) sabit biçimde tekrarlanmaktadır. Yani, canlılar cansız maddeden *kendiliğinden* oluşmaz. Şu an ve geçmişte, yüzyıllar boyunca, bütün canlılar önceden var olan canlılardan kökenlenmiştir. Ancak, bilim insanları dahil, insanlar her zaman buna inanmazlar.

### Deneyler yaşamın kendiliğinden oluşmadığını göstermiştir

Pekçok kültür ve dinde yaşamın cansız maddeden kökenlendiği düşüncesi yaygındır. Avrupa'da Rönesans sırasında (modern bilimin doğumuna şahit olmuş bir dönem, 1450-1700 yılları arası), insanların çoğu en azından bazı yaşam formlarının *kendiliğinden oluşum* ile tekrarlanan bir biçimde ve doğrudan, cansız ya da çürümüş maddeden oluştuğunu düşünmüşlerdir. Pekçok insan, farelerin loş ışıkta bırakılmış terli elbiselerden oluştuğunu; kurbağaların doğrudan nemli topraktan türediklerini ve çürüyen etin sinekleri oluşturduğuna inanmışlardır. Ancak, İtalyan fizikçi ve şair Francesco Redi, bu varsayımları kuşkuyla karşılamıştır. Redi, sineklerin çürüyen etten bazı gizemli dönüşümlerle değil, etin üzerine yumurtalarını bırakan diğer sineklerden kökenlendiklerini öne sürmüştür. Redi, 1668'de bu hipotezi test etmek için bilimsel bir deney- o dönem için nispeten yeni bir kavram- tasarlamıştır. Araştırıcı, birkaç kavanoza et parçaları koymuştur.

- Bu kavanozlardan birine hava ve sineklerle temas ettirilmiş et konmuş,
- İkinci kavanoz bir bez ile örtülerek, etin havayla teması sağlanmış, ancak sineklerden korunmuş,
- Üçüncü kavanozun üstü tamamen örtülmüştür. Böylece etin hem hava ile hem de sineklerle teması önlenmiştir.

Redi, hipotezini destekleyici bir şekilde, sonradan sinekleri oluşturan kurtçukları yalnızca ilk kavanozda bulmuştur. Bu bulgu, kurtçukların yalnızca sinekler bulunduğunda oluşabildiklerini göstermektedir. Böylece, sinek gibi gelişmiş bir organizmanın etteki cansız maddeden ya da " havadaki bir şeyden" oluşabileceği düşüncesi çürütülmüştür.

1600'lü yıllarda, yeni gelişen mikroskoplar çok geniş, yeni bir biyolojik dünyayı gözler önüne sermiştir. Mikroskopta yapılan gözlemler, neredeyse Dünya'daki her ortamın çok küçük organizmalarla dolu olduğunu göstermiştir. Bazı bilim insanları bu organizmaların "yaşam gücünün" etkisiyle zengin kimyasal ortamdan kendiliğinden oluştuğuna inanmışlardır. Ancak büyük Fransız bilimcisi Louis Pasteur, mikroorganizmaların yalnızca diğer mikroorganizmalardan oluşabileceklerini ve canlı olmayan bir ortamda canlı oluşmayacağını göstermiştir (Şekil 4.7).

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 4.1 • Pasteur'ün Deneyleri

Pasteur ve Redi'nin deneyleri, canlı organizmaların, *o organizmaların yaşam sürelerince d*ünyada mevcut koşullar altında cansız maddeden *oluşamayacaklarını göstermiştir*. Ancak, bu araştırıcıların deneyleri, kendiliğinden oluşumun asla oluşmadığını kanıtlayamamıştır. Çok uzun süre önce, Dünya'daki ve onun üzerindeki atmosferdeki koşullar çok farklıydı. Aslında, ilkin dünyada bulunan koşullar güneş sistemimizde ve evrende, başka bir yerde bulunabilirdi ya da şu an bulunmaktadır. Bu olasılık bilim insanlarını yaşamın dünyada olduğu gibi, uzaydaki diğer yapılardan da kökenlenip kökenlenmediği sorusuna götürmüştür.

### Yaşam suda başlamıştır

Bölüm 2 ve bu bölümün başlarında belirttiğimiz gibi, suyun varlığı bildiğimiz yaşam için bir ön gerekliliktir. Astronomlar güneş sistemimizin 4.6 milyar yıl önce oluşmaya başladığına;

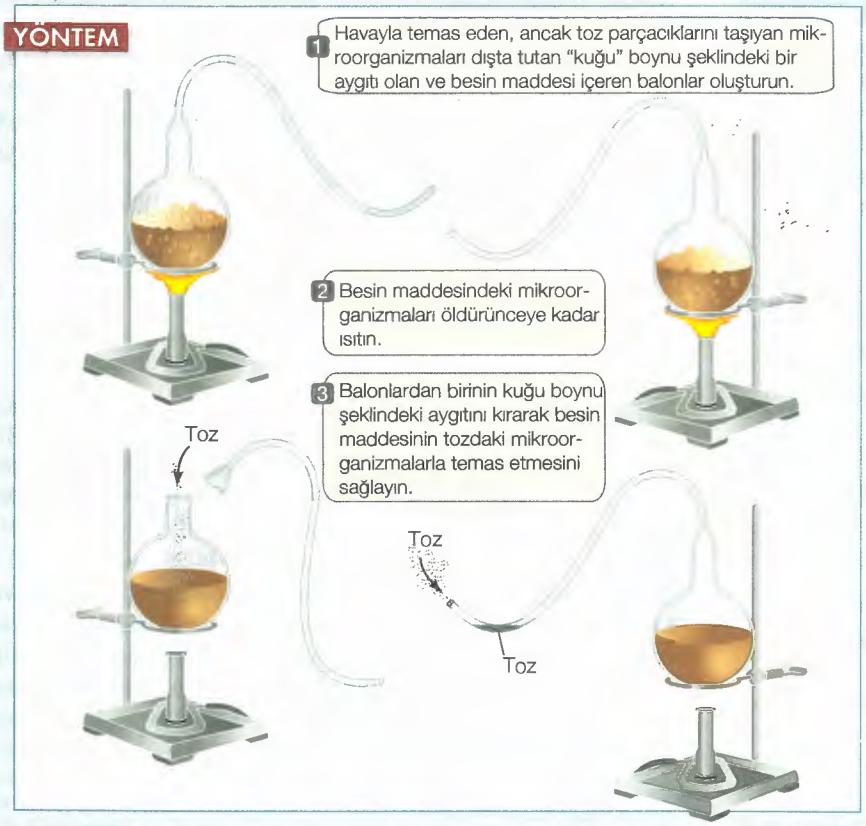
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 4.7 Canlıların Kendiliğinden Oluştuğu Düşüncesinin Çürütülmesi

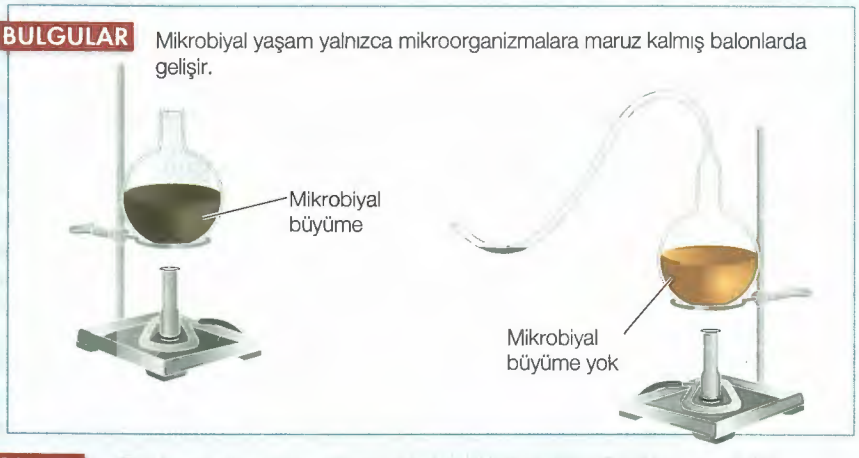
Kendiliğinden oluşumu çürüten önceki deneyler, bolluk ve çeşitlilikleri bilinen, ancak yaşam süreçleri bilinmeyen mikroorganizmalarla ilgili soruyu yanıtlamak için yapılmıştır. Louis Pasteur'ün klasik deneyleri, mikroorganizmaların kendiliğinden oluştuğu fikrini çürütmüştür.

**HİPOTEZ** **Mikroorganizmalar yalnızca diğer mikroorganizmalardan oluşurlar ve kendiliklerinden oluşmazlar.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR** Mikrobiyal yaşam yalnızca mikroorganizmalara maruz kalmış balonlarda gelişir.




**SONUÇ** **Bütün canlılar daha önceki canlılardan gelişir. Canlı olmayan bir ortamda canlı oluşmaz.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz

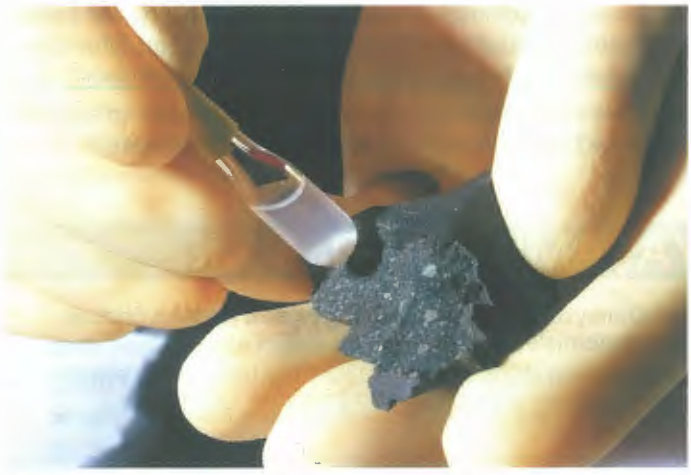
o tarihte bir yıldızın güneşi ve gezegen benzeri yaklaşık 500 yapıyı oluşturmak üzere patladıktan sonra büzüldüğüne inanmaktadır. Bu gezegenimsi yapılar Dünya ve Mars dahil, daha içte yer alan gezegenleri oluşturmak için birbirleri ile çarpışmışlardır. Dünyada yaşamın varlığını gösteren ilk kimyasal sinyalin yaklaşık 4 milyar yıl önce ortaya çıktığı söylenebilir. Dolayısıyla, Dünya'daki kimyasal koşulların yaşam için tam uygun hale gelmesi 600 milyon yıl almıştır. Bu jeolojik çağ Hadean olarak isimlendirilir. Bu koşullar arasında suyun varlığı anahtar özellik taşır.

Eski Dünya'nın atmosferinde olasılıkla bol su bulunmaktaydı. Ancak, yeni gezegen sıcak olmasının yanında su, buhar formunda atmosfere saçılmıştı. Dünya soğudukça, su Dünya yüzeyinde yoğunlaşabildi -ancak, o suyun kaynağı neresiydi? Günümüzde kabul edilen bir görüşe göre, kuyrukluyıldızlar (Gezegenler oluştuğundan beri güneşi yörüngesinde tutan gevşek toz ve buz yığınları) tekrar tekrar Dünya'ya ve Mars'a çarparak, bu gezegenlere sadece suyu değil, azot gibi yaşamın diğer bileşenlerini de getirmişti.

Gezegenler soğuyup kabuklarındaki kimyasallar suda çözündükçe, basit kimyasal reaksiyonlar gerçekleşmiş olabilir. Bu reaksiyonların bazıları, yaşamı ortaya çıkarmış olabilir. Ancak, büyük kuyrukluyıldız ve göktaşlarının etkileri sonucu büyük miktarda enerji açığa çıktığı düşünülmektedir. Açığa çıkan bu enerjinin, okyanusları kaynama derecesine kadar ısıtarak, ilk oluşan yaşamı ortadan kaldırmış olabileceği belirtilmektedir. Sonuçta, Dünya üzerinde, bu büyük etkiler yatışmış ve yaşam yaklaşık 3.8 ile 4 milyar yıl önce tutunacak yer bulmuştur. O dönemden bu yana dünyada yaşam süregelmektedir. Mars ve gökyüzündeki diğer bazı yapıların jeolojik geçmişleri benzerlik göstermektedir. Bu yapılarda geçmişte yaşam bulunma olasılığı vardır ya da şu an bulunmaktadır. Viking ve Phoenix uzay araçlarını Mars'a göndermenin nedeni bu olasılığın araştırılmasıdır.

### Yaşam Dünya dışından gelmiş olabilir

1969'da karşılaşılan dikkat çeken bir olay, uzaydan gelen bir meteoritin Dünya'da yaşama özgü molekülleri uzaydan taşıdığını göstermiştir. O yılın 28 Eylül'ünde bir meteoritin parçaları Avustralya'da Murchison kasabasının çevresine düşmüştür. Dünya kökenli bir bulaşmayı önlemek için, eldiven



**4.8 Murchison Göktaşı** 1969'da Avustralya'ya düşen göktaşının bir parçası, içinde su bulunan bir deney tüpüne konmuştur. Amino asitler, nükleotid bazları, ve şekerler dahil, kayaçtaki çözünebilir moleküller suda çözünmüşlerdir. Dünya'daki bir maddeden bulaşma olmasını önlemek için plastik eldiven ve steril cihazlar kullanılmıştır.

kullanan bilim insanları kayacın küçük parçalarını hemen tıraşlamış ve bir deney tüpüne koymuştur. Daha sonra da suda çözündürmüşlerdir (**Şekil 4.8**). Araştırıcılar, pürinler, pirimidinler, şekerler ve on amino asit dahil, yaşama özgü bir dizi molekül bulmuştur.

Bu moleküller gerçekten göktaşının bir parçası olarak uzaydan mı gelmiştir, yoksa kayaç dünya üzerine düştükten sonra oradan mı alınmışlardır? Bu molekülerin dünyadan bulaşmadığına inanmamız için bazı nedenler bulunmaktadır.

- Bilim insanları bulaşmayı önlemek için çok dikkatli çalışmışlardır. Eldiven ve steril cihazlar kullanmışlar, kayacın yüzeyinin altından parçalar almışlar ve çalışmalarını kayaç düşer düşmez (Dünya'daki organizmaların örneklere bulaşmadığını umuduyla) hemen yapmışlardır.
- Dünyadaki canlı organizmalarda bulunan amino asitler sol ellidir (bakınız Şekil 3.2). Göktaşındaki amino asitler sağ ve sol elli formların bir karışımından oluşmakla birlikte, sol elli olanlar biraz daha ağır basmaktaydı. Dolayısıyla, göktaşındaki amino asitlerin Dünya'daki bir canlı organizmadan gelmiş olma olasılığı bulunmuyordu.
- Bölüm 2'nin başındaki açılış hikayesinde, bir canlı organizmada izotopların oranının, organizmanın içinde yaşadığı ortamdaki izotop oranını yansıttığını açıklamıştık. Göktaşındaki şekerlerde bulunan karbon ve hidrojenin izotop oranları, Dünya'da bulunan o elementlerin oranlarından farklıydı.

Antarktika'da, 1984'te, bir çeşit beysbol topu büyüklüğünde, bilgi sağlayıcı başka bir göktaşı bulunmuştur. ALH 84001 isimli bu göktaşının Mars'tan geldiği bilinmekteydi. Çünkü kayacın içindeki gazların bileşimi, Dünya atmosferininkinden çok farklı olan, Mars'ın atmosferindeki gazlarınki ile aynıydı. Radyoaktivite ile yapılan yaş tayini ve mineral analizleri, ALH 84001'in 4.5 milyar yıl yaşında olduğunu ve 16 milyon yıl önce Mars'ın yüzeyinden patlama ile koptuğunu göstermektedir. Dünyaya ise yaklaşık 13.000 yıl önce, yani nispeten yeni ulaşmıştır.

Bilim insanları Mars'tan gelen göktaşına yüzeyinin altında suyun tutulduğunu bulmuşlardır. Bu buluş onları şaşırtmamıştır. Daha önce Mars'ın yüzeyinde yapılan gözlemler bir zamanlar Mars'ta bol su bulunduğunu göstermiştir (bakınız bölümün başındaki hikaye). Su yaşam için zorunlu olduğundan, bilim insanları meteoritin yaşama ait diğer bazı izleri taşıyıp taşımadığını sorgulamışlardır. Yapılan analizler canlı sistemlerle ilişkili iki madde bulunduğunu göstermiştir. Birincisi, polisiklik aromatik hidrokarbonlar olarak isimlendirilen, karbonlu moleküller az, ancak kesin bir şekilde bulunmaktaydı; bu maddeler canlı organizmalar tarafından üretilebilmektedir. İkincisi, kayacın iç kısmında, bir demir oksit minerali olan magnetit kristalleri bulunmuştur. Magnetit, pekçok canlı organizma tarafından yapılabilmektedir.

Uzaydan Dünya'ya, yalnızca, yaşamın kimyasal izlerini taşıdığı gösterilen ALH 84001 ve Murchison isimli göktaşları ulaşmamıştır. Bu tür moleküllerin kayaçlarda bulunuşları bu kayaçların önceleri yaşamı barındırdığını gösterir, ancak Dünya'ya ulaşan kayaçlarda canlı organizmaların yaşadığını kanıtlamaz. Bilim insanlarının çoğu, bir organizmanın, Dünya'nın atmosferinden geçerek şiddetli ısıya maruz kalan ve binlerce yıl uzayda yolculuk yapan bir göktaşında canlı kalabileceğine inanmakta zorlanmaktadır. Ancak, bazı kanıtlara göre, göktaşlarının iç kısmındaki ısı çok şiddetli değildir. Zayıf manyetikleştirilmiş bir kayaç ısıtılınca, o kayaç kendi manyetik alanını çevresindeki manyetik alan ile bütünleştirmek için değiştirir. Dünya'nın güçlü manyetik alanında ALH 84001'de bu gerçekleşmiş ve gezegenimize yaklaştıkça göktaşını etkilemiş olabilir.

Dikkatli yapılan ölçümler, yeniden yönelimin meteoritin yüzeyinde gerçekleştiğini, ancak iç kısmında oluşmadığını göstermiştir. Kaliforniya Teknoloji Enstitüsü'nden Benjamin Veiss ve Joseph Kirschvink isimli, bu ölçümleri alan bilim insanları, ALH 84001'in iç kısmının sıcaklığının Dünya atmosferine girdiğinde asla 40°C'nin üstüne çıkmadığı sonucuna varmışlardır. Bu durum, canlı organizmaların gezegenler arasında uzun yolculuklar yapabileceklerini göstermektedir.

### Prebiyotik sentez deneyleri, ilkin Dünya'yı model alır

Güneş sistemindeki diğer yapılarda su bulunmaktadır ya da bir zamanlar bulunmaktaydı. Dünya'daki yaşamın orijinal yapı taşları olan basit moleküllerin kaynağı olasılıkla bir göktaşıydı. Ancak, Dünya'da yaşamın kökeni ile ilgi ikinci kuram **kimyasal evrimdir.** Buna göre, ilkin Dünya'daki koşullar bu basit moleküllerin oluşumunu (prebiyotik sentez) ve bu moleküller de yaşam formlarının oluşmasını sağlamıştır. Bilim insanları, hem fiziksel (sıcak ya da soğuk) hem de kimyasal (o süreçte var olması olası elementlerin karışım ve değişik oranlarını yeniden oluşturarak) olmak üzere, ilkel koşuları yeniden oluşturmayı denemişlerdir.

**SICAK KİMYA** Okyanusların ve göllerin tabanındaki sedimanlarda molibden ve renyum gibi iz metallerin miktarları, sudaki ve suyun üstündeki oksijen gazı ($O_2$) miktarı ile doğrudan orantılıdır. Yaşı belli olan sedimanlardaki cevherler üzerinde yapılan ölçümler, bu nadir metallerin 2.5 milyar yıl öncesine kadar var olmadıklarını göstermiştir. Bu ve diğer kanıtlar Dünya'nın ilk oluşan atmosferinde az miktarda oksijen bulunduğunu göstermektedir. Oksijen gazının, tek hücreli yaşam formlarının yaptığı fotosentezin bir yan ürünü olarak yaklaşık 2.5 milyar yıl önce birikim gösterdiği düşünülmektedir; günümüzde atmosferdeki oksijen oranı yüzde 21'dir.

Chicago Üniversitesi'nden Stanley Miller ve Harold Urey, 1950'lerde, deneysel bir "atmosfer" oluşturmuşlardır. Bu atmosfer Dünyanın ilk atmosferinde bulunduğu düşünülen gazları içermekteydi: hidrojen gazı, amonyak, metan gazı ve su buharı. Araştırıcılar kimyasal reaksiyonları yürütmek için enerji kaynağı olarak bir şimşek oluşturmak için bu gazların içinden bir elektrik akımı geçirmişlerdir. Daha sonra, gazların yoğunlaşması ve sulu bir çözeltide ya da "okyanusta" toplanması için sistemi soğutmuşlardır (**Şekil 4.9**). Sürekli olarak çalıştırıldıktan birkaç gün sonra, bu sistemin, amino asitler, pürinler ve pirimidinler -yaşamın diğer bazı yapı taşları- dahil, çok sayıda kompleks molekül içerdiğini gözlemişlerdir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 4.2**
• **Prebiyotik Moleküllerin Sentezi**

Bu deneyin sonuçları, Dünya ve evrende başka bir yerde yaşamın kimyasal kökeni ile ilgili spekülasyonları dikkate alındığında, büyük bir önem taşımaktaydı. Bu deneyden sonra, on yıllarca deneysel çalışmalar ve kritik değerlendirmeler yapılmıştır. Bu deneyler, Milller ve Urey'in kullandığı koşullarda, yaşamın çok sayıda küçük moleküllerden oluşan yapıtaşlarının üretilebileceğini göstermiştir:

- DNA ve RNA'da bulunan beş bazın tamamı (yani, A, T, C, G ve U)
- Protein sentezinden kullanılan 20 amino asidin 17'si
- 3 - 6 karbonlu şekerler

Bununla birlikte, bu deneylerde beş karbonlu şeker olan riboz oluşmamıştır.

Bilimde, bir deney ve elde edilen bulgular tekrarlanabilmeli, yeniden yorumlanabilmeli ve daha fazla bilgi biriktikçe, tekrar süzgeçten geçirilmelidir. Miller-Urey'in bulguları, bu tür bazı düzeltmeler geçirmiştir.

Canlılarda amino asitler her zaman L-izomerleridir (bakınız Şekil 3.2 ve s. 43). Ancak, Miller ve Urey'in deneylerinde D- ve L-izomerlerinin bir karışımı oluşmuştur. Son yapılan deneyler, doğal süreçlerin, karışımdaki L-amino asitlerini seçtiğini göstermiştir. Bazı mineraller, özellikle kalsit bazlı kayaçlar, seçici olarak D-ya da L-amino asitleri bağlayan, özgün bir kristal yapıya sahiptir. Bu tür kayaçlar, ilkin Dünyada bol miktarda bulunmaktaydı. Bu bize, her iki tip amino asit oluşmasına karşın, belirli kayaçlara bağlanma olgusunun D-amino asitleri ortadan kaldırmış olabileceğini düşündürmektedir. (ilginç olanı, Murchison isimli göktaşı gibi bazı göktaşları da bu seçiciliktedir.).

Dünya'nın başlangıçtaki atmosferine ilişkin düşünceler Miller ve Urey'in deneylerinden günümüze değişmiştir. 4 mil-

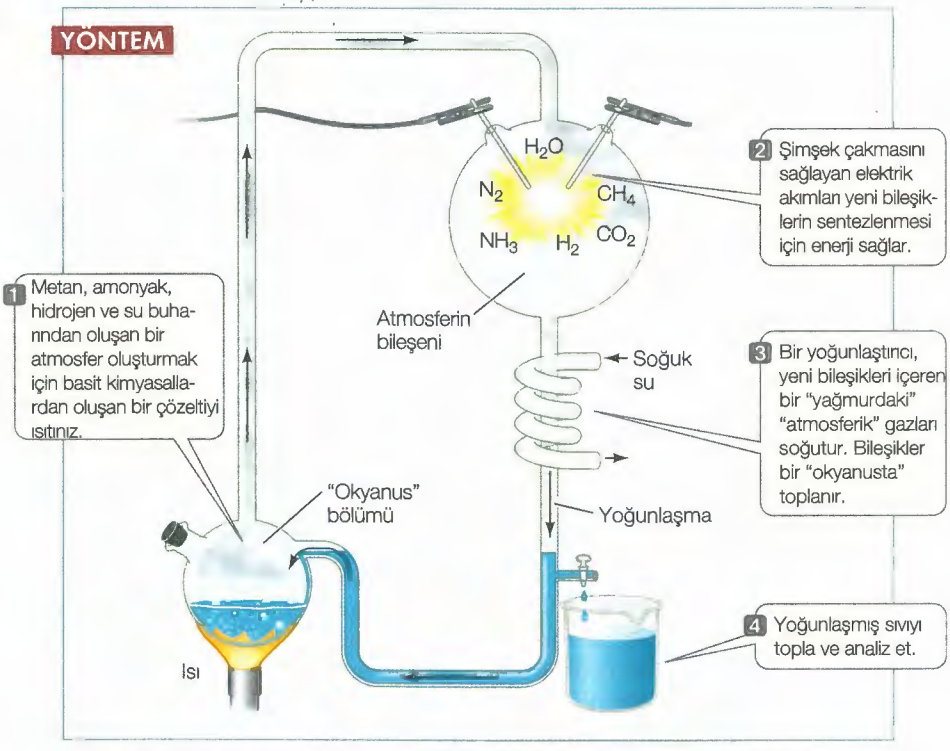
## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 4.9 Miller ve Urey, Deneysel bir Atmosferde Prebiyotik (canlılık öncesi) Molekülleri Sentezlemişlerdir

Araştırmacılar, ilkin Dünya'nın atmosfer koşullarına ilişkin bilgi birikimiyle, bu koşulların organik moleküllerin oluşmasını sağlayıp sağlamadığını görmek için bir deney tasarlamışlardır.

**HİPOTEZ** **Organik kimyasal bileşikler ilksel Dünya'nın atmosferine benzeyen koşullar altında üretilebilir.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR**



Yoğunlaşmış sıvıdaki reaksiyonlar sonucunda pürinler, pirimidinler ve amino asitler dahil, organik kimyasal bileşikler üretilmiştir.

**SONUÇ** **Yaşamın yapıtaşları olası bir ilkel Dünya atmosferinde oluşturulmuş olabilir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Eğer bu deneyde "atmosferde" $O_2$ bulunmuş olsaydı neyin gerçekleşmesini beklerdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

yar yıl önce, karbon dioksit ($CO_2$), azot ($N_2$), hidrojen sülfür ($H_2S$) ve kükürt dioksitin ($SO_2$) atmosfere karışmasına neden olan büyük volkanik patlamaların oluştuğunu gösteren çok sayı da kanıt bulunmaktadır. Orijinal deneyde kullanılanların yanında, bu gazların kullanıldığı deneylerde, daha çeşitli moleküllerin üretilebilmiştir. Bu deneylerde;

- Vitamin B6, pantotenik asit (koenzim A'nın bir bileşeni) ve nikotinamid (enerji metabolizmasında yer alan NAD'ın bir parçası).
- Süksinik ve laktik asitler (aynı zamanda enerji metabolizmasında yer alan) gibi karboksilik asitler ve yağ asitleri gibi.
- Kanıtı uzayda bulunan ve formaldehit gazından (HCHO) oluşabilen, anahtar özellikteki bir bileşen, yani riboz oluşmuştur.

**SOĞUK KİMYASI** Stanley Miller, uzun süren bir deney yapmıştır. Bu deneyde elektrik akımı kullanmamıştır. 1972'de, deney tüplerine amonyak gazı, su buharı ve ilkin Dünya'da oluştuğu düşünülen, başka bir molekül, yani siyanürü (HCN) koymuştur. Sonuçları etkileyebilecek bulaşıcı madde ya da organizmaların bulunmadığını test ettikten sonra, tüplerin üstünü kapatmış ve Jupiter'in aylarından biri olan Europa'da ki bir sıcaklık olan -100°C'ye kadar soğutmuştur. Araştırıcı 25 yıl sonra tüpleri açtığında, amino asitlerin ve nükleotid bazlarının oluştuğunu bulmuştur. Bu deneyde, buzun içindeki sıvı su cepleri, açık olarak, başlangıç maddelerinin yüksek derişimlerde birikmesini sağlamış; bu da kimyasal reaksiyonları hızlandırmıştır. Bu deney, eski Dünya, Mars, Europa ve Anceladus'ta (Satürn'ün aylarından biri; uydu fotoğrafları bu ayın iç kısımlarında sıvı su gayzerleri olduğunu göstermiştir) bulunan buzun içindeki soğuk suyun basit canlı sistemlerinin oluşması için gerekli moleküllerin prebiyotik (canlılık öncesi) sentezi için uygun bir ortam sağlayabileceğini göstermesi yönünden çok önemlidir.

## 4.2 ÖZET

**Canlılar, kendiliğinden oluşum ile tekrar tekrar ortaya çıkmaz. Bunun yerine, kendinden önceki bir canlıdan köken alır. Su, yaşamın ortaya çıkışı için önemli bir maddedir. Dünya'ya inen göktaşları yaşamın dünya dışından geldiğine ilişkin bazı kanıtlar sağlamıştır. Prebiyotik kimyasal sentez deneyleri, ilkel Dünya koşullarında canlılardaki basit moleküllerin oluştuğu düşüncesini desteklemiştir.**

- Redi ve Pasteur'ün deneylerinin kendiliğinden oluşumu nasıl çürüttüğünü açıklayınız. Bakınız s. 65 ve Şekil 4.7
- Yaşamın güneş sistemindeki diğer yapılardan kökenlendiği ile ilgili kanıtlar nelerdir? Bakınız ss. 66-67
- Miller-Urey'in deneyinin önemi nedir, ne bulmuşlardır, ne tür kısıtlamalar vardır? Bakınız s. 68 ve Şekil 4.9

Eski Dünya ortamına özgü koşullarının kullanıldığı kimyasal deneyler, canlıları özgü polimerleri (proteinler) oluşturan monomerlerin (amino asitler gibi) ortaya çıkması ile ilgili bir fikir verir. Bu polimerler, eski Dünya'da nasıl oluşmuşlardır?

# 4.3 Yaşamın Büyük Molekülleri Nasıl Oluştu?

Miller-Urey'inki ve daha sonraki deneyler, ilkel Dünya'da baskın koşullar altında yaşamın temel yapıtaşlarının oluşabileceğini göstermiştir. Dünya'daki yaşamın kökeni ile ilgili genel bir kuramın oluşturulması ve desteklenmesinde bir sonraki basamak, bu monomerlerden polimerlerin nasıl oluştuğunun açıklanmasıdır.

### Kimyasal evrim polimerleşmeyi sağlamış olabilir

Bilim insanları polimerlerin oluşabilecekleri koşulların benzerini yapmak için bir dizi model kullanmıştır. Bu sistemlerin her biri bazı gözlemlere ve spekülasyonlara dayanmaktadır:

- Pudra benzeri kil gibi *katı mineral yüzeyleri*, büyük yüzey alanlarına sahiptir. Bilim insanları kil içindeki silikatların ilk oluşan karbon bazlı moleküllerin oluşumunda katalitik bir (reaksiyonları hızlandıran) etki yaptığını öne sürmüştür.
- Yerkabuğunun altından sıcak suyun çıktığı okyanus derinlerindeki *hidrotermal yanardağ ağızlarında* oksijen gazı bulunmaz. Bu tür yerlerde demir ve nikel gibi metaller bulunur. Oksijen yokluğunda yapılan laboratuvar deneylerinde, bu metallerin amino asitlerin polipeptidlere polimerleşmesini katalizledikleri gösterilmiştir.
- Okyanus kıyılarındaki *sıcak havuzlar*, buharlaşmayla, monomerlerin derişimini polimerleşmeyi sağlayacak ("primordiyal çorba" hipotezi) noktaya kadar artırmış olabilir.

İlk kimyasal evrim hangi yolla oluşmuş olursa olsun, monomerlerin ve polimerlerin oluşmasını sağlamıştır. Bu monomerlerin ve polimerlerin genel yapıları olasılıkla aynı kalmış ve milyarlarca yıl iş görmüştür.

### Nükleik asitlerin, proteinlerin ve kompleks kimyasının oluşması ile ilgili iki kuram bulunmaktadır

Bu bölümün başlarında, nükleik asitlerin bir kuşaktan diğerine aktarılan, bilgilendirici moleküller olarak oynadıkları kilit rol anlatılmıştır. Ayrıca, DNA'nın, sonradan translasyonla proteinleri oluşturan RNA'yı oluşturmak için nasıl transkripsiyon geçirdiğini de açıklamıştık (bakınız Şekil 4.5). Bölüm 3'te, biyokimyasal dönüşümleri hızlandıran katalizörler olarak, proteinlerin rolü anlatılmaktadır (bakınız Kısım 3.2). Mevcut yaşam formlarında, nükleik asitler ve proteinler yaşamın sürmesi için birbirine gereksinim duyarlar. Bu, yaşamın kökeni için, civciv-yumurta ya da yumurta-civciv problemini doğurur. Hangisi önce oluşmuştur, kalıtım maddesi mi (nükleik asitler mi) yoksa proteinler mi? Bu konuda iki düşünce bulunmaktadır. Bunlardan biri, ardışık katalitik değişikliklerin (ilkel metabolizma) önce oluştuğunu, diğeri ise, nükleik asitlerin kendilerini çoğaltmalarının (replikasyon) metabolizmadan önce gerçekleştiğini savunur (Şekil 4.10).

**İLK ÖNCE KİMYASAL DEĞİŞİKLİKLER (METABOLİZMA) OLUŞMUŞTUR** Bu modele göre, yaşam çok küçük damlacıklar ya da bölmeler halinde başlamıştır. Bu damlacıklar ve bölmeler içerdikleri maddeleri biriktirmişler ve dış ortamdan ayırmışlar-

Chicago Üniversitesi'nden Stanley Miller ve Harold Urey, 1950'lerde, deneysel bir "atmosfer" oluşturmuşlardır. Bu atmosfer Dünyanın ilk atmosferinde bulunduğu düşünülen gazları içermekteydi: hidrojen gazı, amonyak, metan gazı ve su buharı. Araştırıcılar kimyasal reaksiyonları yürütmek için enerji kaynağı olarak bir şimşek oluşturmak için bu gazların içinden bir elektrik akımı geçirmişlerdir. Daha sonra, gazların yoğunlaşması ve sulu bir çözeltide ya da "okyanusta" toplanması için sistemi soğutmuşlardır (**Şekil 4.9**). Sürekli olarak çalıştırıldıktan birkaç gün sonra, bu sistemin, amino asitler, pürinler ve pirimidinler -yaşamın diğer bazı yapı taşları- dahil, çok sayıda kompleks molekül içerdiğini gözlemişlerdir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 4.2**
• **Prebiyotik Moleküllerin Sentezi**

Bu deneyin sonuçları, Dünya ve evrende başka bir yerde yaşamın kimyasal kökeni ile ilgili spekülasyonları dikkate alındığında, büyük bir önem taşımaktaydı. Bu deneyden sonra, on yıllarca deneysel çalışmalar ve kritik değerlendirmeler yapılmıştır. Bu deneyler, Milller ve Urey'in kullandığı koşullarda, yaşamın çok sayıda küçük moleküllerden oluşan yapıtaşlarının üretilebileceğini göstermiştir:

- DNA ve RNA'da bulunan beş bazın tamamı (yani, A, T, C, G ve U)
- Protein sentezinden kullanılan 20 amino asidin 17'si
- 3 - 6 karbonlu şekerler

Bununla birlikte, bu deneylerde beş karbonlu şeker olan riboz oluşmamıştır.

Bilimde, bir deney ve elde edilen bulgular tekrarlanabilmeli, yeniden yorumlanabilmeli ve daha fazla bilgi biriktikçe, tekrar süzgeçten geçirilmelidir. Miller-Urey'in bulguları, bu tür bazı düzeltmeler geçirmiştir.

Canlılarda amino asitler her zaman L-izomerleridir (bakınız Şekil 3.2 ve s. 43). Ancak, Miller ve Urey'in deneylerinde D- ve L-izomerlerinin bir karışımı oluşmuştur. Son yapılan deneyler, doğal süreçlerin, karışımdaki L-amino asitlerini seçtiğini göstermiştir. Bazı mineraller, özellikle kalsit bazlı kayaçlar, seçici olarak D-ya da L-amino asitleri bağlayan, özgün bir kristal yapıya sahiptir. Bu tür kayaçlar, ilkin Dünyada bol miktarda bulunmaktaydı. Bu bize, her iki tip amino asit oluşmasına karşın, belirli kayaçlara bağlanma olgusunun D-amino asitleri ortadan kaldırmış olabileceğini düşündürmektedir. (ilginç olanı, Murchison isimli göktaşı gibi bazı göktaşları da bu seçiciliktedir.).

Dünya'nın başlangıçtaki atmosferine ilişkin düşünceler Miller ve Urey'in deneylerinden günümüze değişmiştir. 4 mil-

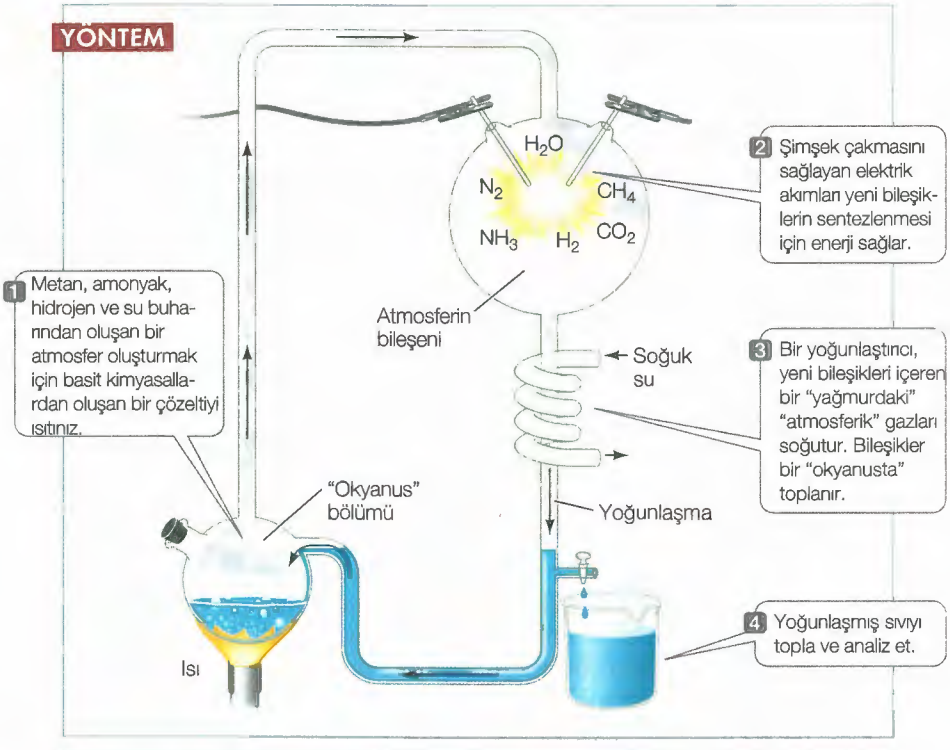
## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 4.9 Miller ve Urey, Deneysel bir Atmosferde Prebiyotik (canlılık öncesi) Molekülleri Sentezlemişlerdir

Araştırmacılar, ilkin Dünya'nın atmosfer koşullarına ilişkin bilgi birikimiyle, bu koşulların organik moleküllerin oluşmasını sağlayıp sağlamadığını görmek için bir deney tasarlamışlardır.

**HİPOTEZ** **Organik kimyasal bileşikler ilksel Dünya'nın atmosferine benzeyen koşullar altında üretilebilir.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR**



Yoğunlaşmış sıvıdaki reaksiyonlar sonucunda pürinler, pirimidinler ve amino asitler dahil, organik kimyasal bileşikler üretilmiştir.

**SONUÇ** **Yaşamın yapıtaşları olası bir ilkel Dünya atmosferinde oluşturulmuş olabilir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Eğer bu deneyde "atmosferde" $O_2$ bulunmuş olsaydı neyin gerçekleşmesini beklerdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

yar yıl önce, karbon dioksit ($CO_2$), azot ($N_2$), hidrojen sülfür ($H_2S$) ve kükürt dioksitin ($SO_2$) atmosfere karışmasına neden olan büyük volkanik patlamaların oluştuğunu gösteren çok sayı da kanıt bulunmaktadır. Orijinal deneyde kullanılanların yanında, bu gazların kullanıldığı deneylerde, daha çeşitli molekülerin üretilebilmiştir. Bu deneylerde;

- Vitamin B6, pantotenik asit (koenzim A'nın bir bileşeni) ve nikotinamid (enerji metabolizmasında yer alan NAD'ın bir parçası).
- Süksinik ve laktik asitler (aynı zamanda enerji metabolizmasında yer alan) gibi karboksilik asitler ve yağ asitleri gibi.
- Kanıtı uzayda bulunan ve formaldehit gazından (HCHO) oluşabilen, anahtar özellikteki bir bileşen, yani riboz oluşmuştur.

**SOĞUK KİMYASI** Stanley Miller, uzun süren bir deney yapmıştır. Bu deneyde elektrik akımı kullanmamıştır. 1972'de, deney tüplerine amonyak gazı, su buharı ve ilkin Dünya'da oluştuğu düşünülen, başka bir molekül, yani siyanürü (HCN) koymuştur. Sonuçları etkileyebilecek bulaşıcı madde ya da organizmaların bulunmadığını test ettikten sonra, tüplerin üstünü kapatmış ve Jupiter'in aylarından biri olan Europa'da ki bir sıcaklık olan -100°C'ye kadar soğutmuştur. Araştırıcı 25 yıl sonra tüpleri açtığında, amino asitlerin ve nükleotid bazlarının oluştuğunu bulmuştur. Bu deneyde, buzun içindeki sıvı su cepleri, açık olarak, başlangıç maddelerinin yüksek derişimlerde birikmesini sağlamış; bu da kimyasal reaksiyonları hızlandırmıştır. Bu deney, eski Dünya, Mars, Europa ve Anceladus'ta (Satürn'ün aylarından biri; uydu fotoğrafları bu ayın iç kısımlarında sıvı su gayzerleri olduğunu göstermiştir) bulunan buzun içindeki soğuk suyun basit canlı sistemlerinin oluşması için gerekli moleküllerin prebiyotik (canlılık öncesi) sentezi için uygun bir ortam sağlayabileceğini göstermesi yönünden çok önemlidir.

## 4.2 ÖZET

**Canlılar, kendiliğinden oluşum ile tekrar tekrar ortaya çıkmaz. Bunun yerine, kendinden önceki bir canlıdan köken alır. Su, yaşamın ortaya çıkışı için önemli bir maddedir. Dünya'ya inen göktaşları yaşamın dünya dışından geldiğine ilişkin bazı kanıtlar sağlamıştır. Prebiyotik kimyasal sentez deneyleri, ilkel Dünya koşullarında canlılardaki basit moleküllerin oluştuğu düşüncesini desteklemiştir.**

- Redi ve Pasteur'ün deneylerinin kendiliğinden oluşumu nasıl çürüttüğünü açıklayınız. Bakınız s. 65 ve Şekil 4.7
- Yaşamın güneş sistemindeki diğer yapılardan kökenlendiği ile ilgili kanıtlar nelerdir? Bakınız ss. 66-67
- Miller-Urey'in deneyinin önemi nedir, ne bulmuşlardır, ne tür kısıtlamalar vardır? Bakınız s. 68 ve Şekil 4.9

Eski Dünya ortamına özgü koşullarının kullanıldığı kimyasal deneyler, canlıları özgü polimerleri (proteinler) oluşturan monomerlerin (amino asitler gibi) ortaya çıkması ile ilgili bir fikir verir. Bu polimerler, eski Dünya'da nasıl oluşmuşlardır?

# 4.3 Yaşamın Büyük Molekülleri Nasıl Oluştu?

Miller-Urey'inki ve daha sonraki deneyler, ilkel Dünya'da baskın koşullar altında yaşamın temel yapıtaşlarının oluşabileceğini göstermiştir. Dünya'daki yaşamın kökeni ile ilgili genel bir kuramın oluşturulması ve desteklenmesinde bir sonraki basamak, bu monomerlerden polimerlerin nasıl oluştuğunun açıklanmasıdır.

### Kimyasal evrim polimerleşmeyi sağlamış olabilir

Bilim insanları polimerlerin oluşabilecekleri koşulların benzerini yapmak için bir dizi model kullanmıştır. Bu sistemlerin her biri bazı gözlemlere ve spekülasyonlara dayanmaktadır:

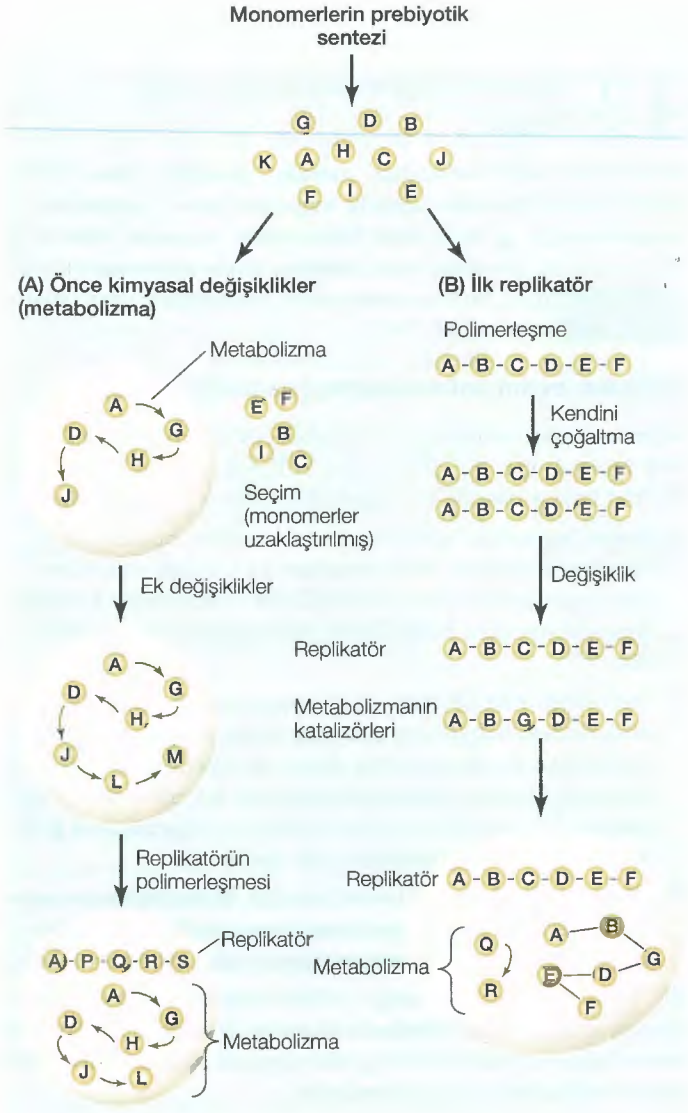
- Pudra benzeri kil gibi *katı mineral yüzeyleri*, büyük yüzey alanlarına sahiptir. Bilim insanları kil içindeki silikatların ilk oluşan karbon bazlı moleküllerin oluşumunda katalitik bir (reaksiyonları hızlandıran) etki yaptığını öne sürmüştür.
- Yerkabuğunun altından sıcak suyun çıktığı okyanus derinlerindeki *hidrotermal yanardağ ağızlarında* oksijen gazı bulunmaz. Bu tür yerlerde demir ve nikel gibi metaller bulunur. Oksijen yokluğunda yapılan laboratuvar deneylerinde, bu metallerin amino asitlerin polipeptidlere polimerleşmesini katalizledikleri gösterilmiştir.
- Okyanus kıyılarındaki *sıcak havuzlar*, buharlaşmayla, monomerlerin derişimini polimerleşmeyi sağlayacak ("primordiyal çorba" hipotezi) noktaya kadar artırmış olabilir.

İlk kimyasal evrim hangi yolla oluşmuş olursa olsun, monomerlerin ve polimerlerin oluşmasını sağlamıştır. Bu monomerlerin ve polimerlerin genel yapıları olasılıkla aynı kalmış ve milyarlarca yıl iş görmüştür.

### Nükleik asitlerin, proteinlerin ve kompleks kimyasının oluşması ile ilgili iki kuram bulunmaktadır

Bu bölümün başlarında, nükleik asitlerin bir kuşaktan diğerine aktarılan, bilgilendirici moleküller olarak oynadıkları kilit rol anlatılmıştır. Ayrıca, DNA'nın, sonradan translasyonla proteinleri oluşturan RNA'yı oluşturmak için nasıl transkripsiyon geçirdiğini de açıklamıştık (bakınız Şekil 4.5). Bölüm 3'te, biyokimyasal dönüşümleri hızlandıran katalizörler olarak, proteinlerin rolü anlatılmaktadır (bakınız Kısım 3.2). Mevcut yaşam formlarında, nükleik asitler ve proteinler yaşamın sürmesi için birbirine gereksinim duyarlar. Bu, yaşamın kökeni için, civciv-yumurta ya da yumurta-civciv problemini doğurur. Hangisi önce oluşmuştur, kalıtım maddesi mi (nükleik asitler mi) yoksa proteinler mi? Bu konuda iki düşünce bulunmaktadır. Bunlardan biri, ardışık katalitik değişikliklerin (ilkel metabolizma) önce oluştuğunu, diğeri ise, nükleik asitlerin kendilerini çoğaltmalarının (replikasyon) metabolizmadan önce gerçekleştiğini savunur (Şekil 4.10).

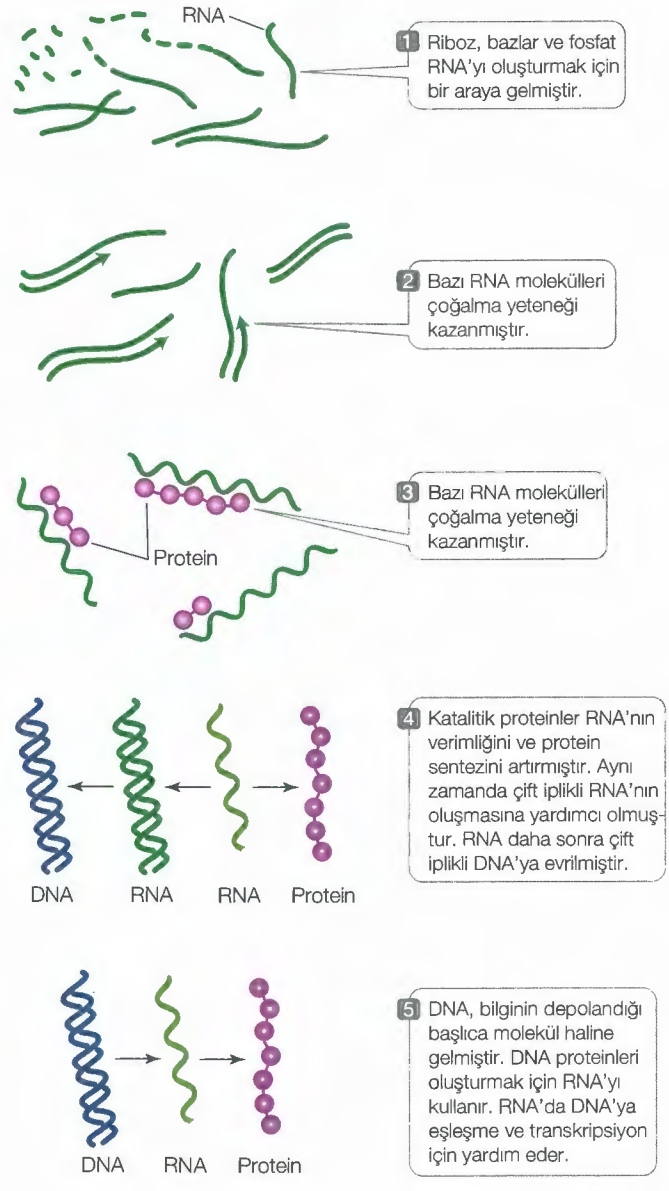
**İLK ÖNCE KİMYASAL DEĞİŞİKLİKLER (METABOLİZMA) OLUŞMUŞTUR** Bu modele göre, yaşam çok küçük damlacıklar ya da bölmeler halinde başlamıştır. Bu damlacıklar ve bölmeler içerdikleri maddeleri biriktirmişler ve dış ortamdan ayırmışlar-



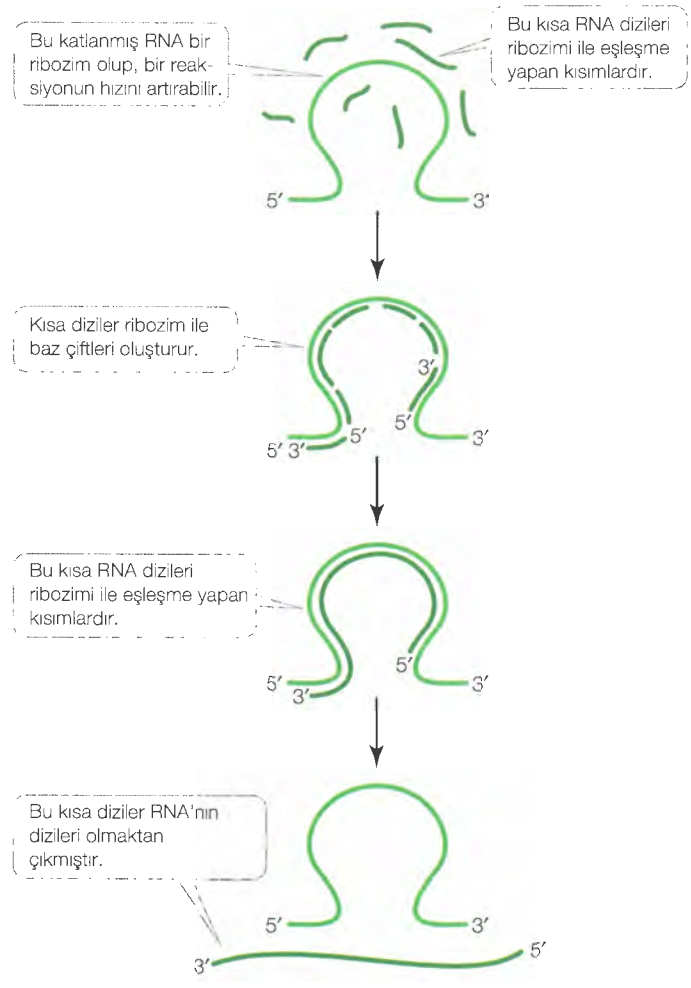

**4.10 Yaşama Giden İki Yol** Biyologlar, basit monomerlerin biyolojik işlevler görebilecek, kendini çoğaltan sistemler oluşturabildikleri iki yol bulunduğunu öne sürmüşlerdir. (A) Önce kimyasal değişikliklerin (metabolizma) oluştuğu yol. (B) Önce replikatörün (çoğaltıcının) oluştuğu yol.

dır. Kimyasal olarak zengin bu tür bir ortamda, bazı maddeler nadiren oluşurlar ve rastgele kimyasal değişiklikler geçirirler. Bu modelin savunucuları, yaşam için etkili değişikliklerin oluştuğu o bölmelerin büyüme ve bazı ilkel üreme şekilleri için seçilmiş olabileceklerini öne sürmektedirler. Bu tür ortamlarda yaşam için zorunlu reaksiyonları hızlandıran katalizörler, oluşabilir mi? Alman bilim insanı Günter Wachtershauser, katalizörlerin ve üremenin pirit olarak isimlendirilen bir mineral üzerinde, protein yokluğunda ortaya çıkmış olabileceğini öne sürmüştür. Pirit, hidrotermal yanardağ ağızlarında bulunan ve polimerizasyon reaksiyonları için enerji verici olarak iş görebilen bir mineraldir. Buna göre, yoğunlaşmış damlacıklarda zamanla nükleik asitler ve sonuçta da proteinler oluşmuş olabilir. Daha sonra, bu proteinlerin bazılarında –nükleik asitlerin kendilerini eşlemeleri dahil– biyokimyasal reaksiyonları katalizleme yeteneği ortaya çıkmış olabilir.

**REPLİKATÖR (ÇOĞALTICI) DAHA ÖNCE OLUŞMUŞTUR** Bu modele göre, ilk olarak kalıtım maddesi-nükleik asitler- oluşmuştur. Prebiyotik kimyadan yapılmış olan nükleotidlerin yapıtaşları polimerleri oluşturmak için bir araya gelmişlerdir. Bu polimerlerin bazıları katalitik etki göstermek için gerekli uygun yapı kazanmışlardır. Böylece kendilerini çoğaltabilmişler ve diğer kimyasal dönüşümleri katalizlemişlerdir. Bu tür dönüşümler, günümüzde canlı organizmalarda RNA'nın translasyonla proteinleri oluşturması gibi, proteinlerin sentezini içermiş olabilir (bakınız Şekil 4.5). Bu sırada, ortama en iyi uyum sağlamış moleküller yaşamış, üremiş ve sonuçta canlı organizmaların yapısını oluşturmuşlardır.




**4.11 "RNA Dünyası" Hipotezi** Bu görüşe göre, DNA dünyasından önce, RNA tek başına hem protein sentezi için bir kalıp hem de kendini çoğaltmak için bir katalizördü. Sonuçta, RNA'dan daha kompakt bilgi depolayıcı molekül olan DNA molekülleri oluşmuştur.




**4.12 Yaşamın İlk Katalizörleri** Laboratuvarda, bir ribozim (katlanmış bir RNA molekülü) birkaç kısa RNA ipliğinin daha uzun moleküller şeklinde polimerleşmesini katalizleyebilir. Bu tür bir süreç, nükleik asitlerin kopyalanmasının bir öncülü olabilir. Bu, nükleik asitlerin çoğalması ve gen ifadesi için önemlidir.

Replikatörün daha önce oluştuğu modelle ilgili iki büyük sorun bulunmaktadır:

- Prebiyotik kimya konusunda yapılan simülasyonda nükleik asit polimerleri gözlenmemiştir.
- Şu an yaşayan bütün organizmaların kalıtsal maddesi olan DNA kendi oluşumunu katalizleyememektedir.

İlk sorun ortada durmasına karşılık, ikinci sorunun makul bir çözümü bulunmaktadır. RNA bir katalizör olabilir ve kendi sentezini katalizleyebilir.

### RNA ilk biyolojik katalizör olmuş olabilir

Katlanmış bir RNA molekülünün üç boyutlu yapısı dış ortam için özgün bir yüzey oluşturur (bakınız Şekil 4.3). RNA moleküllerinin yüzeyleri her anlamıyla proteinlerinki kadar özel olabilir. Belli RNA moleküllerinin üç boyutlu yapıları ve diğer kimyasal özellikleri bunların katalizörler olarak iş görmelerini sağlar. Bu durum, proteinlerin yüzeylerinin, biyolojik olarak kullanılamayacak kadar yavaş ilerleyen reaksiyonları hızlandıran katalizörler olarak iş görmelerini sağlamasına benzer. Ribozim olarak isimlendirilen katalizör RNA'lar, hücredeki diğer maddeler kadar kendi nükleotidlerindeki reaksiyonları da katalizler. Geçmişe bakıldığında bu şaşırtıcı olmasa da, katalitik RNA'ların keşfi bütün biyolojik katalizörlerin proteinlerden (enzimler) oluştuğuna inanan biyologlarda bir şok etkisi yaratmıştır. Thomas Cech ve Sidney Altman isimli bilim insanlarının bu çalışmalarının diğer bilim insanları tarafından tamamen kabullenmesi on yıllar almıştır. Bu araştırıcılar daha sonra Nobel Ödülü almışlardır.

RNA'nın hem bilgi verici (nükleotid dizilerindeki) hem de katalitik etkili olduğu (kendine özgün üç boyutlu yapıyı oluşturabilmesi nedeniyle) dikkate alınarak, ilk yaşamın bir "RNA dünyası" olduğu hipotezi ortaya atılmıştır -DNA'dan önceki bir dünya. İlk oluştuğunda RNA'nın proteinlerin sentezi yanında, kendini çoğaltması için de bir katalizör olarak iş gördüğü düşünülmüştür. Sonuçta RNA'dan DNA oluşmuştur (Şekil 4.11). Bazı laboratuvar kanıtları bu görüşü desteklemektedir.

- Bazı kısa RNA dizileri bir nükleotid karışımına katıldığında, RNA polimerleri oluşabilmektedir. Polimerlerin oluşum hızı, RNA'sız bir karışımdaki polimer oluşum hızına göre, 7 milyon kez daha yüksektir. Katılan bu RNA bir kalıp değil, bir katalizördür.
- Deney tüpündeki bir ribozim kısa RNA'ların daha uzun moleküller şeklinde bir araya toplanmasını katalizleyebilir (Şekil 4.12). Nükleik asitler kendilerini bu yolla çoğaltmış olabilirler.
- Günümüzde canlı organizmalarda peptid bağlantılarının oluşumunu (bakınız Şekil 3.6) ribozimler katalizlemektedir.
- Retrovirüsler olarak isimlendirilen bazı virüslerde, RNA'dan DNA'nın sentezini katalizleyen ters (revers) transkriptaz bulunmaktadır.

## 4.3 ÖZET

**Hidrotermal yanardağ ağızlarının yüzeylerinde yaşama özgü kimyasal reaksiyonlar ve monomerler polimerleşmiş olabilir. Bir kurama göre, metabolizma polimerleşmeden önce oluşmuştur; diğeri ise bunun tersini savunur. RNA, ilk kalıtım maddesi ve katalizör olmuş olabilir.**

- Metabolizma ve polimerleşmenin ortaya çıkışı ile ilgili iki kuramlar nelerdir? Bakınız ss. 69-71 ve Şekil 4-10
- RNA kendini nasıl eşler? Bakınız s. 71 ve Şekil 4.12

Küçük ve büyük moleküllerin oluşum mekanizmasının keşfi Dünya'da yaşamın nasıl başladığına ilişkin soruların yanıtlanması için önemlidir. Ancak, ayrıca bu molekülleri içeren düzenlenmiş sistemlerin nasıl oluştuklarının ve üreme, enerjiyi kullanma ve çevreye yanıt gibi yaşama özgü özellikleri nasıl gösterdiklerinin anlaşılması gerekir. Bu özellikler hücrelerde bulunmaktadır. Şimdi bunların kökenini inceleyeceğiz.

## 4.4 İlk Hücre Nasıl Ortaya Çıktı?

Yaşamın kökeni ile ilgili pekçok kuramdan görmüş olduğunuz gibi, biyokimyanın evrimi lokalize koşullar altında gerçekleşmiştir. Yani, metabolizmanın kimyasal reaksiyonları, polimerleşme ve replikasyon, seyreltik sulu bir ortamda oluşamazdı. Bu olaylarda yer alan bileşikleri bir araya getiren ve derişimini artıran bir tür bölmenin varlığı gerekirdi. Biyologlar, başlangıçta bu bölmenin bir kayanın yüzeyindeki çok küçük bir su damlacığı olabileceğini öne sürmüşlerse de, yaşamın kökenlenmesi için başka büyük bir olay gerekliydi.

Bildiğimiz yaşam, yapısal olarak belirgin birimlerin içinde çevreden ayrılmıştır. Bu belirgin birimler, **hücreler** olarak isimlendirilir. Bir hücrenin içeriği özel bir engel ile -bir zarcansız ortamdan ayrılır. Bu zar yalnızca bir engel değildir, Bölüm 6'da anlattığımız gibi, hücrenin içine giren ve çıkan maddeleri düzenler. Yüzey zarının bu rolü çok önemlidir. Çünkü hücrenin içindeki kimyasal bileşimi dış ortamınkinden farklılaştırır. Zara sahip ilk hücreler nasıl oluşmuşlardır?

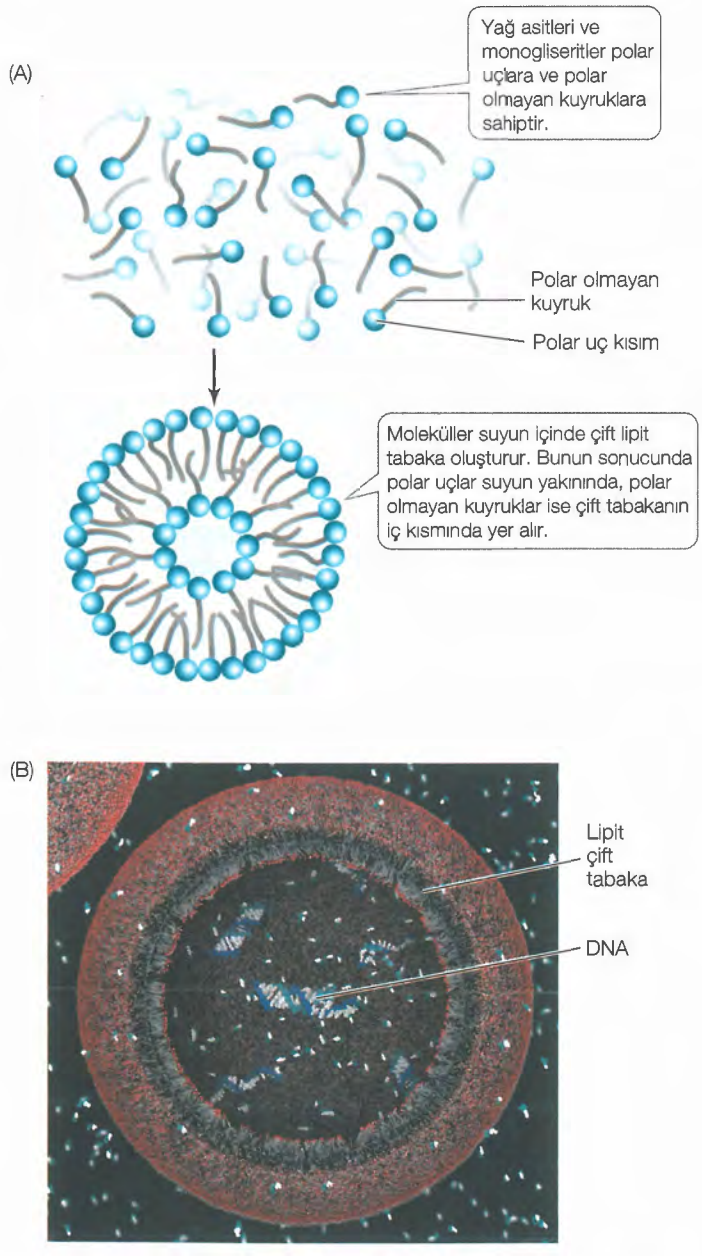
### Deneyler hücrelerin kökenini açıklamaktadır

Harvard Üniveritesi'nden Jack Szostak ve arkadaşları, hücrelerin kökeni ile ilgili bir laboratuvar modeli geliştirmişlerdir. Bunun gerçekleştirmek için, suyun içine ilk olarak yağ asitleri (prebiyotik deneylerde yapılabilen) koymuşlardır. Bölüm 3'ten, yağ asitlerinin *amfipatik* olduklarını hatırlayınız: hidrofilik polar bir baş kısmına ve uzun, polar olmayan hidrofobik bir kuyruğa sahiptirler (bakınız Şekil 3.20). Yağ asitleri suyun içine konulduklarında, bir futbol takımı gibi halka şeklinde " bir araya gelirler": hidrofilik uçlar sıvı ortam ile etkileşmek için dışa doğru, yağ asidi kuyrukları ise su moleküllerinden uzakta, içe doğru yönelirler.

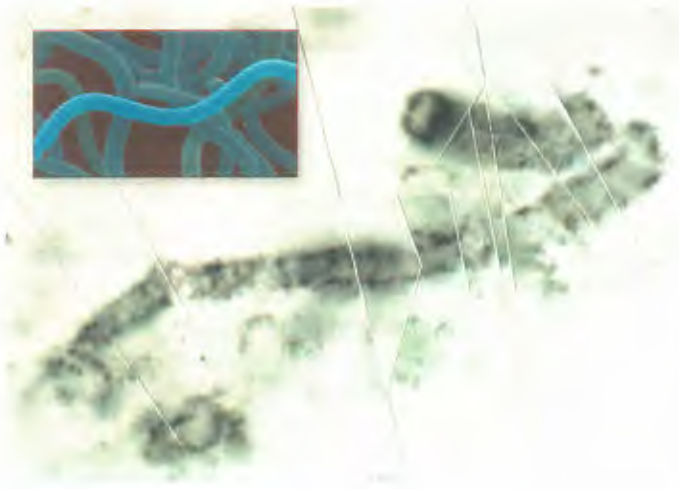
Eğer bazı su molekülleri halka şeklindeki bu " yumağın" içinde yakalanırlarsa ne olur? Bu aşamada, hidrofobik yağ asiti kuyrukları suyun içinde kararsızdır. Bunun kararlı hale getirmek için, ikinci bir yağ asiti tabakası oluşur. Bu *lipit çift tabakada* yağ asitlerinin hem dışa hem de içe bakan polar uçları bulunur. Çünkü bu polar uçlar çift lipid tabakanın her yanında bulunan polar su moleküllerince çekilmişlerdir. Polar olmayan kuyruklar çift lipit tabakanın iç kısmını oluştururlar (Şekil 4.13). Prebiyotik, çift lipid tabaka tarafından kuşatılmış içi su dolu yapılar, canlı hücrelere çok benzerler. Bilim insanları bunları ön hücreler (**protocell**) olarak isimlendirmektedirler. Bunların özelliklerinin incelenmesinden;

- DNA ya da RNA gibi büyük moleküllerin çift lipid tabakadan geçemedikleri, ancak şekerler ve nükleotidlerin bu tabakadan geçerek ön hücrenin içine girebildikleri anlaşılmıştır.
- Önhücrelerin içindeki nükleik asitlerin dış ortamdan gelen nükleotidleri kullanarak çoğalabildikleri gözlenmiştir. Araştırıcılar ön hücrelerin içine kendilerini çoğaltabilen kısa nükleik asit dizileri yerleştirdikten sonra dış ortamdaki su içeren ortama nükleotidleri kattıklarında, bu nükleotidlerin engeli geçerek ön hücrelere girdiklerini ve yeni polinükleotid zincirleri ile birleştiklerini gözlemişlerdir. Bu, hücrenin çoğalması için ilk adım, oluşturmuş ve katalizör proteinlerin yokluğunda olmaksızın gerçekleşmiştir.

Bu ön hücreler tamamen hücremiydi ve bu deneylerde üretilen lipit çift tabaka gerçek bir hücre zarımıydı? Kesinlikle değil. Ön hücreler, ne tamamen çoğalabilmişler ne de günümüzdeki hücrelerde gerçekleşen metabolik reaksiyonların hepsini gerçekleştirebilmişlerdir. Basit çift lipit tabaka, günümüz hücre zarlarının gelişmiş işlevlerinden yalnızca birkaçına sahipti. Bununla birlikte, ön hücre milyarlarca yıl önce ortaya çıkan bir hücrenin kabul edilebilir bir kopyasıydı:




**4.13 Ön hücreler (Protocell)** (A) Szostak'ın laboratuvarında yapılan bir dizi deneyde, araştırıcılar yağ asit moleküllerini suda karıştırmışlardır. Moleküller, bir hücre zarının bazı özelliklerine sahip çift tabaka oluşturmuştur. Çift tabaka ve bu tabakanın içinde "tutsak kalmış" su bir ön hücrenin oluşması için önemlidir. (B) Bir ön hücre (protocell) modeli. Besin maddeleri ve nükleotidler (mavi ve beyaz parçacıklar) "zardan" geçebilir ve bir ön hücreye girebilir. O hücrenin içinde önceden bulunan eşleyici bir DNA'yı kopyalayabilir. DNA'nın yeni kopyası ön hücrede kalır.



**4.14 En Önce Oluşan Hücreler?** Avustralya'da buluna bu fosil 3.5 milyar yıllıktır. Şekil olarak günümüzde yaşayan siyanobakterilere (içteki fotoğraf) benzemektedir.

- Birbirleri ile etkileşen kısımların oluşturduğu bir sistem olarak iş görebilmekteydi
- Düzenleme ve kendi kendine katalitik etki yapabilmekteydi
- İçeriği dış ortamınkinden farklıydı

Bunlar, canlı hücrelerin bütün temel özellikleridir.

### Bazı eski hücrelerin geride fosilleri kalmıştır

Bilim insanları, 1990'larda, son derece nadir bir buluş yapmışlardır: oluştukları 3.5 milyar yıl öncesinden bu yana görece değişmeden kalmış olan Avustralya'daki çok eski yaşlı kayaçlar. Bu kayaç örneklerinden birinde, Kaliforniya Üniversitesi, Los Angeles'te bir jeolog olan J. William Schopf, günümüz siyanobakterileri ya da "mavi-yeşil" bakterilere benzeyen zincirler ve kümeler gözlemişlerdir (**Şekil 4.14**). Siyanobakterilerin oluşan ilk organizmalar arasında olduklarına inanılmaktadır. Çünkü bu canlılar atmosferdeki $CO_2$ ve suyu karbonhidratlara dönüştürerek, fotosentez yapabilmektedirler. William Schopf ve arkadaşları, bu kayaç örneklerinde fotosenteze ilişkin kanıtlar aramışlardır.

Fotosentezde karbon dioksit kullanımı, yaşamın bir ayırt edici özelliği olup, geride eşsiz bir kimyasal sinyal bırakır -oluşan karbonhidratlarda karbonun izotoplarının özel bir oranını ($^{13}C$:$^{12}C$). Schopf, Avustralya'dan elde edilen materyalin bu izotop sinyaline sahip olduğunu göstermiştir. Ayrıca zincirler mikroskopta incelendiğinde, canlı sistemlerine özgü olan ve olasılıkla basit tepkimeler sonucunda oluşmayan *içsel* alt yapıların bulunduğu gözlenmiştir. Schops'un elde ettiği bu kanıt, Avustralya'daki örneğin gerçekten eskiden yaşamış bir organizmanın kalıntısı olduğunu göstermektedir.

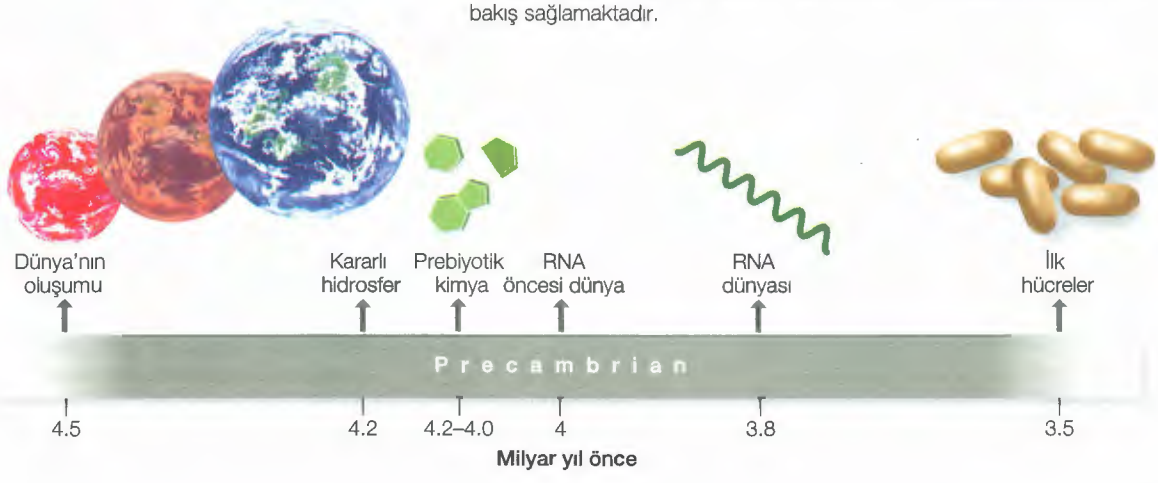
Jeolojik, kimyasal ve biyolojik kanıtları dikkate alındığında, Dünya'nın oluşumundan ilk hücrelerin ortaya çıkışına kadar yaklaşık 500 milyon yıl geçtiğini söylemek mantıklıdır (**Şekil 4.15**). Yaşam, o dönemden beri hücresel olmuştur. Bundan sonraki bölümde, hücrenin yapı ve işleyişini incelemeye başlayacağız.

## 4.4 ÖZET

**Canlı organizmalardan önceki kimyasal reaksiyonlar olasılıkla minerallerin yüzeylerindeki su damlaları gibi özel bölmelerde ortaya çıkmıştır. Bildiğimiz yaşam, hücrelerin ortaya çıkışına kadar başlamamıştır. Laboratuvarda yapılan ön hücreler, günümüzdeki hücrelerin bazı özelliklerini taşımaktadır. Çok eski kayaçlarda fosilleşmiş hücre benzeri yapılar ilk hücrelerin 3.5 milyar yaşında olduğunu göstermektedir.**

- Hücre zarının canlı organizmaların evrimindeki rolünü açıklayınız. **Bakınız s. 72**
- Çok eski kayaçların hücre fosillerini içerdiğinin kanıtı nedir? **Bakınız s. 73**

**4.15 Yaşamın Kökeni** Bu çok basitleştirilmiş zaman skalası 3.5 milyardan daha uzun bir sürede yaşamın kökeninde biriken başlıca olaylara bir bakış sağlamaktadır.



# BÖLÜM ÖZETİ

## 4.1 Nükleik Asitlerin Kimyasal Yapıları ve İşlevleri Nelerdir?

- Nükleik asitlerin- DNA ve RNA- eşsiz işlevleri bilgi depolamaktır. Nükleik asitler kalıtım maddesini oluşturur. Bu kalıtsal bilgi bir nesilden diğerine geçirilir.
- Nükleik asitler, nükleotid polimeridir. Bir **nükleotid,** bir fosfat grubu, pentoz şeker (RNA'daki **riboz**, DNA'da **deoksiriboz**) ve azot içeren bazdan oluşur. **İnceleyiniz Şekil 4.1**
- DNA'daki, nükleotid bazları **adenin, guanin, sitozin** ve **timinden oluşur. Urasil** RNA'da timinin yerini alır. Nükleotidler, birinin şekeri ile diğerinin fosfatı arasındaki **fosfodiester bağları** ile birbirine bağlanır. Böylece, nükleik asit polimeri oluşur. **WEB AKTİVİTESİ 4.1**
- DNA, birbirinden ayrı iki iplikli **çifte bir sarmaldır**. Bu sarmalda, adenin ve timin (A-T) ile guanin ve sitozin (G-C) arasında hidrojen bağlarına dayalı **tamamlayıcı bir baz** eşleşmesi vardır. DNA ikili sarmalında iki iplik birbirine zıt yönlerde uzanır. RNA, bir nükleotid zincirinden oluşur. Tek bir RNA ipliğinde hidrojen bağı oluşabilir. Böylece çifte sarmallı bölgeler oluşur. Bu molekül üç boyutlu bir yüzey yapısı kazandırır. **İnceleyiniz Şekil 4.2 ve 4.3; WEB AKTİVİTESİ 4.2**
- DNA ve RNA'nın içerdiği bilgiler, **baz dizilerinde** bulunur.
- DNA **transkripsiyonla** RNA'da ifade olur. RNA, daha sonra **translasyonla** bir proteinin amino asit dizisini belirleyebilir. **İnceleyiniz Şekil 4.5 ve 4.6**

## 4.2 Yaşamın Küçük Molekülleri Nasıl ve Nerede Ortaya Çıktı?

- Tarihsel olarak, pekçok kültür yaşamın **kendiliğinden oluşum** ile tekrar tekrar oluştuğuna inanır. Bu, deneysel olarak çürütülmüştür. **İnceleyiniz Şekil 4.7; ANİMASYONLA ÖĞRENME 4.1**
- Yaşam, büyük olasılıkla kimyasal reaksiyonlardan türemiştir. Su, yaşam için bir ön gerekliliktir.
- Dünya'ya çarpan göktaşları üzerinde yaşamın kimyasal izlerinin bulunuşu, yaşamın dünya dışından kökenlenmiş olabileceğini göstermektedir.
- Dünya üzerinde prebiyotik koşulları modelleyen kimyasal deneyler, yaşama özgü bu küçük moleküllerin atmosferdeki kimyasallardan oluşabileceklerini göstermiştir. **İnceleyiniz Şekil 4.9; ANİMASYONLA ÖĞRENME 4.2**

## 4.3 Yaşamın Büyük Molekülleri Nasıl Oluştu?

- Küçük moleküller damlacıklar gibi küçük bölmelerde ya da yüzeylerde polimerleşebilir. Bu koşulların her ikisi de, bu tür reaksiyonları uygun hale getirecek şekilde moleküllerin derişimini arttırır.
- Polimerleşme ile ilgili "önce metabolizma" kuramına göre, önce küçük molekülleri içeren kimyasal reaksiyonların oluşmuş ve bunların bazıları kalıtım bilgisi ve katalizörler olarak iş görmüştür.
- "Replikatör (çoğaltıcı) kuramı" ise, önce RNA'nın oluştuğunu ve bunun hem kalıtım maddesi hem de katalizör olarak iş gördüğünü ileri sürer. Daha sonra küçük molekülleri içeren reaksiyonlar ortaya çıkmıştır. **İnceleyiniz Şekil 4.10**
- Günümüz organizmalarında, RNA hem bir bilgi molekülü hem de bir katalizör olarak etki gösterebilir. Bu, "önce replikasyon" modelini desteklemektedir. **RNA dünyası** yaşama giden yolda önemli bir basamak olmuş olabilir. **İnceleyiniz Şekil 4.11**

## 4.4 İlk Hücre Nasıl Ortaya Çıktı?

- **Zarlarla** kuşatılmış bölmelerin kimyasal olarak prebiyotik üretilmesi canlı hücrelerin ortaya çıkışı ile ilgili önemli bir ipucudur. Bu tür kuşatılmış bölmeler, içteki kimyasal koşulların dış ortamınkinden farklı olan korunmasını sağlamıştır.
- Laboratuvarda, yağ asitleri ve akraba lipitler, ön hücre**ler** (**protocells**) şeklinde bir araya toplanırlar. Bu ön hücreler hücrelerin bazı özelliklerini gösterirler. **İnceleyiniz Şekil 4.13**
- Büyük olasılıkla ilk oluşan hücrelerin izlerinin yer aldığı eski kayaçlar (3.5 milyar yıllık) bulunmuştur.

# DENEME TESTİ

1. DNA'daki bir nükleotid aşağıdakilerden hangisi tarafından yapılmıştır?
   *a.* Dört baz.
   *b.* Bir baz ve bir riboz şekeri.
   *c.* Bir baz artı bir deoksiriboz şekeri artı bir fosfat.
   *d.* Bir şeker artı bir fosfat.
   *e.* Bir şeker ve bir baz.
2. RNA'daki nükleotidleri polinükleotid zincirinde aşağıdakilerden hangileri birbirine bağlar?
   *a.* Bazlar arasındaki kovalent bağlar.
   *b.* Şekerler arsındaki kovalent bağlar.
   *c.* Şeker ve fosfat arasındaki kovalent bağlar.
   *d.* Pürinler arasındaki hidrojen bağları.
   *e.* Herhangi bazlar arasındaki hidrojen bağları.
3. DNA ve RNA arasındaki fark nedir?
   *a.* DNA tek, RNA çift ipliklidir.
   *b.* DNA sadece bilgilendirici, RNA ise sadece katalitiktir.
   *c.* DNA deoksiriboz, RNA ise riboz içerir
   *d.* DNA transkripsiyona uğrar, RNA ise çoğalır.
   *e.* DNA urasil (U), RNA ise timin (T) içerir.
4. DNA'nın nükleotid dizisi,
   *a.* bir türün bütün organizmalarında aynıdır.
   *b.* yalnızca translasyonla ilgili bilgi içerir
   *c.* RNA'dan önce ortaya çıkmıştır.
   *d.* A, T, G ve C olmak üzere dört baz içerir.
   *e.* prebiyotik kimya deneylerinde üretilmiştir.
5. Yaşamın cansız maddelerden kendiliğinden oluşumu ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Karanlık yerlerde oluşabilir.
   b. İnsanlar inanmamıştır.
   c. Asla ortaya çıkmamıştır.
   d. Yalnızca nükleotidlere ve yağ asitlerine gereksinim duyar.
   e. Pasteur'ün deneyleriyle mikroorganizmalar için çürütülmüştür.
6. Prebiyotik sentez ile ilgili olarak Müller-Urey deneyi için atmosferin bileşenleri aşağıdakilerden hangisini içermez?
   *a.* $H_2$.
   *b.* $H_2O$.
   *c.* $O_2$.
   *d.* $NH_3$.
   *e.* $CH_4$.

7. Miller-Urey'in prebiyotik sentez deneyinde makromoleküllerin bellibaşlı yapıtaşları üretilmekle birlikte, aşağıdakilerden hangisi üretil*ememiştir*?
   *a.* Amino asitler.
   *b.* Heksoz şekerler.
   *c.* Nükleotid bazları.
   *d.* Yağ asitleri.
   *e.* Riboz.
8. "RNA dünyası" hipotezine göre,
   *a.* RNA DNA'dan oluşmuştur.
   *b.* RNA hem bir katalizör hem de bir kalıtım maddesi idi.
   *c.* RNA sadece bir katalizör idi.
   *d.* RNA proteinlerden önce oluşmuştur.
   *e.* RNA'dan sonra oluşan DNA parçalanmıştır.
9. Ribozimler,
   *a.* riboz şekerinden yapılmış enzimlerdir.
   *b.* artık günümüzde bulunmayan çok eski katalizörlerdir.
   *c.* RNA'dan oluşan katalizörlerdir
   *d.* yalnızca bakteri hücrelerinde bulunurlar.
   *e.* protein özelliğinde olan enzimlerden daha az aktiftirler.
10. Çok eski kayaçlardan elden edilen bulgular ilk hücrenin,
    *a.* yaklaşık 4.5 milyar yıl önce
    *b.* yaklaşık 3.5 milyar yıl önce
    *c.* yaklaşık 2 milyar yıl önce
    *d.* kayaçlar oluşmadan
    *e.* suyun Dünya'ya ulaşmasından önce ortaya çıktığını göstermektedir.

## TARTIŞMA

1. Bütün canlılar daha önceki canlılardan oluşur" ve " Dünya'daki yaşam prebiyotik moleküllerden kökenlenmiştir" şeklindeki görüşler tamamen paradoks mudur? Günümüzde Dünya'da mevcut hangi koşullar yaşamın bu tür moleküllerden kökenlenmesini engelleyebilir?
2. RNA, biyolojik makromoleküllerin evriminde neden proteinlerden önce gelmektedir?
3. Dünya'da yaşamın kökeni ile ilgili olası açıklamalarla ilgili olarak bu kitapta iki kuramın (Yaşam Dünya'ya dışarıdan gelmiştir ya da kimyasal evrim sonucu Dünya'da oluşmuştur) eşit ölçüde kabul edilebilir olduğunu düşünün. Hangisinin tarafındasınız ve niçin?
4. Bildiğimiz bir yaşam için kendine yetebilen bir hücrenin evrimi niçin önemliydi?

## EK ARAŞTIRMA

1. Pasteur'ün deneyinin yorumlanması (bakınız 4.7) mikroorganizmaların ısı ile etkisizleştirilmesine dayanır. Mikroorganizmaların çok yüksek sıcaklıklarda yaşayabildiklerini biliyoruz (bakınız Bölüm 26). Bu, Pasteur'ün deneyinin yorumlanmasını değiştirir mi? Bu tür mikropları etkisizleştirmek için ne tür deney yapardınız?
2. Miller-Urey'in deneyleri (bakınız Şekil 4.9), amino asitlerin, Dünya'nın ilkel atmosferindeki gazlardan üretilebileceğinin mümkün olduğunu göstermiştir. Bu amino asitler suda çözünüyordu. Amino asitlerin nasıl polimerleştikleri konusundaki bilgilerinize dayanarak (bakınız Şekil 3.6), proteinlerin Dünya'nın erken dönemdeki koşullar altında oluşabileceğini göstermek için nasıl bir deney tasarlardınız? Bu proteinlerde ne tür özellikler bulunmasını beklersiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMAK (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Deneysel bir atmosferde Prebiyotik Moleküllerin Sentezlenmesi** Bu uygulamalı egzersizde, Miller ve Urey'in orijinal araştırma makalesini inceleyeceksiniz. Bu makale deneysel bir yaklaşım ile ilgilidir. Bu deneysel yaklaşımda Dünya'nın ilk atmosferinin bir benzeri yapılarak amino asitlerin oluşturulabildiği gösterilmiştir (Şekil 4.9). Ayrıca aynı aygıtı kullanılarak daha yeni elde edilmiş verileri de analiz edeceksiniz.

**Yaşamın Kendiliğinden Oluştuğunun Çürütülmesi** Bu masa deneyinde, Pasteur'ün ünlü deneyine benzer bir deneyden elde edilen bulguları inceleyeceksiniz (Şekil 4.7). Farklı beherlerdeki büyüme hızlarını hesaplayarak, Pasteur'ün o sonuca nasıl ulaştığını göreceksiniz.

# 5 Hücreler: Yaşamın Çalışma Birimleri

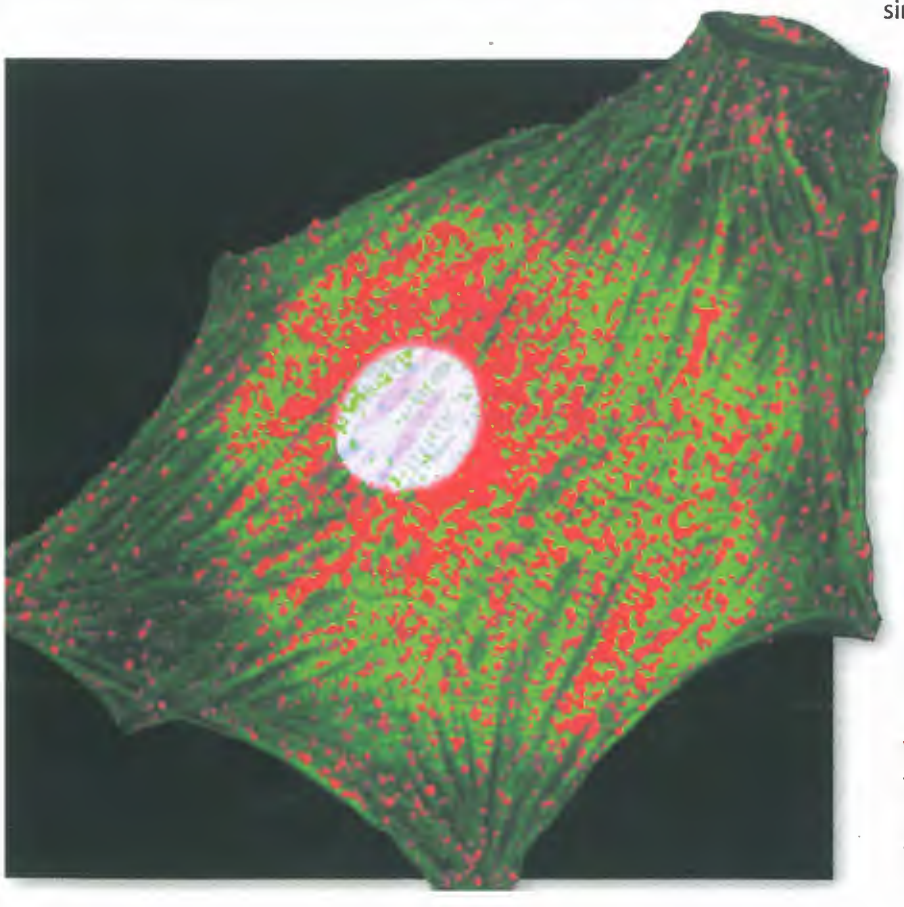
## Kırık bir kalbin onarılması

O gün çok uzakta değil. Onca yıl yağlı yiyeceklerle beslenmesi, arterlerinde kolesterol biriktirmeye olan kalıtsal eğilimi ile birleşince 70 yaşındaki Don, sonunda bu rahatsızlığa yakalandı. Bir kan pıhtısı, kalbinin bir kısmına giden kan akışını tıkayarak kalp krizine yol açtı; ve bu yaşamasal öneme sahip organa ciddi zarar verdi.

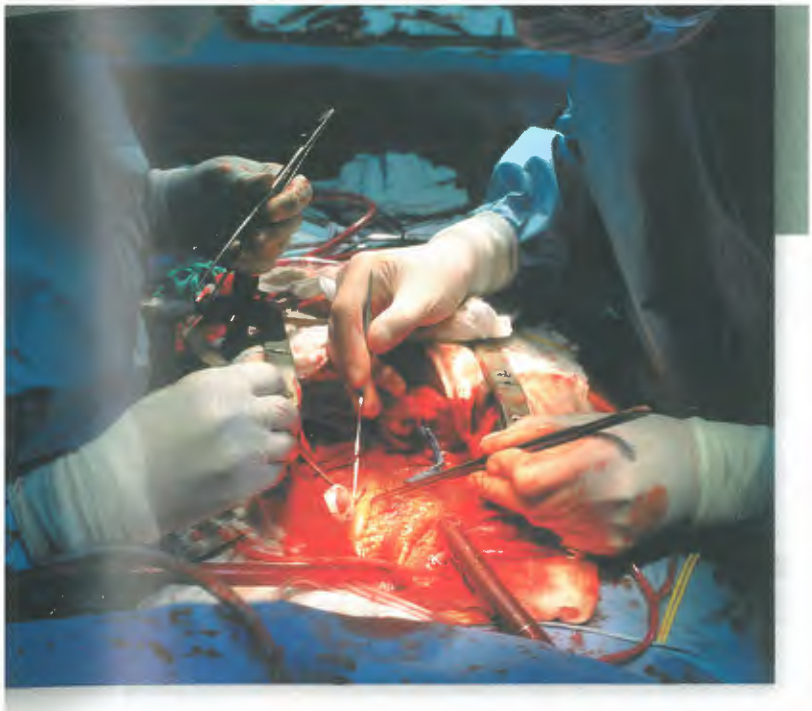
Eğer bu bugün olmuş olsaydı, Don zayıflamış kalbini idare etmek için ilaç almak suretiyle uzunca bir rehabilitasyon dönemi ile yüz yüze kalmış olacaktı. Oysa, onun doktoru, onun kolundan bir parça deri dokusu aldı ve onu laboratuara getirdi. Belirli DNA dizilerinin eklenmesinin ardından Don'un deri hücreleri, artık deri hücreleri gibi görünmüyor ve onlar gibi davranmıyordu: Bu hücreler, farklılaşmamıştı (özelleşmemiş) ve bölünerek petri kaplarında sürekli çoğalıyordu. Bunlar, aynı zamanda, çok potansiyelli kök hücrelerdir ve eğer uygun ortam sağlanacak olursa vücuttaki hemen hemen her hücreye farklılaşabilme yeteneğine sahiptirler. Onlar doğrudan Don'un kalbine enjekte edildiğinde, kendi kök hücreleri bir süre sonra kalp kası hücreleri haline gelecek ve kalp krizinin yol açtığı hasar onarılacaktır. Don, sağlıklı bir diyet konusunda tavsiyeleri almış ve kalp fonksiyonları tamamlanmış olarak hastaneden ayrılır.

Siz, büyük bir olasılıkla, bir başka çok potansiyelli hücre tip olan döllenmiş insan yumurta hücresine aşinasınız. Bu tek hücre, eninde sonunda, insan vücudunu oluşturan trilyonlarca hücreyi oluşturur. Döllenmiş yumurta, tam bir organizmayı meydana getirmek üzere programlanmıştır –yani sadece kalbi ve deriyi değil, fakat kanı, sinirleri, karaciğeri, beyni ve hatta kemikleri- ve onun için, totipotenttir denir ("toti" tüm, hepsi demek; "multi" çoğu demek). Buna zıt olarak, Don'un derisinden alınan kök hücrelerin, başka hücre çeşitlerine farklılaşması için özgül dış sinyallere gereksinim duyarlar, ve tam bir bireye gelişemezler. Tıpta kök hücrelerin potansiyel kullanımı, son yıllarda epeyce heyecan yarattı. *Times* gibi yaygın olarak okunan periyodikler, "yılın devrimi" olarak kök hücre araştırmalarındaki gelişmeleri ilan etti. Bir nörolojik bozukluk olan Parkinson hastalığına tutulmuş hastalar, hasarlı sinir sistemlerini onarmak için kendilerinin deri hücrelerinin beyin hücrelerine dönüştürülebileceği günleri hayal etmektedir. Şeker hastalığına sahip insanlar, pankreaslarını onarmak için kök hücrelerin olmasını beklemektedirler. Bu liste uzundur.

Bu beklentinin ve esinlenen araştırmanın arkasında duran şey, biyoloji biliminin bir köşe taşı olan hücre teorisidir. Geçen bölümde gör-



**Yeni Bir Kalp Hücresi** Bu kardiyak kök hücre, tamamıyla farklılaşmış olan bir kalp hücresine gelişmektedir. Kök hücrelerin bu yolu izlemeye ikna etmek ya da hasarlı dokuları onarmak için diğer hücre tiplerini üretmek bir beklentidir.



**Açık Kalp Ameliyatı** Kök hücre terapileri, gelecekte, kalp hastalıklarının tedavisi için alternatif uygulamalar sağlayabilir.

düğünüz gibi, yaşamın ortaya çıkmasındaki anahtar olay, biyokimyasal reaksiyonların bir hücre içerisine alınması ve böylece onları konsantre hale getirmek ve dış ortamdan ayırmaktı. Bunlar, hücre teorisinin ilk iki ilkesidir; yani hücre yaşam birimidir ve yaşam faaliyetleri ya hücrelerin içerisinde gerçekleşir ya da onlardan etkilenir. Don'un kök hücreleri, sadece yaşayan bir varlığın aktivitelerini içermez aynı zamanda bu aktivitelerin yeni yönlerde değişme potansiyeline de sahiptir. Hücre teorisinin üçüncü ilkesi –diğerleriyle eşit derecede önemli- hücrenin bir üreme birimi olduğudur: tüm hücreler, daha önce mevcut olan hücrelerden gelirler. Kök hücre terapisi, yoktan yeni hücreler yaratmaz; daha önceden mevcut olan hücrelerin farklılaşmasını ve istenilen yolda çoğalmasını sağlar.

**BU BÖLÜMDE** Hücrelerin yapısını ve bazı işlevlerini inceleyeceğiz. Hücre teorisini ayrıntısıyla açıklamayla işe başlayacağız. Sonra, görece basit olan prokaryotları gözden geçireceğiz. Bunu, daha kompleks olan ökaryotik hücreyle ve onun her biri değişik işlevleri yapan iç kompartımanlarıyla ilgili turumuz izleyecektir. Son olarak, kompleks hücrelerin nasıl evrimleşmiş olduklarına ilişkin fikirleri tartışacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


5.1 Hangi Özellikler, Hücreyi Yaşamın Temel Birimi Yapar?
5.2 Hangi Özellikler, Prokaryotik Hücreleri Karakterize Eder?
5.3 Hangi Özellikler, Ökaryotik Hücreleri Karakterize Eder?
5.4 Hücre Dışı Yapıların Rolleri Nelerdir?
5.5 Ökaryotik Hücre Nasıl Ortaya Çıktı?


## 5.1 Hangi Özellikler, Hücreyi Yaşamın Temel Birimi Yapar?

Bölüm 1'de canlıları tanımlayan bazı özellikleri sunduk. Bu özellikler arasında kimyasal komplekslik, büyüme ve üreme, çevreden alınan maddeleri yeniden biçimlendirme yeteneği ve hangi maddelerin canlı bünyesine alınacağını ve dışarı verileceğini saptama yetenekleri yer alır. Bu özelliklerin hepsi, hücreler tarafından sergilenir. Maddenin yapı taşları olan atomlar gibi, hücreler de yaşamın yapıtaşlarıdır.

**Hücre teorisi**, Kısım 1.1'de biyolojinin ilk birleştirici ilkesi olarak tanımlanmıştır. Hücre teorisinin üç kritik öğesi vardır:

- Hücreler, yaşamın temel birimleridirler.
- Yaşayan tüm canlılar, hücrelerden oluşmuştur.
- Tüm hücreler, daha önce mevcut olan hücrelerden gelirler.

Hücreler, Bölüm 2-4'de incelediğiniz gibi, su ve diğer küçük moleküllerle birlikte büyük molekülleri içerir. Her hücre, her birinin çok sayıda kopyası olan en azından 10.000 farklı molekül içerir. Hücreler, bu molekülleri enerjiye ve çeşitli maddelere dönüştürmede, çevrelerine cevap verme de ve kendilerini çoğaltmada kullanır.

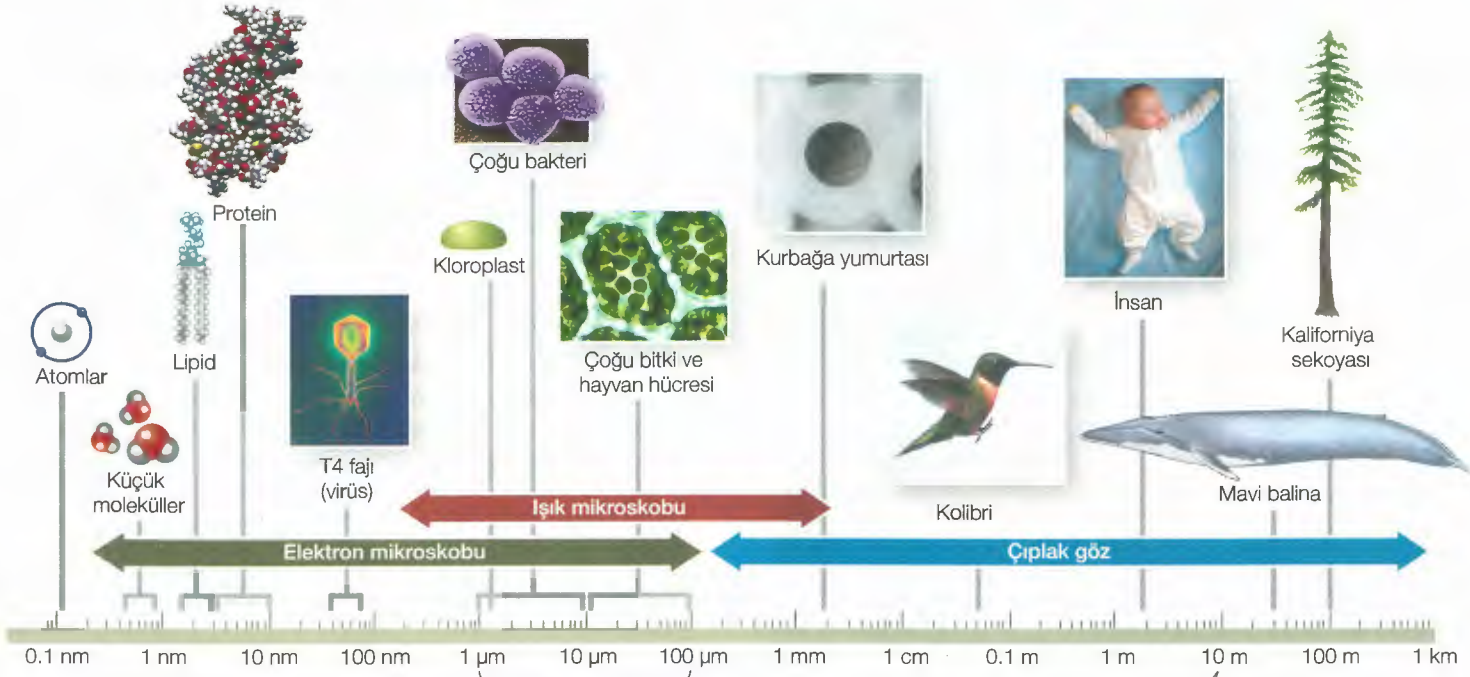
Hücre teorisi, üç önemli şeyi ima eder:

- Hücre biyolojisini çalışmak, bir anlamda yaşamı çalışmakla aynıdır. Bir bakterinin tek bir hücresinin işlevlerinin temelini oluşturan prensipler, vücudunuzun yaklaşık 60 trilyon hücresini yönetenlere benzerdir.
- Yaşam süreklidir. Vücudunuzdaki hücrelerin tümü, döllenmiş yumurta adını verdiğimiz tek bir hücreden gelir. Döllenmiş olan bu yumurta, ebeveynlerinizden gelen iki hücrenin yani bir sperm ve bir yumurtanın birleşmesinden oluşur. Sizin ebeveynlerinizin vücutlarının hücreleri, onların ebeveynlerinden köken almıştır; ve böylece kuşaklar boyunca geriye giderek ilk canlı hücrenin gelişmesine ulaşabiliriz.
- Yeryüzünde yaşamın kökeni, ilk hücrelerin ortaya çıkması ile belirlenmiştir (bakınız Bölüm 4).

Hatta yeryüzündeki en büyük yaratıklar bile hücrelerden oluşmuştur; fakat onların sahip oldukları hücreler, genellikle, çıplak gözle görülemeyecek kadar küçüktürler. Hücreler, niçin çok küçüktür?

### Hücre büyüklüğü, yüzey alanı/hacim oranı tarafından sınırlanır

Çoğu hücre, çok küçüktür. İlk mikroskop uzmanı Robert Hooke, 1665 yılında, kendi büyütücü mercekleri altında incelemiş olduğu mantarın bir inç karesinde 1.259.712.000 hücrenin olduğunu tahmin etmiştir! Hücrelerin hacimleri, 1 ile 1.000 mikrometreküp ($\mu m^3$) arasında değişir. Bazı istisnalar vardır:



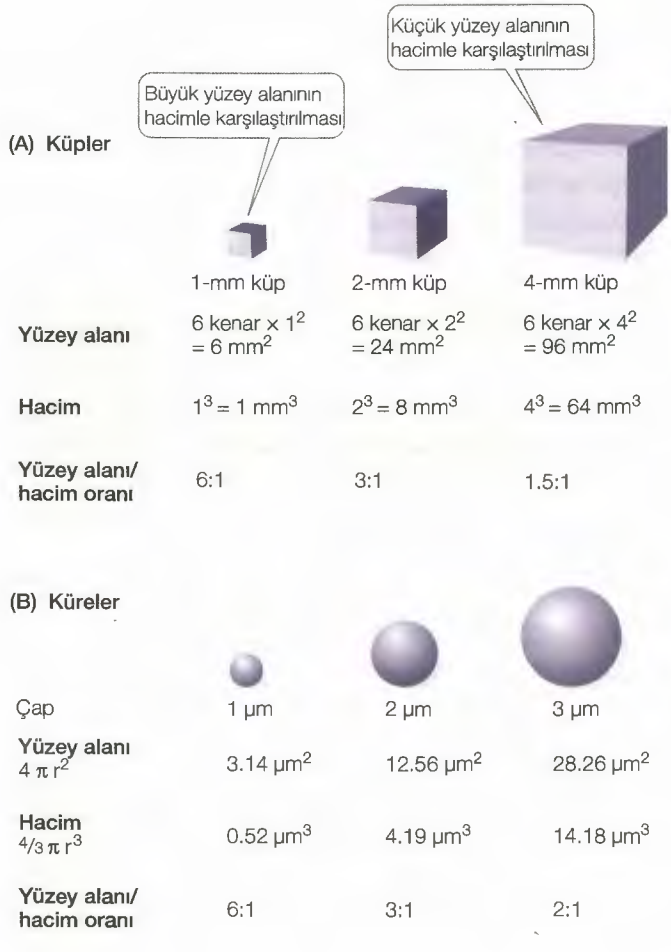

**5.1 Yaşam Ölçeği** Bu logaritmik ölçek, moleküllerin, hücrelerin ve çok hücreli organizmaların göreceli büyüklüklerini göstermektedir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 5.1 • Yaşam Ölçeği**

kuşların yumurtaları, görece çok büyük olan tek hücrelerdir; alglerin birkaç tipte çeşitli hücreleri ve bazı bakteriler, çıplak gözle görülebilecek büyüklüğe sahiptir (**Şekil 5.1**). Nöronlar (sinir hücreleri)"alışıldık" sınırlar içerisinde hacme sahip olmalarına karşın, sahip oldukları ince uzantılar çoğunlukla metreleri aşabilir; ve sinyalleri iri bir hayvanın bir kısmından diğer kısmına taşırlar. Onun için, hücreler arasında boyut ve hacim bakımından çok büyük çeşitlilik vardır; fakat hücreler ekseriyetle çok küçüktür.

Hücre boyutunun küçük olması, bir cisim büyüklük bakımından artış gösterdiğinde onun **yüzey alanı/hacim oranında** ortaya çıkan değişiklikten kaynaklanan pratik bir zorunluluktur. Bir cisim hacim olarak artış gösterdiğinde, onun yüzey alanı da artış gösterir; fakat aynı oranda artmaz (**Şekil 5.2**). Bu olgu, iki nedenden dolayı büyük biyolojik öneme sahiptir:

- Bir hücrenin hacmi, birim zamanda gerçekleştireceği kimyasal aktivitelerin miktarını belirler.
- Bir hücrenin yüzey alanı, dış ortamdan hücre içerisine girebilen maddelerin miktarını ve dış ortama atılabilen atık maddelerin miktarını belirler.




**5.2 Hücreler Niçin Küçüktür** İster kübik (A) ister küresel olsun, bir cisim büyüdüğünde, hacim yüzeyden daha hızlı artış gösterir. Hücreler, işlevlerini sürdürebilmek için büyük bir yüzey alanı/hacim oranını korumak zorundadır. Bu gerçek, büyük organizmaların niçin birkaç devasa hücreden oluşmak yerine çok sayıda küçük hücreden oluşmak zorunda olduğunu açıklar.

Bir canlı hücre büyüdükçe, onun kimyasal aktivitesi ve böylece onun kaynak ihtiyacı, atık üretim oranı, onun yüzey alanından daha hızlı artar. (Yüzey alanı, yarıçapın karesiyle orantılı olarak artış gösterirken hacim, çapın küpüyle orantılı olarak artar.) Ayrıca, maddeler, hücre içerisinde bir yerden başka bir yere gitmek zorundadır; daha küçük hücrelerde bu iş daha kolaylıkla başarılır. Bu, daha iri organizmaların niçin çok sayıda küçük hücreden meydana gelmesi gerektiğini açıklar. Hücreler, yeterli büyüklükte yüzey alanı/hacim oranını korumak ve ideal iç hacmi sağlamak için hacimce küçük olmaları gerekir. Çok hücreli bir organizmanın çok sayıdaki küçük hücresi tarafından sunulan büyük yüzey alanı, yaşamı sürdürmek için gerekli birçok farklı işlev için büyük yüzey alanı sunar.

### Mikroskoplar hücrelerin özelliklerini ortaya koyar

Mikroskoplar, hücrelerin ve onların içerisindeki ayrıntıların insan gözü tarafından görülebilmesi için iki farklı şey yapar. Birincisi, mikroskoplar incelenen nesnenin boyutlarını artırırlar: bu, *büyültme* olarak adlandırılır. Ama sadece büyültmeyi artırmak, nesnenin net olarak görüleceği anlamına gelmemelidir. Büyütülmüş nesne, büyük olmasına ilave olarak net ya da belirgin olmalıdır. Bu özelliğe, *çözünürlük* adı verilir. Çözünürlüğün resmi tanımı, iki ayrı nesnenin birbirinden halen daha ayrı görülebildiği minimum uzaklıktır. İnsan gözü için, çözünürlük, yaklaşık olarak 0.2 mm (200 µm) kadardır. Çoğu hücre, 200 µm'den daha küçüktür; ve böylece insan gözü için görünebilir değildir. Mikroskoplar, hücreler ve onların içerisindeki yapılar net görülebilsin diye görüntüyü büyütür ve çözünürlüğü artırır (**Şekil 5.3**).

Mikroskopların, *ışık mikroskopları* ve *elektron mikroskopları* olmak üzere ışınımın farklı formlarını kullanan iki temel tipi vardır (bakınız Şekil 5.3). Çözünürlük elektron mikroskobunda daha iyidir; ancak hücreler vakum içerisinde hazırlandığından elektron mikroskobunda sadece ölü ve suyu çekilmiş hücrelerin gözlenebildiğini vurgulamak gerekir. Onun için, elektron mikroskopisi için hücrelerin hazırlanması, onları değiştirir; bu durum, üretilen görüntüler yorumlandığı zaman göz önünde bulundurulmalıdır. Diğer taraftan ışık mikroskopları, canlı hücreleri gözlemlemek için kullanılabilir (örneğin, faz-kontrast mikroskopisi; bakınız Şekil 5.3).

Hücre yapısının ayrıntılarına girmeden önce, mikroskopinin birçok kullanımını dikkate almak faydalı olacaktır. Tıp biliminin ayrı bir dalı olan *patoloji*, hastalıkların teşhisine ve hücrelerin analizine yardım eden birçok farklı mikroskopi yöntemini kullanmaktadır. Örneğin, bir cerrah, kanserli olduğundan kuşkulandığı bazı vücut dokularını kesmek suretiyle vücuttan uzaklaştırır. Bir patolog,

- dokuyu faz-kontrast mikroskopisiyle ya da interferans-kontrast mikroskopisiyle hızla gözden geçirerek hücrelerin büyüklüğünü, biçimini ve yayılışını inceleyebilir
- dokuyu genel boyalarla boyar ve çekirdeğin biçimi ya da hücre bölünme özellikleri gibi özellikleri ortaya çıkarmak üzere aydınlık-saha mikroskopisinde gözden geçirir
- dokuyu flöresan boyalarla boyar ve onu flöresan mikroskopisinde ya da konfokal mikroskopisinde gözden geçirerek belirli bir kanserin teşhisinde iş gören özgül proteinlerin varlığını saptamaya çalışır
- dokuyu elektron mikroskobu altında inceleyerek, mitokondrilerin ve kromatinin biçimi gibi hücre içerisindeki çok küçük yapıları gözlemler. (Bu yapılar, Kısım 5.3'de tanımlanmıştır.)

### Plazma zarı, her hücrenin dış yüzeyini oluşturur

Hücrelerin yapısal çeşitliliği, ışık mikroskobu kullanılmak suretiyle sıklıkla gözlemlenebilirken, **plazma zarı**, en iyi şekilde elektron mikroskobu ile gözlemlenebilir. Çok ince olan bu yapı, her hücrenin dış yüzeyini oluşturur; ve tüm hücrelerde hemen hemen aynı kalınlığa ve moleküler yapıya sahiptir. Biyokimyasal yöntemler, zarların işlevsel olarak çok büyük çeşitliliğe sahip olduğunu göstermiştir. Bu yöntemler, oldukça ince olan ve nerdeyse görünemeyecek düzeydeki plazma zarının, birçok hücresel işlevde aktif olarak yer aldığını ortaya koymuştur –yani, statik bir yapı değildir. Plazma zarı, hücrenin iç kısmını dış ortamdan ayırır ve ayrılmış (fakat izole olmamış) bir kompartıman yaratır. Dıştaki bu sınırlayıcı zarın varlığı, tüm hücrelerin özelliğidir. Bu muhteşem yapının bileşimi ve moleküler mimarisi nasıldır?

Plazma zarı, *fosfolipid iki tabaka* (ya da basitçe *lipid iki tabaka*) içerir; bu tabakalardaki lipitlerin hidrofilik "baş kısımları" zarın bir tarafında hücrenin sıvı kısmı içerisine doğru, diğer tarafında ise hücre dışı ortama doğru bakar (bakınız Şekil 3.20). Proteinler ve diğer moleküller, lipitler içerisine gömülüdür. Zar, sert ve statik bir yapı değildir. Daha ziyade, içerisinde proteinlerin ve lipitlerin sürekli olarak hareket halinde olduğu yağlı bir sıvıdır. Bu, zarın hareket etmesine ve hücrenin biçim değiştirmesine izin verir. Plazma zarının yapısı ve işlevlerinin ayrıntılı tanımı, Bölüm 6'da verilmiştir. Burada kısa bir özet sunulmuştur:

- Plazma zarı, bir *seçici geçirgen bariyer* olarak davranır; böylece, bazı maddelerin kendisinden geçmesini önlerken diğer maddelerin hücreye girmesine ve hücreyi terk etmesine izin verir. Örneğin DNA ve proteinler gibi makromoleküller, normal olarak plazma zarını geçemez; fakat oksijen gibi daha küçük moleküller geçebilir. Büyüklüğe ilave olarak, polarite gibi diğer faktörler de molekülün plazma zarından geçme yeteneğini belirler: zar, hidrofobik yağ asitlerinden yapılmış olduğundan polar olamayan moleküller, polar ya da yüklü moleküllere göre zardan daha kolay geçerler.
- Plazma zarı, hücrenin hemen hemen *sabit olan iç ortamını* korumasına izin verir. Kendini koruyarak iç ortamın sabit tutulması (*homeostasis* olarak bilinir) Bölüm 40'da ayrıntılı olarak tartışacağımız yaşamın anahtar özellikleridir. Zarın bunu yapmasının bir yolu, zardan madde taşınmasını aktif olarak düzenlemektir. Bu, dinamik bir süreç olup bir molekülün büyüklüğüne bağlı daha pasif bir süreç olan difüzyondan farklıdır.
- Plazma zarı, dış çevre ile hücrenin sınırı olarak, komşu hücrelerle *iletişimde* ve dış çevreden gelen sinyallerin alınmasında önemlidir. Biz bu işlevi, Bölüm 7'de tanımlayacağız.
- Plazma zarı, çoğunlukla, kendisinden dışarıya doğru uzanarak çıkıntı yapan proteinlere sahiptir; bu proteinler,

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

## 5.3 Hücreleri İncelemek

Bu sayfadaki altı görüntü, ışık mikroskopisinde kullanılan bazı teknikleri göstermektedir. Bir sonraki sayfadaki üç görüntü, elektron mikroskopları kullanılarak elde edilmiştir. Bu görüntülerin hepsi, HeLa hücreleri olarak bilinen kültüre alınmış hücrelerin belirli bir tipine aittir. Çoğu durumda görüntülerin, yassı ve iki boyutlu olduğuna dikkat ediniz. Hücrelerin görüntüsüne baktığınızda, onların üç boyutlu yapılara sahip olduğunu aklınızda tutunuz.

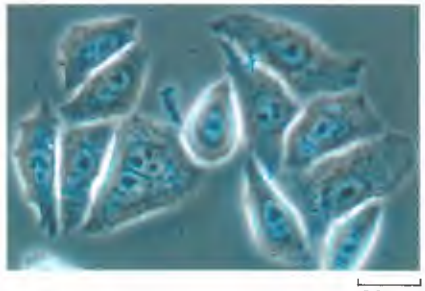


***Işık mikroskobunda***, görüntü oluşturmak için cam mercekler ve görünür ışık kullanılır. Çözünürlük, 0.2 µm kadar olup insan gözününkinden yaklaşık 1.000 kat daha büyüktür. Işık mikroskopisi, hücre büyüklüğünü, biçimini ve hücre içindeki bazı yapıları görmeye izin verir. İç yapıları, görünür ışık altında görmek zordur; onun için hücreler çoğunlukla kimyasal işleme tabi tutulur ve kontrastı artırmak suretiyle belirli yapıları görünür kılmak için çeşitli boyalarla boyanırlar.



140 µm

**Aydınlık-alan mikroskopisinde ışık,** doğrudan bu insan hücrelerinden geçer. Doğal pigmentler mevcut olmadığında, çok az kontrastlık vardır ve ayrıntılar ayırt edilmez.



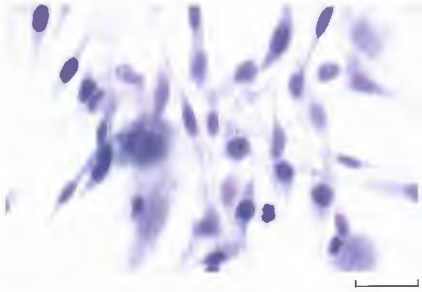
30 µm

**Faz-kontrast mikroskopisinde,** görüntüdeki kontrastlık kırılma indeksindeki (ışığı kırma kapasitesi) farklılık üzerinde durularak artırılır; böylece hücredeki aydınlık ve karanlık bölgeler kuvvetlendirilir.



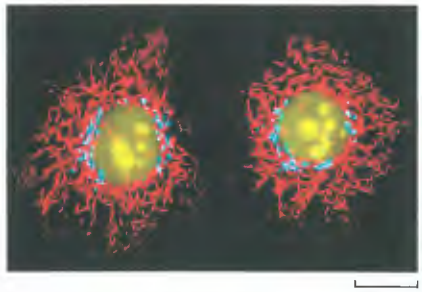
30 µm

**Diferansiyel interferans-kontrast mikroskopisi,** polarize ışığın iki ışınını kullanır. Kombine görüntü, sanki hücrenin bir tarafında bir gölge düşmüş gibi görünür.



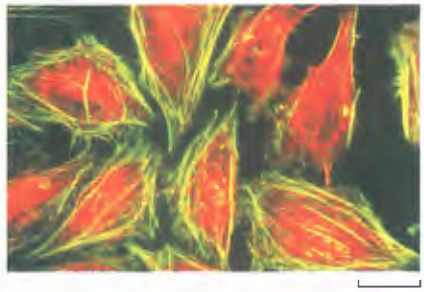
30 µm

**Boyanmış aydınlık-alan mikroskopisinde,** bir boya kontrastlığı artırır ve diğer türlü görünmeyen ayrıntıları ortaya koyar. Boyalar, kimyasal bakımdan ve hücre materyaline bağlanma kapasiteleri bakımından büyük ölçüde farklıdır; böylece birçok seçim söz konusu olabilir.



20 µm

**Flöresan mikroskopisinde,** özgül bir hücre materyaline bağlanan hücredeki doğal bir madde ya da flöresan boya, ışık ışınları tarafından uyarılır; ve doğrudan boyadan gelen, daha uzun dalga boylu flöresan ışık olarak gözlenir.



20 µm

**Konfokal mikroskopi,** flöresan materyal kullanır; fakat hücre tek bir düzlemde görünsün diye hem ışığı uyaran ve hem de yayan odaklayıcı bir sistem ilave eder. Sonuç, standart flöresan mikroskopisinden daha net iki boyutlu görüntüdür.

komşu hücrelere *bağlanmak ve tutunmaktan* sorumludur. Böylece plazma zarı, önemli yapısal rol oynar ve hücrenin biçimine katkı yapar.

### Tüm hücreler ya prokaryotik ya da ökaryotik olarak sınıflandırılır

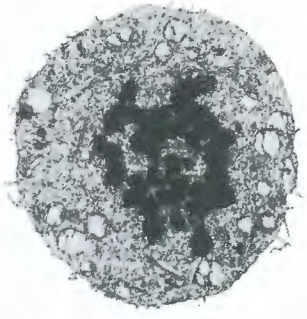
Kısım 1.2'de öğrendiğimiz gibi, biyologlar yaşayan tüm canlıları üç domain içerisinde sınıflandırır: Archaea, Bacteria ve Eukarya. Archaea ve Bacteria içerisindeki tüm organizmalar topluca **prokaryotlar** olarak isimlendirilir; çünkü bu organizmalar birlikte prokaryotik hücre organizasyonuna sahiptir. Bir prokaryotik hücre, zarla çevrelenmiş tipik iç odacıklara sahip değildir; özellikle, bir çekirdekleri yoktur. İlk hücreler, organizasyon bakımından, muhtemelen günümüz prokaryotlarınkine benzerlik gösteriyordu.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

## 5.3 Hücreleri İncelemek (devam ediyor)



*Elektron mikroskobunda* elektron huzmesini odaklamak için, ışık mikroskoplarında ışık huzmelerini odaklamada kullanılan cam merceklere benzer şekilde, elektromıknatıslar kullanılır. Biz elektronları göremeyeceğimiz için, elektron mikroskobu onları bir vakumlu alandan geçirerek flöresan ekrana ya da fotoğraf filmi üzerine yönlendirir ve görülebilir bir görüntü yaratır. Elektron mikroskoplarının çözünürlüğü, yaklaşık 2 nm kadardır ve insan gözününkinden yaklaşık 100.000 kat daha büyüktür. Bu çözünürlük, birçok hücre içi yapının ayrıntısının ortaya konmasına izin verir.



10 µm

**Transmisyon elektron mikroskopisinde** (TEM) elektron huzmesi, mıknatıslar tarafından nesne üzerine odaklanır. Eğer nesneler, elektronları absorblarsa koyu renkli görünürler. Eğer elektronlar onları geçerse, flöresan ekran üzerinde tespit edilirler.



20 µm

**Taramalı elektron mikroskopisi** (SEM), elektronları örneğin yüzeyine yönlendirir ve bu elektronlar orada diğer elektronların yayılmasına neden olur. Bu elektronlar, ekran üzerinde görülür. Bir cismin üç boyutlu yüzeyi, görülebilir.



0.1 µm

**Dondurup kırma mikroskopisinde,** hücreler dondurulur ve daha sonra onları kırıp açmak için bir bıçak kullanılır. Bu çatlak, çoğu zaman plazmanın içerisini ve iç zarları geçer. "Tümsek" olarak görünenler, ekseriyetle büyük proteinlerdir ya da zarın içerisine gömülmüş olan kümelerdir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 5.2 • Tekniklerinizi Bilin

Diğer taraftan, ökaryotik hücre organizasyonu, protistleri, bitkileri, mantarları ve hayvanları içeren Eukarya domaini (**ökaryotlar**) üyelerinde bulunur. Bu bölümde daha sonra tartışacağımız üzere, ökaryotik hücreler, muhtemelen, prokaryotlardan ortaya çıkmıştır. Prokaryotların aksine, ökaryotik hücrelerin genetik maddesi (DNA), **çekirdek** adı verilen zarla kuşatılmış özel bir kompartıman içerisinde yer alır. Ökaryotik hücreler, aynı zamanda, içerisinde özgül kimyasal reaksiyonların gerçekleştiği zarla kuşatılmış diğer kompartımanlara da sahiptir. Örneğin, hücre için kullanılabilir kimyasal enerji üretiminde yer alan anahtar reaksiyonların bazıları mitokondrilerde gerçekleşir. Bu kompartımanları kuşatan içzarlar, plazma zarıyla aynı temel bileşime, yapıya ve özelliklere sahiptir. Bu kompartımanlar tarafından sağlanan verimlilik, ökaryotik hücrelerde meydana gelebilen etkileyici işlevlere; ve bu hücrelerin de bir çiçeğin kısımları, kaslar ve sinirler gibi çeşitlilik gösteren dokular şeklinde özelleşmesine yol açmıştır.

## 5.1 ÖZET

**Hücre teorisi, biyolojinin birleştirici prensibidir. Yüzey/hacim oranları, hücrelerin büyüklüklerini sınırlar. Hem prokaryotik ve hem de ökaryotik hücreler, bir plazma zarına sahiptir; fakat prokaryotik hücreler, ökaryotlarda bulunan zarla kuşatılmış iç kompartımanlardan yoksundur.**

- Hücre biyolojisi, yaşamın tüm prensiplerini nasıl kapsar? **Bakınız s. 77**
- Hücreler, niçin küçüktür? **Bakınız ss.77-79 ve Şekil 5.2**
- Plazma zarının hücre için önemini açıklayınız **Bakınız ss.79-80**

Bu kısımda bahsettiğimiz gibi, hücre mimarisinde iki yapısal tema vardır: prokaryotik ve ökaryotik. Biz şimdi, prokaryotik hücrelerin organizasyonunu inceleyeceğiz.

## 5.2 Hangi Özellikler, Prokaryotik Hücreleri Karakterize Eder?

Prokaryotlar enerjilerini, diğer canlı organizmalara göre daha çeşitli kaynaklardan elde ederler. Bu organizmalar, diğer organizmalar için öldürücü olacak olan çevresel ekstrem koşullara tolerans gösterebilir -sıcaklığı 100°C'yi aşabilen çok sıcak su kaynaklarında (*Thernus aquaticus*) ya da çok tuzlu sularda (*Halobacterium*) yaşayabilenler vardır. Bu kısımda prokaryotik hücreleri incelerken, çok sayıda prokaryotik türün olduğunu, Bacteria ve Archaea gruplarının çeşitli şekillerde birbirinden ayırt edildiğini akılda tutmamız gerekir. Bu farklılıklar ve bu iki domainde yer alan organizmalardaki muazzam çeşitlilik, Bölüm 26'nın konusu olacaktır.

Bir prokaryotik hücrenin hacmi, genellikle bir ökaryotik hücrenin hacminin beşte biri kadardır. Prokaryotik hücrelerin uzunlukları ya da çapları, 1-10 µm arasında değişir. Bireysel her bir prokaryot, tek bir hücredir; fakat prokaryotların birçok tipi, genellikle, zincirler ya da küçük kümeler şeklinde görülür. Bazıları ise yüzlerce hücreden oluşmuş büyük kümeler şeklinde bulunur. Bu kısımda, ilk önce, Bacteria ve Archaea domainlerindeki hücrelerin paylaştıkları özellikleri dikkate alacağız. Sonra, bazı prokaryotlarda bulunan fakat tümünde bulunmayan yapısal özellikleri gözden geçireceğiz.

### Prokaryotik hücreler belirli özellikleri paylaşır

Prokaryotik hücrelerin hepsi, aynı temel yapıya sahiptir (**Şekil 5.4**):

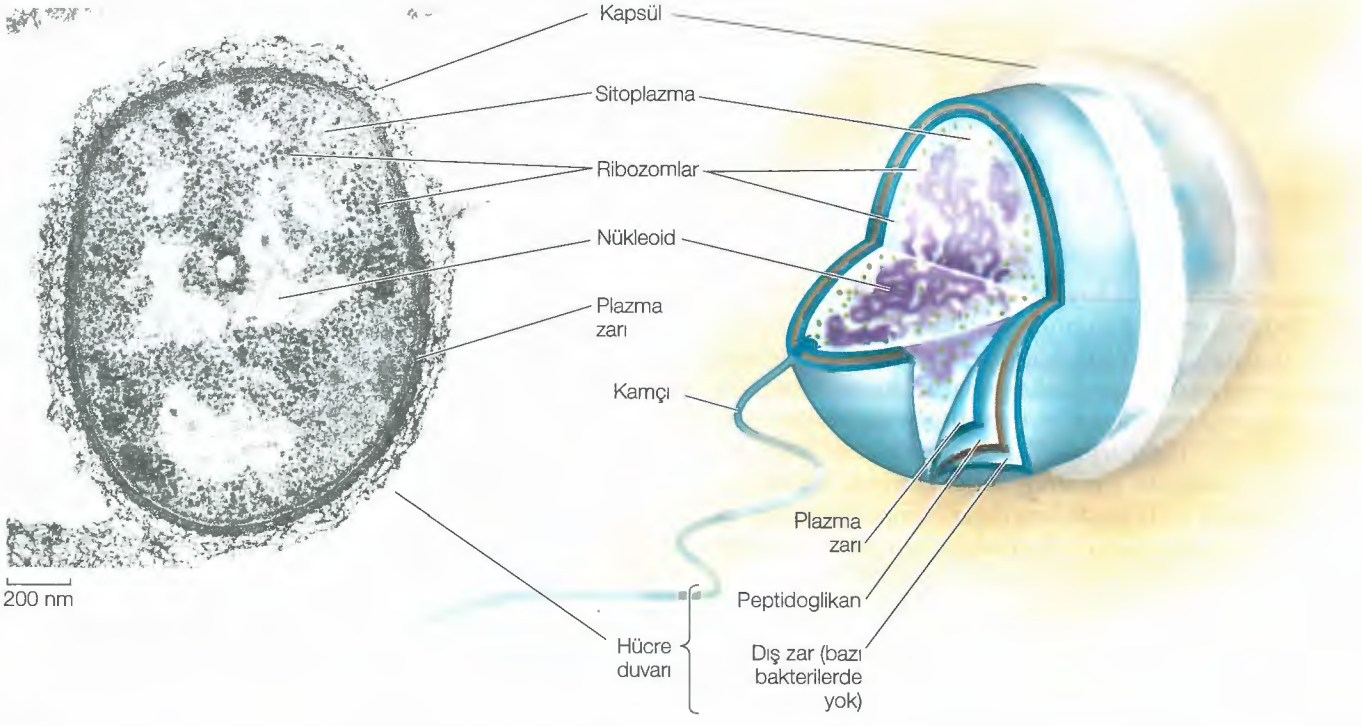
- Plazma zarı, hücreyi sarar ve hücreye giren çıkan madde trafiğini düzenler; ve hücrenin iç kısmını dış ortamdan ayırır.
- **Nükleoid**, hücre içerisinde DNA'nın yerleşmiş olduğu bölgedir. Kısım 4.1'de açıkladığımız gibi DNA, hücrenin büyümesini, varlığını sürdürmesini ve çoğalmasını kontrol eden kalıtsal maddedir.

Plazma zarı tarafından kuşatılmış olan arta kalan diğer materyal, **sitoplazma** olarak ifade edilir. Sitoplazmanın iki elemanı vardır: sitosöl ve ribozomları da içeren çözünmemiş durumdaki askıda olan partiküller.

- **Sitosöl**, büyük ölçüde sudan oluşmuştur; su ise çözünmüş iyonları, küçük molekülleri, proteinler gibi çözünebilir büyük molekülleri içerir.
- **Ribozomlar**, yaklaşık 25 nm çapa sahip RNA ve protein kompleksleridir. Bunlar, sadece elektron mikroskobunda görülebilirler. Ribozomlar, proteinleri oluşturmak üzere amino asitlerin belirli bir sıraya göre birbirine bağlanmasını yöneten nükleik asitlerdeki kodlanmış bilgiye uygun olarak protein sentezinin gerçekleştiği yerdir.

Sitoplazma, durağan bir bölge değildir. Bu ortamdaki maddeler, daha ziyade, devamlı hareket halindedir. Örneğin, tipik bir protein, bir dakika içerisinde tüm hücre içerisini dolaşabilir; ve yol boyunca birçok diğer moleküle çarpar.

Prokaryotik hücreler, ökaryotik hücrelerden yapısal olarak daha az kompleks olmalarına karşın, onlar işlevsel olarak daha kompleks olup binlerce biyokimyasal reaksiyonu gerçekleştirirler. İlk hücrelerin kökeni hakkında mevcut bilgilerimize göre (bakınız Kısım 4.4) bazı prokaryotik hücre soy hatları, 3 milyar yıldan daha fazla bir süre geriye uzanmalıdır. Böylece, prokaryotlar, evrimsel açıdan çok başarılı organizmalardır.




**5.4 Bir Prokaryotik Hücre** *Pseudomonas aeruginosa* bakterisi, tüm prokaryotik hücreler tarafından paylaşılan tipik yapıları göstermektedir. Bu bakteri aynı zamanda, tüm prokaryotların sahip olmadığı koruyucu bir dış zara sahiptir. Kamçı ve kapsül de bazılarında bulunan fakat tüm ökaryotlarda bulunmayan yapılardır.

## Bazı prokaryotlarda özelleşmiş özellikler bulunur

Prokaryotlar evrimleşirken bazıları özelleşmiş yapılar geliştirmiştir; bu yapılar, onlara seçilimde avantaj sağlamıştır: Yani, bu yapılara sahip olan hücreler, bu yapılardan yoksun olanlara göre belirli çevrelerde daha iyi yaşayabilmekte ve çoğalabilmektedir. Bu yapılar, koruyucu hücre duvarını, bazı kimyasal reaksiyonların bölümlere ayrılması için bir iç zar sistemi, sulu ortamlarda hücre hareketini sağlamak için kamçıyı ve ilkel bir iç iskeleti içerir.

**HÜCRE DUVARLARI** Çoğu prokaryot, plazma zarının dışında konumlanmış olan bir hücre duvarına sahiptir. Hücre duvarının sertliği, hücreyi destekler ve onun biçimini belirler. Arkelerinkinin aksine çoğu bakterinin hücre duvarı, peptidoglikan içerir; peptidoglikan, peptidlere kovalent bağlarla çaprazlamasına bağlanmış amino şeker polimeridir ve böylece, tüm hücreyi saran tek bir dev molekül oluşur. Bazı bakterilerde dış zar (polisakkarit bakımından zengin fosfolipid zar) adı verilen başka bir tabaka, peptidoglikan tabakasını dışarıdan kuşatır (bakınız Şekil 5.4). Plazma zarından farklı olarak dış taraftaki bu zar, kendisinden moleküllerin geçmesine karşı büyük bir engel değildir.

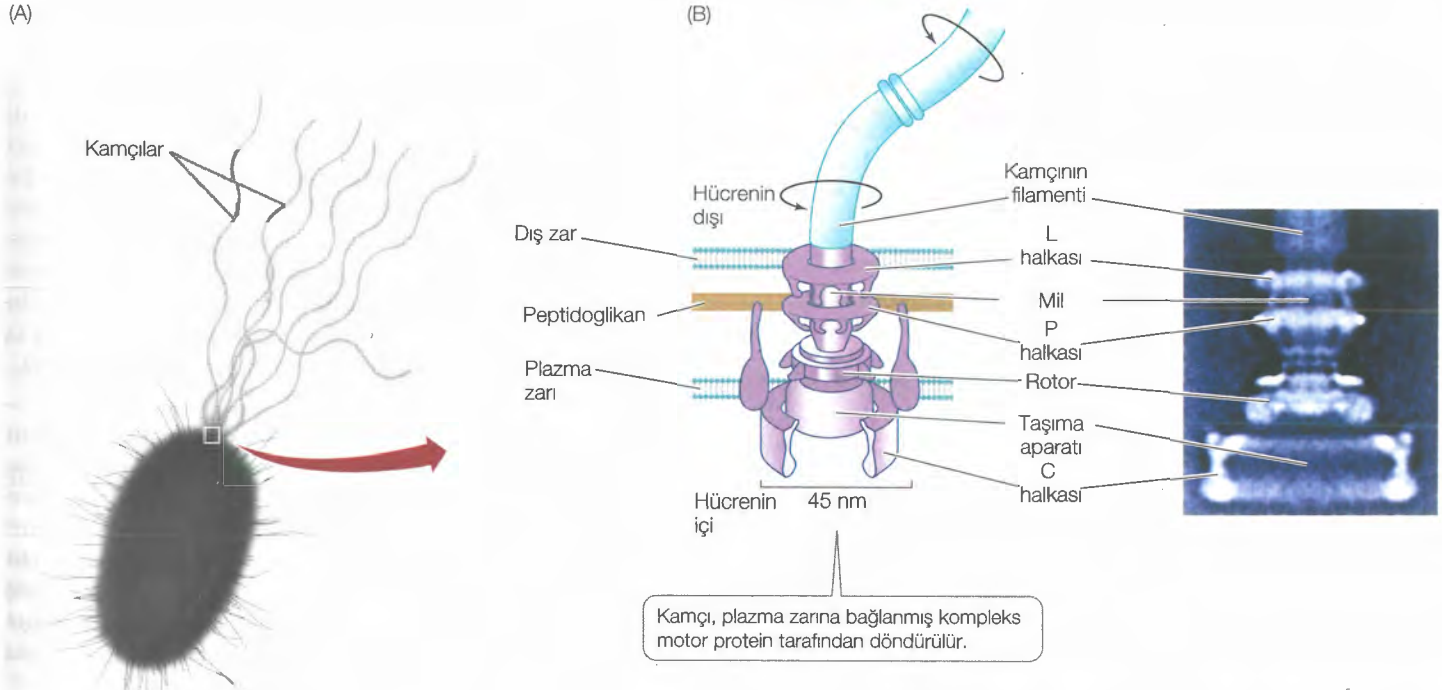
Bazı bakterilerde hücre duvarını saran ve büyük ölçüde polisakkaritlerden oluşmuş, kapsül olarak isimlendirilen sümüksü bir tabaka vardır. Bazı durumlarda bu kapsüller bakterileri, enfekte etmiş oldukları hayvanın beyaz kan hücrelerinin saldırısından korur. Kapsüller, aynı zamanda, hücreleri kurumaya karşı korumaya yardım eder ve bazen de bakterilerin diğer hücrelere tutunmasına yardım eder. Çoğu prokaryot, kapsül meydana getirmez ve kapsüllü olanlar da kapsüllerini kaybetseler bile yaşamlarını sürdürebilirler; onun için kapsül, prokaryotik yaşam için olmazsa olmaz değildir.

Bu bölümde daha sonra göreceğiniz gibi, ökaryotik bitki hücreleri de hücre duvarına sahiptir; fakat o, prokaryotik hücre duvarından bileşim ve yapı olarak farklıdır.

**İÇ ZARLAR** Siyanobakterileri içeren bazı bakteri grupları, fotosentez yaparlar: yani, güneşten gelen enerjiyi kullanarak karbon dioksit ve suyu birleştirip karbonhidratlara dönüştürürler. Bu bakteriler, fotosentez için gerekli olan molekülleri içeren bir iç zar sistemine sahiptir. Zarlara gereksinim duyan fotosentezin gelişmesi, Dünya üzerindeki ilkin yaşamın evrimleşmesinde önemli bir olaydır. Diğer prokaryotlar, plazma zarına tutunmuş iç zar kıvrımlarına sahiptir. Bu kıvrımlar, hücre bölünmesinde ya da enerji salan çeşitli reaksiyonlarda işlev görebilir.

**KAMÇI VE PİLİ** Bazı prokaryotlar, **kamçı** (**flagellum**) adı verilen üyeleri kullanarak yüzerler; bu kamçı bazen küçük bir tirbuşonu andırır (Şekil 5.5A). Bakterilerdeki kamçı, flagellin adı verilen bir proteinden yapılmıştır. Bir kompleks motor protein, kamçının kendi ekseni etrafında bir pervane gibi döner ve beraberinde hücreyi sürükler. Motor protein, plazma zarına bağlanır; bazı bakterilerde ise hücre duvarının dış zarına tutunur (Şekil 5.5B). Eğer kamçılar ortadan kaldırılacak olursa hücre hareket etmediğinden hücrenin hareketine kamçıların yol açtığını bilmekteyiz.

**Pili**, bazı bakteri hücresi tiplerinin yüzeylerinden çıkarak uzanan proteinden yapılmış yapılardır. Bu kıl şeklindeki yapılar, kamçılardan daha kısadır ve bir yere tutunmada kullanılırlar. Seks-pili adı verilen yapılar, bakterilerin bir başkasıyla bağlantı kurup genetik madde alışverişi yapmalarına yardımcı olur. *Fimbria* adı verilen yapılar, piliye benzerlik gösterir; fakat daha kısa olup bakteri hücrelerinin hayvan hücrelerine, yiyeceklere tutunmasına yardım eder ve korumada işlev görür.




**5.5 Bir Prokaryotik Hücre** (A) Kamçı, prokaryotik hücrelerin hareketine ve bir yere tutunmasına katkı yapar. (B) Kompleks protein halka yapıları, plazma zarına demirlenerek kamçıyı döndüren ve hücreyi iten bir motor birim oluşturur.

**HÜCRE İSKELETİ** Bazı prokaryotlar, özellikle çubuk biçimli bakteriler, plazma zarının hemen iç tarafında hücre uzunluğu boyunca uzanan ipliksi yapıların oluşturduğu bir sarmal ağa sahiptir. Bu yapıyı yapan proteinler, amino asit dizisi bakımından ökaryotik hücrelerdeki aktine büyük benzerlik göstermektedir. Aktin, ökaryotlardaki hücre iskeletinin bir kısmını oluşturduğundan (bakınız Kısım 5.3), prokaryotlardaki sarmal filamentlerin çubuk şeklindeki hücre biçiminin korunmasında rol oynadığı ileri sürülmüştür.

### 5.2 ÖZET

**Prokaryotik organizmalar, çeşitli enerji kaynaklarını kullanırlar ve ekstrem ortamlarda yaşayabilirler. Ökaryotik hücrelerin aksine prokaryotik hücreler, kapsamlı iç kompartımanlara sahip değildir.**

- Prokaryotik hücrelerin hepsinde hangi yapılar vardır? Bakınız s. 82 ve Şekil 5.4
- Hücre duvarı, kamçı ya da pilus gibi özelleşmiş prokaryotik hücre yapılarının yapı ve işlevlerini açıklayınız. Bakınız ss. 83-84 ve Şekil 5.5

Daha önce bahsettiğimiz gibi, prokaryotik hücre, hücre biyolojisinde tanımlanan iki hücre yapı tipinden birisidir. Diğeri ise ökaryotik hücredir. Ökaryotik hücreler ve çok hücreli ökaryotik organizmalar, prokaryotik hücrelerden yapısal ve işlevsel olarak daha komplekstirler.

## 5.3 Hangi Özellikler, Ökaryotik Hücreleri Karakterize Eder?

Ökaryotik hücreler, prokaryotik hücrelerden genellikle 10 kata kadar daha büyük boyuta sahiptir; örneğin küresel bir maya hücresi, 1 µm çapa sahip tipik bir bakteri hücresinin aksine yaklaşık 8 µm çapa sahiptir. Prokaryotik hücreler gibi ökaryotik hücreler de plazma zarına, sitoplazmaya ve ribozomlara sahiptir. Fakat bu bölümde daha önce öğrendiğiniz gibi ökaryotik hücreler, aynı zamanda, sitoplazma içerisinde kompartımanlara sahiptir; bu kompartımanların iç kısımları zarlar tarafından sitosölden ayrılmıştır.

### Bölümlere ayrılmak ökaryotik hücre fonksiyonunun anahtarıdır

Ökaryotik hücrelerin zarsı kompartımanlarına **organel** adı verilir. Her organel, bulunduğu hücrede özgül bir role sahiptir. Bazı organeller, özgül ürünleri yapan fabrikalar olarak nitelendirilirler. Diğerleri, elektrik santralleri gibi, aldıkları enerjiyi bir formdan daha kullanışlı başka bir forma dönüştürür. Bu işlevsel roller, her bir organelin gerçekleştirebildiği kimyasal reaksiyonlar tarafından tanımlanır:

- *Çekirdek*, hücrenin genetik maddesinin (DNA) çoğunu içerir. Genetik maddenin replikasyonu ve genetik bilginin ifade edilmesinin ilk basamakları, çekirdek içerisinde gerçekleşir.
- *Mitokondri*, bir elektrik santralı ve sanayi parkıdır; burada karbonhidratların ve yağ asitlerinin bağlarında depolanmış olan enerji, hücreye daha faydalı olan bir forma dönüştürülür (ATP; bakınız Kısım 9.1).
- *Endoplazmik retikulum* ve *Golgi aygıtı*, ribozomlar tarafından sentezlenen bazı proteinlerin içlerinde paketlendiği ve hücredeki uygun yerlere gönderildiği kompartımanlardır.
- *Lizozomlar* ve kofullar, içlerinde büyük moleküllerin kullanılabilir monomerlere hidroliz edildiği hücresel sindirim sistemleridir.
- *Kloroplastlar* (sadece bazı hücrelerde bulunur), fotosentezi gerçekleştirir.

Her bir organeli saran zar, iki önemli role sahiptir. Birincisi, bu zar, uygun olamayan reaksiyonları önlemek için organelin kendi moleküllerini hücredeki diğer moleküllerden uzak tutar. İkincisi, bu zar trafik düzenleyici gibi davranır ve önemli ham maddelerin organel içerisine alınmasına ve ürünlerinin de sitoplazmaya salınmasına izin verir. Bazı organellerdeki zarlar, organel yüzeyinde gerçekleşen kimyasal reaksiyonlarda işlevsel rolleri olan proteinlere de sahiptir.

Ökaryotik hücrelerde özelleşmiş işlevlere sahip olan bir takım yapılar vardır; fakat bunlar zardan yoksun olduklarından genellikle organel olarak ifade edilmezler.

- Ribozomlar, protein sentezinin gerçekleştirildiği yerlerdir.
- Protein temelli birkaç çeşit filamentten oluşmuş olan hücre iskeleti, hem yapısal ve hem de işlevsel rollere sahiptir.
- Hücre dışı matriksin de hem yapısal ve hem de işlevsel rolleri vardır.

Kompartımanların evrimleşmesi, kompleks çok hücreli organizmaların organ ve dokuların oluşturan ökaryotik hücrelerin özelleşmesine olanak sağlayan önemli bir gelişmedir.

### Organeller, mikroskopla incelenerek ya da kimyasal analizler için izole edilerek çalışılabilir

Hücre organelleri ve yapılar, ilk olarak ışık ve daha sonra da elektron mikroskopisiyle saptandı. Bu organellerin işlevleri, bazen gözlemlerden ve deneylerden çıkartılabildi; örneğin bu gözlemler, çekirdeğin kalıtsal maddeyi içerdiğine ilişkin bir hipotezin (daha sonra doğrulandı) doğmasına yol açmıştır. Daha sonra, özgül makromolekülleri hedef alan boyaların kullanılması, hücre biyologlarının organellerin kimyasal bileşimini saptamasına izin verdi. (bakınız Şekil 5.17; bu şekil, üç farklı protein için boyanmış tek bir hücreyi göstermektedir).

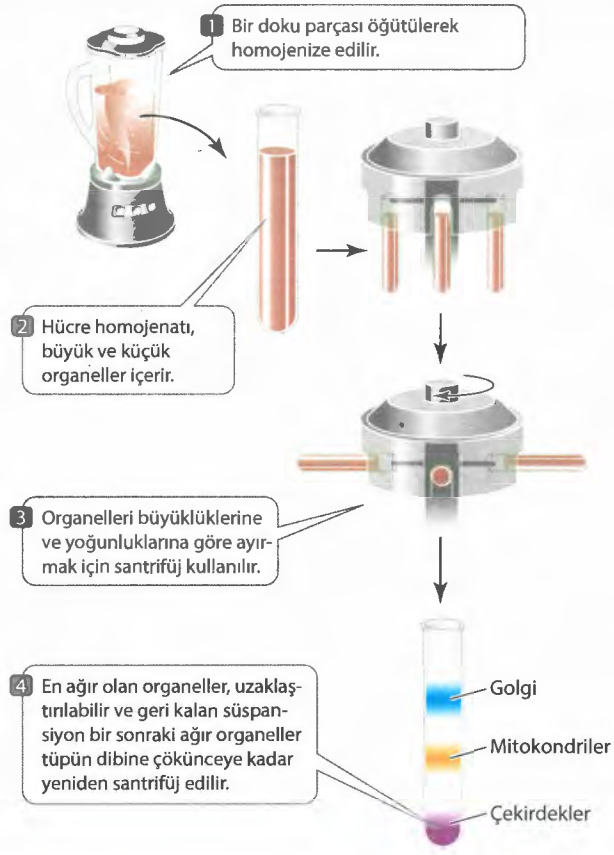
Hücreleri analiz etmek için bir başka yol, hücre fraksiyonasyonu adı verilen işlemle onları ayrı ayrı almaktır. Bu işlem, hücre organellerinin ve diğer sitoplazmik yapıların birbirlerinden ayrılmasına ve kimyasal yöntemler kullanılarak incelenmesine izin verir. Hücre fraksiyonasyonu, plazma zarının yıkılmasıyla başlar ve zarın parçalanması, sitoplazmik elemanların test tüpüne akmasına izin verir. Daha sonra çeşitli organeller, büyüklükleri ya da yoğunlukları esas alınarak birbirinden ayrılabilir (Şekil 5.6). Biyokimyasal analizler, daha sonra, izole edilen organeller üzerinde yapılabilir.

Mikroskopta inceleme ve hücre fraksiyonasyonu, birbirini tamamlamak suretiyle bize, her bir organelin ve yapının bileşimi ve işlevi hakkında daha komple bir resim verir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 5.6 Hücre Fraksiyonasyonu

Hücreler parçalanıp ve onların içerikleri sıvı ortam içerisinde askıda kaldıktan sonra organeller birbirinden ayrılabilir. Bu sıvı ortam, bir tüpe yerleştirilir ve yüksek hızda santrifüjde döndürülür. Santrifüj kuvveti, partiküllerin tüpün dibine çökmesine yol açar ve burada toplanmış olan maddeler biyokimyasal çalışmalarda kullanılabilir. Daha ağır olan partiküller, daha hafif olanlara göre daha düşük hızlarda çökelirler. Santrifüjün hızını ayarlayarak, hücre organelleri ve ribozomlar gibi büyük partiküller birbirinden ayrılabilir ve kısmen arıtılır.




Bitki ve hayvan hücrelerinin mikroskopta incelenmesi, her bir hücre tipinde görünüşte benzer olan birçok organeli ortaya koymuştur (Şekil 5.7). Şekil 5.7 ve Şekil 5.4'deki resimleri karşılaştırarak ökaryotik hücreler ve prokaryotik hücreler arasındaki bazı farklılıkları görebilirsiniz.

### Ribozomlar protein sentezi için fabrikalardır

Prokaryotların ve ökaryotların iki tip ribozomu, farklı büyüklükte iki alt birimden oluşmuş olmaları bakımından benzerlik gösterir. Ökaryotik ribozomlar, prokaryotların ribozomlarından biraz daha büyüktür; fakat, prokaryotik ribozomların yapısı daha iyi anlaşılmıştır. Ribozomlar, kimyasal olarak, ribozomal RNA (rRNA) adı verilen özel bir RNA çeşidinden oluşmuştur. Ribozomlar, aynı zamanda, 50'den daha fazla sayıda farklı protein molekülü içerir; bu protein molekülleri, rRNA'ya kovalent olmayan bir şekilde bağlanır.

Prokaryotik hücrelerdeki ribozomlar, sitoplazmada serbestçe yüzer. Ökaryotik hücrelerdekiler, iki yerde bulunurlar: serbest olarak yüzdükleri sitoplazmada ya da endoplazmik retikulum yüzeyine (aşağıdaki zarla çevrelenmiş bir organellere bakınız) tutunmuş olarak; ve mitokondri ve kloroplastların iç kısmında. Ribozomlar, bu yerleşim yerlerinin her birinde, nükleik asitler tarafından belirlenmiş amino asit dizilerine uygun olarak proteinlerin sentezlendiği moleküler fabrikalardır. Ribozomlar, hücrenin içerdiği diğer organellerle karşılaştırıldığında küçük görünmelerine karşın, moleküler standartlar bakımından ribozomlar, birkaç düzine farklı molekülden yapılmış büyük komplekslerdir (yaklaşık 25 nm çapında).

### Çekirdek genetik bilginin çoğunu içerir

Organizmalar, değişen koşullara uygun cevabı verebilmek için, iç ortamlarını sürekli olarak kararlı tutabilmek için ve üremek için doğru bilgilere –iç sinyaller, çevresel ipuçları ve saklanan talimatlar– bağlıdırlar. Hücredeki kalıtsal madde, nükleotid dizisi şeklinde DNA moleküllerinde depolanır. Ökaryotik hücrelerdeki DNA'nın çoğu, çekirdek içerisinde bulunur (bakınız Şekil 5.7). DNA'da şifrelenmiş olan bilgi, ribozomlarda proteinlere *tercüme edilir*. Bu süreç, ayrıntılı olarak Bölüm 14'de tanımlanmıştır.

Çoğu hücre, tek bir çekirdeğe sahiptir ve bu çekirdek genellikle en büyük organeldir (Şekil 5.8). Tipik bir hayvan hücresinin çekirdeği, yaklaşık olarak 5 µm çapındadır –çoğu prokaryotik hücreden ciddi anlamda daha büyük. Çekirdek, hücrede birkaç işleve sahiptir:

- DNA'nın yerleştiği ve DNA replikasyonunun gerçekleştiği yerdir.
- Gen transkripsiyonunun açıldığı ya da kapandığı yerdir.
- Çekirdek içerisindeki **nükleolus** (**çekirdekçik**) adı verilen bölgede, RNA ve proteinler bir araya getirilerek ribozomlar oluşturulur.

Çekirdek, iki zar tarafından çevrelenmiştir, bu zarlar birlikte *çekirdek zarfını* oluşturur (bakınız Şekil 5.8). Bu yapı, genetik maddeyi sitoplazmadan ayırır. İşlevsel olarak, çekirdek zarfı, DNA transkripsiyonunu (çekirdek içerisinde gerçekleşir) translasyondan (sitoplazmada gerçekleşir) ayırır (bakınız Şekil 4.5). Çekirdek zarfının iki zarı, binlerce nükleer delikle delikli durumdadır; bu deliklerin her birinin çapı yaklaşık olarak 9 nm olup çekirdeğin iç kısmı ile sitoplazma arasında bağlantı sağlar (bakınız Şekil 5.8). Bu delikler, bazı moleküllerin çekirdek içerisine girişine izin vererek diğerlerini ise engelleyerek bu iki hücresel kompartıman arasındaki trafiği düzenler. Bu, çekirdeğin bilgi işleme işlevlerini düzenlemesine izin verir.

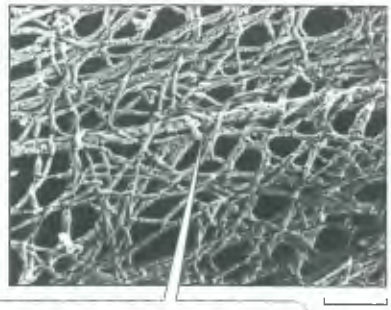
Aralarında iyonların ve moleküler ağırlıkları 10.000 daltondan daha küçük olan moleküllerin yer aldığı küçük mad-

HAYVAN HÜCRESİ



**Mitokondriler,** hücrenin enerji santralleridir.

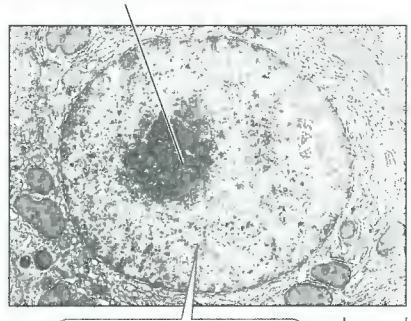
0.8 µm



Hücreyi destekleyen **hücre iskeleti,** mikrotubüllerden, ara filamentlerden ve mikrofilamentlerden oluşmuş olup hücre ve organel hareketleri için gereklidir.

25 nm

Çekirdekçik (nükleolus)



**Çekirdek** hücresel DNA'nın büyük çoğunluğunun bulunduğu yerdir; DNA proteinler ile bir araya gelerek kromatini oluşturur.

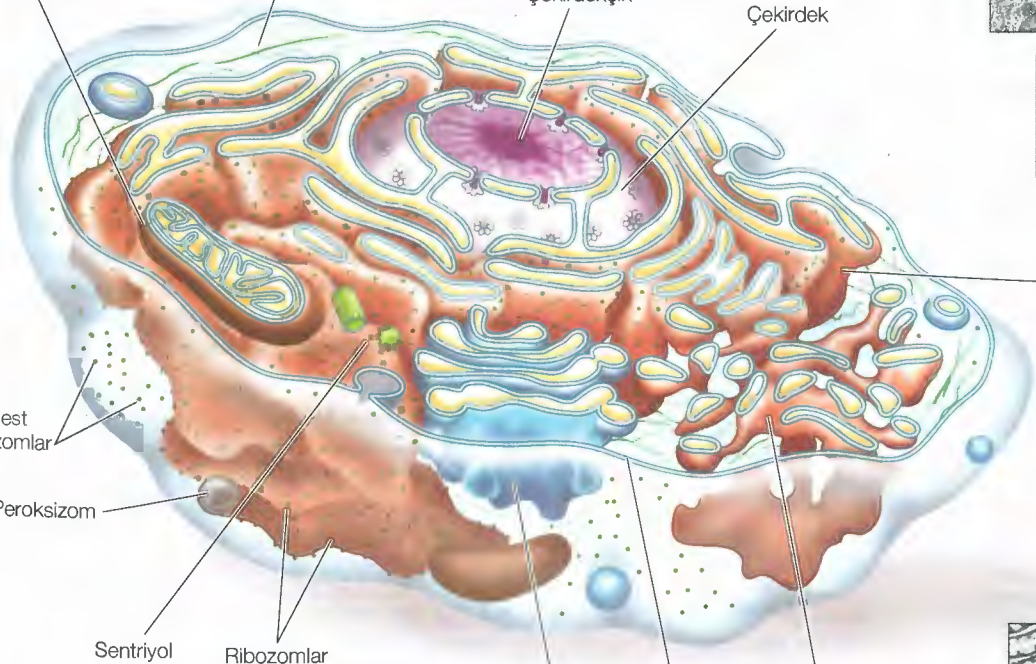
1.5 µm

Mitokondri

Hücre iskeleti

Çekirdekçik

Çekirdek



Granüllü endoplazmik retikulum

Serbest ribozomlar

Peroksizom

Sentriyol

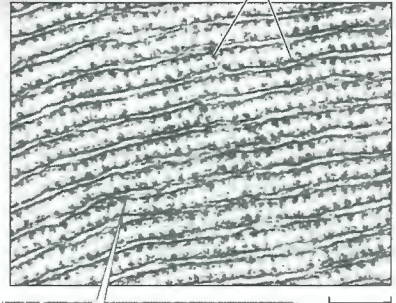
Ribozomlar (GER'e bağlanmış)

Golgi aygıtı

Plazma zarı

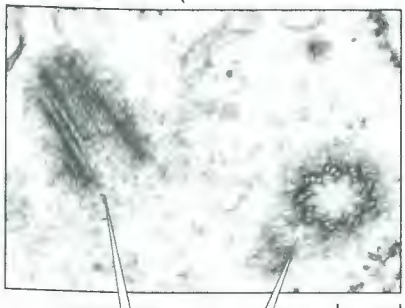
Düz endoplazmik retikulum

Ribozomlar



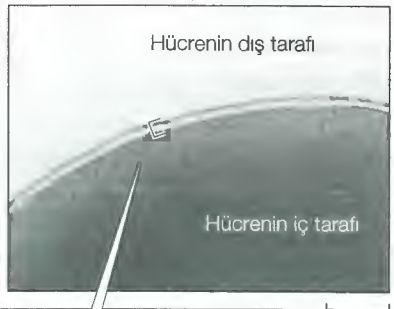
**Granüllü endoplazmik retikulum,** protein sentezinin çoğunun gerçekleştiği yerdir.

0.5 µm



**Sentriyoller** çekirdek bölünmesiyle ilişkilidir.

0.1 µm

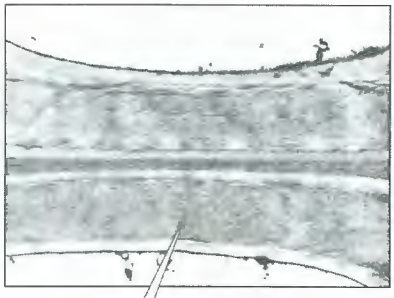



**Plazma zarı,** hücreyi çevresinden ayırır ve hücreye madde giriş çıkışını düzenler.

30 nm

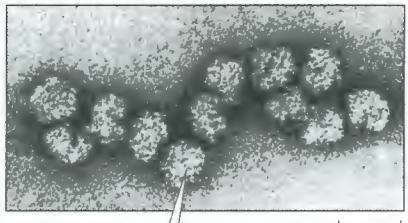
**5.7 Ökaryotik Hücre** Elektron mikroğraflarındaki birçok bitki hücresi organeli, hayvan hücrelerinde gözlenen ile hemen hemen aynı yapıdadır. Bitki hücrelerine özgün olan hücresel yapılar, hücre duvarı ve kloroplastlardır. Hücreler, üç boyutlu yapılar olmasına rağmen, görüntülerin iki boyutlu "kesitler" olduğunu not ediniz.

**BİTKİ HÜCRESİ**



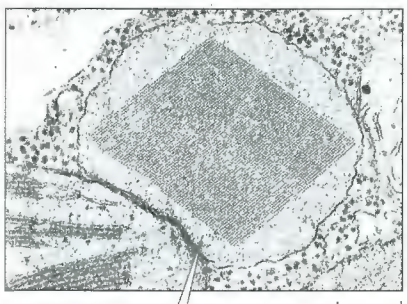
**Hücre duvarı,** bitki hücresini destekler.

0.75 µm



**Ribozomlar,** protein üretir.

25 nm



**Peroksizomlar,** toksik peroksitleri parçalar.

0.75 µm

Hücre duvarı

Serbest ribozomlar

Çekirdekçik

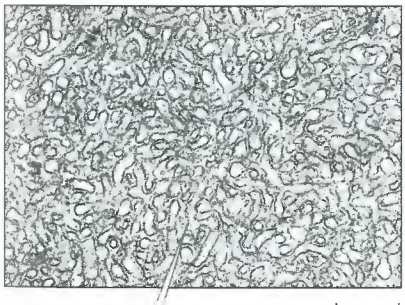
Çekirdek

Koful

Peroksizom

Düz endoplazmik retikulum

Granüllü endoplazmik



Proteinler ve diğer moleküller, **düz endoplazmik retikulumda** kimyasal olarak değişikliğe uğratılır.

0.5 µm

Plazma zarı

Kloroplast

Plazmodezm

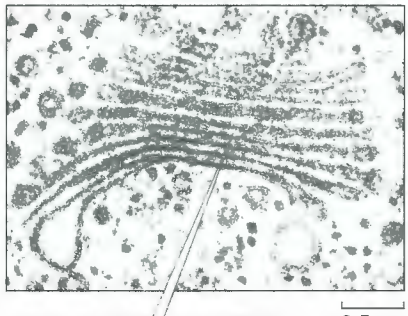
Golgi aygıtı

Mitokondri



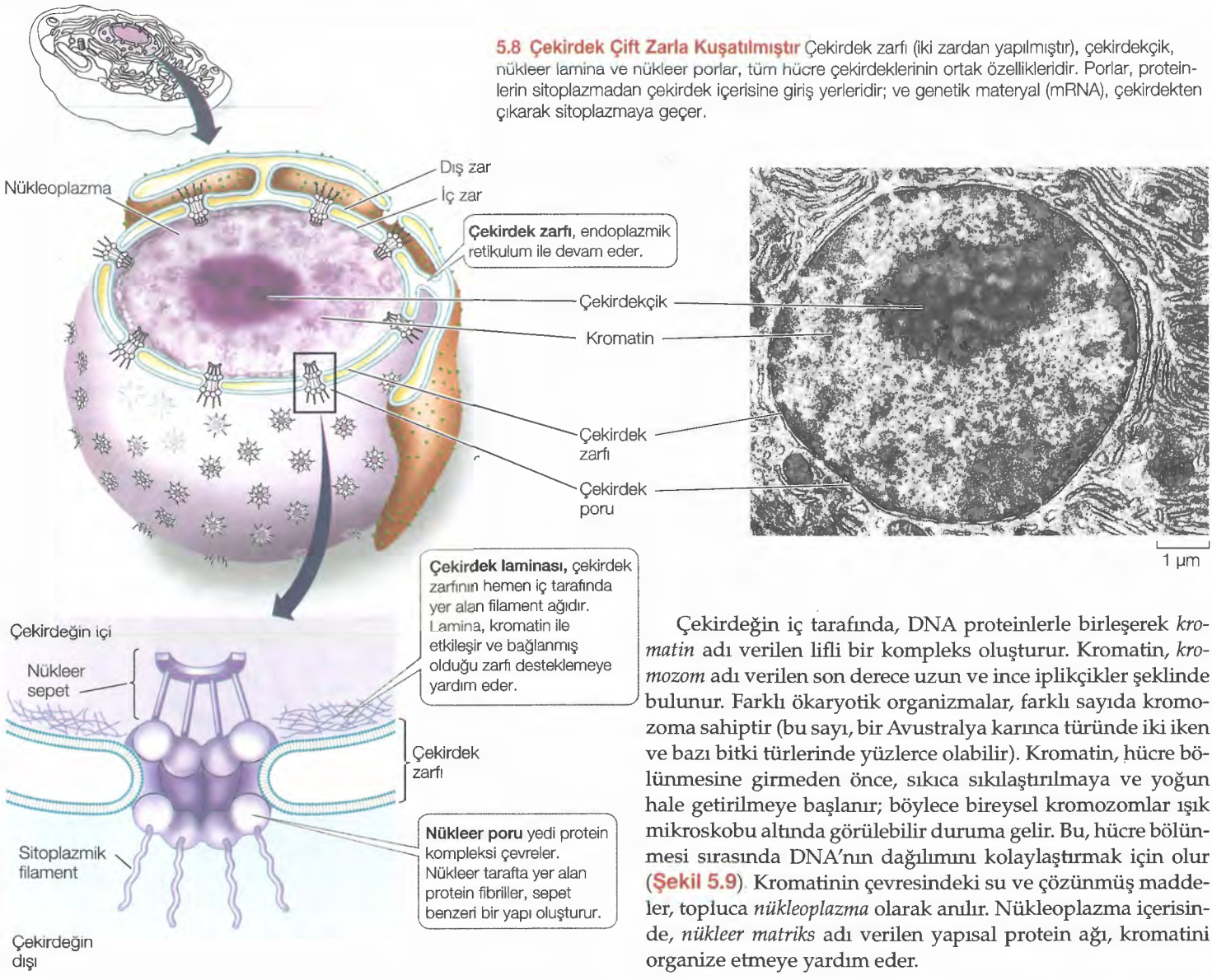
**Kloroplastlar** şeker üretmek için güneş enerjisini toplarlar.

1 µm



**Golgi aygıtı,** proteinleri işler ve paketler.

0.5 µm




**5.8 Çekirdek Çift Zarla Kuşatılmıştır** Çekirdek zarfı (iki zardan yapılmıştır), çekirdekçik, nükleer lamina ve nükleer porlar, tüm hücre çekirdeklerinin ortak özellikleridir. Porlar, proteinlerin sitoplazmadan çekirdek içerisine giriş yerleridir; ve genetik materyal (mRNA), çekirdekten çıkarak sitoplazmaya geçer.

deler, nükleer deliklerden difüzyonla serbestçe yayılır. Sitoplazmada yapılan ve çekirdek içerisine aktarılan bir çok protein gibi büyük moleküller, proteinin bir kısmını oluşturan belirli bir kısa amino asit dizisi olmaksızın taşınamaz. *Nükleer lokalizasyon sinyali* (*NLS*) olarak bilinen bu dizinin varlığına ilişkin bazı kanıtlar vardır (ayrıca bakınız Şekil 14.20):

- Çekirdeğe gitmesi hedeflenen çoğu proteinde NLS bulunur; fakat sitoplazmada kalan proteinlerde bulunmaz.
- Eğer bir proteinden NLS uzaklaştırılırsa, protein sitoplazmada kalır.
- Eğer normal olarak sitoplazmada kalacak olan proteine NLS eklenirse, bu protein çekirdek içerisine hareket eder.
- Bazı virüsler, kendilerinin çekirdek içerisine girmesine izin veren bir NLS'ye sahiptir; sinyal sekans olmaksızın virüs parçacıkları şeklinde çekirdeğe girmez.

NLS, pordaki bir reseptör proteine bağlanır ve işaretlenmiş olan bu protein, por içerisinden kayarak çekirdek zarfından geçer.

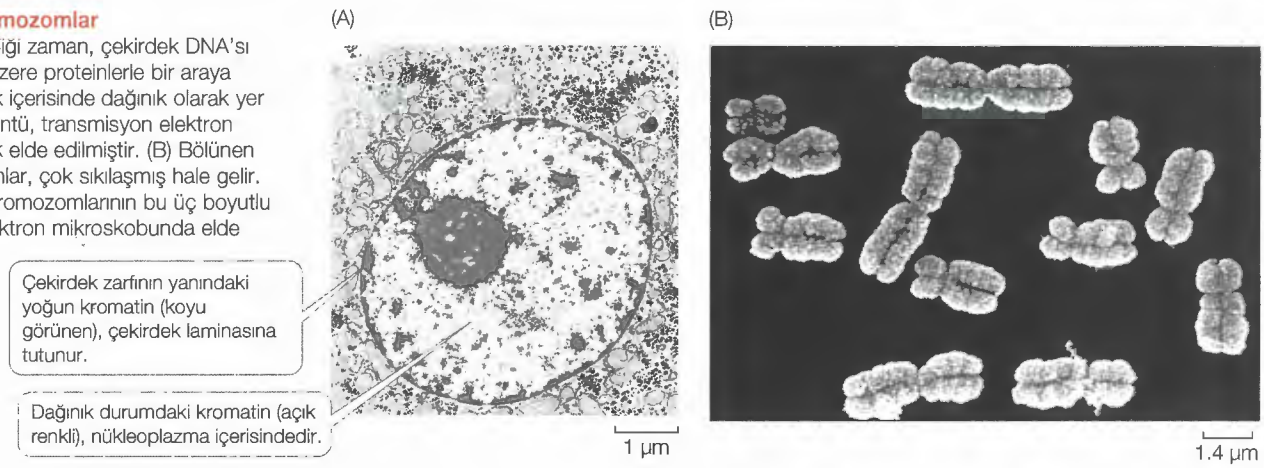
Çekirdeğin iç tarafında, DNA proteinlerle birleşerek *kromatin* adı verilen lifli bir kompleks oluşturur. Kromatin, *kromozom* adı verilen son derece uzun ve ince iplikçikler şeklinde bulunur. Farklı ökaryotik organizmalar, farklı sayıda kromozoma sahiptir (bu sayı, bir Avustralya karınca türünde iki iken ve bazı bitki türlerinde yüzlerce olabilir). Kromatin, hücre bölünmesine girmeden önce, sıkıca sıkılaştırılmaya ve yoğun hale getirilmeye başlanır; böylece bireysel kromozomlar ışık mikroskobu altında görülebilir duruma gelir. Bu, hücre bölünmesi sırasında DNA'nın dağılımını kolaylaştırmak için olur (**Şekil 5.9**). Kromatinin çevresindeki su ve çözünmüş maddeler, topluca *nükleoplazma* olarak anılır. Nükleoplazma içerisinde, *nükleer matriks* adı verilen yapısal protein ağı, kromatini organize etmeye yardım eder.

Kromatin, çekirdeğin iç kısmının çevresinde, *nükleer lamina* adı verilen protein ağa tutunur; nükleer lamina, lamin adı verilen proteinlerin intermediyer filamentler denen ince uzun yapılara polimerleşmesiyle oluşur. Nükleer lamina, hem kromatine ve hem de çekirdek zarfına tutunmasıyla çekirdeğin biçimini korur. Nükleer laminanın insanın yaşlanmasında rol aldığına ilişkin bazı kanıtlar vardır. İnsanlar yaşlandıkça, nükleer lamina bozulmaya başlar ve bu süreçte çekirdeğin yapısal bütünlüğü azalır. Ender rastlanan bir hastalık olan progeria hastalığına sahip olan insanlarda, bu azalma çok erken yaşlarda başlar ve onların yaşlanması hızlanır.

Hücre yaşam döngüsünün büyük bir kısmı boyunca, çekirdek zarfı kararlı bir yapıdır. Ancak, hücre çoğaldığı zaman çekirdek zarfı, küçük por komplekslerini içeren *kesecik* (*veziküller*) adı verilen küçük, zara-bağlı damlacıklara parçalanır. Replikasyon geçirmiş DNA, yavru hücrelere dağıtıldıktan sonra zarf yeniden oluşturulur (bakınız Kısım 11.3).

Çekirdek zarfının dış zarı, belirli yerlerde sitoplazma içerisine doğru katlanır ve daha sonra tartışacağımız bir organel olan endoplazmik retikulumun zarı ile devam eder.

**5.9 Kromatin ve Kromozomlar**
(A) Bir hücre bölünmediği zaman, çekirdek DNA'sı kromatini oluşturmak üzere proteinlerle bir araya gelir; kromatin çekirdek içerisinde dağınık olarak yer alır. Bu iki boyutlu görüntü, transmisyon elektron mikroskobu kullanılarak elde edilmiştir. (B) Bölünen hücrelerdeki kromozomlar, çok sıkılaşmış hale gelir. İzole edilmiş metafaz kromozomlarının bu üç boyutlu görüntüsü, taramalı elektron mikroskobunda elde edilmiştir.




## İç zar sistemi, birbiriyle ilişkili organellerin bir grubudur

Bazı ökaryotik hücrelerin hacminin çoğu, kapsamlı bir **iç zar sistemi** tarafından işgal edilir. Bu, bazen yaprak şeklinde yassılaşmış ve bazen de diğer karakteristik biçimleri olan birbiriyle bağlantılı zarla kaplı kompartımanlar sistemidir (bakınız Şekil 5.7). İç zar sistemi, plazma zarını, çekirdek zarfını, endoplazmik retikulumu, Golgi aygıtını ve Golgi aygıtından türemiş olan lizozomları içerir. Vezikül adını alan küçük, zarla çevrili damlacıklar, maddeleri iç zar sisteminin çeşitli elemanları arasında götürüp getirir (Şekil 5.10). Bu sistem, çizimlerde ve elektron mikroskop resimlerinde, zaman içerisinde ve alanda tespit edilmiş durumda yani durağan olarak görünür. Fakat bu betimlemeler, sadece anlık çekilmiş fotoğraflara dayanır; canlı hücrelerin içerdikleri zarlar ve maddeler, sürekli olarak hareket halindedir. Zar elemanlarının, iç zar sistemi içerisinde bir organelden diğerine kaydığı gözlenmiştir. Böylece, bu zarların tümü, işlevsel olarak birbiriyle ilişkili olmalıdır.

**ENDOPLAZMİK RETİKULUM** Ökaryotik hücrelerin elektron mikrografları, sitoplazma içerisinde tüpler ya da yassılaşmış keseler oluşturan, sitoplazma boyunca dallanmış birbiriyle bağlantılı zarlardan oluşmuş ağların varlığını ortaya koyar. Bu zarlar, topluca, **endoplazmik retikulum** ya da **ER** olarak isimlendirilir. Endoplazmik retikulumun lümen olarak isimlendirilen iç kompartımanı, çevresindeki sitoplazmadan ayrı ve farklıdır (bakınız Şekil 5.10). ER, hücrenin iç hacminin yüzde 10'nunu kaplayabilir; ve onun kıvrımları, ER yüzey alanının plazma zarınınkinden birçok kat daha büyük olmasına yol açar. Endoplazmik retikulumun düz ve granüllü ER olmak üzere iki çeşidi vardır.

**Granüllü endoplazmik retikulum** (**GER**), zarın dış yüzeyine bağlanan birçok ribozomun elektron mikroskopisinde "granüllü" görünüm vermesinden dolayı "granüllü" olarak isimlendirilir (bakınız Şekil 5.7). Bağlı ribozomlar, protein sentezinde aktif olarak işe karışır; fakat tüm hikaye, bundan ibaret değildir:

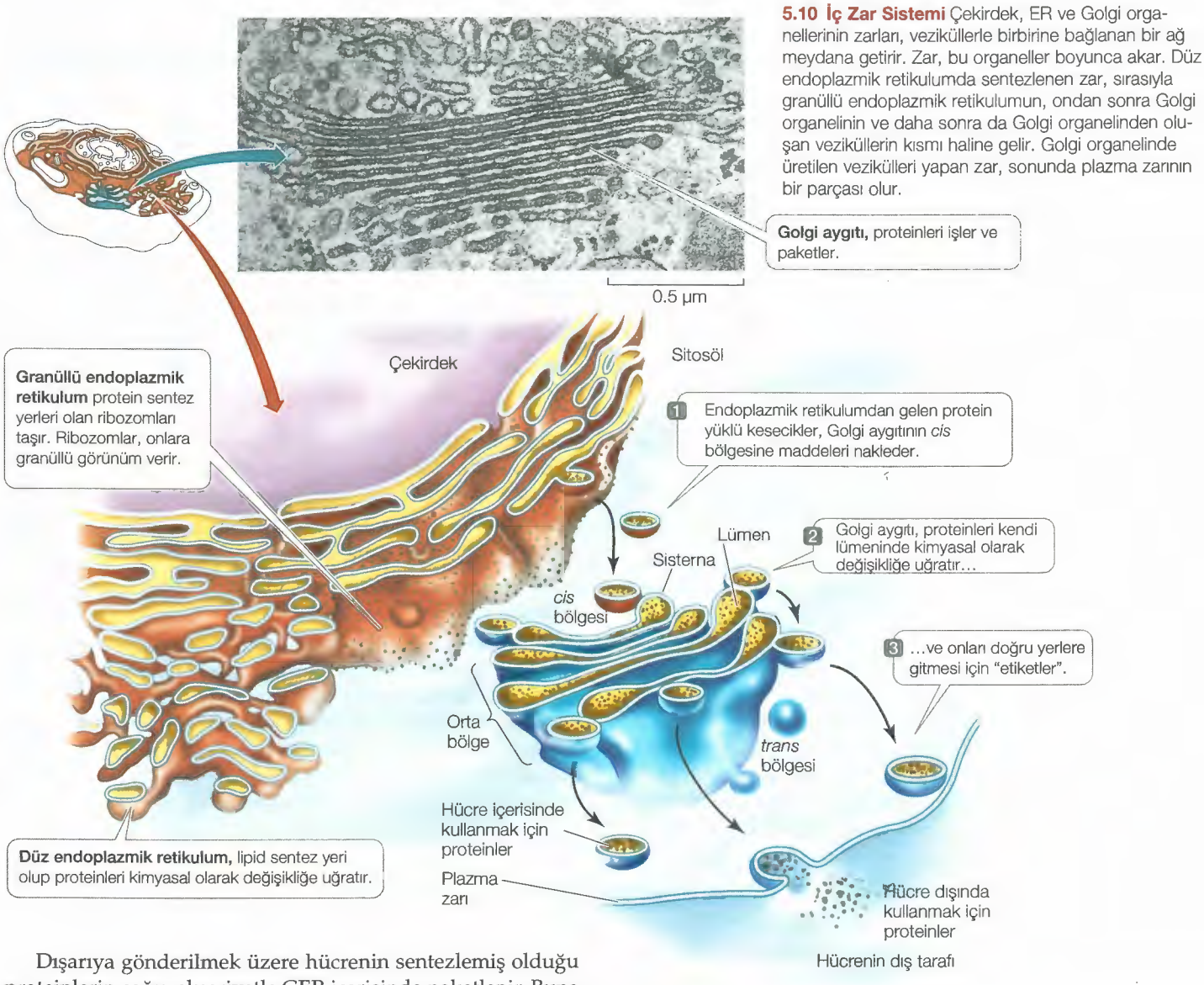
- GER, yeni sentezlenmiş belirli proteinleri kendi lümeni içerisine alır ve onları sitoplazmadan ayırır. GER, aynı zamanda, bu proteinlerin hücredeki diğer yerlere taşınmasında rol alır.
- Proteinler GER içerisindeyken işlevleri değiştirilmek üzere kimyasal olarak değişikliğe uğratılabilir ve hücredeki özel yerlere gönderilmek üzere kimyasal olarak "etiketlenebilir".
- Hücresel varış yerlerine sevk edilen proteinler, ER'den kopan kesecikler içerisinde yer alır.
- Zara bağlı proteinlerin çoğu, granüllü endoplazmik retikulumda yapılır.

Bir protein sentezlendiğinde, bir pordan GER'in içerisine girer. Bir protein çekirdek porundan geçerken bu iş, protein üzerindeki bir amino asit dizisi aracılığıyla başarılır; bu dizi, GER lokalizasyon sinyali olarak davranır (bakınız Kısım 14.6). Proteinler, GER lümenindeyken bazı değişiklikler geçirir; bu değişiklikler arasında disülfit köprülerinin oluşması ve üçüncül yapılarının oluşması için katlanmaların meydana gelmesi yer alır (bakınız Şekil 3.7).

Bazı proteinler, GER'de karbonhidrat gruplarına kovalent olarak bağlanır ve böylece glikoproteinler oluşur. Proteinlerin lizozomlara gönderileceği durumda, doğru proteinlerin bu organellere yönlendirilmesini garantilemek için karbonhidrat grupları adres sisteminin bir kısmını oluşturur. Lizozomların içerisindeki enzimler, hücrenin yaptığı en yıkıcı enzimler olduğundan dolayı bu adres sistemi, çok önemlidir. Onlar uygun adrese gönderilmediği takdirde, hücreyi yıkabilirdi.

**Düz endoplazmik retikulum** (**DER**) ribozomdan yoksun olup GER'e göre daha tubüler (ve daha az yassılmış keseler şeklinde) yapıya sahiptir; fakat GER'in kısımlarıyla devamlılık gösterir (bakınız Şekil 5.10). GER'de sentezlenmiş olan bazı proteinler, düz endoplazmik retikulumun lümeninde kimyasal olarak değişikliğe uğratılır. Ayrıca DER, üç önemli role sahiptir:

- DER, hücre tarafından içeriye alınan küçük moleküllerin kimyasal değişiminden sorumludur; bu maddeler arasında ilaçlar ve pestisitler yar alır. Bu değişiklikler, hedef molekülü daha polar hale getirir ve böylece onlar, suda daha fazla çözünür duruma gelir ve daha kolaylıkla uzaklaştırılır.
- DER, hayvan hücrelerinde glikojenin yıkıldığı yerdir. Bu önemli süreci, Bölüm 9'da tartışacağız.
- DER, lipitlerin ve steroidlerin sentezinin yapıldığı yerdir.




**5.10 İç Zar Sistemi** Çekirdek, ER ve Golgi organellerinin zarları, veziküllerle birbirine bağlanan bir ağ meydana getirir. Zar, bu organeller boyunca akar. Düz endoplazmik retikulumda sentezlenen zar, sırasıyla granüllü endoplazmik retikulumun, ondan sonra Golgi organelinin ve daha sonra da Golgi organelinden oluşan veziküllerin kısmı haline gelir. Golgi organelinde üretilen vezikülleri yapan zar, sonunda plazma zarının bir parçası olur.

Dışarıya gönderilmek üzere hücrenin sentezlemiş olduğu proteinlerin çoğu, ekseriyetle GER içerisinde paketlenir. Buna örnek olarak bez hücrelerinin salgıladığı sindirim enzimleri ve beyaz kan hücrelerinin salgıladığı antikorlar verilebilir. Bunun aksine, daha az protein sentezi yapan hücreler (depolama hücreleri gibi), daha az miktarda GER içerir. Sindirim sisteminden vücuda giren molekülleri (toksinleri de içerir) değişikliğe uğratan karaciğer hücreleri, bol miktarlarda düz endoplazmik retikuluma sahiptir.

**GOLGİ AYGITI** Çoğunlukla sadece Golgi ya da **Golgi aygıtı** (ya da Golgi kompleksi) denen bu organel, çeşitlilik arz eden ve dinamik olan kapsamlı iç zar sisteminin diğer bir parçasını oluşturur (bakınız Şekil 5.10). Golgi aygıtının (ismini, kendisini keşfeden Camillo Golgi'den almıştır) tam görünümü, türden türe değişkenlik gösterir; fakat hemen hemen her zaman iki elemandan meydana gelmiştir: tabaklar gibi yığılmış *sisterna* adı verilen yassılmış zarsı keseler; ve zarla çevrelenmiş küçük kesecikler.

yourBioPortal.com
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 5.1 • Golgi Aygıtı

Golgi aygıtının çeşitli rolleri vardır:

- GER'den gelen protein içeren kesecikler Golgi zarları ile kaynaştığı zaman, Golgi aygıtı proteinleri kabul eder ve onları daha da değişikliğe uğratabilir.
- Golgi, proteinleri hücre içerisindeki ya da hücre dışındaki gidecekleri yerlere göndermeden önce yoğunlaştırır, paketler ve sınıflandırır.
- Golgi, bazı karbonhidratları proteinlere ekler ve ER içerisinde proteinlere bağlanmış olan diğer karbonhidratları değişikliğe uğratır.
- Golgi, bitki hücresi duvarı için bazı polisakkaritlerin sentezlendiği yerdir.

Golgi organellerinin tümünün karakteristik bir biçimi var olmasına karşın, farklı hücre tiplerinde onun büyüklüğü ve görünümünde değişiklikler vardır. Bitki, protist, mantar ve birçok omurgasız hayvanın hücrelerindeki sisterna yığınları, sitoplazmada serpiştirilmiş durumda duran bireysel birimler-

dir. Omurgalı hayvanların hücrelerinde ise bu şekilde birçok yığın, ekseriyetle, daha büyük ve daha kompleks tek bir Golgi aygıtı oluşturur.

Golgi aygıtının sisternalarının işlevsel olarak üç ayrı bölgesinin olduğu görülmektedir: çekirdeğe en yakın olan *cis* bölgesi ya da GER'in bir parçası, plazma zarına en yakın olan *trans* bölgesi ve bunlar arasındaki *medial* bölge (bakınız Şekil 5.10). (*cis*, *trans* ve *medial* terimleri Latince kelimelerden türemiştir ve sırasıyla "aynı tarafta", "zıt tarafta" ve "ortada" anlamına gelmektedir.) Golgi aygıtının bu üç kısmı, farklı enzimler içerir ve farklı işlevler yapar.

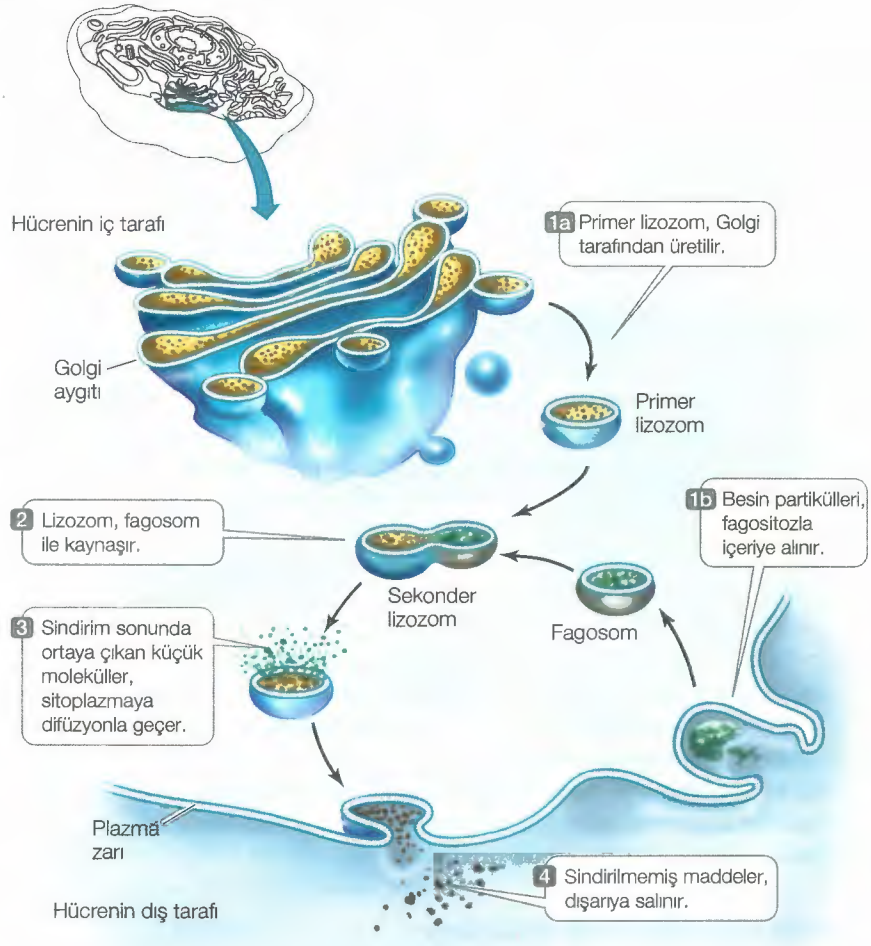
Golgi aygıtı, endoplazmik retikulumdan gelen proteinleri kabul eder, onları paketler ve gidecekleri yere gönderir. ER ve Golgi aygıtı arasında genellikle doğrudan zar devamlılığı olmadığımdan, bir protein bir organelden diğerine nasıl getirilir? Protein, basit olarak endoplazmik retikulumdan ayrılır, sitoplazma içerisinde hareket eder ve Golgi aygıtına girer. Fakat, proteinler sitoplazmadaki diğer moleküllerle etkileşime maruz kalacaktır. Diğer taraftan, eğer endoplazmik retikulumun bir parçası "tomurcuklanır" ve protein, bir zarsı kesecik içerisine alınırsa sitoplazmadan ayrılığı sağlanabilir.

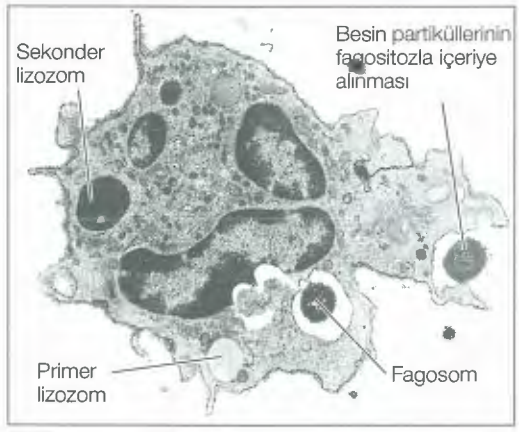
Proteinler endoplazmik retikulumdan Golgi aygıtına, güvenli veziküller içerisinde geçiş yaparlar. Oraya vardıklarında, vezikül Golgi aygıtının *cis* zarıyla kaynaşarak taşıdığı maddeyi Golgi sisternasının lümenine salar. Diğer veziküller, sisternalar arasında hareket edebilir, proteinleri taşır ve bazı proteinlerin bir sisternadan bir sonrakine küçük kanallarla hareket ettiği görülmektedir. Trans bölgesinden tomurcuklanan veziküller, içeriklerini Golgi aygıtından uzağa taşır. Bu veziküller, plazma zarına, ya da iç zar sistemindeki lizozom adı verilen diğer bir organelle gider.

**LİZOZOMLAR Primer lizozomlar,** Golgi aygıtından köken alır. Onlar, sindirim enzimlerini içerir ve makromoleküllerin –proteinler, polisakkaritler, nükleik asitler ve lipitler- monomerlerine parçalandıkları yerlerdir (bakınız Şekil 3.4). Lizozomlar, yaklaşık olarak 1 µm çapındadırlar ve tek bir zarla çevrelenmiştir; yoğun bir şekilde boyanan iç kısma sahiptirler (**Şekil 5.11**). Bir hücrede, ihtiyaca göre düzinelerce lizozom olabilir.

Lizozomlar, hücreler tarafından alınmış olan yiyeceklerin, diğer hücrelerin ya da yabancı cisimlerin parçalandığı yerlerdir. Bu maddeler, hücre içerisine *fagositoz* (*phago*, "yemek"; *cytosis*, "hücresel") adı verilen bir işlemle alınırlar. Bu işlemde, plazma zarında bir cep oluşur ve ondan sonra hücre dışından gelen madde derine doğru alınır ve kuşatılır. Bu cepler, fagosom adı verilen küçük kesecikler haline gelir; fagosomlar, plazma zarından sitoplazmaya geçen yiyecekleri ya da diğer maddeleri içerirler. Fagosom, içerisinde sindirimin gerçekleştiği bir **sekonder lizozomu** oluşturmak üzere primer lizozom ile kaynaşır.

Bu birleşmenin etkisi, daha ziyade, aç tilkilerin bir tavuk kümesine salınmasına benzer: ikincil lizozomdaki enzimler, besin partiküllerini hızlı bir şekilde hidrolize uğratır. Bu reaksiyonlar,




**5.11 Lizozomlar, Sindirim Enzimlerini Sitoplazmadan Yalıtır** Lizozomlar, fagositozla hücre içerisine alınan maddelerin hidrolize uğratıldığı yerdir.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 5.3 • Lizozomal Sindirim

lizozomun içerisindeki hafif asitlikle kuvvetlendirilir; zira buradaki pH, çevresindeki sitoplazmadakinden daha düşüktür. Sindirimin ürünleri, lizozom zarından sitoplazmaya geçer ve hücresel süreçler için hem enerji hem de ham madde sağlarlar. Şimdi, sindirilmemiş partikülleri içeren "kullanılmış" sekonder lizozomlar, plazma zarına doğru hareket eder ve onunla kaynaşarak sindirilmemiş içeriği ortama salar.

Fagositler, maddeleri içeri alıp parçalamada elzem görev üstlenmiş özelleşmiş hücrelerdir; bu hücreler, hemen hemen tüm hayvanlarda ve birçok Protista türünde bulunur. Bu kitabın birçok yerinde onlarla ve onların aktiviteleriyle tekrar karşılaşacaksınız; fakat bu noktada bir örnek, yeterli olacaktır: insan karaciğerinde ve dalağındaki fagositler, her gün zarar görmüş ya da yaşlanmış olan yaklaşık 10 milyar kan hücresini sindirir! Sindirim ürünleri, ondan sonra, sindirilenlerin yerini alacak olan yeni hücrelerin yapımında kullanılır.

Lizozomlar, fagositoz yapmayan hücrelerde bile aktiftir. Hücreler böyle dinamik sistemler olduklarından, bazı hücresel elemanlar sıklıkla yıkılır ve yenileriyle değiştirilir. Hücre elemanlarının programlanmış yıkımları, *otofaji* olarak bilinir ; ve lizozomlar, hücrelerin kendi maddelerini parçaladığı yerlerdir. Lizozomlar, uygun sinyalle, tüm organelleri yutabilir ve onların bileşenlerini hidrolize uğratabilir.

Otofaji, ne kadar önemlidir? İnsan hastalıklarının bir sınıfı, lizozomal depo hastalığı olarak isimlendirilir; lizozomlar, bünyesine aldığı iç elemanları sindiremediğinde bu hastalık ortaya çıkmaktadır. Bu hastalıklar, her zaman çok zararlı ya da ölümcüldür. Bunun bir örneği, Tay-Sachs hastalığıdır; bu hastalıkta, gangliozid adı verilen belirli bir lipid, lizozomlarda parçalanamaz ve beyin hücrelerinde birikir. Bu hastalığın en yaygın formunda, bebek nörolojik semptomlar sergilemeye başlar; körlük ve sağırlık gelişir ve altı aylık olduktan sonra besinleri yutamaz hale gelir. Ölüm, 4 yaşından daha önce ortaya çıkar.

Bitki hücrelerinin lizozom içermediği görünmektedir, fakat bir bitki hücresinin merkezi kofulu (aşağıda tanımlayacağız), eşdeğer kapasitede işlev görebilir; çünkü koful, lizozomlar gibi, birçok sindirim enzimi içerir.

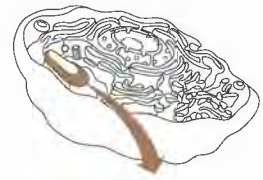
## Bazı organeller enerji dönüştürür

Yaşayan tüm canlılar, dış enerji kaynağına gereksinim duyar. Böyle kaynaklardan gelen enerji, hücreler tarafından kullanılabilsin diye dönüştürülmelidir. Bir hücre, molekülleri sentezlemek için enerjiye gereksinim duyar; ayrıca büyüme, çoğalma, cevap verme gibi aktiviteler için de enerji ister. Enerji, mitokondrilerde (tüm ökaryotik hücrelerde bulunur) ve kloroplastlarda (güneş ışığından enerji elde eden ökaryotik hücrelerde bulunur) bir formdan diğerine dönüştürülür. Bunun aksine, prokaryotik hücrelerdeki enerji dönüşümleri, plazma zarının iç yüzeyine ya da plazma zarının sitoplazma içerisine doğru çıkıntı oluşturan uzantılara tutunmuş olan enzimlerle ilişkilidir.

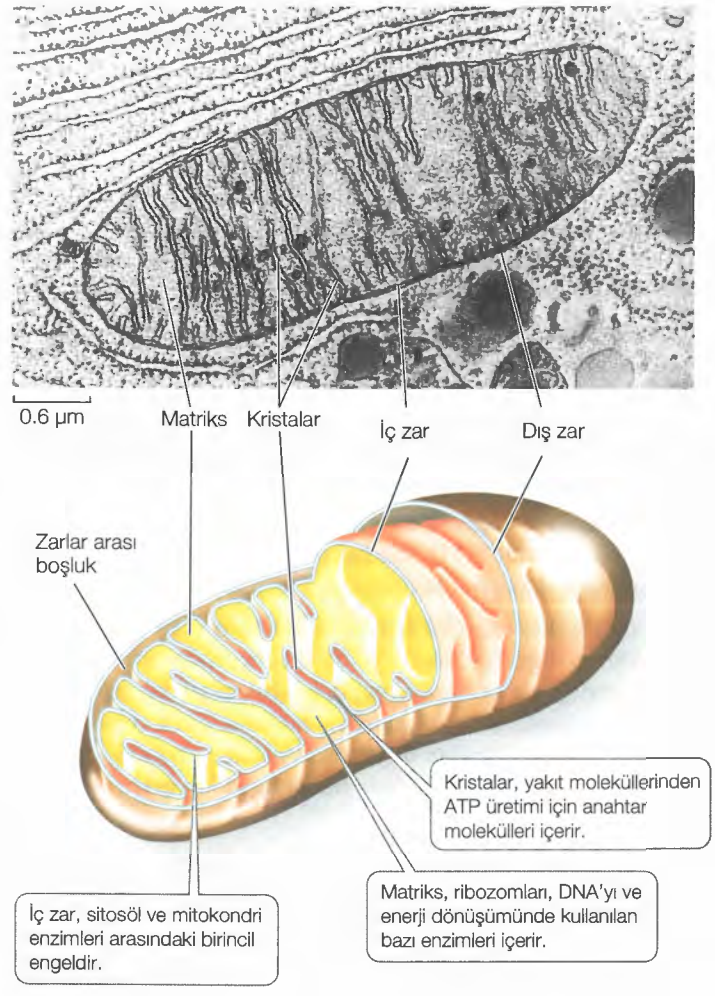
**MİTOKONDRİ** Ökaryotik hücrelerde, glukoz gibi yakıt moleküllerinin yıkılmasına sitosölde başlanır. Bu kısmi yıkım olayından elde edilen moleküller, **mitokondrilere** (tekili *mitochondrion*) girer; mitokondrinin asıl işlevi, bu yakıt moleküllerinin kimyasal enerjisini hücrenin kullanabileceği forma, yani enerjice zengin ATP (adenozin trifosfat) molekülüne dönüştürmektir (bakınız Kısım 8.2). Mitokondrilerde yakıt moleküllerinin ve moleküler oksijenin ($O_2$) kullanılarak ATP üretilmesine *hücre solunumu* adı verilir.

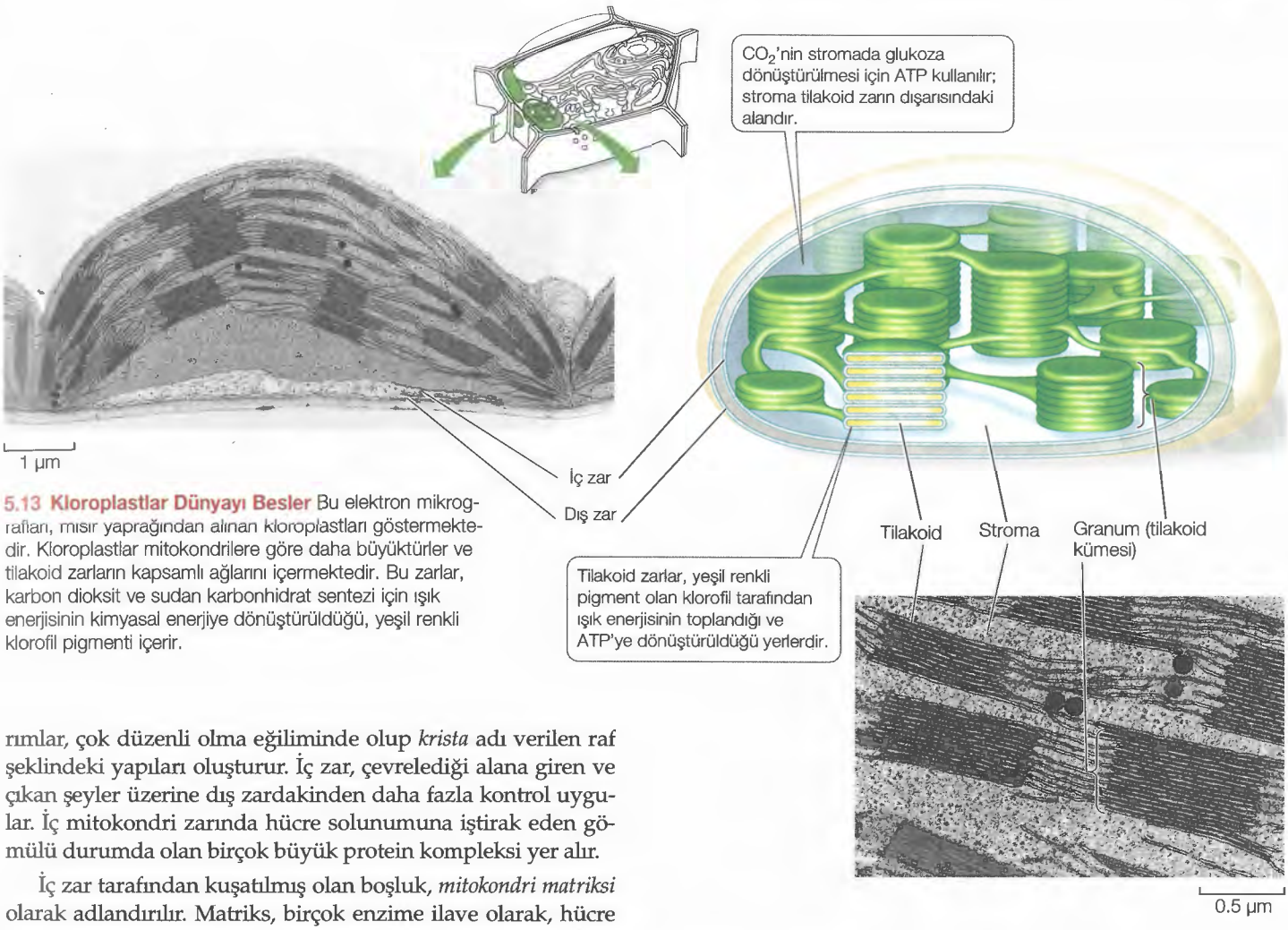
Tipik olarak mitokondriler, çap olarak 1.5 µm'den biraz küçük ve 2-8 µm uzunluğa sahiptirler –bir çok bakterinin büyüklüğü kadar. Mitokondriler, merkezi çekirdekten bağımsız olarak bölünebilir. Hücre başına mitokondri sayısı, bazı birhücreli protistlerdeki tek bir tane devasa organelden büyük yumurta hücrelerindeki birkaç yüz bin taneye kadar değişir. İnsanın ortalama bir karaciğer hücresi, binden daha fazla sayıda mitokondri içerir. Harekette ve büyümede aktif olan hücreler, çok fazla kimyasal enerji isterler; onun için bu hücreler, birim hacme göre en fazla sayıda mitokondriye sahip olma eğilimindedirler.

Mitokondriler, iki zara sahiptir. Dış zar düzdür ve koruyucudur; bu zar, maddelerin organele giriş çıkışı ile ilgili olarak çok az direnç sergiler. Dış zarın hemen iç tarafında iç zar yer alır, iç zar, birçok yerde kıvrımlar oluşturur ve böylece dış zarınkinden daha büyük yüzey alanına sahiptir (Şekil 5.12). Kıv-



**5.12 Mitokondri, Yakıt Moleküllerinden Gelen Enerjiyi ATP'ye Dönüştürür** Bu elektron mikrografı, üç boyutlu organelin iki boyutlu kesitidir. Çizimde vurgulandığı gibi, kristalar mitokondri iç zarının uzantılarıdır.






**5.13 Kloroplastlar Dünyayı Besler** Bu elektron mikrografları, mısır yaprağından alınan kloroplastları göstermektedir. Kloroplastlar mitokondrilere göre daha büyüktürler ve tilakoid zarların kapsamlı ağlarını içermektedir. Bu zarlar, karbon dioksit ve sudan karbonhidrat sentezi için ışık enerjisinin kimyasal enerjiye dönüştürüldüğü, yeşil renkli klorofil pigmenti içerir.

rımlar, çok düzenli olma eğiliminde olup *krista* adı verilen raf şeklindeki yapıları oluşturur. İç zar, çevrelediği alana giren ve çıkan şeyler üzerine dış zardakinden daha fazla kontrol uygular. İç mitokondri zarında hücre solunumuna iştirak eden gömülü durumda olan birçok büyük protein kompleksi yer alır.

İç zar tarafından kuşatılmış olan boşluk, *mitokondri matriksi* olarak adlandırılır. Matriks, birçok enzime ilave olarak, hücre solunumu için gerekli olan bazı proteinlerin yapımında kullanılan ribozomları ve DNA'yı içerir. Bu bölümde daha sonra göreceğiniz gibi, bu DNA, mitokondrinin öncülü olmuş olabilen bir prokaryotun büyük tam bir kromozomunun kalıntısıdır (bakınız Şekil 5.26). Mitokondrinin farklı kısımlarının hücre solunumunda birlikte nasıl çalıştığını Bölüm 9'da tartışacağız.

**PLASTİDLER** Organellerin bir sınıfı olan plastidler, sadece bitki hücrelerinde ve bazı protistlerde bulunur. Plastidler, mitokondriler gibi otonom olarak bölünebilirler. Plastidlerin farklı işlevleri olan birkaç tipi vardır.

**Kloroplastlar,** yeşil renkli klorofil pigmentini içeririler ve fotosentezin yapıldığı yerdir (Şekil 5.13). Işık enerjisi, fotosentezde, atomlar arasındaki bağların kimyasal enerjisine dönüştürülür. Fotosentezle oluşturulan moleküller, fotosentetik organizmalar için ve onları yiyen diğer organizmalar için besin sağlar. Fotosentez, doğrudan ya da dolaylı olarak canlılar dünyasının büyük çoğunluğu için enerji kaynağıdır.

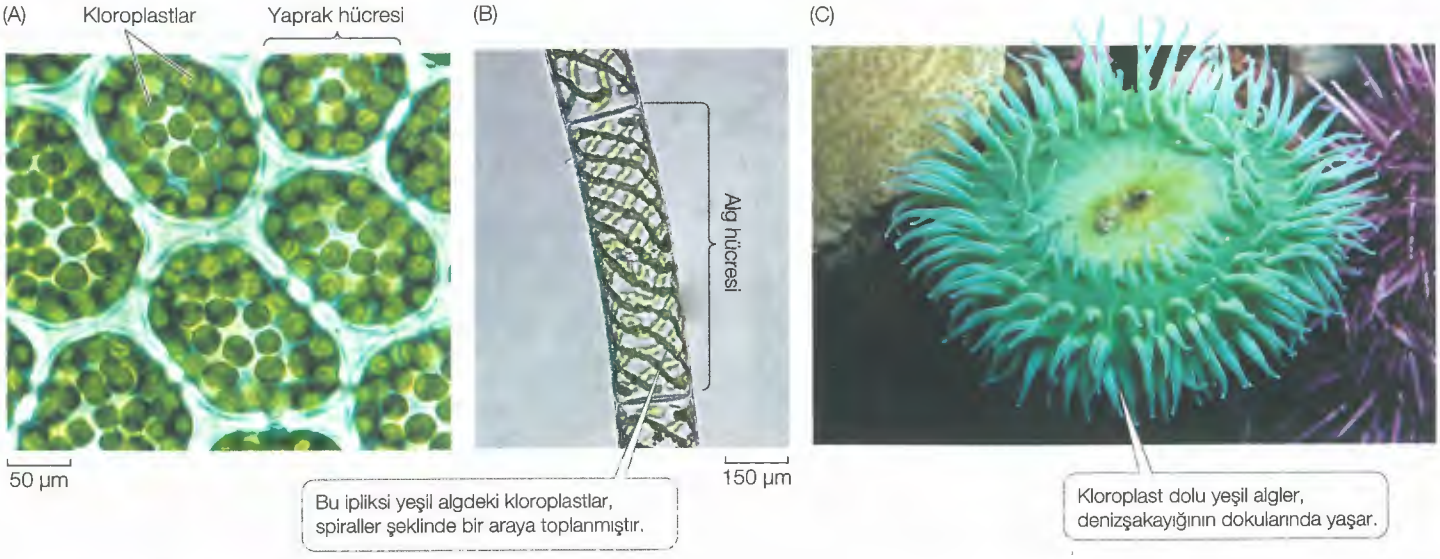
Kloroplastlar, büyüklük ve biçim bakımından değişkendir (Şekil 5.14). Mitokondri gibi kloroplast da iki zarla çevrilmiştir. Ayrıca, yapıları ve düzenlenişi fotosentetik organizmaların bir grubundan diğerine değişen bir seri iç zar sistemi vardır. Biz burada, çiçekli bitkilerin kloroplastları üzerinde yoğunlaşacağız.

Kloroplastların iç zarları, yassı ve içi boş pide yığınları gibi görünür. *Granum* (çoğulu *grana*) adı verilen her yığın, **tilakoid** denen bir seri yassı, sıkıca paketlenmiş dairesel kompartımanlardan oluşmuştur (bakınız Şekil 5.13). Tilakoid lipitleri farklıdır: bunların sadece yüzde onunu fosfolipitler oluştururken geri kalanları, galaktoz eklenmiş digliseritler ve sülfolipitler oluşturur. Bunlar, kloroplastların bolluğundan dolayı biyosferde en fazla bulunan lipitlerdir.

Tilakoid zarlar, lipit ve proteinlere ilave olarak, fotosentez için ışık enerjisini toplayan klorofili ve diğer pigmentleri içerir (onların bunu nasıl yaptıklarını Kısım 10.2'de göreceğiz). Bir granumun tilakoidleri, diğer granalarınkilerine bağlanabilir; böylece kloroplastın iç kısmını endoplazmik retikulum gibi oldukça gelişmiş bir zarsı ağ haline gelir.

Grananın askıda olduğu sıvıya, *stroma* adı verilir. Kloroplastın stroması, mitokondrinin matriksi gibi ribozomları ve DNA'yı içerir; bunlar, kloroplastta yapılan proteinlerin bazılarının (fakat tümünün değil) sentezinde kullanılır.

Hayvan hücreleri, tipik olarak kloroplast içermez; fakat bazıları, işlevsel olan fotosentetik organizmaları içerir. Bazı mercanların ve denizanalarının yeşil rengi, bu organizmaların bünyesinde yaşayan alglerdeki kloroplastlardan gelir (bakınız Şekil 5.14C). Bu hayvanlar, besin maddelerinin bir kısmını "misafir" olarak yaşayan organizmanın kloroplastlarının gerçekleştirdiği fotosentezden elde ederler. İki farklı organizma arasındaki böyle bir yakın ilişki, *simbiyoz* olarak isimlendirilir.




**5.14 Kloroplastlar Her Yerdedir** (A) Yeşil bitkilerdeki kloroplastlar, yaprak hücrelerinde yoğunlaşmıştır. (B) Yeşil algler, fotosentetiktir ve kloroplastlarla doludur. (C) Hiçbir hayvan türü, kendi kloroplastını üretmez; fakat bu denizşakayığı (bir hayvan), kendi dokuları içerisinde yaşayan bir hücreli alglerin kloroplastları tarafından beslenir; bu olay, simbiyotik ilişki olarak ifade edilir.

*Kromoplastlar* ve *lökoplastlar* gibi diğer plastid tipleri, işlevsel olarak kloroplastlardan farklıdır (**Şekil 5.15**). Kromoplastlar, özellikle çiçeklerde ve meyvelerdeki kırmızı, sarı ve turuncu pigmentleri yapar ve depolar. Lökoplastlar, pigment içermeyen depo organelleridir. Amiloplastlar, nişasta depolayan lökoplastlardır.

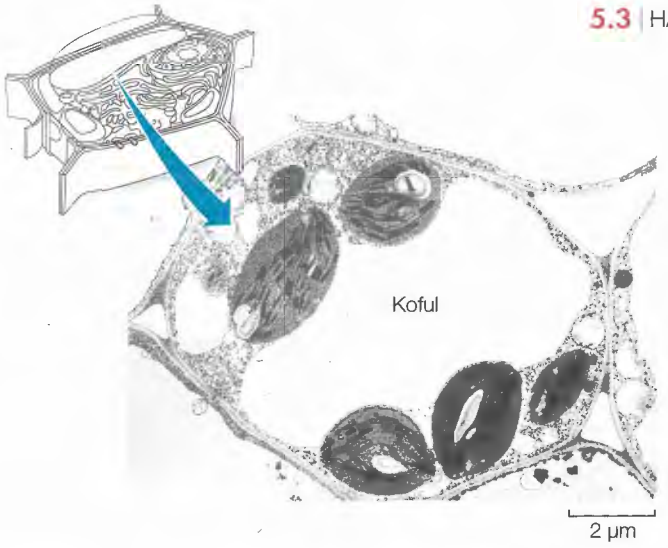
## Zarla çevrili birkaç tane organel daha vardır

Kendilerini çevreleyen zarlar, onların özelleşmiş kimyasal reaksiyonlarını ve içeriklerini sitoplazmadan ayıran birkaç başka organel daha vardır: peroksizomlar, glioksizomlar ve kontraktil kofulların da aralarında yer aldığı kofullar.

**Peroksizomlar**, bazı kimyasal reaksiyonların yan ürünü olarak meydana gelen hidrojen peroksit ($H_2O_2$) gibi zehirli peroksitleri biriktiren organellerdir. Bu peroksitler, hücrenin diğer kısımlarıyla karıştırılmaksızın peroksizomların içerisinde güvenli bir şekilde parçalanabilirler. Peroksizomlar, çapları yaklaşık olarak 0.2-1.7 µm arasında değişen küçük organellerdir. Peroksizomlar, tek bir zara ve özelleşmiş enzimleri içeren granüllü bir iç kısma sahiptir. Peroksizomlar, hemen hemen her ökaryotik türlerin en azından bazı hücrelerinde bulunur.




**5.15 Kromoplastlar ve Lökoplastlar** (A) Bu gelincik gibi çiçeklerin kromoplastlarında depolanmış olan renkli pigmentler, tozlaşmayı sağlayan böceklerin cezp edilmesine yardım edebilir. (B) Patates bitkisinin hücrelerindeki lökoplastlar, beyaz nişasta taneleriyle doludur.




**5.16 Bitki Hücrelerindeki Kofullar Genellikle Büyüktür** Bu hücredeki büyük merkezi koful, olgun bitki hücreleri için tipiktir. Daha küçük kofullar, hücrenin her bir ucuna doğru görülmektedir.

**Glioksizomlar**, peroksizomlara benzerlik gösterir ve sadece bitki hücrelerinde bulunurlar. Onlar, genç bitkilerde çok bol olarak bulunur; ve depolanmış lipitlerin büyüyen hücrelere nakledilmesi için karbonhidratlara dönüştürüldükleri yerlerdir.

**Kofullar**, birçok ökaryotik hücrede bulunur; fakat özellikle bitkilerin hücrelerinde ve protistlerde yer alırlar. Bitki kofulları (Şekil 5.16) birçok işlev yapar:

- *Depolama*: Bitki hücreleri, bir takım zehirli yan ürünler ve atık ürünler üretir; bunların çoğu, basitçe, kofullar içerisinde depolanır. Bu depolanmış maddeler zehirli ve tadı hoş bunlar, bazı hayvanların bu bitkileri yemesini engeller ve böylece bitkilerin savunma yapmasına ve yaşamlarını sürdürmesine katkı yapar.
- *Yapı*: Bir çok bitki hücresindeki çok büyük kofullar, hücre hacminin yüzde 90'nından fazlasını işgal edebilir ve hücre büyüdükçe büyür. Kofuldaki çözünmüş maddelerin varlığı, sitoplazmadan suyun koful içerisine girmesine neden olur ve kofulu bir balon gibi şişirir. Koful su ile dolduğu zaman bitki hücresi şişmez; çünkü sert bir hücre duvarına sahiptir. Bunun yerine, su basıncının (turgor denir) artışına bağlı olarak katılaşır ve bitkiyi destekler (bakınız Şekil 6.10).
- *Üreme*: Çiçekli bitkilerin taç yapraklarında ve meyvelerindeki bazı pigmentler (özellikle mavi ve pembe olanlar), kofullar içerisinde yer alırlar. Antosiyanin adı verilen bu pigmentler, tozlaşmaya yardım etmede ve tohumların yayılmasında hayvanları cezp etmeye görsel ipucu sağlarlar.
- *Sindirim*: Bazı bitkilerin tohumlarında yer alan kofullar, depolanmış tohum proteinlerini monomerlerine hidroliz eden ve gelişen bitki embriyosunun onları yiyecek olarak kullanabilmesini sağlayan enzimler içerir.

*Kontraktil kofullar*, tatlısularda yaşayan birçok birhücrelide bulunur. Bunların işlevi, hücre içerisi ve tatlısu ortamı arasındaki çözünmüş madde derişimindeki dengesizlikten dolayı hücreye dolan aşırı suyu dışarıya atmaktır. Kontraktil koful, su girdikçe genişler ve daha sonra aniden kasılarak hücredeki suyun özel bir delikten dışarıya çıkması için zorlar.

Şimdiye kadar, zarla çevrilmiş çok sayıda organeli tartıştık. Şimdi, zarlı olmayan bir grup sitoplazmik yapıya dönelim.

### Hücre iskeleti hücre yapısında ve harekette önemlidir

Işık mikroskobuyla incelemeye dayalı erken gözlemler, hücrelerin kendilerine özgü biçimlerinin bazen değiştiğini ve hücrelerin içerisinde hızlı hareketlerin olduğunu ortaya koydu. Elektron mikroskobunun icadıyla birlikte, aralarında hücre içerisindeki filamentlerden oluşmuş ağın da yer aldığı hücresel alt yapıların yeni dünyası açığa çıkarıldı. Yapılan denemeler, **hücre iskeletinin** birkaç önemli rolü yerine getirdiğini gösterdi:

- Hücreyi destekler ve hücrenin biçimini korur.
- Hücre organellerini hücre içerisinde gerekli konumda tutar.
- Sitoplazmik akıntı adı verilen sitoplazma hareketleriyle ilgilidir.
- Hücre dışı yapılarla etkileşime girerek hücreyi yerinde tutmaya yardım eder.

Hücre iskeletinin üç elemanı vardır: mikrofilamentler (en küçük çapa sahipler), ara filamentler ve mikrotubüller (en büyük çapa sahipler). Bu filamentler, çok farklı işlevlere sahiptir.

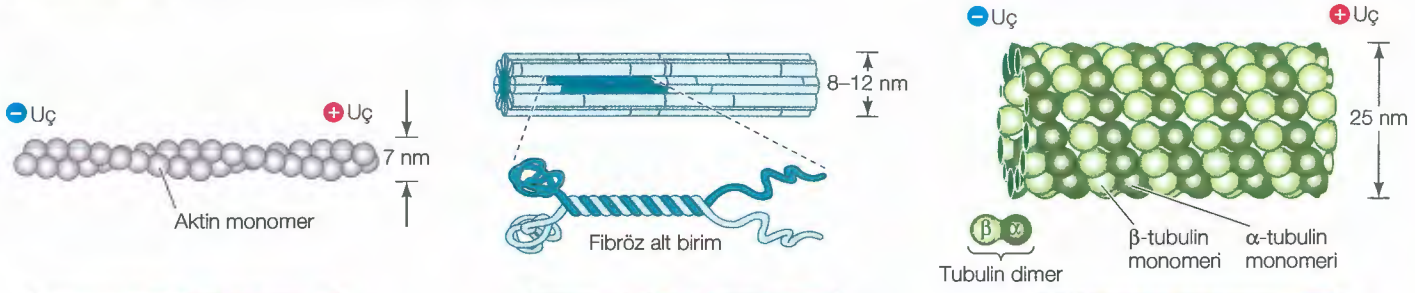
**MİKROFİLAMENTLER Mikrofilamentler**, tek bir filament şeklinde, demetler şeklinde ya da ağ şeklinde bulunabilirler. Yaklaşık 7 nm çapa sahiptirler ve birkaç mikrometre uzunluktadırlar. Mikrofilamentlerin, iki büyük rolü vardır:

- Onlar tüm hücrenin ya da hücre kısımlarının hareket etmesine yardım ederler.
- Hücre biçimini belirlerler ve stabilize ederler.

Mikrofilamentler, *aktin* monomerlerin bir araya gelmesiyle oluşturulurlar; aktin, özellikle hayvanlarda birçok işleve sahip olan ve çeşitli formları bulunan bir proteindir. Mikrofilamentlerde (aynı zamanda aktin filamentler olarak da bilinirler) bulunan aktin, "artı" ve "eksi" olarak belirlenen farklı uçlara sahiptir. Bu uçlar, aktin monomerlerin ikili uzun, sarmal zincirler oluşturmak üzere bir başkası ile etkileşime girmesine izin verir (Şekil 5.17A). Aktinin hücre içerisinde mikrofilamentlere polimerizasyonu dönüşümlüdür ve mikrofilamentler, serbest aktin monomerlerine yıkıldığında hücrede gözden kaybolabilirler. Özel aktin bağlayıcı proteinler, bu olaylara aracılık ederler.

Hayvanların kas hücrelerindeki aktin filamentler, "motor protein" adı verilen bir başka protein olan *miyozin* ile ilişki kurmuştur ve bu iki protein arasındaki etkileşim kasların kasılmasından sorumludur (Kısım 48.1'de anlatılmıştır). Kas hücresi olmayan hücrelerde yer alan aktin filamentler, hücre biçimindeki lokalize değişiklikler ile ilgilidir. Örneğin, amipsi harekette sitoplazmik akıntı adı verilen sitoplazma hareketin ortaya çıkmasında, hayvan hücresinin iki yavru hücreye bölünmesi sırasındaki "kıstırarak" kasılma olayında mikrofilamentler rol alır. Mikrofilamentler, aynı zamanda, bazı hücrelere hareket etme yeteneği veren psödopod (*pseudo* "yalancı"; *podia*, "ayak") denen hücresel uzantıların oluşumunda rol alırlar (Şekil 5.18). Bölüm 42'de göreceğiniz gibi, bağışıklık sistemi hücrelerinin, bağışıklık cevabı sırasında diğer hücrelere doğru hareket etmesi gereklidir.

Bazı hücre tiplerindeki mikrofilamentler, plazma zarının hemen iç tarafında ağ oluştururlar. Aktin bağlayan proteinler, ondan sonra, mikrofilamentlerle çapraz bağ yaparak hücreyi destekleyen ağ-benzeri katı bir yapının oluşması sağlanır. Örneğin mikrofilamentler, insan bağırsağını astarlayan ve be-







**(A) Mikrofilamentler**
Standart protein olan aktinden yapılmıştır; çoğunlukla diğer proteinlerin iplikçikleriyle etkileşime girerler.

**(B) Ara filamentler**
Dayanıklı ip şeklinde organize olmuş fibröz proteinlerden yapılmıştır; hücrenin yapısını stabilize eder ve onun biçimini korumasına yardım eder.

**(C) Mikrotubüller**
Tubulin proteininin çok sayıda molekülünden yapılmış uzun ve içi boş olan silindirlerdir. Tubulin, α-tubulin ve β-tubulin olmak üzere iki alt birimden meydana gelir.

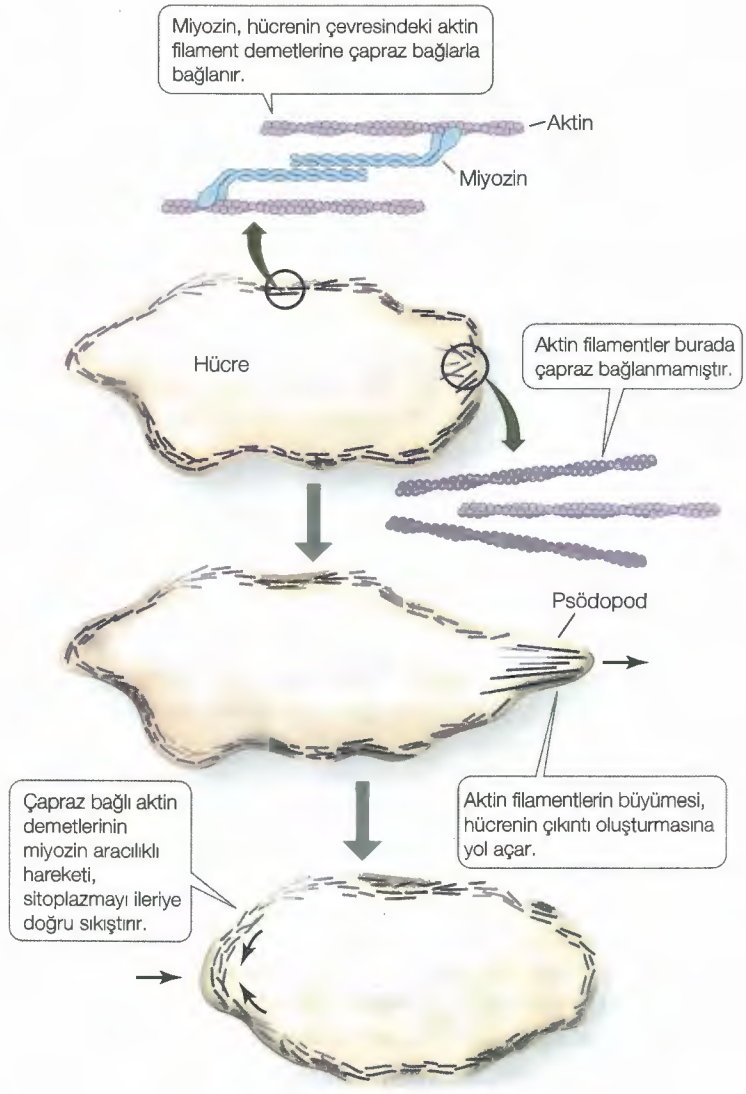
**5.17 Hücre İskeleti** Hücre iskeletinin son derece belirgin üç önemli yapısal elemanı burada ayrıntılı olarak gösterilmiştir. Bu yapılar, hücre biçimini destekler ve korur; hücre hareketine katkıda bulunur.

sinlerin emilmesi için bağırsağa daha büyük bir yüzey alanı kazandıran mikrovillusları destekler (**Şekil 5.19**).

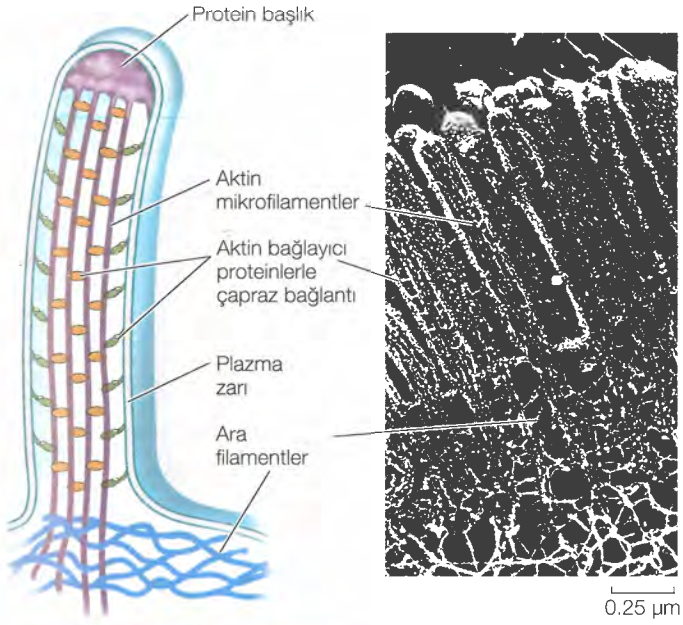
**ARA FİLAMENTLER Ara filamentlerin** en azından 50 farklı çeşidi vardır; onların birçoğu, birkaç hücre tipine özgüdür. Onlar, genel olarak, aynı genel yapıyı paylaşan altı moleküler sınıfa düşerler (amino asit sekansına dayalı olarak). Bu sınıflardan biri, kılı ve tırnağı oluşturan proteinlerin de yer aldığı keratin ailesinin fibröz proteinlerinden oluşmuştur. Ara filamentler, 8-12 nm çapa sahip dayanıklı, ip benzeri protein birlikleridir (**Şekil 5.17B**). Ara filamentler, diğer iki tipe göre daha kalıcıdır; hücrede, mikrotubüller ve mikro filamentler gibi yeniden oluşturulmazlar.

Ara filamentlerin temel iki yapısal işlevi vardır:

- Ara filamentler, hücresel yapıları oldukları yere bağlarlar. Bazı hücrelerde, ara filamentler çekirdek zarfından çıkarak dışarıya doğru yayılırlar ve hücre içerisinde çekirdeğin ve diğer organellerin konumlarının korunmasına yardım ederler. Çekirdek laminasının laminleri, ara filamentlerdir (bakınız Şekil 5.8). Ara filamentlerin diğer çeşitleri, bağırsak hücrelerinin mikrovilluslarındaki kompleks mikrofilament aygıtını yerinde tutmaya yardımcı olur (bakınız Şekil 5.19).
- Ara filamentler, gerilmeye karşı dayanıklıdır. Örneğin, ara filamentler, sitoplazma boyunca ve desmozom adı verilen özelleşmiş bağlayıcı zarsı yapıları germek suretiyle vücut yüzeyi dokularındaki katılığı korurlar (bakınız Şekil 6.7).




**5.18 Mikrofilamentler ve Hücre Hareketleri** Mikrofilamentler, hem hücrelerin hareketine (burada amipsi harekette gösterildiği gibi) ve hem de hücre içerisindeki sitoplazmanın hareketine aracılık eder.




5.19 **Destek için Mikrofilamentler** Bağırsağı astarlayan hücreler, mikrovillus adı verilen çok küçük çıkıntılar şeklinde katlantılar yapmıştır; mikrovilluslar, mikrofilamentler tarafından desteklenir. Mikrofilamentler, her bir mikrovillusun kaidesinde ara filamentlerle etkileşir. Mikrovillusiar, hücrelerin yüzey alanını artırarak küçük moleküllerin emilimini kolaylaştırır.

**MİKROTUBÜLLER** Hücre iskelet sisteminin en büyük çaplı elemanları olan **mikrotubüller**, dallı olmayan, içi boş ve uzun silindirler olup çapları yaklaşık 25 nm ve uzunlukları birkaç mikrometre kadardır. Mikrotubüller, hücrede iki role sahiptir:

- Mikrotubüller, bazı hücreler için katı bir iç iskelet oluştururlar.
- Onlar, hücre içerisinde yapıları hareket ettirilebilen motor proteinler için bir iskelet olarak işlev görürler.

Mikrotubüller, *tubulin* adı verilen protein dimerlerinden oluşur. Bir dimer, iki monomerden yapılmış bir moleküldür. Bir tubulin dimerini yapan polipeptid monomerleri, α-tubulin ve β-tubulin olarak bilinirler. Tubulin dimerlerinin on üç zinciri, mikrotubülün merkezi boşluğunun etrafını sarar (Şekil 5.17C; bakınız aynı zamanda Şekil 5.20). Bir mikrotubülün iki ucu farklıdır: birisi, artı (+) uç ve diğeri eksi (-) uç olarak gösterilir. Tubulin dimerleri, özellikle artı uca hızla eklenebilir ya da çıkartılabilir ve böylece mikrotubül uzar ya da kısalır. Uzunluğun bu hızlıca değişme kapasitesi, mikrotubülleri dinamik yapılar haline getirir ve bazı hayvan hücrelerinin hızlıca biçim değiştirmesine izin verir.

Birçok mikrotubül, hücrenin mikrotubül organizasyon merkezi adı verilen bir bölgesinden çıkarak uzanır. Tubulin polimerizasyonu, katı bir yapıyla sonuçlanır; tubulin depolimerizasyonu ise onun büzülmesine yol açar.

Bitkilerdeki mikrotubüller, hücre duvarının selüloz liflerinin düzenlenmesini kontrol eder. Bitkilerin elektron mikrografları, hücrelerin plazma zarlarının hemen iç tarafında uzanan mikrotubüllerin oluştuğunu ya da onarlın hücre duvarını uzattığını sıklıkla gösterir. Bu mikrotubüllerin yöneliminin deneysel olarak değiştirilmesi, hücre duvarında benzer değişikliğe yol açar ve hücre yeni biçim alır.

Mikrotubüller, **motor proteinler** için yol olarak hizmet ederler; bu proteinler, biçimlerini değiştirmek ve hareket etmek için hücresel enerjiyi kullanan özelleşmiş moleküllerdir. Motor proteinler, mikrotubüllere bağlanır ve onların boyunca hareket ederek maddeleri hücrenin bir kısmından diğerine taşırlar. Mikrotubüller, aynı zamanda, hücre bölünmesi sırasında kromozomların yavru hücrelere dağıtılmasında gereklidirler. Bundan dolayı, vinkristin ve taxol gibi mikrotubül dinamiğini engelleyen ilaçlar aynı zamanda hücre bölünmesini de engeller. Bu ilaçlar, hücre bölünmesinin aşırı olduğu kanserin tedavisi için kullanışlıdır.

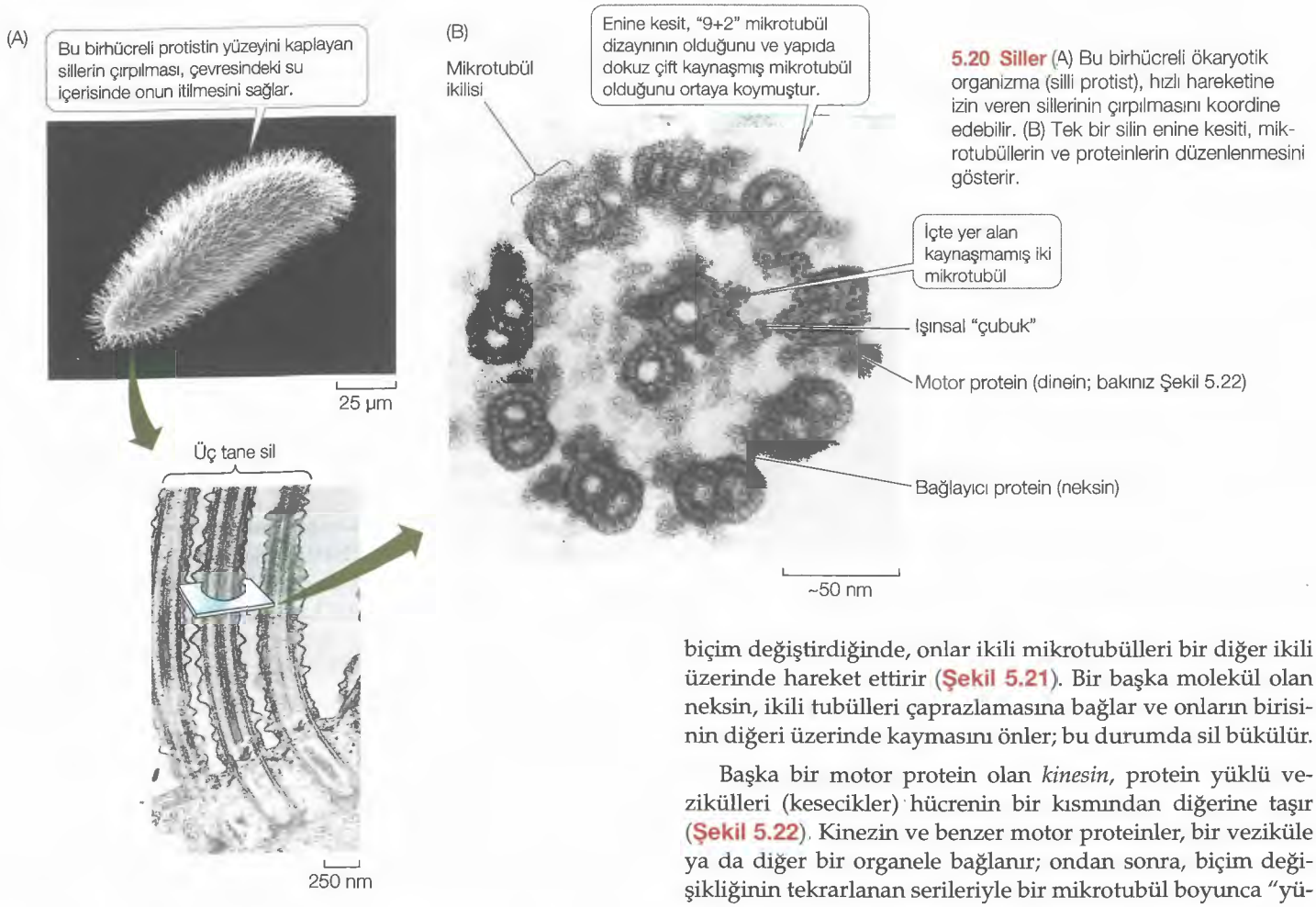
**SİL VE KAMÇI** Mikrotubüller, aynı zamanda, hareketli hücre üyeleri olan **siller** ve **kamçılar** ile yakından ilişkilidir. Birçok ökaryotik hücre, bu üyelerden birisine ya da her ikisine de sahiptir. Siller, kamçılardan daha küçüktür –sadece 0.25 µm uzunluktadır. Onlar, çevredeki sıvıyı hücre yüzeyi üzerinde hareket ettirebilir (örneğin, protistler ya da yumurtanın hareket ettiği yumurta kanalını astarlayan hücreler). Ökaryotik kamçılar, 0.25 µm çapa ve 100-200 µm uzunluğa sahiptirler. (Ökaryotik kamçının yapısı ve çalışma şekli, prokaryotik kamçınınkinden çok farklıdır; bakınız Şekil 5.5.) Onlar, hücreyi sıvı ortamı içerisinde iter ya da çekebilirler (örneğin, protistler ya da sperm). Sil ve ökaryotik kamçının her ikisi de özelleşmiş mikrotubüllerden yapılır ve aynı iç yapılara sahiptirler; fakat uzunluk ve çırpılma tarzı bakımından farklılık gösterirler.

- Siller (tekili *cilium*), ekseriyetle büyük sayılarda bulunurlar (Şekil 5.20A). Onlar, bir yönde bükülmeden çırpılır ve diğer yönde eski haline dönerken esner (bir yüzücünün kolları gibi); onun için toparlanma vuruşu, kuvvet vuruşunun işini telafi etmez.
- Ökaryotik kamçılar, genellikle tek ya da çift olarak bulunur. Kamçının bir ucunda başlayan bükülme dalgaları, diğer uca doğru yılankavi dalgalanma hareketiyle ilerler. Bu dalgaların çevredeki sıvı ortam üzerine uyguladığı kuvvet, hücreyi hareket ettirir.

Enine kesitte, tipik bir *sil* ya da ökaryotik kamçı plazma zarı ile çevrelenmiş olup "9+2" düzeninde mikrotubüller içerir. . Şekil 5.20B'de gösterildiği gibi, kaynaşmış olan dokuz tane mikrotubül çifti –ikili tubüller- bir dış silindir oluşturur ve bir çift kaynaşmamış mikrotubül, merkezde yer alır. Çubuklar, her bir ikilinin bir mikrotubülünden çıkarak ışınsal olarak uzanır ve ikili tubülleri yapının merkezine bağlar. Bu yapılar, hem silin ve hem de kamçının bükülme hareketlerinin gerçekleşebilmesi için zorunludur.

Her ökaryotik kamçının ve silin kaidesindeki sitoplazmada, **bazal cisim** adı verilen bir organel bulunur. Dokuz mikrotubül ikilisi, bazal cismin içerisine uzanır. Bazal cisimdeki her bir ikili, üçlü mikrotubüllerden oluşmuş dokuzlu set şeklindeki başka mikrotubüllere eşlik eder. Silin merkezinde yer alan kaynaşmamış mikrotubüller, bazal cismin içerisine uzanmaz.

*Sentriyoller*, sillerin ve kamçının bazal cisimlerinin hemen hemen aynısıdır. Sentriyoller, tohumlu bitkiler ve bazı protistler hariç tüm ökaryotların mikrotubül organize edici merkezlerinde (mikrotubüllerin polimerize olduğu tubülin depolama yeri) bulunur. Sentriyol ışık mikroskobu altında, niteliksiz bir partikül gibi görünür; fakat elektron mikroskobu onun, üçlü mikrotubüllerden oluşmuş dokuzlu set şeklinde düzenlenmiş olan mikrotubül demetini ortaya koyar. Sentriyoller, hücre bölünmesi sırasında kendilerine kromozomların bağlandığı mitotik iğ ipliklerinin oluşumuna katılırlar (bakınız Şekil 11.10).

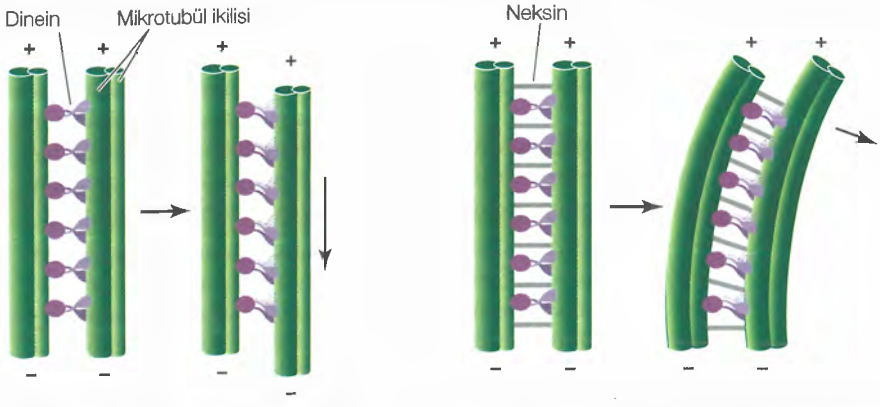



**5.20 Siller** (A) Bu birhücreli ökaryotik organizma (silli protist), hızlı hareketine izin veren sillerinin çırpılmasını koordine edebilir. (B) Tek bir silin enine kesiti, mikrotubüllerin ve proteinlerin düzenlenmesini gösterir.

**MOTOR PROTEİNLER VE HAREKET** Sillerin ve kamçıların dokuz tane mikrotubül ikilisi, proteinlerle bağlantılıdır. Sillerin ve kamçıların hareketi, mikrotubül ikililerinin birbirinin üzerinde kaymasından kaynaklanır. Bu kayma, üç boyutlu yapısını değiştirebilen *dinein* denen bir motor protein tarafından yürütülür. Tüm motor proteinler, ATP hidrolizinden gelen enerjiyi kullanıp dönüşümlü olarak biçimini değiştirmek suretiyle çalışırlar. Bir mikrotubül ikilisine tutunmuş olan dinein molekülleri, komşu ikili mikrotubüle bağlanır. Dinein molekülleri biçim değiştirdiğinde, onlar ikili mikrotubülleri bir diğer ikili üzerinde hareket ettirir (**Şekil 5.21**). Bir başka molekül olan neksin, ikili tubülleri çaprazlamasına bağlar ve onların birisinin diğeri üzerinde kaymasını önler; bu durumda sil bükülür.

Başka bir motor protein olan *kinesin*, protein yüklü vezikülleri (kesecikler) hücrenin bir kısmından diğerine taşır (**Şekil 5.22**). Kinezin ve benzer motor proteinler, bir veziküle ya da diğer bir organele bağlanır; ondan sonra, biçim değişikliğinin tekrarlanan serileriyle bir mikrotubül boyunca "yürür". Mikrotubüllerin artı ve eksi uçlarının olmasıyla yönelik olduğunu hatırlayınız. Dinein, tutunmuş organelleri eksi uca doğru hareket ettirirken kinezin onları artı uca doğru hareket ettirir (bakınız Şekil 5.17)

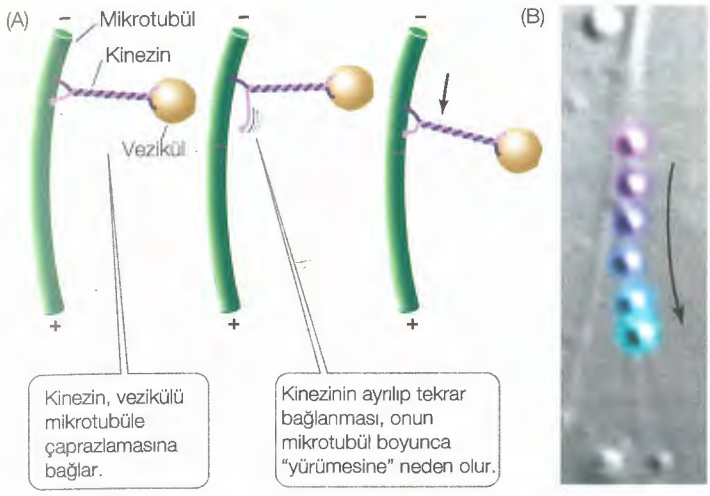
**HÜCRE İSKELETİNİN İŞLEVLERİNİN GÖSTERİLMESİ** Hücre iskeletinin yapısal liflerinin, tüm bu dinamik işlevleri başarabildiklerini nasıl biliyoruz? Biz bireysel bir yapıyı ve yapıyı içeren bir canlı hücredeki işlevini, mikroskop altında gözlemleyebiliriz. Bu gözlemler, yapının o işlevi gerçekleştirdiğini önerebilir; fakat bilimde sadece bağıntı, etkiyi ve nedenini göstermez. Örneğin, canlı hücrelerin ışık mikroskobunda incelenmesi, sitoplazmanın hücre içerisinde aktif olarak aktığını ortaya koyar ve sitoplazma, bir amoeboid hücrenin hareketi sırasında uzatılmış kısmı içerisine akar. Hücre iskeleti elemanlarının varlığının gözlenmesi, onların bu süreçte rolleri olduğunu *ileri sürer fakat bunu ispatlamaz*. Bilim, örneğin bir "A" sürecinin "B" işleviyle olan ilişkisindeki özgül bağlantıları göstermek için araştırma yapar. Hücre biyolojisinde, "A" yapısı ya da sürecinin "B" işlevine yol açtığını göstermek için iki yol vardır:




Neksin çapraz bağlantıları olmaksızın izole edilmiş silerde dinein motor proteinlerinin hareketi, mikrotubül ikililerinin birinin diğeri üzerinde kaymasına neden olur.

Mikrotubül ikilileri arasında çapraz bağlar kuran neksin mevcut olduğunda, onlar birbiri üzerinde kaymaz ve dinein hareketi tarafından yaratılan güç, silin bükülmesine neden olur.

**5.21 Motor Protein, Sillerin ve Kamçıların İçerisindeki Mikrotubülleri Hareket Ettirir** Bir motor protein olan dinein, mikrotubül ikililerinin birinin diğerinin üzerinde kaymasına neden olur. Kamçı ya da sildeki mikrotubül ikililerinin bir diğerine sabitlenmesi, bükülmeyle sonuçlanır.




**5.22 Motor Protein, Vezikülleri Mikrotubüller Boyunca İlerletir**
(A) Kinezin, mikrotubül "demiryolu" boyunca hareket ederek vezikülleri ya da organelleri hücrenin çeşitli kısımlarına götürür. Kinezin, götürdüğü şeyleri, mikrotubülün eksi ucundan artı ucuna doğru hareket ettirir; dinein de benzer şekilde çalışır fakat artı uçtan eksi uca doğru götürür. (B) Kinezin tarafından yaratılan güç sayesinde, bir vezikül, bir protist olan Dictyostelium'daki mikrotubül yolu boyunca hareket eder. Zaman sıralaması (yarım saniye aralıklarla hızlı çekilmiş mikrograf), mordan maviye renk değişimiyle gösterilmiştir..

- *İnhibisyon*: A'yı inhibe eden bir ilaç kullan ve B'nin devam edip etmediğine bak. Eğer devam etmiyorsa, o zaman A, muhtemelen B için etken faktördür. **Şekil 5.23,** hücre iskeleti ve hücre hareketi durumunda neden ve sonucu gösteren böyle bir ilaçla (bir inhibitör) yapılan deneyi göstermektedir.
- *Mutasyon*: A'dan sorumlu genden (ya da genlerden) yoksun bir hücreyi incele ve B'nin devam edip etmediğine bak. Eğer devam etmiyorsa, o zaman A, muhtemelen B için etken faktördür. Bu kitabın Dördüncü Bölümünde, bu genetik yaklaşımı kullanan birçok deney tanımlamaktadır.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 5.2 • Ökaryotik Hücre Turu

## 5.3 ÖZET

**Ökaryotik hücrenin ayırıcı özelliği, kompartımanlara bölünmesidir. Zarla çevrelenmiş olan organeller, bilgiyi işler, enerji dönüşümünü gerçekleştirir, taşınan proteinler için iç kompartımanlar oluşturur ve hücre içi sindirimi gerçekleştirir. İç iskelet birkaç yapısal rol oynar.**

- Organel bölümlendirmenin bazı avantajları nelerdir? **Bakınız s. 84**
- Granüllü ve düz endoplazmik retikulum arasındaki yapısal ve işlevsel farklılıkları tanımlayınız. **Bakınız ss. 89-90 ve Şekil 5.10**
- Motor proteinler ve mikrotubüllerin hücre içerisinde maddeleri nasıl hareket ettirdiklerini açıklayınız. **Bakınız ss. 95-98 ve Şekil 5.21 ve 5.22**

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 5.23 Hücre Hareketinde Mikrofilamentlerin Rolü –Biyolojide Nedeni ve Sonucu Göstermek

Bir test tüpünde, sitokalasin B adı verilen ilacın, monomerik öncüllerden mikrofilament oluşumunun engellediğinin gösterilmesinin ardından şu soru soruldu: İlaç canlı hücre içerisinde de benzer şekilde çalışıp Amoeba'da hücre hareketini inhibe edecek mi? Birbirini tamamlayıcı deneyler, ilacın diğer hücresel süreçler için zehir olmadığını gösterdi.

**HİPOTEZ** **Amoeboid hücre hareketleri, hücre iskeletinden kaynaklanır.**

**YÖNTEM**

*Amoeba proteus*, kendi zarını uzatarak hareket eden birhücreli ökaryottur



Sitokalasin B, hücre iskeletinin bir parçası olan mikrofilamentlerin oluşumunu engelleyen bir ilaçtır.



*Amoeba* sitokalasin B ile muamele edildi.





Kontrol: enjeksiyon yapılıyor fakat ilaç yok

**BULGULAR**

Muamele edilmiş *Amoeba* kendi etrafında döner ve yer değiştirmez





Kontrol *Amoeba*, hareketini sürdürür.

**SONUÇ** **Hücre iskeletinin mikrofilamentleri, amoeboid hücre hareketi için gereklidir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Kolçisin, mikrotubülleri kırar. Hücre iskeletinin bu elemanlarının *Amoeba*'nın hücre hareketinde gerekli olmadığını nasıl gösterirsiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Hücrelerin hepsi çevreleriyle etkileşir ve birçok ökaryotik hücre, çok hücreli organizmaların kısımlarını oluşturur; bu hücreler birbirleriyle etkileşim içinde olmalılar ve diğer hücrelerle aktiviteleri yakından koordine etmeliler. Plazma zarı, bu etkileşimde ciddi rol oynar; fakat zar dışındaki diğer yapılar da rol alır.

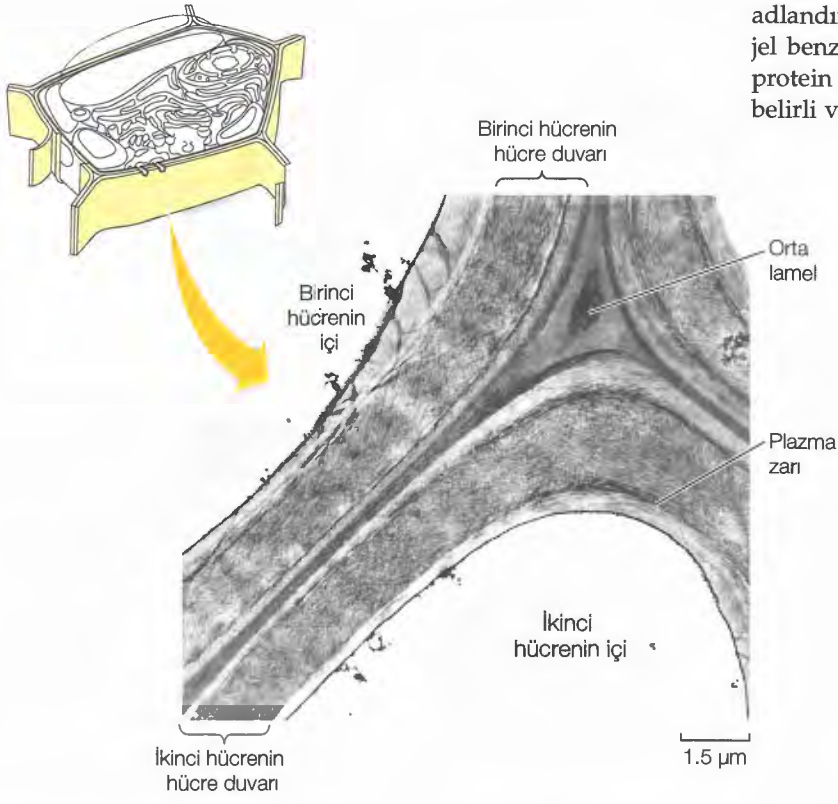
## 5.4 Hücre Dışı Yapıların Rolleri Nelerdir?

Plazma zarı, hücrenin içerisi ve dışı arasında işlevsel bir bariyer olmasına karşın birçok yapı hücreler tarafından üretilir ve plazma dışına salınır; bunlar orada korumada, desteklemede ve hücreleri diğerlerine bağlamada önemli roller oynarlar. Onlar, plazma zarı dışında bulunduklarından bu yapıların *hücre dışı* oldukları söylenir. Bakterilerin peptidoglikan hücre duvarı, bir hücre dışı yapıya örnektir (bakınız Şekil 5.4). Ökaryotlardaki diğer hücre dışı yapılar –bitkilerin hücre duvarları ve hayvan hücrelerinin arasında bulunan hücre dışı matriks- benzer roller oynar. Bu yapıların her ikisi de iki elemandan yapılır:

- belirgin bir fibröz makromolekül
- içerisine liflerin gömülmüş olduğu jel-benzeri ortam

### Bitki hücre duvarı, bir hücre dışı yapıdır

Bitki **hücre duvarı**, plazma zarının dışında yer alan yarıkatı bir yapıdır (Şekil 5.24). Hücre duvarının yapısını ve rolünü Bölüm 34'de daha ayrıntılı olarak ele alacağız. Şimdi, diğer kompleks polisakkaritler ve proteinler içerisine gömülmüş olan hücresel liflerle (bakınız Şekil 3.16) birlikte hücre duvarının, hücre dışı matriksin tipik iki elemanı olduğunu not edeceğiz. Bitki hücre duvarının üç ana rolü vardır:




**5.24 Bitki Hücre Duvarı** Yarı-katı hücre duvarı, bitki hücrelerine destek sağlar. Hücre duvarı, polisakkarit ve proteinlerden oluşmuş bir matriks içerisine gömülmüş selüloz liflerden oluşmuştur.

- Hücreye destek sağlar ve katılığını koruyarak onun hacmini sınırlar.
- Bitki hastalıklarına yol açabilen mantarlar ve diğer organizmalar tarafından meydana getirilen enfeksiyonlara karşı bir engel olarak görev yapar.
- Bitki hücreleri genişlediğinde büyüyerek bitki formuna katkı yapar.

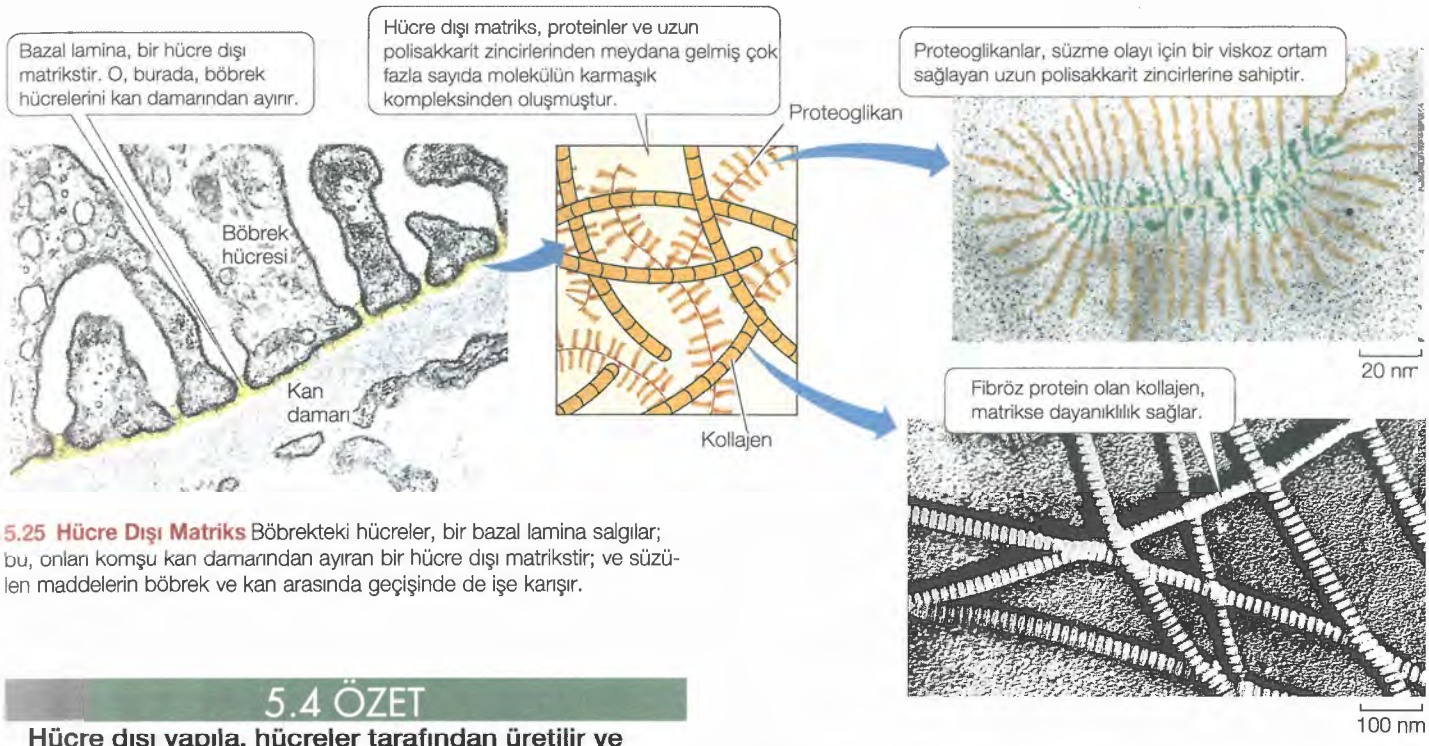
Bitki hücreleri kalın hücre duvarlarından dolayı, ışık mikroskobu altında diğer hücrelerden tamamıyla izole olmuş gibi görünürler. Fakat elektron mikroskobunda yapılan incelemeler, bunun böyle olmadığını ortaya koyar. Komşu bitki hücrelerinin sitoplazmaları, plazma zarının astarladığı çok sayıda kanallarla birbirlerine bağlanırlar; bu kanallar yaklaşık 20-40 nm çapında olan ve hücre duvarlarından uzanan **plazmodezm** adı verilen sıralı kanallardır (bakınız Şekil 5.7 ve 6.7). Plazmodezmler, birbiriyle bağlantılı hücreler arasında suyun, iyonların, küçük moleküllerin, RNA'nın ve proteinlerin difüzyonuna izin vererek bu maddelerin sentezlendikleri yerlerinden daha uzaklarda kullanılmasına olanak sağlar.

### Hücre dışı matriks, hayvanlardaki doku işlevlerini destekler

Hayvan hücreleri, bitki hücrelerinin tipik özelliği olan yarı katı hücre duvarından yoksundur; fakat birçok hayvan hücresi, ya bir **hücre dışı matriks** ile sarılmıştır ya da onunla temas halindedir. Bu matriks, üç tip molekülden oluşur: **kollajen** gibi fibröz proteinler (memelilerde en bol bulunan protein, insan vücudundaki proteinlerin yüzde 25'ini oluşturur); esas olarak şekerlerden meydana gelmiş olan **proteoglikanlar** olarak adlandırılan glikoproteinlerin matriks; fibröz proteinleri ve jel benzeri proteoglikan matriksi birbirine bağlayan üçüncü protein grubu (Şekil 5.25). Bu proteinler ve proteoglikanlar, belirli vücut dokularına özgü olan diğer maddelerle birlikte, matriksin içerisinde ya da yanında bulunan hücreler tarafından salgılanır.

Hücre dışı matriksin birçok fonksiyonu vardır:

- Dokudaki hücreleri bir arada tutar. Bölüm 6'da hem hücre tanınmasında ve hem de hücrelerin birbirine tutunmasında işlev gören nasıl bir hücreler arası "yapıştırıcının" var olduğunu göreceğiz.
- Kıkırdağın, derinin ve diğer dokuların fiziksel özelliklerine katkı yapar. Örneğin, kemiğin mineral elemanı, organize olmuş hücre dışı matriks içerisine koyulur.
- Farklı dokular arasından maddelerin süzülmesine yardım eder. Bu, özellikle böbreklerde önemlidir.
- Embriyonik gelişim sırasında ve doku onarımı sırasında hücre hareketlerini yönlendirmeye yardım eder.
- Bir hücreden diğerine kimyasal uyarımda rol oynar. Proteinler, hücrenin plazma zarını hücre dışı matrikse bağlar. Bu proteinler (örneğin, *integrin*) plazma zarında yayılırlar ve sinyallerin hücrenin içerisine iletilmesinde işlev görürler. Bu, hücre dışı matriks ve hücrenin sitoplazması arasındaki iletişime izin verir.




**5.25 Hücre Dışı Matriks** Böbrekteki hücreler, bir bazal lamina salgılar; bu, onları komşu kan damarından ayıran bir hücre dışı matrikstir; ve süzülen maddelerin böbrek ve kan arasında geçişinde de işe karışır.

## 5.4 ÖZET

**Hücre dışı yapıla, hücreler tarafından üretilir ve plazma zarının dışına salgılanır. Çoğu, bir jel benzeri ortam içerisindeki bir fibröz elemandan oluşmuştur.**

- Bitkilerdeki hücre duvarının ve hayvanlardaki hücre dışı matriksin işlevleri nelerdir? Bakınız s. 100

Prokaryotik ve ökaryotik hücrelerin yapılarını bazı işlevlerini tartıştık. Her ikisi de, hücrelerin yaşamın ve biyolojik devamlılığın temel birimleri olduğunu gösteren hücre teorisine örnek oluşturur. Kitabın bu kısmının geri kalan bölümü, hücrelerin bu iki yönüyle ilgilenecektir. Daha basit olan prokaryotik hücrelerin, ökaryotik hücrelerden daha eski olduğuna ilişkin çok miktarda kanıt vardır ve ilk hücreler büyük olasılıkla prokaryotikti. Şimdi, hücresel evrimdeki bir sonraki basamak olan ökaryotik hücrelerin orijinine dönüyoruz.

# 5.5 Ökaryotik Hücre Nasıl Ortaya Çıktı?

Yaklaşık 2 milyarlık bir süre için Dünya'daki yaşam, tamamıyla prokaryotikti –prokaryotik hücrelerin ortaya çıktığı zamandan başlayıp ökaryotik hücrelerin sahneye çıktığı yaklaşık 1.5 milyar yıl öncesine kadar. Ökaryotik hücrelerin ayırıcı özelliği olan bölümlere ayrılma olayının ortaya çıkması, yaşam tarihinde büyük bir olaydır; bu, aynı hücre içerisinde, daha önce meydana gelmesi mümkün olandan daha fazla sayıda biyokimyasal işlevin aynı anda gerçekleşmesine izin vermiştir. Tipik bir ökaryotik ile karşılaştırıldığında tek bir prokaryotik hücre, çoğunlukla biyokimyasal olarak özelleşmiştir; kullanabildiği kaynaklar ve gerçekleştirebildiği işlevler bakımından sınırlanmıştır.

Bölümlere ayrılma olayının kökeni nedir? Kısım 27.1'de ökaryotik organellerin evrimin daha ayrıntılı tanımlayacağız. Burada, bu süreçteki iki ana konuyu özetleyeceğiz.

### İç zarlar ve çekirdek zarfı, büyük olasılıkla plazma zarından gelmiştir

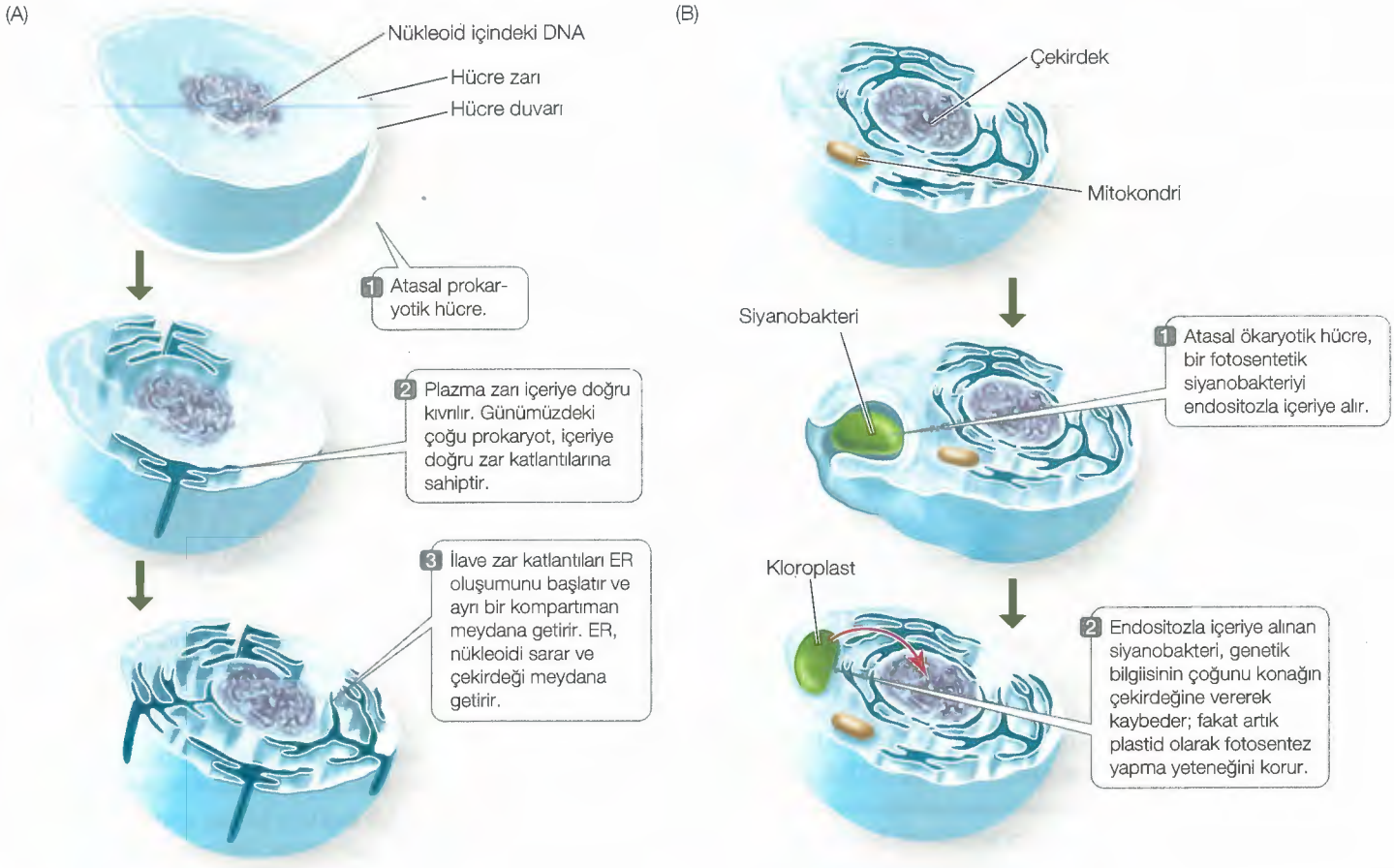
Daha önce, bazı bakterilerin iç zar içerdiğini not etmiştik. Bunlar nasıl ortaya çıktı? Elektron mikroskobu resimlerinde, prokaryotların iç zarlarının, çoğunlukla plazma zarının içeriye doğru yapmış olduğu kıvrımlar olduğu görünmektedir. Bu durum, içzar sisteminin ve hücre çekirdeğinin ilgili süreçle ortaya çıkmış olduğu şeklinde bir teorinin gelişmesine yol açmıştır (Şekil 5.26A). Günümüzdeki ökaryotlarda endoplazmik retikulum ve çekirdek zarfı arasındaki yakın ilişki, bu teori ile tutarlıdır.

Bölümlere sahip olan bir bakteri, birkaç evrimsel avantaja sahip olacaktı. Kimyasal maddelerin hücrenin belirli bölgeleri içerisinde yoğunlaştırılabilmesi, kimyasal reaksiyonların daha etkin bir şekilde ilerlemesine izin verir. Örneğin biyokimyasal aktiviteler ayrılarak, hücrenin arta kalan kısmından farklı pH'ya sahip olan organelleri içerisinde gerçekleştirilebilirdi ve belirli metabolik süreçler için daha elverişli koşullar yaratılabilirdi. Son olarak, gen transkripsiyonunun translasyondan ayrılabilmesi, gen ifadesindeki bu basamakların ayrı ayrı kontrolü için daha fazla fırsat sağlar.

### Bazı organeller endosimbiyozla ortaya çıktı

"Birlikte yaşama" anlamına gelen **simbiyoz**, çoğunlukla, iki organizmanın birlikte bulunmasını ve her birinin diğerinin bazı ihtiyaçlarını karşılamasını ifade eder. Biyologlar, bazı organellerin –mitokondri ve plastidler- plazma zarının içeriye doğru katlantılar oluşturmasından değil bir hücrenin başka bir hücreyi yutması ve bu iki hücre arasında simbiyotik ilişkinin doğmasına dayalı olarak ortaya çıktığını ileri sürdü. Yutulmuş olan hücre, sonunda, bağımsızlığını ve işlevlerinin bazılarını kaybetti. Ayrıca, yutulmuş olan hücrenin genlerinin birçoğu, konağın DNA'sına transfer olmuştur. Günümüzdeki ökaryotik hücrelerde bulunan mitokondri ve plastidler, bu *simbiyontların* kalıntılarıdır; bunların koruduğu bazı özelleşmiş işlevler, konak hücrelerine fayda sağlar. Bu, organellerin kökeni ile ilgili olan **endosimbiyoz teorisi** için esastır.

Plastidin durumunu düşünün. Yaklaşık olarak 2.5 milyar yıl önce bazı prokaryotlar (siyanobakteriler), fotosentezi geliştirdi (bakınız Şekil 1.9). Bu prokaryotların ortaya çıkması, kompleks organizmaların evriminde anahtar olaydı; çünkü onlar Dünya atmosferindeki $O_2$ konsantrasyonunu artırdı (bakınız Kısım 1.2).




**5.26 Organellerin Kökeni** (A) İç zar sistemi ve hücre çekirdeği, plazma zarının katlanmasıyla ve ondan sonra da kaynaşmasıyla oluşmuş olabilir. (B) Endosimbiyoz teorisi, daha büyük olan hücreler tarafından yutulmuş olan prokaryotlardan bazı organellerin köken almış olabileceğini önermektedir.

Endosimbiyoz teorisine göre fotosentetik prokaryotlar, aynı zamanda, günümüz plastidlerinin öncüllerini sağladı. Hücre duvarından yoksun hücreler, fagositozla nispeten büyük partikülleri yutabilir (bakınız Şekil 5.11). Bazı durumlarda, insan bağışıklık sisteminde yer alan fagositoz yapan hücrelerde görüldüğü gibi, yutulan partiküller bakteri gibi tüm bir hücre olabilir. Plastidler, atasal bir ökaryot ve bir siyanobakterinin yer aldığı benzer bir olayla ortaya çıkmış olabilir (**Şekil 5.26B**).

Plastidlerin endosimbiyotik kökenini destekleyen bol miktarda kanıt arasında (bakınız Kısım 27.1) belki de en çarpıcı olanı, Japonya'daki bir kumlu plajdan geldi. Noriko Okamoto ve Isao Inouye, yakınlarda, büyük bir "kloroplast" içeren bir hücreli bir ökaryot keşfettiler ve buna *Hatena* olarak adlandırdılar (**Şekil 5.27**). Bu olayda, *Hatena* hücreleri arasında yaşayan *Nephroselmis* adı verilen yeşil alg kalıntısının "kloroplast" olarak işlev gördüğü ortaya çıkmaktadır. Alg bağımsız yaşadığı zaman, plastidlere ilave olarak kamçıya, hücre iskeletine, endoplazmik retikuluma, Golgi aygıtına ve mitokondrilere sahiptir. *Hatena* tarafından yutulunca, bu yapıların tümü ve onlarla ilişkili olası işlevler kaybedilir. Geriye kalan, esas itibariyle bir plastidtir.

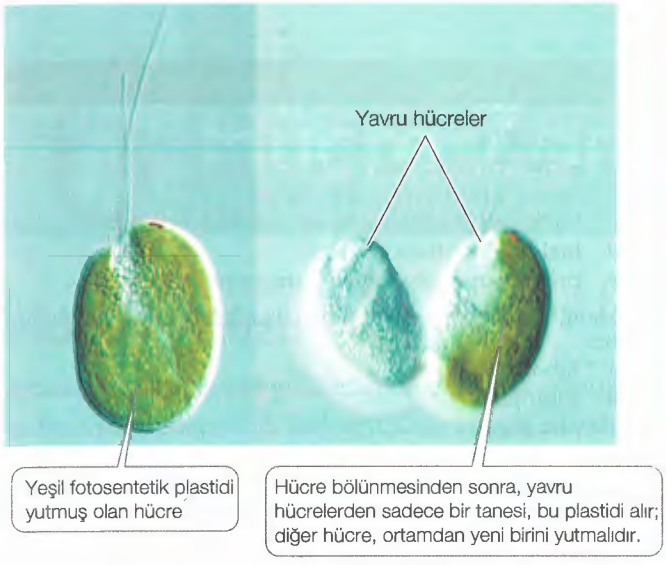
*Hatena* bölündüğü zaman, iki yavru hücreden sadece bir tanesi bu "kloroplastı" alır. Diğer hücre, kendi *Nephroselmis* algini bulur ve yutar –sanki ökaryotik hücrenin evriminde olmuş olan olayın bir "tekrarı" gibi. Japon bilim insanları, konak hücreye *Hatena* ismini verdi: bu isim, Japoncada "nasıl tuhaf" anlamına gelmektedir.

## 5.5 ÖZET

**Ökaryotik hücreler, prokaryotik hücrelerden uzun süre sonra ortaya çıktı. Bazı organeller, plazma zarının içeriye doğru katlantılar oluşturmasıyla ortaya çıkmış olabilirken diğerleri endosimbiyozla evrilmiştir.**

- Bir prokaryotik hücrede içeriye doğru gerçekleşen zar katlanmaları, iç zar sisteminin ortaya çıkmasına yol açmış olabilir. **Bakınız s. 101 ve Şekil 5.26A**
- Kloroplastların kökeni için endosimbiyoz teorisini açıklayınız. **Bakınız Şekil 5.26B**

Bu bölümde, hücrelerin yapılarının bir özetini, onların kökenleri ve ilişkileri hakkındaki bazı fikirleri sunduk. Şimdi, bir hücredeki yapıların izole durumda olmadıklarını akılda tutarak belli başlı hücre fonksiyonlarını çalışmaya girişeceksiniz. Onlar, dinamik ve etkileşim içerisinde olan hücresel siste-




**5.27 Endosimbiyoz İşbaşında** Bir *Hatena* hücresi, bir alg hücresini yutar; bu alg hücresi, fotosentez dışındaki diğer hücresel işlevlerinin çoğunu yitirir. Bu, ökaryotik hücrelerdeki plastidlerin ortaya çıkmasına ilişkin olası bir olayı yeniden canlandırmaktadır.

min parçasıdır. Bölüm 6'da, plazma zarının pasif bir engel olmaktan çok uzak olduğunu, onun yerine, hücrenin iç kısmını onun hücre dışı ortamına bağlayan çok fonksiyonlu bir sistem olduğunu göstereceğiz.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 5.1 Hangi Özellikler, Hücreyi Yaşamın Temel Birimi Yapar?

**BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 5.1 ve 5.2**

- Tüm hücreler daha önce var olan hücrelerden gelir.
- Bir hücrenin yüzey alanı, kendi hacmiyle karşılaştırıldığında çevresinden gerçekleştireceği alışverişe uyum sağlaması için daha büyük olması gerektiğinden hücreler küçüktür. **İnceleyiniz Şekil 5.2**
- Hücrelerin hepsi, kendi içeriklerini dış çevreden ayıran seçici geçirgen özellikte bir **plazma zarı** ile kuşatılmıştır.
- Belirli kimyasal süreçler, moleküller ve yapılar, tüm hücre çeşitleri tarafından paylaşılırken hücrelerin **prokaryot** ve **ökaryot** adı verilen iki kategorisi, birbirinden kolaylıkla ayırt edilir.

### 5.2 Hangi Özellikler, Prokaryotik Hücreleri Karakterize Eder?

- Prokaryotik hücreler, iç kısmında bölümlenmeler göstermez; fakat DNA içeren **nükleoid** bölgesine ve **sitosölü**, **ribozomları**, proteinleri ve küçük molekülleri içeren bir **sitoplazmaya** sahiptirler. Bazı prokaryotlar, aralarında **hücre duvarı, dış zar** ve **kapsül**ün de yer aldığı ilave koruyucu yapılara sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 5.4**
- Bazı prokaryotlar, fotosentetik zarlar olarak işlev görebilen katlantılı zarlara sahiptir; ve bazıları hareket etmek ya da bir yere tutunmak için **kamçılara** ya da **pili** denen yapılara sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 5.5**

### 5.3 Hangi Özellikler, Ökaryotik Hücreleri Karakterize Eder?

- Ökaryotik hücreler, prokaryotik hücrelerden daha büyüktür ve zarla çevrelenmiş birçok **organel** içerirler. Organelleri çevreleyen zarlar, onların işlevlerinin ayrı bölümlerde gerçekleştirilmesini garanti altına alır. **İnceleyiniz Şekil 5.7**
- **Ribozomlar**, protein sentez yerleridir.
- **Çekirdek**, hücrenin DNA'sının çoğunu içerir ve protein sentezinin kontrolüne katılır. **İnceleyiniz Şekil 5.8**
- **Endoplazmik retikulum** ve **Golgi aygıtından** oluşan **iç zar sistemi**, zarlar tarafından kuşatılmış birbirleriyle ilişkili bir kompartımanlar serisidir. İç zar sistemi, proteinleri ayırır ve onları değişikliğe uğratır. **Lizozomlar**, birçok sindirim enzimi içerir. **İnceleyiniz Şekil 5.10 ve 5. 11, WEB AKTİVİTESİ 5.3, ANİMASYONLA ÖĞRENME 5.1**
- **Mitokondriler** ve **kloroplastlar**, enerjiyi işleyen yarı-serbest organellerdir. Mitokondriler, çoğu ökaryotik organizmalarda bulunur ve hücre solunumu için gerekli enzimleri içerir. Fotosentetik ökaryotların hücreleri, fotosentez için ışık enerjisini toplayan kloroplastları içerir. **İnceleyiniz Şekil 5.12 ve 5.13**
- **Kofullar**, bir çok bitki hücresinde belirgindir ve zarla çevrelenmiş bir odacık şeklinde olup içerisi su ve çözünmüş maddelerle doludur.
- **Hücre iskeletinin mikrofilamentleri, ara filamentleri** ve **mikrotubülleri**, hücreye biçim verir, destek ve hareket sağlar. **İnceleyiniz Şekil 5.18**

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 5.2**

### 5.4 Hücre Dışı Yapıların Rolleri Nelerdir?

- Bitki **hücre duvarı**, esas olarak **selülozdan** meydana gelmiştir. Hücre duvarları, komşu hücrelerin sitoplazmalarını birleştiren **plazmodezmler** tarafından delinir.
- Hayvanlardaki **hücre dışı matriks**, aralarında kollajen ve proteoglikanların da bulunduğu farklı protein çeşitlerinden oluşmuştur. **İnceleyiniz Şekil 5.25**

### 5.5 Ökaryotik Hücre Nasıl Ortaya Çıktı?

- Plazma zarının içeriye doğru katlantılar oluşturması, iç zar sistemi ve çekirdek gibi zarla kuşatılmış bazı organellerin oluşmasına yol açmış olabilir. **İnceleyiniz Şekil 5.26A**
- **Endosimbiyoz teorisi**, mitokondri ve kloroplastların, daha büyük prokaryotlar, daha küçük prokaryotları yuttukları (fakat sindirmedikleri) zaman ortaya çıktıklarını ifade eder. Karşılıklı yararlar, bu simbiyotik ilişkilerin korunmasına ve daha küçük olan hücrenin, günümüzde gözlemlediğimiz ökaryotik organellere evrimleşmesine izin verdi. **İnceleyiniz Şekil 5.26B**

## DENEME TESTİ

1. Hem prokaryotik hücrelerde ve hem de ökaryotik bitki hücrelerinde aşağıdaki yapılardan hangisi genellikle mevcuttur?
   *a.* Kloroplastlar
   *b.* Hücre duvarı
   *c.* Çekirdek
   *d.* Mitokondriler
   *e.* Mikrotubüller
2. Hücre büyüklüğünü sınırlayan ana faktör,
   *a.* sitoplazmadaki suyun konsantrasyonudur.
   *b.* enerji ihtiyacıdır.
   *c.* zarla kuşatılmış organellerin varlığıdır.
   *d.* yüzey alanının hacme oranıdır.
   *e.* plazma zarının bileşimidir.
3. Mitokondri ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Mitokondrinin iç zarı, kristaları oluşturmak üzere kıvrımlar yapar.
   *b.* Dış zar, makromoleküllere karşı nispeten geçirgendir.
   *c.* Klorofil içerdiklerinden mitokondriler yeşil görünür.
   *d.* Sitosölden gelen yakıt molekülleri, mitokondride solunumda kullanılır.
   *e.* ATP, mitokondride sentezlenir.
4. Plastidlerle ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Prokaryotlarda bulunurlar.
   *b.* Tek bir zarla kuşatılmışlardır.
   *c.* Hücre solunumunun yapıldığı yerlerdir.
   *d.* Yalnız mantarlarda bulunurlar.
   *e.* Birkaç çeşit pigment ya da polisakkarit içerebilirler.
5. Eğer, bir hücrenin içerisindeki lizozomlar aniden parçalanırsa, en olası sonuç aşağıdakilerden hangisi olacaktır?
   *a.* Sitoplazmadaki makromoleküller parçalanacaktır.
   *b.* Daha fazla protein yapılacaktır.
   *c.* Mitokondri içerisindeki DNA parçalanacaktır.
   *d.* Mitokondriler ve kloroplastlar bölünecektir.
   *e.* Hücre işlevlerinde bir değişiklik olmayacaktır.
6. Golgi aygıtı,
   *a.* sadece hayvanlarda bulunur.
   *b.* sadece prokaryotlarda bulunur.
   *c.* bir hücreyi bulunduğu ortamda hareket ettiren üyelerdir.
   *d.* hızlı ATP üretim yeridir.
   *e.* proteinleri değişikliğe uğratır ve paketler.
7. Hangi yapı, bir ya da birden fazla zar tarafından sarılmamıştır?
   *a.* Ribozom
   *b.* Kloroplast
   *c.* Mitokondri
   *d.* Peroksizom
   *e.* Koful
8. Hücre iskeleti aşağıdakilerden hangisinden oluşur?
   *a.* Siller, kamçılar ve mikrofilamentler.
   *b.* Siller, mikrotubüller ve mikrofilamentler.
   *c.* İç hücre duvarları.
   *d.* Mikrotubüller, ara filamentler ve mikrofilamentler.
   *e.* Kalsifiye olmuş mikrotubüller.
9. Mikrofilamentler,
   *a.* polisakkaritlerden oluşmuştur.
   *b.* aktinden oluşmuştur.
   *c.* sillerin ve kamçının hareketine izin verir.
   *d.* kromozomların hareketine yardım eden iğ ipliklerini yaparlar.
   *e.* kloroplastın hücre içerisindeki konumunu korur.
10. Bitki hücre duvarı ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
    *a.* Temel kimyasal elemanları, polisakkaritlerdir.
    *b.* Plazma zarının dışında uzanır.
    *c.* Hücreye destek sağlar.
    *d.* Komşu hücreleri bir başaksından tamamıyla yalıtır.
    *e.* Yarı-katı haldedir.

## TARTIŞMA

1. Vinkristin adlı ilaç, kanser tedavisinde kullanılır. Bu ilaç, görünüşte, mikrotubüllerin depolimerize olmasına yol açarak etkili olmaktadır. Vinkristin kullanımının, aralarında hücrelerin bölünmesinin ortadan kalkması ve sinir problemlerinin de aralarında yer aldığı pek çok yan etkisi vardır. Bu sonuçların niçin ortaya çıkabileceğini açıklayın.
2. Bir molekülün, bir kloroplastın içerisinden (stroma) bir mitokondrinin içerisine (matrikse) geçmesi için; bir lizozomun içerisinden bir hücrenin dışına çıkması için ve bir ribozomdan diğerine geçmesi için kaç tane zardan geçmesi gerekir?
3. Kloroplastların ve mitokondrilerin çift zarlarla sahip olmalarının, bu organellerin orijinleriyle ilgili olarak öne sürülen endosimbiyoz teorisiyle nasıl bir ilişkisi vardır? Diğer hangi kanıtlar, bu teoriyi destekler?
4. Bir hayvanın hücre dışı matriksi ile bitki hücre duvarını, lifli ve lifli olmayan elemanlar bakımından, sertlik bakımından ve hücreleri birbirine bağlama bakımından karşılaştırınız.

## EK ARAŞTIRMA

Yeni sentezlenmiş olan proteinlerin yolu, bir "sinyal-takip" deneyi kullanarak hücrede takip edilebilir. Sentez boyunca, proteinler radyoaktif bir izotopla (sinyal) etiketlenir ve ondan sonra hücrenin zamanın değişen periyotları için proteini işlemesine izin verilir. Radyoaktif proteinlerin yerleşimleri ve onların radyoaktiflik miktarları, izole edilen hücre organelleri kullanılarak saptanır. Bu yöntemi, (*a*) bir lizozomal enzim için ve (*b*) hücreden dışarıya salınan bir protein için nasıl kullanırdınız ve hangi sonuçları bulmayı beklerdiniz?

# 6 Hücre Zarları

## Zarlar ve Hafıza

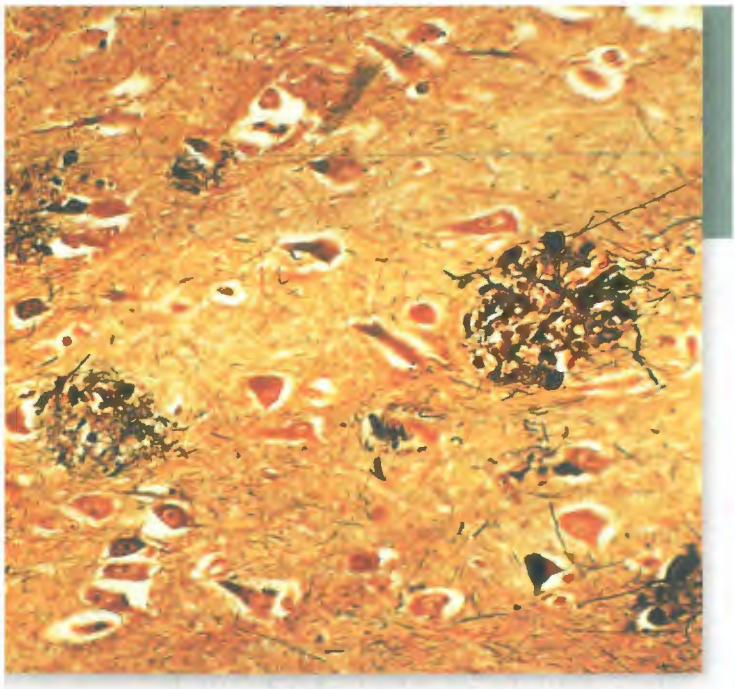
James kış tatili için üniversiteden eve gelince büyük babasındaki değişikliği fark etti. O ve büyük babası John, her zaman büyük babası John'un anahtarlarını ve gözlüklerini kaybetmesi konusunda şakalaşırdı; eşi öldüğünden beri James'in ailesiyle birlikte yaşayan yaşlı adam, sürekli olarak onları arıyordu. Şimdi, hafıza sorunları daha belirgin hale gelmişti. James yeni kız arkadaşını ailesiyle tanıştırdığında, kız arkadaşı samimi bir şekilde karşılandığında o (ve tabiî ki kız arkadaşı) rahatladı. Fakat, bir saat sonra büyük baba John, torununun kız arkadaşına dikkatice bakarak onun kim olduğunu hatırlayamadı. James yaz tatili için eve geldiğinde, büyük babası içine kapanmıştı; artık günlük olaylar hakkında konuşamıyordu, çoğunlukla kafası karışıktı ve öfkeyle ateş püskürüyordu.

James'in büyük babası Alzheimer hastasıydı. Bu durum, yaşlılarda çok yaygındır (fakat onlara sınırlı değildir) ve günümüzdeki pek çok insan, ileri yaşlara kadar yaşadığından gittikçe daha fazla miktarda Alzheimer vakası teşhis edilmektedir. Fakat semptomları, insanlar için ve tıp dünyası için yeni değildir. Bu durum, ilk kez, 1901 yılında hastalık olarak tanımlandı. O yıl, 51 Yaşındaki Bayan Auguste D.'nin ailesi onu Almanya'daki Frankfurt hastanesindeki Dr. Alois Alzheimer'e getirdi. Bayanın şiddetli hafıza kaybı vardı ve eşini ihanetle suçluyordu ve kendisiyle iletişim kurmada zorluk vardı. Bu semptomlar, ölmeden birkaç yıl öncesinde daha kötüydü. Alzheimer, bayanın beyni üzerinde otopsi yaptı ve beynin düşünme ve konuşmada önemli olan kısımlarında küçülmenin olduğunu gördü. Ayrıca, bu alanları mikroskop altında incelediğinde beyin hücrelerinin içinde ve çevresinde anormal protein birikimi olduğunu gördü.



Alzheimer'in orijinal vakasından beri hücre biyologları, *plak* olarak bilinen bu anormal birikintileri incelemiştirler. Plak oluşumuna neden olan anahtar olayların, beyindeki sinir hücrelerinin plazma zarında meydana geldiği anlaşıldı. Plaklar, amiloyid beta proteini birikimleridir; bunlar yüksek düzeyde olduğunda beyin hücrelerine karşı toksiktir. Amiloyid beta, sinir hücrelerinin plazma zarında gömülü olan daha büyük amiloyid öncül proteininin (APP) küçük bir parçasıdır; APP, β-sekretaz ve γ-sekretaz adı verilen diğer iki zar proteini tarafından iki kez kesilir; bu proteinler, zardan hücrenin dışına salınır. Bu proteinlerin hepsi, çeşitli hayvan hücrelerinde mevcuttur ve dinamik olan hücre zarında önemli birçok role sahiptir; onlar,

**Dr. Alzheimer'in Hastası** 1906 yılında ölen Bayan Auguste D., Dr.Alois Alzheimer tarafından ilerleyici demans ile tanımlanan ilk hastaydı.



**Beyindeki Plaklar** Otopside görüldüğü gibi, bir Alzheimer hastasının beyni, sinir hücresi zarındaki bir enzim tarafından üretilmiş olan protein parçacıklarından oluşmuş plakları (bu mikrograftaki koyu fibriller) biriktirir.

hatta, normal sinir sisteminin gelişimi ve işlevi için elzem olabilir.

Öyleyse Alzheimer hastalığında yanlış giden nedir? Hastalıklı beyindeki hücreler, çok fazla miktarda amiloyid beta (örneğin γ-sekretaz, çok aktiftir) üretebilirler ya da yanlış zamanda (örneğin çocukluk çağı yerine yaşlı evrede) üretebilirler. Hastalığın bir formuna, APP'yi "yanlış" yerde kesme eğiliminde olan böylece amiloyid betanın özellikle toksik formunu üreten β-sekretazın mutant formu neden olur. Üretilen plaktaki rollerinden dolayı, APP ve β-sekretaz, Alzheimer hastalığının tedavisinde potansiyel hedeflerdir.

Zarların nasıl yapıldığını ve onların nasıl çalıştığını öğrenmek, anlamanın ve belki de gittikçe artış gösteren bu hastalığın tedavi etmenin bir anahtarıdır.

**BU BÖLÜMDE** Biyolojik zarların yapı ve işlevi üzerine odaklandık. İlk olarak biyolojik zarların bileşimini ve yapısını tanımlayacağız. Onların işlevleri konusundaki tartışmayı sürdüreceğiz –hücreler arası etkileşimlerde zarların nasıl rol aldığı ve zarların, hücre içerisine madde giriş çıkışını nasıl düzenlediğini inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


6.1 Bir Biyolojik Zarın Yapısı Nasıldır?
6.2 Plazma Zarı, Hücrelerin Birbirlerine Tutunmasında ve Birbirlerini Tanımasında Nasıl Rol Oynar?
6.3 Zardaki Taşıma Olayında Pasif Süreçler Nelerdir?
6.4 Zardaki Taşıma Olayında Aktif Süreçler Nelerdir?
6.5 Büyük Moleküller Hücreye Nasıl Girer ve Hücreyi Nasıl Terk Eder?
6.6 Zarların Diğer Bazı İşlevleri Nelerdir?


# 6.1 Bir Biyolojik Zarın Yapısı Nasıldır?

Tüm biyolojik zarların fiziksel organizasyonu ve işlevleri, onların bileşenleri olan lipitlere, proteinlere ve karbonhidratlara bağlıdır. Siz bu moleküllere, Bölüm 3'den aşinasınız; o bölümü işimdi yeniden gözden geçirmeniz faydalı olabilir. Lipitler, zarın fiziksel bütünlüğünü korur ve su ve iyonlar gibi hidrofilik maddelerin hızlı geçişine etkili bir engel yaratır. Ayrıca fosfolipid ikili tabaka, çeşitli proteinlerin içerisinde "yüzdüğü" bir lipid "göl" olarak hizmet eder (**Şekil 6.1**). Bu genel dizayn, **sıvı mozaik model** olarak bilinir.

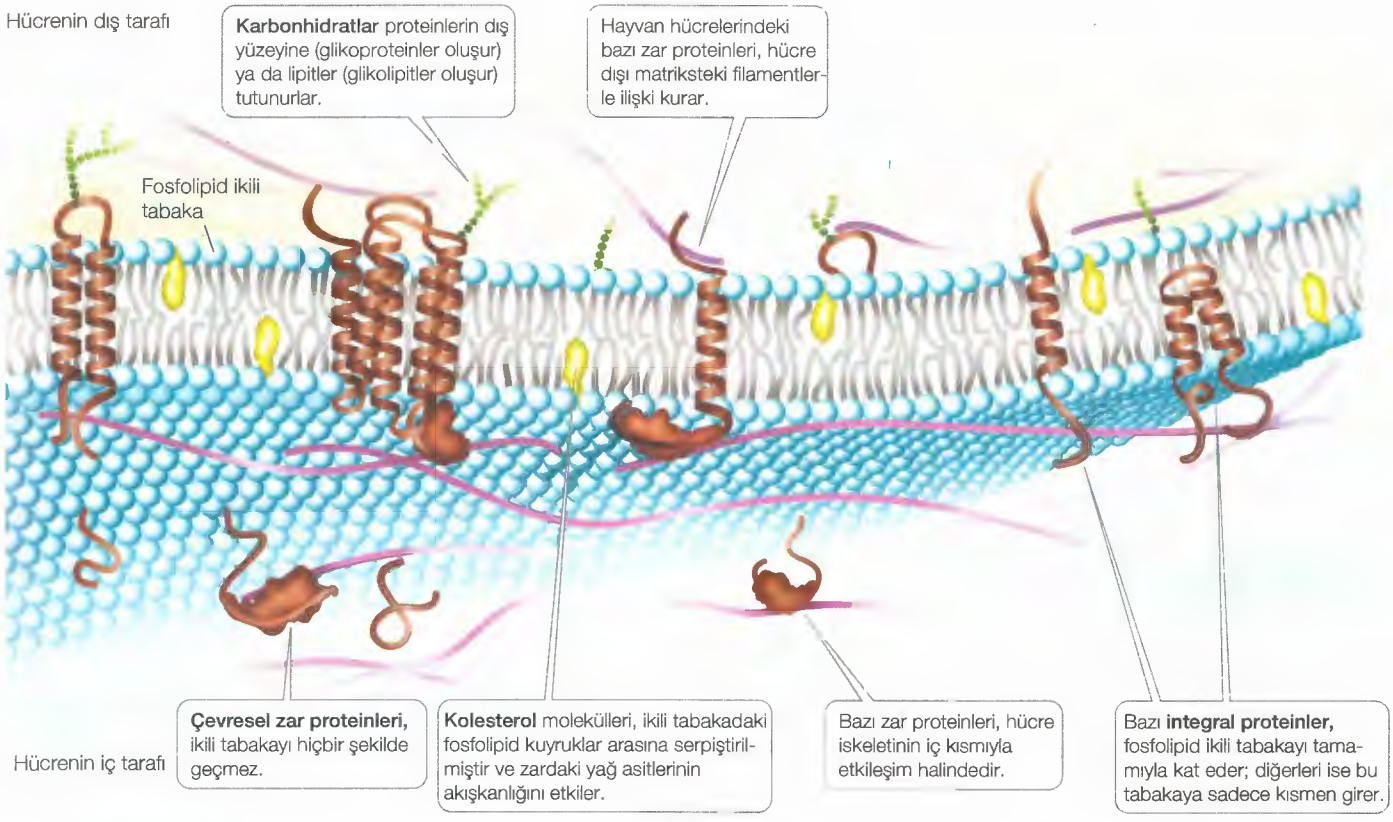
Biyolojik zarlar için sıvı mozaik modeldeki proteinler, hidrofobik bölgeleriyle (ya da *domainleriyle*) fosfolipid ikili tabaka içerisine kovalent olmayan bir şekilde gömülmüştür; fakat onların hidrofilik domainleri, ikili tabakanın her iki tarafındaki sulu koşullara maruz kalır. Bu zar proteinleri, aralarında zardan maddelerin taşınması ve hücrenin dış ortamından kimyasal sinyallerin alınması olaylarının yer aldığı bir takım işlevlere sahiptir. Her zar, hücrenin özelleşmiş işlevleri için ya da onun sardığı organelin işlevi için uygun olan protein takımına sahiptir.

Zarda yer alan karbonhidratlar, ya lipitlere ya da proteinlere tutunur. Plazma zarlarındaki karbonhidratlar, hücrenin dış tarafında konumlanır ve orada, dış ortamdaki maddelerle etkileşebilir. Zar proteinlerinin bazıları gibi karbonhidratlar da -komşu hücrelerin yüzeylerinde bulunanlar gibi- özgül molekülleri tanımada ciddi öneme sahiptir.

Sıvı mozaik model, zar yapısı için geçerli olmasına karşın, bu model zarın kompozisyonu hakkında çok fazla şey söylemez. Gelecek kısımda, zarların yapısındaki farklı moleküller hakkında yazılanları okuduğunuzda, bazı zarların lipitten daha fazla miktarda proteine sahip olduğunu, başkalarının lipid bakımında zengin olduğunu, bazılarının önemli miktarlarda kolesterol ya da diğer sterolleri içerdiğini ve bazılarının da karbonhidrat bakımından zengin olduğunu aklınızda tutunuz.

### Lipitler zarın hidrofobik kısmını oluşturur

Biyolojik zarlardaki lipitler, ekseriyetle *fosfolipitlerdir*. Bazı bileşiklerin hidrofilik ("su seven") ve bazılarının hidrofobik ("su sevmeyen") olduğunu Kısım 2.2'den ve fosfolipid moleküllerinin iki farklı bölgeye sahip olduğunu Kısım 3.4'ten hatırlayınız.

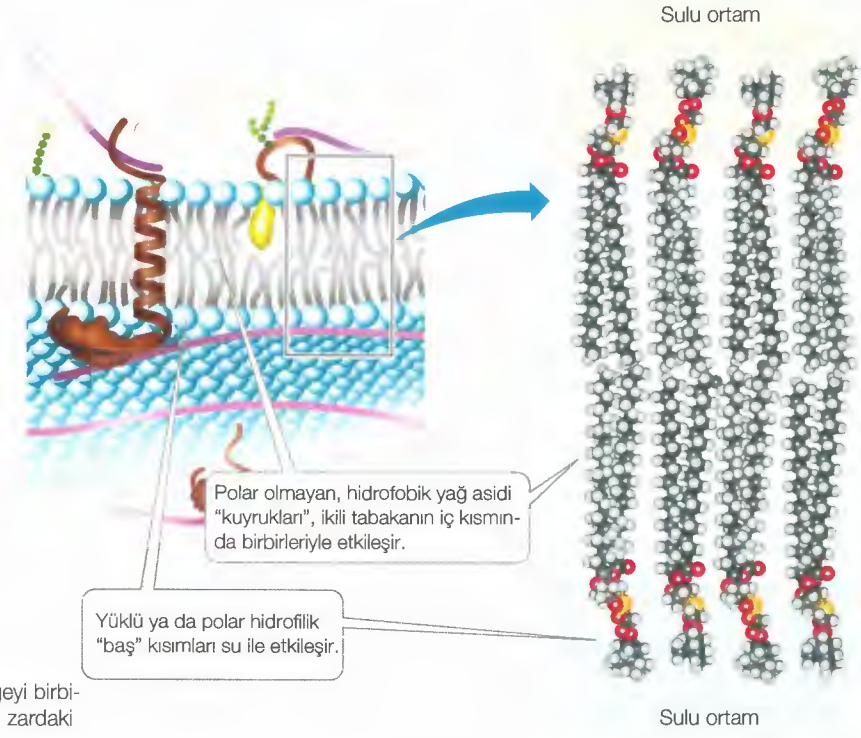



**6.1 Sıvı Mozaik Model** Biyolojik zarların genel moleküler yapısı, devamlılık gösteren fosfolipid ikili tabaka içerisine gömülmüş durumda olan ya da onunla yakından ilişki kurmuş olan proteinler şeklindedir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 6.1 • Sıvı Mozaik Model**

- *Hidrofilik bölgeler*: Fosfolipidin fosfor içeren "baş" kısmı, elektriksel olarak yüklüdür; onun için polar su molekülleriyle ilişki kurar.
- *Hidrofobik bölgeler*: Fosfolipidin, polar olmayan uzun yağ asidi "kuyruğu", diğer polar olmayan maddelerle ilişki kurar; fakat su içerisinde çözünmez ya da hidrofilik maddelerle ilişki kurmaz.

Bu özelliklerden dolayı, fosfolipidlerin su ile birlikte bulunabilmenin bir yolu bir *ikili tabaka* oluşturmaktır; iki tabakanın yağ asidi "kuyrukları, birbirleriyle etkileşir ve polar "başlar" dış taraftaki sulu ortamla karşılaşır (**Şekil 6.2**). Bir biyolojik zarın kalınlığı, yaklaşık 8 nm (0.008 µm) kadar olup tipik bir fosfolipidin uzunluğunun iki katı kadar; bu, zarın ikili lipid tabakadan meydana geldiğine ilişkin başka bir göstergedir. Bu kalınlık, bir kağıt parçasından yaklaşık olarak 8.000 kat daha incedir.




**6.2 Fosfolipid İkili Tabaka** Fosfolipid ikili tabaka, iki sulu bölgeyi birbirinden ayırır. Sağ taraftaki görülen sekiz tane fosfolipid molekülü zardaki ikili tabakanın küçük bir kesitini temsil etmektedir.

Laboratuvarda, doğal zarlar gibi aynı organizasyona sahip olan yapay ikili tabaka yapmak kolaydır. Böyle ikili tabakalardaki küçük delikler, kendiliğinden kendi kendine kapanır. Lipitlerin bir başkası ile ilişki kurma ve iki tabakalı organizasyonu sürdürme kapasitesi, fagositoz ve ilgili süreçlerde vezikül oluşturma sırasında biyolojik zarların kaynaşmasına yardım eder.

Tüm biyolojik zarlar, benzer yapıya sahiptir; fakat içerdikleri lipitler ve protein çeşitleri farklıdır. Farklı hücrelerin ya da organellerin zarları, *lipid kompozisyonları* bakımından büyük ölçüde farklılık gösterebilir. Sadece fosfolipidler çok değişken değildir, fakat, bir hayvan hücresi zarındaki lipid içeriğin önemli bir kısmı kolesterol olabilir.

Fosfolipidler, yağ asiti zinciri uzunluğu (karbon atomu sayısı) bakımından, doymuşluk derecesi (çift bağların miktarı) bakımından ve polar grupların (fosfat içeren) varlığı bakımından farklı olabilir. En yaygın yağ asitlerinin zincir uzunlukları ve doymuşluk dereceleri aşağıdaki gibidir:

- Palmitik: $C_{14}$, çift bağ yok, doymuş
- Palmitoleik: $C_{16}$, bir tane çift bağ
- Stearik: $C_{18}$, çift bağ yok, doymuş
- Oleik: $C_{18}$, bir tane çift bağ
- Linoleik: $C_{18}$, iki tane çift bağ
- Linolenik: $C_{18}$, üç tane çift bağ

Doymuş yağ asiti zincirleri, ikili tabakadaki yağ asidi zincirlerinin sıkıca paketlenmesine izin verirken, doymamış yağ asitlerinde "bükülmeler" (bakınız şekil 3.19), daha az yoğun, daha sıvı paketlenmeye yol açar. Hayvan hücrelerindeki bu daha az yoğun zarlar, kolesterol moleküllerini yerleştirebilir.

Hayvan hücresi plazma zarının lipid içeriğinin yüzde 25'ine kadarını kolesterol oluşturabilir. Kolesterol, mevcut olduğunda, zar bütünlüğü için önemlidir, sizin zarlarınızdaki kolesterol, sağlığınız için zararlı değildir. Bir kolesterol molekülü, ekseriyetle, bir doymamış yağ asiti yanında yer alır.

Fosfolipid ikili tabaka, tüm zar yapısını stabilize eder, fakat onu esnek bırakır. Fosfolipitlerin yağ asitleri, zarın hidrofobik olan iç kısmını bir derece sıvı yapar –hafif makine yağı kadar sıvı. Bu akışkanlık, zar içerisinde bazı küçük moleküllerin yanlara doğru hareketine izin verir. Plazma zarındaki bir fosfolipid molekülü, bir saniyeden birazcık fazla bir zaman süresi içerisinde hücrenin bir ucundan diğer ucuna gidebilir! Diğer taraftan, iki tabakalı zarın bir yarısındaki bir fosfolipid molekülü nadiren de olsa diğer tarafa geçebilir. Bunun gerçekleşmesi için, molekülün polar kısmı, zarın hidrofobik olan iç kısmından geçmesi gerekecektir. Fosfolipidlerin kendiliğinden takla atarak yer değiştirmesi nadiren gerçekleştiğinden, ikili tabakanın iç ve dış yarıları, içerdikleri fosfolipid çeşitleri bakımından oldukça farklı olabilir.

Bir zarın akışkanlığı, onun lipid kompozisyonu ve onun sıcaklığı tarafından etkilenir. Uzun zincirli doymuş yağ asitleri, yan yana sıkıca paketlenirler ve hareket için çok küçük aralık kalır. Kolesterol, yağ asiti zincirleriyle hidrofobik olarak etkileşir. Bu elemanlara sahip olan zar, kısa zincirli yağ asitlerine, doymamış yağ asitlerine ve daha az kolesterole sahip olanlara göre daha az akışkandır. Yeterince zar akışkanlığının olması, bu bölümde daha sonra tanımlayacağımız birçok işlev için bulunması zorunlu bir özelliktir. Moleküller daha yavaş hareket ettiğinden ve azalan sıcaklıklarda akışkanlık azaldığından, vücut sıcaklıklarını koruyamayan organizmalarda gelişen soğuk koşullar altında zar işlevleri gerileyebilir. Bu sorunu gidermek için bazı organizmalar, soğuk koşullarla karşılaştıklarında zarlarının lipid kompozisyonunu basitçe değiştirebilirler, bu durumda, doymuş yağ asitlerini doymamış yağ asitleriyle değiştirirler ve daha kısa kuyruklu yağ asitlerini kullanırlar. Bu değişiklikler, bitkilerin, bakterilerin ve kış mevsimi boyunca kış uykusuna yatan hayvanların yaşamını sürdürmesinde rol oynar.

## Zar proteinleri asimetrik dağılmıştır

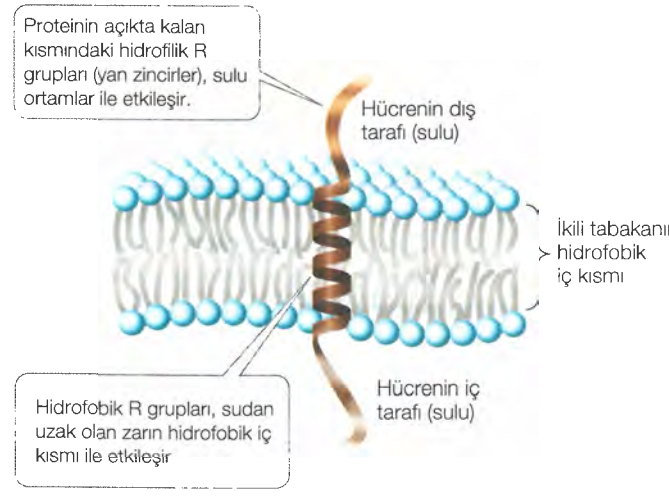
Tüm biyolojik zarlar, protein içerir. Tipik olarak plazma zarları, her 25 fosfolipid molekülüne karşılık bir protein molekülü içerir. Bu oran, zarın işlevine bağlı olarak değişir. Eneri üretmek için özelleşmiş organel olan mitokondrinin iç zarında, her 15 lipid molekülüne karşı bir protein vardır. Diğer taraftan miyelin –bazı nöronların (sinir hücreleri) bazı kısımlarını saran ve bir elektriksel yalıtım maddesi olarak davranan zar– her 70 lipid molekülü için sadece bir tane protein içerir.

Zar proteinlerinin iki genel tipi vardır: çevresel proteinler ve integral proteinler.

**Çevresel zar proteinleri**, açıkta kalan hidrofobik grupları yoktur ve ikili tabaka içerisine gömülmemişlerdir. Bunun yerine onlar, integral zar proteinleriyle ya da fosfolipid moleküllerinin polar başlarıyla etkileşen polar ya da yüklü olan bölgelere sahiptirler (bakınız Şekil 6.1).

**İntegral zar proteinleri**, fosfolipid ikili tabaka içerisine en azından kısmen gömülmüştür (bakınız Şekil 6.1). Fosfolipidler gibi bu proteinler, hem hidrofilik ve hem de hidrofobik bölgelere sahiptirler (**Şekil 6.3**).

- *Hidrofilik domainler*: Hidrofilik yan zincirli amino asitlerin uzantıları, proteinin belirli bölgelerine bir polar özellik verir.




**6.3 İntegral Zar Proteinlerinin Etkileşimleri** Bir integral zar proteini, amino asitler üzerindeki hidrofilik ve hidrofobik yan zincirlerin dağılımı tarafından zar içerisinde tutulur. Proteinin hidrofilik kısımları, hücrenin sulu olan dış kısmına ve iç sitoplazmasına uzanır. Hidrofobik yan zincirler, zarın hidrofobik lipid iç kısmı ile etkileşir.

Bu hidrofilik domainler, su ile etkileşir ve hücrenin iç tarafı ya da dış tarafındaki sulu ortam içerisine uzanır.

- *Hidrofobik domainler*: Hidrofobik yan zincirli amino asitlerin uzantıları, proteinin diğer bölgelerine polar olmayan özellik verir. Bu domainler, sudan uzakta olan fosfolipid ikili tabakanın iç tarafında yer alan yağ asitleri ile etkileşir.

**Dondurup-kırma** adı verilen elektron mikroskopisi için özel hazırlama yöntemi, hücre zarlarının fosfolipid ikili tabaka içerisine proteinlerin gömülü olduğunu ortaya koymaktadır (Şekil 6.4). İkili tabakayı yapan iki lipid tabaka birbirinden ayrıldığı zaman, proteinler, her bir zarın iç tarafından dışarıya doğru çıkıntı oluşturan şişkinlikler olarak görülebilir. Saf lipitten oluşmuş yapay ikili tabakalar dondurup kırma yöntemiyle incelendiğinde, şişkinlikler gözlenmez.

Sıvı mozaik modele göre, zardaki proteinler ve lipitler bir derece birbirinden bağımsızdır ve sadece kovalent olmayan etkileşim içindedirler. Proteinlerin polar uçları, lipitlerin polar uçları ile etkileşebilir, her iki molekülün polar olmayan bölgeleri, hidrofobik olarak etkileşebilir.

Bununla birlikte, bazı zar proteinleri kendilerine kovalent olarak bağlanmış yağ asitlerine ya da diğer lipid gruplarına sahiptir. İntegral zar proteinlerinin bu alt grubundaki proteinler *demirlenmiş zar proteinleri* olarak nitelendirilir; çünkü onların hidrofobik lipid elemanları, onları fosfolipid ikili tabaka içerisine sokulmasına izin verir.

Proteinler, zarın iç ve dış yüzeyinde asimetrik olarak dağılmıştır. Fosfolipid ikili tabakayı baştanbaşa kat ederek uzanan bir integral protein, her iki tarafta çıkıntı oluşturduğunda **transmembran proteini** olarak bilinir. İkili tabaka içerisinde uzanan bir ya da daha fazla *transmembran domainine* ilave olarak böyle bir protein, zarın iç ve dış taraflarında başka özgül işlevleri olan domainlere sahip olabilir. Çevresel zar proteinleri, zarın bir tarafında ya da diğer tarafında konumlanmıştır. Zar proteinlerinin asimetrik düzenlenmesi, zarın iki yüzeyine farklı özellikler verir. Biraz sonra göreceğimiz gibi, bu farklılıklar büyük işlevsel öneme sahiptir.

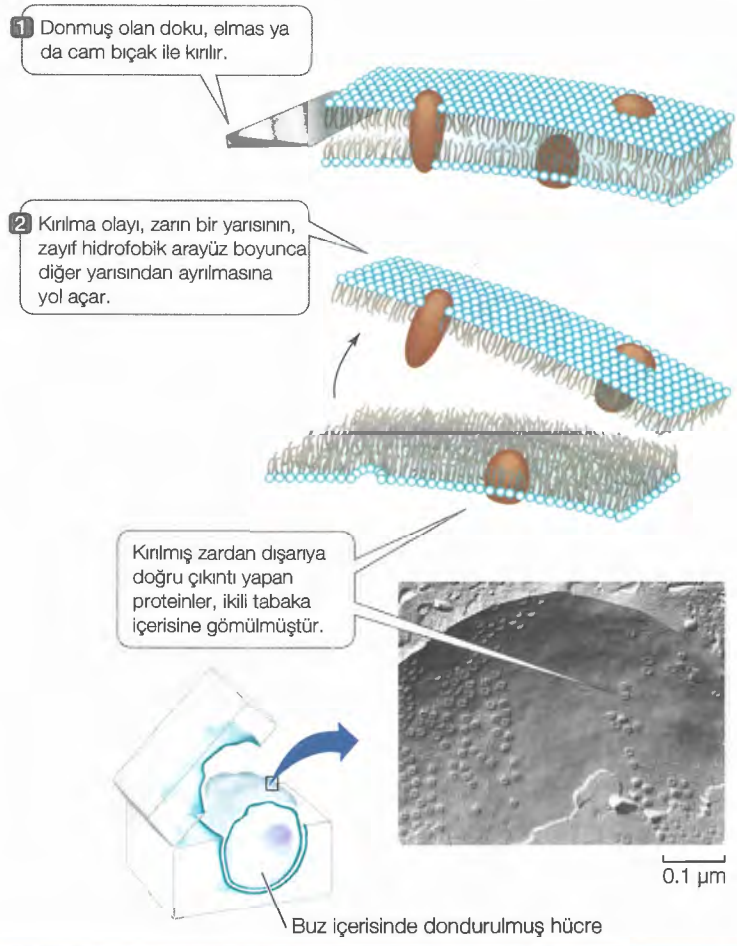
Lipitler gibi, bazı zar proteinleri, fosfolipid ikili tabaka içerisinde görece serbest olarak hareket ederler. Hücre kaynaştırılması tekniklerini gerektiren deneyler, bu göçü çarpıcı biçimde göstermiştir. İki hücre kaynaştırıldığı zaman, devamlılık gösteren tek bir zar oluşur ve her iki hücreyi sarar; ve her bir hücreden gelen bazı proteinler, bu zarın etrafında tekdüze dağılım gösterir (Şekil 6.5).

Bazı proteinler, zar içerisinde göç etmek için serbesttir, diğerleri ise değil; fakat daha ziyade zarın özel bir bölgesine "demirlenmiş" oldukları görülür. Bu zar bölgeleri, bir çiftlikteki atların ağılı gibidir: atlar, çitle çevrelenmiş alan içinde serbestçe hareket eder, fakat dışarı çıkamaz. Bir örnek, bir nörondan gelen kimyasal sinyali tanıyan, kas hücresinin plazma zarındaki proteindir. Bu protein, normal olarak, sadece nöronun kas hücresiyle karşılaştığı özgül bölgede bulunur.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 6.4 Zar Proteinleri, Dondurup-Kırma Tekniği ile Ortaya Kondu

Bu HeLa hücresi (insan hücresi) zarı, lipidleri ve proteinleri hareketsiz kılmak için ilk kez dondurulduktan; ve daha sonra ikili tabaka birbirinden ayrılsın diye kırıldı.




Hücre içindeki proteinler, zar içerisindeki proteinlerin hareketini kısıtlayabilir. Hücre iskeleti, sitoplazma içerisine çıkıntı yapmış zar proteinlerine tutunmuş olan zarın iç yüzünün hemen altında elemanlara sahiptir. İskelet elemanlarının kararlılığı, böylece, bağlı olan zar proteinlerin hareketini kısıtlayabilir.

### Zarlar sürekli olarak değişmektedir

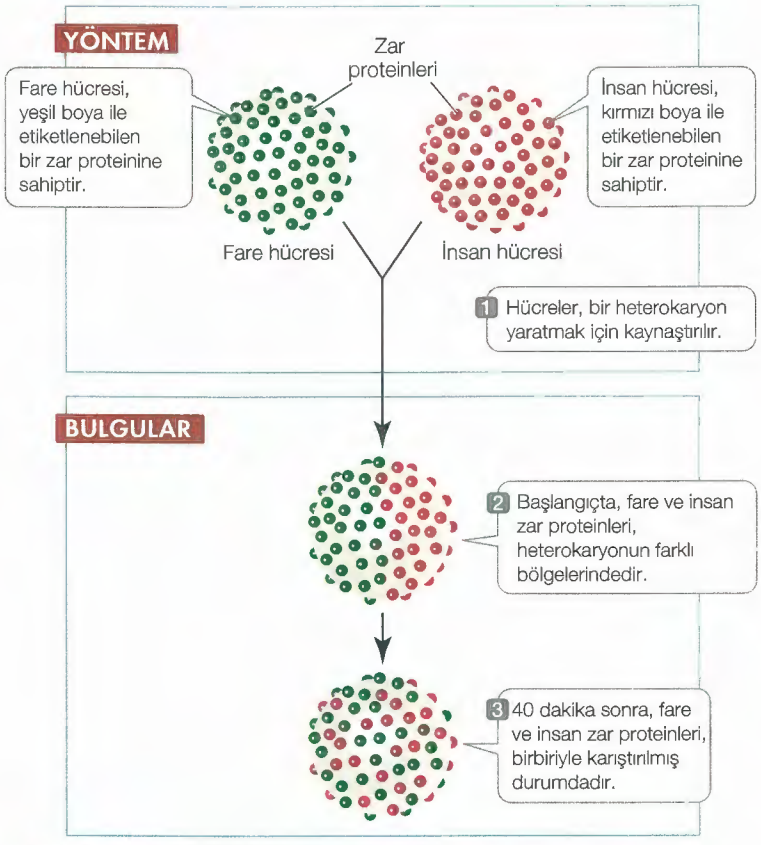
Ökaryotik hücrelerdeki zarlar, sürekli olarak oluşur, bir tipten diğerine değişir, bir diğeri ile kaynaşır ve yıkılır. Bölüm 5'de tartıştığımız gibi zarın parçacıkları, kesecikler halinde endoplazmik reikulumdan (ER) Golgi aygıtına ve Golgi aygıtında plazma zarına hareket eder (bakınız Şekil 5.10). Golgi aygıtından gelen primer lizozomlar, plazma zarından gelen fagosomlar ile kaynaştığı zaman sekonder lizozomlar oluşur (bakınız Şekil 5.11).

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 6.5 Zar Proteinlerinin Hızlı Difüzyonu

İki hayvan hücresi, laboratuvarda bir tane büyük hücre (heterokaryon) oluşturmak için birleştirilebilir. Bu olgu, zar proteinlerinin plazma zarında birbirinden bağımsız olarak dağılıp dağılmadığını test etmede kullanılabilir.

**HİPOTEZ** **Bir zara gömülü olan proteinler, zar içerisinde serbest olarak yayılabilir.**




**SONUÇ** **Zar proteinleri, zar içerisinde hızlı olarak yayılabilir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Tüm zarlar, elektron mikroskobu altında benzer göründüğünden ve birbirlerine kolaylıkla dönüştüklerinden tüm hücrealtı düzeydeki zarların kimyasal olarak birbirinin aynı olduğunu bekleyebiliriz. Ancak, durum böyle değildir; tek bir hücrenin zarları arasında bile kimyasal olarak büyük farklılıklar vardır. Zarlar, belirli organellerin kısımlarını oluşturduklarında kimyasal olarak değişikliğe uğratılırlar. Örneğin Golgi aygıtının *cis* yüzünün zarı, kimyasal kompozisyon bakımından endoplazmik retikulum zarına benzerlik gösterir; fakat *trans* yüzünün zarı, plazma zarına daha fazla benzer.

### Plazma zarı karbonhidratları tanıma bölgeleridir

Plazma zarı, lipitlere ve proteinlere ilave olarak karbonhidratları da içerir. Karbonhidratlar, plazma zarının yüzeyinde yer alır ve Kısım 6.2'de göreceğiniz gibi, diğer hücreler ve moleküller için tanıma bölgeleri olarak hizmet eder.

Zarla ilişki kurmuş olan karbonhidratlar, lipitlere ya da proteinlere kovalent olarak bağlanmış olabilir:

- Bir **glikolipit**, bir lipide kovalent olarak bağlanmış bir karbonhidrattan oluşur. Hücre yüzeyinden dışarıya doğru uzanan karbonhidrat, hücreler arasındaki etkileşimler için tanıma bölgeleri olarak hizmet edebilir. Örneğin, bazı glikolipitlerin üzerindeki karbonhidratlar, hücreler kanserli hale geldiğinde değişirler. Bu değişiklik, akyuvarların kanser hücrelerini imha etmesi için onları hedef almasına izin verebilir.
- Bir **glikoprotein**, bir proteine kovalent olarak bağlanmış bir karbonhidrattan oluşur. Bağlanmış olan karbonhidrat, ekseriyetle15 monosakkarit uzunluğundaki bir birimi aşmayan bir oligosakkarittir (bakınız Kısım 3.3). Glikoproteinlerin oligosakkaritleri, glikolipitlere bağlanmış karbonhidratların yaptığı gibi çoğunlukla sinyalleşme bölgesi olarak işlev görür.

Zarların dış yüzeylerindeki monosakkarit "alfabesi", çok çeşitli mesaj meydana getirebilir. Kısım 3.3'den şeker moleküllerinin birbirlerine farklı bölgelerde bağlı 3-7 karbondan meydana geldiğini hatırlayınız. Onlar, doğrusal ya da dallı oligosakkaritler oluşturabilir ve üç boyutlu biçimleri çok farklı olabilir. Bir hücre üzerinde özgün bir biçime sahip olan bir oligosakkarit, komşu hücredeki tamamlayıcı biçime bağlanabilir. Bu bağlanma, hücre-hücre tutunmasının temelini oluşturur.

## 6.1 ÖZET

**Sıvı mozaik model, hem plazma zarına ve hem de organellerin zarına uygulanır. İntegral zar proteini, hem hidrofilik ve hem de hidrofobik domainlere sahiptir; bunlar zarın konumunu ve zardaki işlevleri etkiler. Zarın dış tarafındaki lipitlere ve proteinlere tutunmuş olan karbonhidratlar, tanıma bölgeleri olarak hizmet eder.**

- Biyolojik zarların sıvı mozaik modelinin bazı özellikleri nelerdir? **Bakınız s. 106**
- Fosfolipitlerin hidrofobik ve hidrofilik bölgelerinin, zarın ikili tabaka şeklinde oluşmasına nasıl yol açtığını açıklayınız. **Bakınız Şekil 6.1 ve 6.2**
- İntegral proteini çevresel proteinden farklı kılan özellikler nelerdir? **Bakınız s.108 ve Şekil 6.1**
- Zar proteinlerinin, zar içerisine yayılabildiğine ilişkin deneysel kanıtlar nelerdir? **Bakınız ss.109-110 ve Şekil 6.5**

Artık, biyolojik zarların yapısını anladınız; şimdi onların elemanlarının işlevlerine bakalım. Gelecek kısımda, bireysel hücreleri saran zar olan plazma zarı üzerine odaklanacağız. Plazma zarının, hücrelerin çok hücreli doku sistemi içinde bireysel olarak gruplanmalarına nasıl izin verdiğine göz atacağız.

## 6.2 Plazma Zarı, Hücrelerin Birbirlerine Tutunmasında ve Birbirlerini Tanımasında Nasıl Rol Oynar?

Bakteriler gibi bazı organizmalar, bir hücrelidir; yani tüm organizma tek bir hücreden oluşmuştur. Bitkiler ve hayvanlar gibi diğer canlılar, çok hücrelidir; yani çok sayıda hücreden oluşmuşlardır. Çoğunlukla bu hücreler, benzer işlevler yapan özelleşmiş gruplar içerisinde yer alırlar; bu özelleşmiş gruplara doku adı verilir. Sizin vücudunuz, farklı dokular (kas, sinir ve epitel gibi) içerisinde düzenlenmiş yaklaşık 60 trilyon hücreye sahiptir.

İki süreç, hücrelerin gruplar halinde düzenlenmesine izin verir:

- **Hücre tanıma** adı verilen süreçte, bir hücre özgün olarak belirli bir tipteki diğer hücreye bağlanır.
- **Hücre adezyonu** olayında iki hücre arasındaki bağlantı kuvvetlendirilir.

Her iki süreç de plazma zarını gerektirir. Eğer bir doku kendi bireysel hücrelerine kadar ayrılırsa ve daha sonra onların tekrardan birbirlerine tutunmasına izin verilirse bu süreçler, kolaylıkla çalışılabilir. Basit organizmalar, aynı zamanda daha büyük türlerin kompleks dokularında meydana gelen süreçleri çalışmak için iyi bir model sağlar. Örneğin, süngerlerle yapılan çalışmalar, hücrelerin bir başka hücreyle nasıl ilişki kurduğunu ortaya koymuştur.

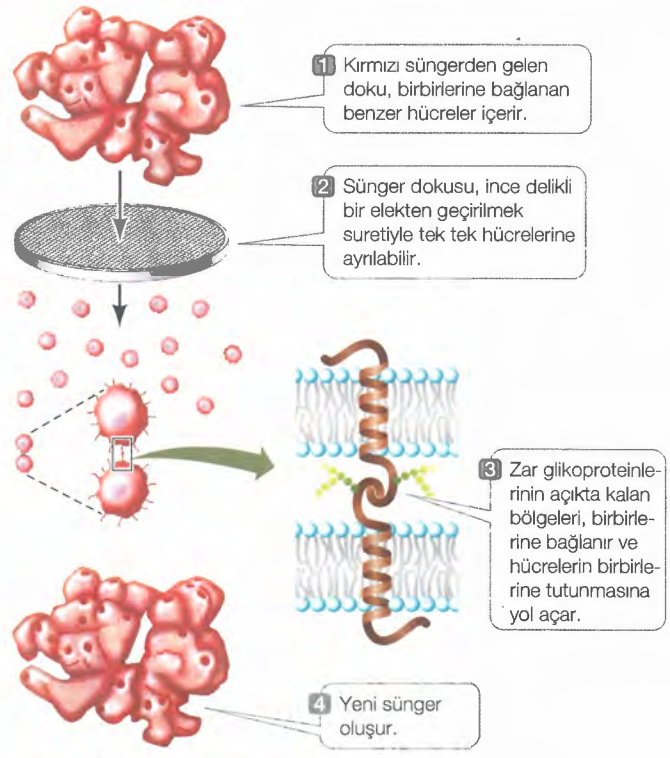
Sünger, sadece birkaç farklı dokudan oluşmuş basit bir vücut planına sahip olan çok hücreli denizel hayvandır (bakınız Kısım 31.5). Süngerin hücreleri, birbirine tutunmuştur; fakat hayvan birkaç kez ince delikli elekten geçirilerek mekanik olarak hücreleri birbirinden ayrılabilir (**Şekil 6.6**). Bu işlemle tek bir hayvan, deniz suyu içerisinde askıda kalan yüzlerce bireysel hücreye dönüştürülür. Eğer hücre süspansiyonu, birkaç saat boyunca çalkalanacak olursa, hücreler dikkat çekecek bir şekilde orijinal süngerdeki aynı biçim ve organizasyonda olacak tarzda bir araya gelerek birbirlerine yapışır ve kümelenirler! Hücreler, birbirlerini tanır ve birbirlerine yapışarak orijinal dokuyu yeniden oluştururlar.

Çok sayıda farklı sünger türü vardır. Eğer iki farklı sünger türünden elde edilmiş olan hücreler birbirlerinden ayrılmış olarak aynı petri kabı içerisine yerleştirilip çalkalanacak olursa, sadece aynı türün bireysel hücreleri birbirine yapışacaktır. Deneyin başlangıcındakine benzer biçimde iki farklı sünger oluşur. Bu işlem, sadece adezyonu değil aynı zamanda türe özgü hücrelerin birbirini tanımasını kanıtlar.

Böyle dokuya özgün ya da türe özgün hücre tanınması ve hücre adezyonu, çok hücreli organizmaların ve dokuların oluşumu ve onarımı için gereklidir. Kendi vücudunuzu düşünün. Kas hücrelerini kas hücrelerine ve derinin deriye bağlı kalmasını ne sağlar? Özgün hücre adezyonu, kompleks organizmaların öylesine belirgin özelliğidir ki gözden kaçırmak kolaydır. Özgün hücre adezyonunun birçok örneğini, bu kitap boyunca göreceksiniz; biz, burada, onun genel prensiplerini tanımlayacağız. Göreceğiniz gibi, hücre tanınması ve hücre adezyonu, plazma zarı proteinlerine bağlıdır.

### Hücre tanınması ve hücre adezyonu hücre yüzeyindeki proteinleri gerektirir

Süngerlerde hücre tanınmasından ve adezyonundan sorumlu molekül, büyük bir integral zar glikoproteinidir (moleküler ağırlığının %80'i karbonhidrattır); bu protein, plazma zarı içerisine kısmen gömülmüş olup karbonhidrat kısmı dışarıya




**6.6 Hücre Tanınması ve Adezyon** Çoğu durumda (hayvan hücrelerinin doku şeklinde bir araya gelmesini de içerir) protein bağlanması, homotipiktir.

doğru çıkıntı yapmış ve çevreye (ve diğer sünger hücrelerine) açık durumdadır. Kısım 3.2'de tanımladığımız gibi, bir protein sadece özgün bir biçime sahip değil aynı zamanda yüzeyinde dışarıya doğru uzanan özgül kimyasal gruplara da sahiptir; bu gruplar, aralarında diğer proteinlerin de yer aldığı başka maddelerle etkileşebilir. Bu özelliklerin her ikisi de diğer özgün moleküllere bağlanmaya izin verir. Şekil 6.6'da gösterilen dağılmış durumdaki sünger hücreleri, kendilerinin zar glikoproteinleri üzerinde dışarıya bakan kimyasal grupların tanınmasıyla bir başkasını tekrar bulur. Adezyon proteinleri, hayvan hücrelerine sınırlı değildir. Çoğu bitki hücresindeki plazma zarı, kalın bir hücre duvarı ile örtülüdür; fakat bu yapı, aynı zamanda, hücrelerin birbirine bağlanmasına izin veren adezyon proteinlerine de sahiptir.

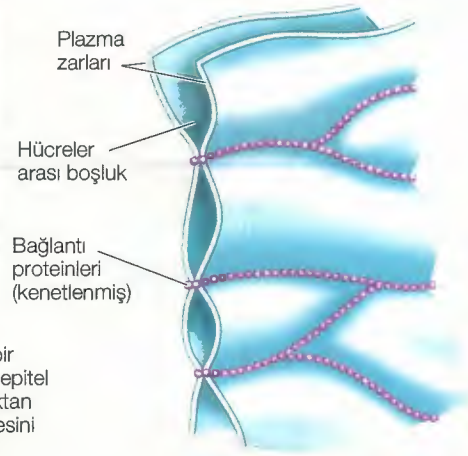
Çoğu durumda, bir dokudaki hücrelerin birbirine bağlanması, **homotipiktir**; yani, aynı molekül her iki hücreden dışarıya uzanır; ve dışarıya bakan yüzeyler birbirine bağlanır. Fakat **heterotipik** bağlanma (hücrelerin farklı proteinlerle bağlanması) da olabilir. Bu durumda, farklı yüzey molekülleri üzerindeki farklı kimyasal gruplar, bir diğeri için bir ilgiye sahiptir. Örneğin, memelilerin spermleri yumurta ile karşılaştığı zaman, bu iki tip hücre üzerindeki farklı proteinler, birbirlerini tamamlayıcı bağlanma yüzeylerine sahiptir. Benzer şekilde, bazı algler, kendilerini su içerisinde birbirlerine doğru iten kamçılı erkek ve dişi üreme hücreleri (sperm ve yumurtaya analog) oluşturur. Erkek ve dişi hücreler, kamçılarının üzerindeki heterotipik proteinler sayesinde birbirini tanıyabilir.

### Hücre bağlantılarının üç tipi, komşu hücreleri bağlar

Kompleks çok hücreli organizmalardaki hücre tanıma proteinleri, özgün hücre tiplerinin birbirlerine bağlanmasına izin

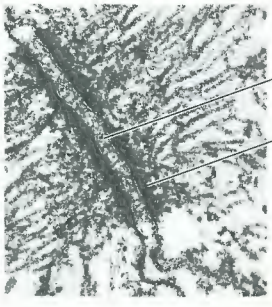
(A)

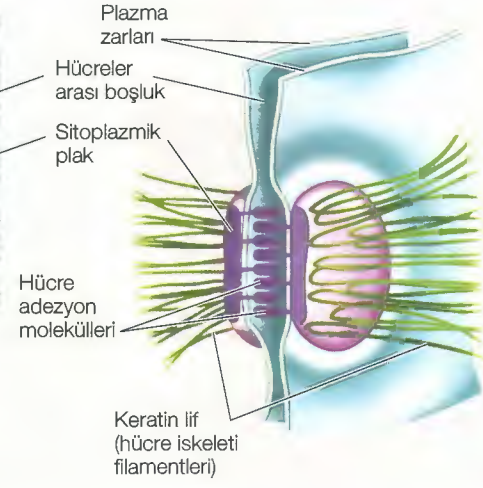





**Sıkı bağlantının** proteinleri, bir "kapitone" dikiş oluşturur, ve epitel hücrelerinin arasındaki boşluktan çözünmüş maddelerin geçmesini engeller.

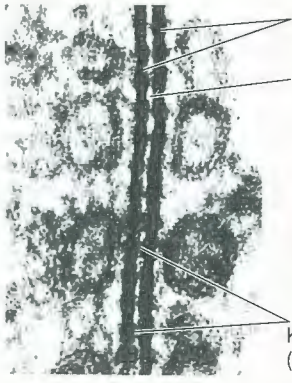
(B)

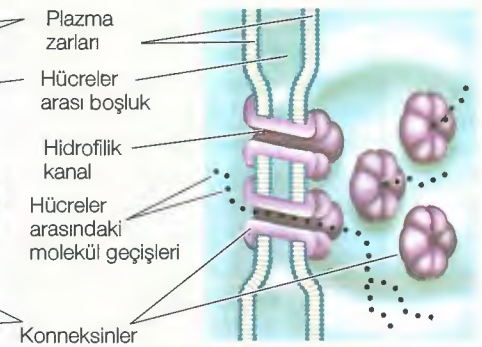





**Desmozomlar** komşu hücreleri sıkıca birbirine bağlar; fakat hücreler arası boşlukta maddelerin dolanmasına izin verir.

(C)



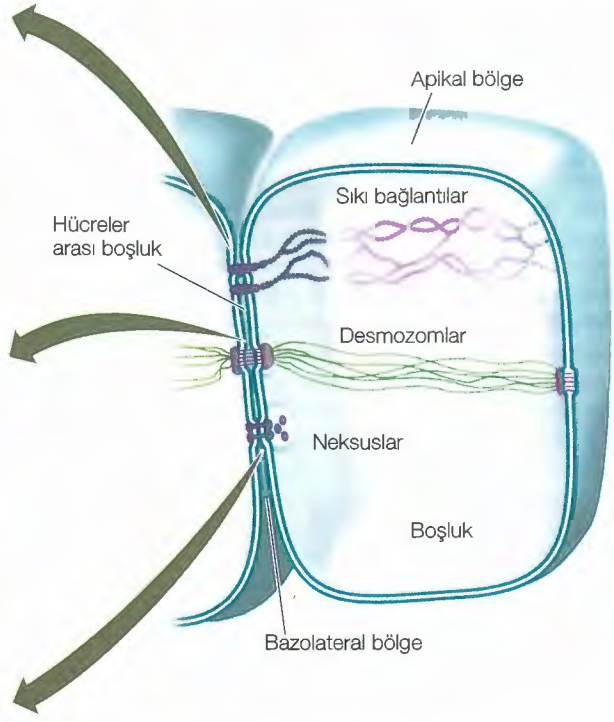



**Neksuslar,** komşu hücreler arasında iletişime izin verir.

**6.7 Bağlantılar Hayvan Hücrelerini Birbirine Bağlar** Sıkı bağlantı (A) ve desmozomlar (B), epitel hücrelerinde bol miktarda bulunur. Neksuslar (C), bazı kas hücrelerinde ve sinir dokuda bulunur ve hücreler arasındaki hızlı iletişimde önemlidirler. Üç bağlantı tipinin hepsi, sağ taraftaki hücrede gösterilmiş olmasına karşın, gerçek bir hücrede bu üç bağlantının aynı zamanda görülmesi gerekli değildir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 6.2 • Hayvan Hücresi Bağlantıları**




verir. Çoğunlukla, başlangıçtaki bağlanmanın ardından her iki hücre, onları birbirine bağlayan ilave zar yapılarını oluşturmak için madde katkısı yapar. **Hücre bağlantıları** adı verilen bu özelleşmiş yapılar, vücut boşluklarını astarlayan ve vücut yüzeyini örten hücre tabakaları olan *epitel* dokusunun elektron mikroskoplarında çekilmiş fotoğraflarında çok belirgindir. Bu yüzeyler, sıklıkla, gerilmeleri kabul eder, ya da basınç altında içeriği koruması gerekir ya da her ikisini de gerçekleştirmelidir; onun için onların hücrelerinin birbirine sıkıca bağlanması özellikle önemlidir. Hayvan hücrelerinin hücreler arası alanı sızdırmaz kılması, hücrelerin birbiriyle bağlanmasını kuvvetlendirmesini ve hücrelerin birbirleriyle iletişim kurmasını sağlayan üç çeşit hücre bağlantısını gözden geçireceğiz. Sıkı bağlantılar, desmozomlar ve neksuslar sırasıyla bu üç işlevi yerine getirir.

**SIKI BAĞLANTILAR DOKULARI SIZDIRMAZ KILAR** **Sıkı bağlantılar**, komşu epitel hücreleri birbirine bağlar ve bu bağlantılar, hücrelerin plazma zarlarındaki özgül proteinlerin karşılıklı bağlanmalarıyla ortaya çıkar. Bu proteinler, bantlar şeklinde düzenlenmiş olup bu bantlar, her bir hücreyi çevreleyen bir seri birleşme yeri oluşturur (**Şekil 6.7A**). Sıkı bağlantılar, mide ve bağırsak gibi organlardaki boşlukların astarında bulunurlar. Onların iki an işlevi vardır:

- Onlar, boşluktan hücreler arasındaki alana madde geçişini önler. Örneğin sıkı bağlantıların varlığı, maddelerin hücreler arasından daha ziyade, sindirim kanalının astarını oluşturan epitel hücrelerinden geçmesi gerektiği demektir.

Bir başka örnek ise idrar torbasını astarlayan hücrelerin sıkı bağlantılara sahip olmasıdır, onun için idrar vücut boşluğuna sızamaz. Böylece, sıkı bağlantılar, vücuda neyin girdiğini ve vücuttan nelerin ayrıldığı üzerine hücresel kontrolü tesis etmeye yardım eder.

- Onlar, zar proteinlerinin ve fosfolipitlerinin hücrenin bir bölgesinden diğer bölgesine göçünü kısıtlayarak zarların özgül işlevsel bölgelerini belirlerler. Böylece bir bağırsak epitel hücresinin apikal (uç) bölgesindeki (boşluğa bakan yüzü) zar proteinleri ve fosfolipidleri, hücrenin bazolateral (*basal*, "dip"; *lateral*, "yan taraf") bölgesinde bulunanlardan (vücut boşluğuna bakanlar ya da boşluğun dış tarafındaki kan damarları) farklıdır.

Belirli hücrelere madde girişini zorlayarak, aynı hücrenin farklı alanlarının farklı işlevleri olan farklı zar proteinlerine sahip olmasına izin vererek, sindirim kanalındaki sıkı bağlantılar, maddelerin vücut içerisindeki yönelik hareketini garantilemeye yardım eder.

**DESMOZOMLAR HÜCRELERİ BİRARADA TUTAR** **Desmozomlar** komşu plazma zarlarını birbirine bağlar. Desmozomlar, nokta kaynak ya da perçin gibi davranarak komşu hücreleri birbirine sıkıca bağlar (Şekil 6.7B). Her desmozom, plazma zarının sitoplazmik tarafında plak adı verilen yoğun bir yapıya sahiptir. Bu plaka, bir hücrenin plazma zarındaki plaktan çıkıp hücreler arası boşluğu geçerek komşu hücrenin plazma zarında ilerledikten sonra komşu hücredeki plaka proteinlerine bağlanan adhezyon molekülleri bağlanır.

Plak, aynı zamanda, sitoplazmadaki liflere tutunur. Hücre iskeletinin ara filamentleri olan bu lifler (bakınız Şekil 5.18), keratin adı verilen proteinden yapılmıştır. Bu lifler, bir sitoplazmik plakadan çıktıktan sonra hücreyi kat ederek hücrenin diğer tarafındaki plakaya uzanır. Böylece hücrenin her iki tarafına da demirlenir; aşırı derecede kuvvetli olan bu lifler, epitel dokusuna büyük mekanik kararlılık sağlar. Bu kararlılık, bu dokuların organizmanın vücut yüzeyinin ya da bir organın yüzeyinin bütünlüğünü korurken sıklıkla kabul ettiği kaba aşınmalara karşı gereklidir.

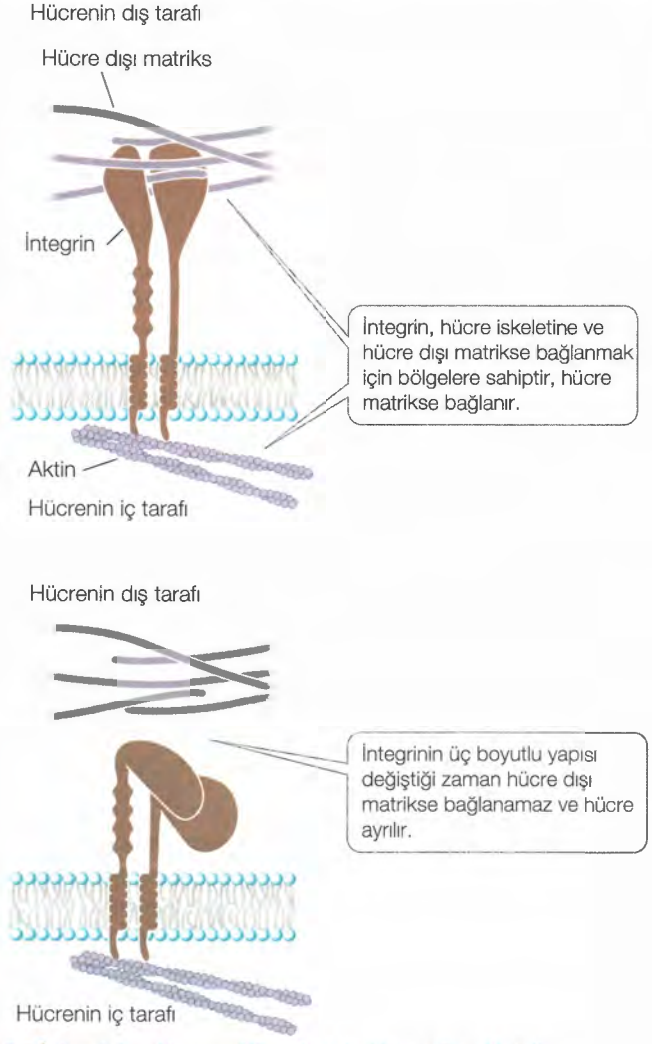
**NEKSUSLAR BİR İLETİŞİM ARACIDIR** Sıkı bağlantılar ve desmozomlar mekanik rollere sahip olmasına karşın, **neksuslar** hücreler arasındaki iletişimi kolaylaştırırlar. Her bir neksus, *konneksin* adı verilen özelleşmiş kanal proteinlerinden yapılmıştır; bu proteinler, birbirleriyle etkileşerek komşu hücrelerin plazma zarları ve onlar arasındaki hücreler arası boşlukta uzanan bir yapı (*konnekson* adı verilir) oluşturur (Şekil 6.7C). Su, çözünmüş küçük moleküller ve iyonlar, bu bağlantılardan hücreden hücreye geçebilir. Bu, hücre gruplarının kendi aktivitelerini koordine etmesine izin verir. Bölüm 7'de hücre haberleşmesini ve sinyalizasyonu tartışacağız; ve o bölümde, neksusların ve bitkilerde benzer roller gerçekleştiren plazmodezmlerin rollerini daha ayrıntılı tanımlayacağız.

## Hücre zarları hücre dışı matrikse tutunur

Kısım 5.4'de hayvan hücresinin hücre dışı matriksi tanımlanmıştır; hayvan hücrelerinin matriksi, proteoglikanlardan oluşmuş jelimsi bir hücreler arası madde içerisinde lifler şeklinde düzenlenmiş kollajen proteinden oluşmuştur. Bir hücrenin hücre dışı matrikse tutunması, bir dokunun bütünlüğünün korunmasında önemlidir. Ayrıca, baz hücreler, komşularından ayrılarak diğer hücrelere tutunmak üzere hareket edebilir; buna, sıklıkla, hücre dışı matriksteki etkileşimler aracılık eder.

**İntegrin** adı verilen bir transmembran (zarı kateden) proteini, epitel hücrelerinin hücre dışı matrikse tutunmasına, sıklıkla, aracılık eder (Şekil 6.8). İnsan hücrelerinde 24'den daha fazla sayıda farklı integrin proteini tanımlanmıştır. Onların hepsi, hücrenin dışarısında yer alan hücre dışı matriksteki bir proteine ve hücre içerisinde yer alıp hücre iskeletinin bir kısmını oluşturan aktin filamentlere bağlanır. Böylece integrin, adezyona ilave olarak, hücre iskeletindeki etkileşimleri sayesinde hücre yapısının korunmasında da role sahiptir.

İntegrin proteininin hücre dışı matrikse bağlanması, kovalent olmayıp geri dönüştürülebilir tiptedir. Bir doku ya da organizma içerisindeki bir hücre hareket ettiği zaman, ilk adım, hücrenin integrinlerinin matriksten ayrılmasıdır. İntegrin proteini, üç boyutlu yapısını değiştirir ve artık matriksle bağlantısını sürdürmez. Bu olaylar, gelişen embriyonun içerisindeki hücre hareketleri için ve kanser hücrelerinin yayılması için önemlidir.




**6.8 İntegrinler, Hayvan Hücrelerinin Hücre Dışı Matrikse Tutunmalarına Aracılık Eder.**

## 6.2 ÖZET

**Çok hücreli organizmalardaki hücreler, iki süreç sayesinde gruplar halinde düzenlenirler: hücre tanınması ve hücre adezyonu. Her iki sürece plazma zarındaki integral proteinler aracılık eder. Hücre zarı proteinleri de hücre dışı matriksle etkileşim içerisindedir.**

- Hücre tanınması ve hücre adezyonu arasındaki farklılığı açıklayınız. Bakınız s. 111
- Üç farklı hücre bağlantı tipi, hücreler arasından ve hücreler arası boşluktan madde geçişini nasıl düzenler? Bakınız ss. 111-113 ve Şekil 6.7

Plazma zarı yapısının hücre adezyonun sağlanması ve korunmasına nasıl uyum sağladığını henüz inceledik. Şimdi, zarların başka ana işlevlerine döneceğiz: bir hücreye ya da organele madde girişinin ya da çıkışının düzenlenmesi.

## 6.3 Zardaki Taşıma Olayında Pasif Süreçler Nelerdir?

Şimdi öğrenmiş olduğunuz gibi, biyolojik zarlar birçok işleve sahiptir; ve hücrenin iç kompozisyonunun kontrolü, en önemlilerden birisidir. Biyolojik zarlar, bazı maddelerin kendisinden geçişine izin verirken bazılarına izin vermez. Zarın bu özelliğine, **seçici geçirgenlik** denir. Seçici geçirgenlik özelliği zarın, bir hücreye ya da organele hangi maddelerin gireceği ya da çıkacağını belirlemesine izin verir.

Maddelerin biyolojik zarlardan geçişiyle ilgili temel olarak farklı iki süreç vardır:

- **Pasif taşıma** olayında maddeleri içeriye ya da dışarıya taşırken enerjiye (metabolik enerjiye) gereksinim duyulmaz.
- **Aktif taşıma** olayında maddeleri içeriye ya da dışarıya taşırken enerjiye (metabolik enerjiye) gereksinim duyulur.

Bu kısım, maddelerin zardan geçişine ilişkin olan pasif taşıma olayı üzerine odaklanmıştır. Bir maddenin pasif taşınması için enerji, zarın bir tarafındaki konsantrasyonu ve diğer tarafındaki konsantrasyonu arasındaki farklılıkta yer alır. Pasif taşıma olaylarında, iki tip difüzyon yer alır: fosfolipid ikili tabakadan basit difüzyon ve *kanal proteinlerinden* ya da *taşıyıcı proteinler* aracılığıyla kolaylaştırılmış difüzyon.

### Difüzyon, bir denge durumuna ulaşmayı hedefleyen rastgele hareket etme sürecidir

Bu dünyada hiçbir şey, kesinlikle hareketsiz değildir. Hareketler çok küçük olabilmesine karşın her şey hareket halindedir. Bir molekülün rastgele titreşimlerinin, rotasyonunun ve translokasyonunun (bir yerden başka bir yere hareketi) tümünün önemli bir sonucu, bir çözeltinin elemanlarının tümünün sonuçta tekdüze dağılma eğiliminde olmasıdır. Örneğin, eğer bir damla mürekkep bir kaptaki su içerisine damlatılırsa, mürekkebin pigment molekülleri başlangıçta çok konsantre durumda olur. Karıştırma gibi bir insan müdahalesi olmaksızın, pigment molekülleri rastgele hareket eder ve bu moleküller su içerisindeki pigment konsantrasyonu –ve böylece rengin yoğunluğu- kaptaki suyun her yerinde tamtamına aynı oluncaya kadar su içerisine yavaş yavaş yayılır.

Çözünmüş madde molekülleri tekdüze dağılım gösteren bir çözeltinin *dengede* olduğu söylenir; çünkü onların konsantrasyonlarında artık net bir değişiklik olmayacaktır. Dengede demek, moleküllerin hareketlerinin durmuş olduğu demek değildir; onlar her yönde hareket etmektedirler ancak genel dağılımları değişmemektedir.

**Difüzyon**, denge durumuna sağlamaya yönelik rastgele hareketlerden oluşmuş bir süreçtir. Her bir bireysel molekülün hareketi, kesinlikle rastgeledir ve moleküllerin net hareketi, dengeye ulaşıncaya kadar yönlüdür. Böylece difüzyon, daha yüksek konsantrasyonlu bölgelerden daha düşük konsantrasyonlu bölgelere olan net harekettir (**Şekil 6.9**).

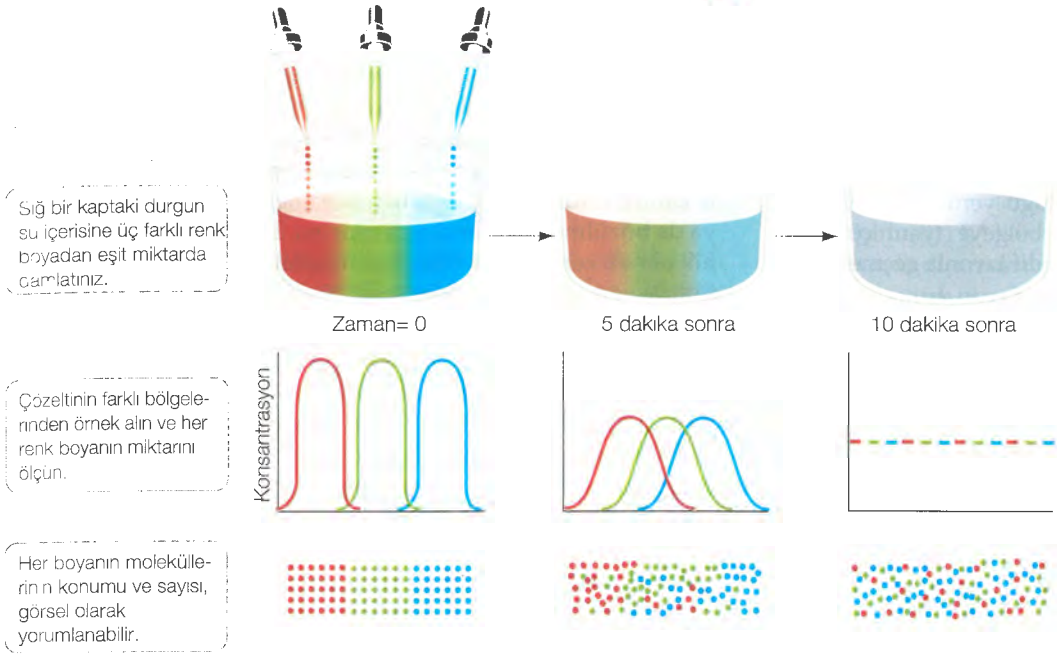
Bir kompleks çözeltideki (çok farklı çözünenler içeren bir çözelti) herhangi bir çözünenin difüzyonu, diğerlerinin difüzyonundan bağımsızdır. Bir maddenin ne kadar hızlı difüzyon yapacağı, üç faktöre bağlıdır:

- Moleküllerin ya da iyonların *çapı*: daha küçük moleküller daha hızlı difüzyon gerçekleştirir.
- Çözeltinin *sıcaklığı*: daha yüksek sıcaklıklar daha hızlı difüzyona yol açar; çünkü iyonlar ve moleküller, daha yüksek sıcaklıklarda daha fazla enerjiye sahip olurlar ve böylece daha hızlı hareket ederler.
- Sistemdeki *konsantrasyon gradienti* –yani, bir çözeltide belirli bir mesafede çözünen konsantrasyonundaki değişiklik: konsantrasyon gradiyenti ne kadar büyükse, madde difüzyon hızı o kadar fazla olur.

Bu faktörlerin zardaki taşıma olayını nasıl etkilediğini, aşağıdaki ayrıntılı tartışmamızda göreceksiniz.

**HÜCRELER VE DOKULAR İÇERİSİNDEKİ DİFÜZYON** Hücre içerisinde ya da mesafelerin çok kısa olduğu her yerde çözünen maddeler, difüzyonla hızla yayılırlar. Küçük moleküller ve iyonlar, bir organelin bir ucundan diğer ucuna bir milisaniyede ($10^{-3}$ s, ya da saniyenin binde biri) gidebilir. Bununla birlikte, difüzyonun taşıma mekanizması olarak kullanışlığı, difüzyon yapılan mesafe arttıkça şiddetli bir şekilde düşer. Mekanik bir titreşimin yokluğunda, bir santimetrelik bir mesafeden difüzyon, bir saat ya da daha fazla; bir metreden difüzyon ise yıllar alabilir! Difüzyon, insan vücudunun uzunluğu boyunca maddeleri dağıtmada yeterli olmayacaktır. Fakat hücrelerimizin içerisindeki ya da bir veya iki hücre kalınlığına sahip tabakalardaki difüzyon, küçük moleküllerin ve iyonların dağılımını nerdeyse anında gerçekleştirmeye yetecek hızda olmaktadır.

**ZARLARDAN DİFÜZYON** Arada bir engel olmaksızın bir çözeltide bulunan çözünmüş maddelerin tümünün difüzyon hızı, sıcaklıkla, onların fiziksel özellikleriyle ve onların konsantrasyon gradientleriyle belirlenir. Eğer bir biyolojik zar, çözeltiyi ikiye ayıracak olursa, o zaman çözünmüş olan farklı maddelerin hareketi, zarın özellikleri tarafından etkilenir. Zarın, kendisinden kolaylıkla geçebilen çözünmüş maddeler için *geçirgen* olduğu; kendisinden geçemeyen maddeler için ise *geçirgen olmadığı* ifade edilir.




**6.9 Difüzyon Çözünmüş Maddelerin Tekdüze Dağılımına Yol Açar** Basit bir deney, çözünen maddelerin yüksek konsantrasyonda bulundukları bölgeden daha düşük konsantrasyonda bulundukları bölgeye doğru dengeye ulaşıncaya kadar hareket ettiklerini gösterir.

Zarın geçirgen olmadığı moleküller, ayrı bölümde kalırlar ve onların konsantrasyonları, zarın iki tarafında farklı olabilir. Zarın geçirgen olduğu moleküller, bir bölümden diğerine zarın her iki tarafındaki konsantrasyonları eşit oluncaya kadar difüzyonla geçebilir. Difüzyon yapan maddelerin konsantrasyonları geçirgen zarın her iki tarafında aynı olunca, dengeye ulaşılır. Denge oluştuktan sonra moleküller bireysel olarak zardan geçmeye devam eder; fakat her iki yönde eşit sayıda molekül geçtiğinden *denge durumunda konsantrasyonda net bir değişiklik meydana gelmez.*

## Basit difüzyon fosfolipid ikili tabakadan gerçekleşir

**Basit difüzyonda** küçük moleküller, zarın fosfolipid ikili tabakasından geçerler. Kendisi hidrofobik olan bir molekül, lipitler içerisinde çözünebilir olduğundan, zara kolayca girip ondan geçebilir. Lipid içerisinde daha fazla çözünür olan bir molekül, zarın ikili tabakasından daha hızlı difüzyon yapabilir. Bu ifade, moleküler ağırlığın geniş bir yelpazesi üzerinde de geçerlidir.

Diğer taraftan, amino asitler, şekerler ve iyonlar gibi elektriksel olarak yüklü olan ya da polar olan moleküller, iki nedenden dolayı zardan kolayca geçemezler. Birincisi, böyle yüklü ya da polar moleküller, ikili tabakanın hidrofobik iç kısmında çok çözünür değildir. İkincisi, böyle yüklü ve polar olan maddeler, hücrenin içerisi ya da dışarısı gibi sulu ortamlarda bulunan iyonlarla ve su ile birçok hidrojen bağı oluşturur. Bu hidrojen bağlarının çokluğu, maddelerin zarın hidrofobik olan iç kısmına girmesini önler.

İki molekül düşünün: birisi az sayıda polar amino asitten yapılmış küçük bir protein, ve diğeri eşdeğer büyüklükte olan kolesterol temelli bir steroid. Eğer bir zar, bu maddeleri yüksek ve düşük konsantrasyonlar olacak şekilde ayıracak olursa, polar olan protein, zardan sadece çok yavaş şekilde difüze olacaktır; oysa polar olmayan steroid, zardan kolayca difüze olacaktır.

## Osmoz suyun zardan difüzyonudur

Su moleküllerinin zarlardaki (aşağıya bakınız) özelleşmiş kanallardan difüzyonla geçme işlemine **osmoz** adı verilir. Tamamıyla pasif olarak gerçekleşen bu olay, metabolik enerjiye gereksinim duymaz ve çözünen madde konsantrasyonu bakımından anlaşılabilir. Çözünen bir maddenin bir çözücü içerisinde çözündüğünü ve çözünenin elemanlarının çözelti içerisinde yayıldığını hatırlayınız. Osmoz, çözünen moleküllerin *çeşidine* değil, mevcut *sayılarına* bağlıdır. Kırmızı kan hücrelerini ve bitki hücrelerini örnek olarak kullanarak osmoz olayını tanımlayacağız. Bu örneklerdeki plazma zarlarının suya karşı geçirgen ve çoğu çözünenlere karşı geçirgen olmadığı varsayılır.

Kırmızı kan hücreleri, normal olarak plazma adı verilen sıvı içerisinde askıda bulunurlar; plazma, tuzları, proteinleri ve diğer çözünmüş maddeleri içerir. Bir damla kanın ışık mikroskobu altında incelenmesi, kırmızı kan hücrelerinin orta kısmı içeriye göçük tipik yassılmış disk şekline –bazen "bikonkav" denir- sahip olduğunu ortaya koyar. Eğer bir damla kana saf su ilave edilirse, plazmanın çözünen madde konsantrasyonu çarpıcı biçimde azalır ve kırmızı kan hücreleri çabucak şişer ve patlar. Benzer şekilde eğer hafif pörsümüş marul, saf su içerisine yerleştirilirse, bir süre sonra canlanır; onu bu işlemden önce ve sonra tartarak onun su almış olduğunu gösterebiliriz. Diğer taraftan, eğer kırmızı kan hücreleri ya da dirilmiş marul yaprakları, görece konsantre olan tuz ya da şeker çözeltisine konursa, yapraklar pörsür (solar) ve kırmızı kan hücreleri büzüşür.

Böyle gözlemlerden, bir hücre ve onu çevreleyen ortam arasındaki çözünen konsantrasyonu arasındaki farklılığın, suyun çevreden hücre içerisine ya da hücreden çevreye geçip geçmeyeceğini belirlediğini biliyoruz. Diğer şeyler eşit olduğunda, eğer iki farklı çözelti, suyun geçmesine izin veren *fakat çözünenlere*

karşı geçirgen olmayan bir zarla birbirinden ayrılacak olursa, su molekülleri, zardan geçerek daha yüksek çözünen konsantrasyonuna sahip alana doğru gidecektir. Başka bir değişle, su kendisinin yüksek konsantrasyonda bulunduğu bölgeden (yani çözünen konsantrasyonun düşük olduğu yerden), kendisinin düşük konsantrasyonda bulunduğu bölgeye (yani çözünen konsantrasyonun yüksek olduğu yere) difüzyonla geçmektedir.

Bir zarla birbirinden ayrılmış olan iki çözeltinin çözünen madde konsantrasyonlarını karşılaştırmak için üç terim kullanılır:

- **Hipertonik** çözelti, karşılaştırıldığı diğer çözeltiden daha fazla çözünen konsantrasyonuna sahiptir (**Şekil 6.10A**).
- **İzotonik** çözeltiler, eşit çözünen konsantrasyonlarına sahiptirler (**Şekil 6.10B**).
- **Hipotonik** çözelti, karşılaştırıldığı diğer çözeltiden daha düşük çözünen konsantrasyonuna sahiptir (**Şekil 6.10C**).

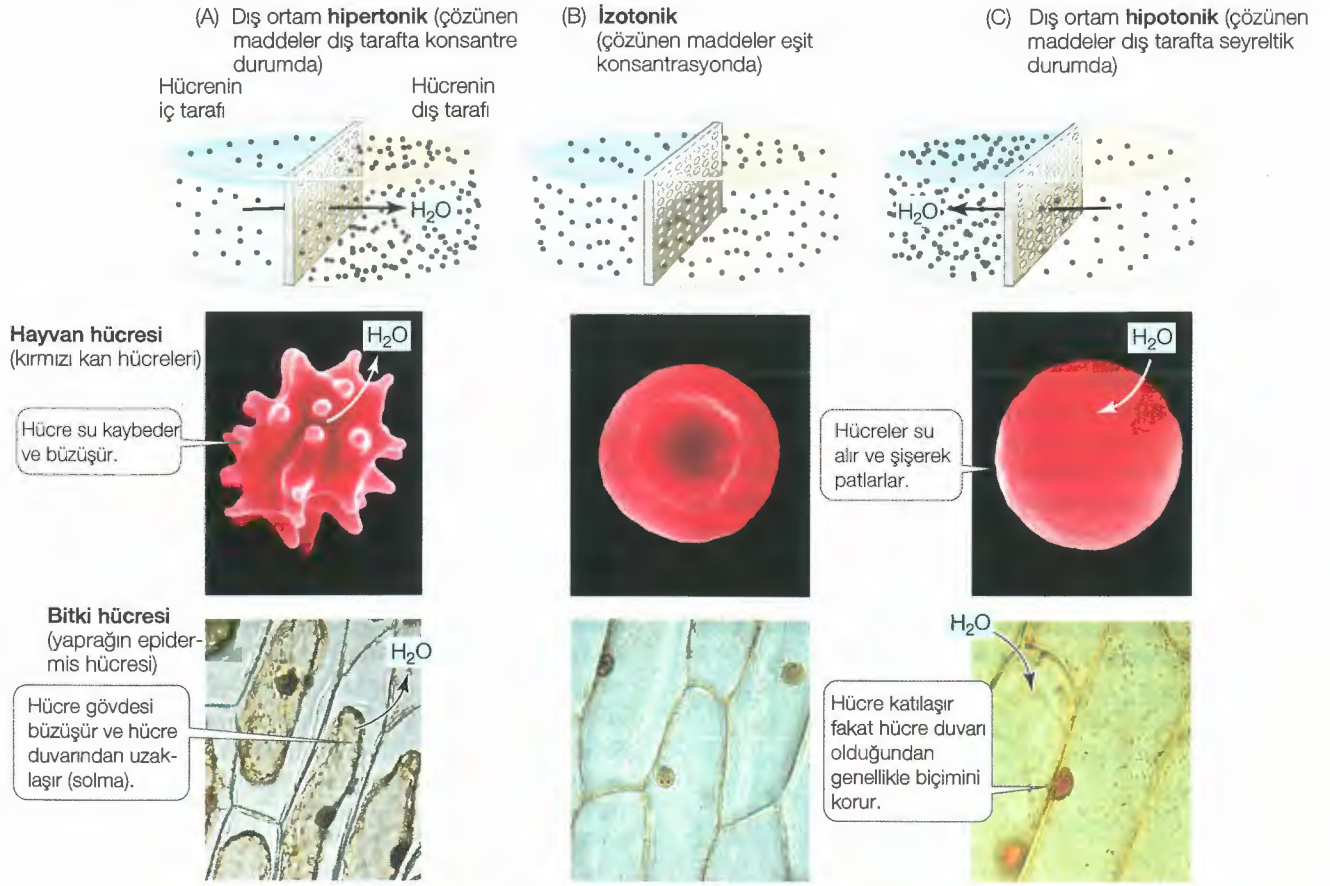
Su, hipotonik çözeltiden hipertonik çözeltiye doğru hareket eder.

Biz "su geçer" dediğimiz zaman, suyun net hareketinden söz ettiğimizi aklınızda tutunuz. Su çok bol olduğundan dolayı, plazma zarındaki protein kanallardan hücre içerisine sürekli olarak giriş-çıkış yapmaktadır. Bizi burada ilgilendiren şey, genel hareketin bir yönde ya da diğer yönde daha büyük olup olmadığıdır.

Ortamdaki çözeltilerin konsantrasyonu, tüm hayvan hücrelerindeki osmozun yönünü belirler. Bir kırmızı kan hücresi, hücrenin içeriğine göre hipotonik olan bir çözeltiden su alır. Hücrenin plazma zarı, su girişiyle ortaya çıkan basınca ve meydana gelen şişmeye dayanamadığından patlar. Kırmızı kan hücrelerinin (ve diğer kan hücrelerinin) bütünlüğü, kan plazmasındaki çözünen madde konsantrasyonunun kesinlikle kararlı tutulmasına bağlıdır: eğer hücrelerin şişip patlaması ya da büzülmesi istenmiyorsa plazma, kan hücreleriyle izotonik olmak zorundadır. Vücut sıvılarının çözünen madde konsantrasyonunun düzenlenmesi, böylece, hücre duvarından yoksun olan organizmalar için önemli bir süreçtir.

Hayvan hücrelerine zıt olarak, bitkilerin, arkelerin, bakterilerin, mantarın ve bazı protistlerin hücreleri hücre duvarlarına sahiptir ve bu hücre duvarları, onların hacimlerini sınırlayarak patlamalarını önler. Sağlam duvara sahip olan hücreler, sınırlı miktarda su alır, bunu yaparken de hücre duvarına karşı iç basıncı artırır ve daha fazla su girişini önler. Hücre içerisindeki bu basınca, **turgor basıncı** adı verilir. Turgor basıncı, bitkileri dik tutar (marulları canlı) ve bitki hücrelerinin genişlemesi için itici kuvvettir. Bitki büyümesinin normal ve gerekli elemanıdır. Eğer yeterince su hücreleri terk ederse, turgor basıncı düşer ve bitki pörsür. Turgor basıncı, yaklaşık olarak 100 pound/inç$^2$ (0.7kg/cm$^2$) şeklindedir –bir otomobil lasti-

**6.10 Osmoz Hücrelerin Biçimini Değiştirebilir** Sitoplazma ile izotonik olan bir çözeltideki (ortadaki sütun) bir bitki ya da hayvan hücresi, sürekli olarak karakteristik biçimini korur; çünkü hücrenin içerisine ya da dışarısına net su hareketi yoktur. Sitoplazmayla hipotonik olan çözeltide (sağda), hücreye su girer. Sitoplazmayla hipertonik olan ortam (solda), hücreden dışarıya su çeker.



ğindeki basınçtan birkaç kez daha büyük. Bu basınç öylesine büyüktür ki hücreler biçimini değiştirecek ve birbirlerinden ayrılacaktır; bitki hücre duvarında yapışkan maddeler yoktur.

### Difüzyona kanal proteinleri yardım edebilir

Daha önce gördüğümüz gibi, su, amino asitler, şekerler ve iyonlar gibi polar ya da yüklü maddeler, zarlardan kolayca difüze olmazlar. Fakat onlar, geçecek maddeye bağlı olarak hidrofobik fosfolipid ikili tabakadan iki yoldan biriyle pasif olarak (yani enerji harcamaksızın) geçebilir:

- **Kanal proteinleri**, zarı kateden kanalları oluşturan integral zar proteinleridir; bunlardan bazı maddeler geçebilir.
- Bazı maddeler **taşıyıcı proteinler** adı verilen zar proteinlerine bağlanabilirler; taşıyıcı proteinler fosfolipid ikili tabakadan onların difüzyonunu hızlandırır.

Bu süreçlerin her ikisi de **kolaylaştırılmış difüzyon** şekilleridir. Yani maddeler, konsantrasyon gradiyentlerine göre difüzyon yaparlar; fakat onların difüzyonu protein kanallarla ya da taşıyıcılarla kolaylaştırılır.

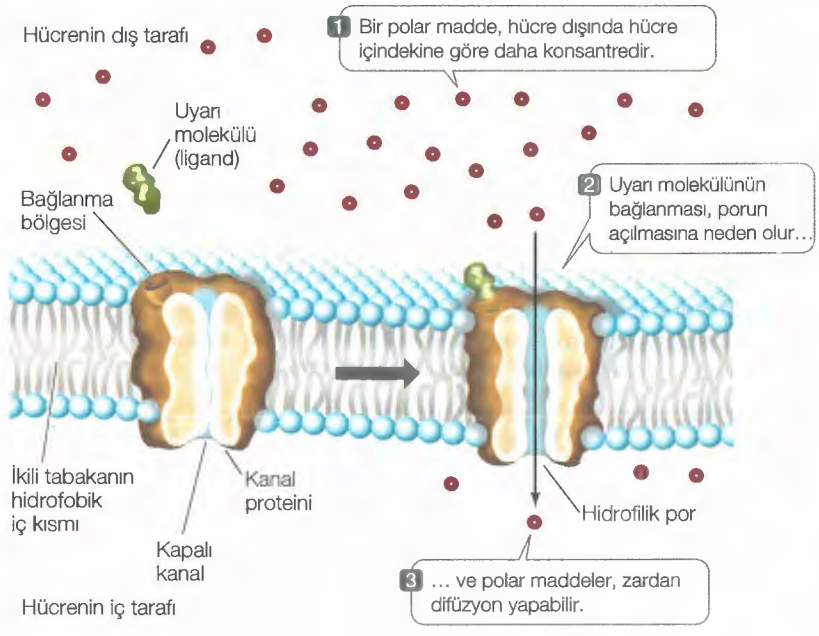
**İYON KANALLARI** En iyi çalışılmış kanal proteinleri, **iyon kanallarıdır.** Sonraki bölümlerde göreceğiniz gibi, iyonların zarlardan geçişi, birçok biyolojik süreçte önemlidir; bunlar mitokondrilerdeki solunumdan, sinir sisteminin elektriksel aktivitesine ve ortamdan gaz alışverişine izin veren yapraktaki porların açılmasına kadar değişir. Her biri belirli bir iyon için özgün olan çeşitli tiplerde iyon kanalları tanımlanmıştır. Onların hepsi, belirli bir iyonun kendisinden geçmesine izin veren bir hidrofilik porun aynı temel yapısına sahiptir (**Şekil 6.11**).

Çoğu iyon kanalları, açılıp kapanabilen bir kapıya sahip olan bir çit gibi, kapılıdır: bu kapılar, iyon geçişleri için açılıp kapanabilirler. Bir uyarı, kanalın üç boyutlu biçiminde bir değişikliğe yol açtığı zaman, **kapılı kanal** açılır. Bazı durumlarda, bu uyarı, bir kimyasal sinyalin ya da bir **ligand**ın bağlanmasıdır (bakınız Şekil 6.11). Bu şekilde kontrol edilen kanallara, *ligand-kapılı kanallar* adı verilir. Bunun aksine, *voltaj-kapılı kanallar*, zarın iki tarafı arasındaki voltajdaki bir değişiklikle (elektriksel yük farklılığı) açılması ya da kapanması uyarılır.

**ZAR POTANSİYELİ** Canlı olan hücrelerin hepsi, plazma zarının iki tarafı arasındaki iyon konsantrasyonlarının dengesizliğini korur ve sonuç olarak, zarın iki tarafı arasında küçük bir voltaj farklılığı ya da **zar potansiyeli** vardır. Kapılı iyon kanalı açıldığı zaman, bir saniye boyunca milyonlarca iyon hücum edebilir. İyonların ne kadar hızlı ve hangi yönde hareket gidecekleri (hücre içerisine ya da dışarısına doğru), konsantrasyon gradiyentine ve voltaj farklılığının büyüklüğüne bağlıdır. Şimdi, bu faktörlerin bir hayvan hücresi içerisindeki potasyum iyonları ($K^+$) konsantrasyonunu nasıl etkilediğini düşünelim:

- *Konsantrasyon gradiyenti*: Aktif taşımadan dolayı (aşağıda tartışılmıştır) $K^+$ konsantrasyonu, ekseriyetle hücrenin içerisinde dışarısına göre daha yüksektir; onun için $K^+$ iyonları, açık olan bir potasyum kanalından difüzyonla dışarıya geçme eğilimindedir.
- *Elektriksel yükün dağılımı*: $K^+$ iyonları, difüzyonla hücreden dışarıya çıkınca geride fazla miktarda klor iyonu ($Cl^-$) ve diğer negatif yüklü iyonları bırakır. Bu negatif yüklü maddeler, $K^+$ iyonlarını izleyerek plazma zarından dışarıya kolayca difüzyon yapamazlar; ve bu olay, zarın iki tarafında yük farklılığının (iç taraf negatif) meydana gelmesiyle sonuçlanır. $K^+$ iyonları hücre içinde dışındakine göre daha konsantre olsa bile, hücre içerisindeki negatif yük, $K^+$ iyonlarını çekerek hücre içerisinde kalması yönünde bir eğilim yaratır.

Şimdi, $K^+$ kanalı açıldığı zaman ne olduğunu düşünün. İki kuvvet, çalışır: difüzyon, $K^+$ iyonlarını kanallardan hücrenin dışına sürükler ve elektriksel çekim $K^+$ iyonlarının hücrenin içerisinde kalması yönünde davranır. Kanaldan iyonun dışarıya doğru difüzyon hızı, elektriksel çekime uygun olarak kanaldan içeriye hareket hızı tarafından dengelendiğinde sistem denge durumunda olur. Açıkçası, zarın her bir tarafındaki $K^+$ konsantrasyonları, eşit olmayacaktır; eğer etki eden yegane güç sadece difüzyon olsaydı, tahmin edeceğiniz üzere böyle bir durumun ortaya çıkmasını beklemeyecektik. Bunun yerine, elektriksel yüklerin çekiminin olması, bazı ilave $K^+$ iyonlarını hücre içerisinde tutmaktadır. $K^+$ iyonlarındaki bu dengesizlik, plazma zarının iki tarafı arasında bir voltaj yaratılmasında ana faktördür ve bu voltaja, *zar potansiyeli* adı verilir.




**6.11 Kapılı Kanal Proteini Uyarıya Cevap Olarak Açılır** Kanal proteini, polar amino asitlerden oluşmuş bir deliğe ve suya sahiptir. İçteki hidrofobik ikili tabakaya, kendi amino asitlerinin polar olmayan R gruplarından oluşmuş dıştaki kılıfı tarafından demirlenir. Protein, kendisine bir uyarı molekülü (ligand) bağlandığı zaman, üç boyutlu biçimini değiştirir ve hidrofilik polar maddeler geçebilsin diye poru açar. Diğer kapılı kanallar, bir elektriksel potansiyele (voltaj) yanıt olarak açılır.

$K^+$ iyonunun konsantrasyonundaki dengesizlikle ilişkili olan zar potansiyeli, Nernst eşitliği tarafından aşağıdaki şekilde ifade edilir:

$$E_K = 2.3\frac{RT}{zF}\log\frac{[K]_o}{[K]_i}$$

Bu eşitlikte R, gaz sabitesini; *F*, Faraday sabitesini (kimya öğrencileri her ikisine de aşinadır); *T*, sıcaklığı ve z, iyondaki yükü (+1) ifade etmektedir. 2.3 *RT/zF* eşitliğini 20°C'de ("oda sıcaklığı") çözmek için aşağıdaki gibi basitleştirilebilir:

$$E_K = 58\log\frac{[K]_o}{[K]_i}$$

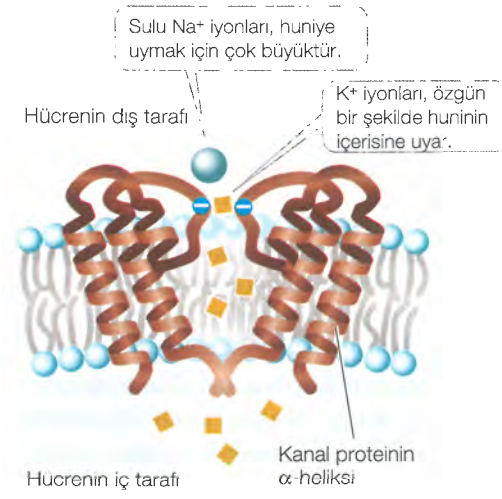
Bu formülde $E_K$, hücre dışındaki $[K]_o$ ve hücre içindeki $[K]_i$ $K^+$ iyonu konsantrasyonları oranından kaynaklanan zar potansiyelidir (milivolt olarak, mV).

Bu eşitlik, hücreler hakkında bize neyi anlatır? Bu eşitlik, örneğin bir ligand-kapılı $K^+$ kanalının açılmasına uygun olarak $K^+$ konsantrasyonunda küçük bir değişikliğin olmasının, zarın iki tarafı arasındaki elektriksel potansiyel (*E*) üzerinde büyük bir etkisinin olabileceğini göstermektedir. Potansiyeldeki bu değişiklik, zardaki voltaj-kapılı kanallar gibi diğer proteinlerde konfigürasyon değişikliğine yol açmak için yeterli olabilir. Bölüm 45'de tartışacağımız gibi, bu tamtamına sinir sisteminde olan olaydır. Elektriksel olarak duyarlı olan dokular üzerine etki eden birçok ilaç, iyon kanallarını açan ligandlar olarak çalışır ve böylece zar potansiyelini etkiler. Ve kısaca göreceğiniz gibi, zar potansiyeli sekonder aktif taşımayı yürütür.

Hayvan hücrelerinden gelen gerçek ölçümler, iç tarafı dış tarafına göre daha negatif olmak üzere zarın iki tarafı arasındaki toplam zar potansiyelinin -60 ve -70 mV arasında değiştiğini ortaya koymaktadır (bakınız Şekil 45.5). Hücreler, kendi zar potansiyellerinde depolanmış durumda olan çok büyük bir miktarda potansiyel enerjiye sahiptirler. Gerçektende, bu kitabı okurken kullanmış olduğunuz beyin hücreleri, size ışıkta okumayı sağlayan ve yaklaşık olarak her santimetre için 2 volt taşıyan yüksek voltaj elektrik hatlarından daha fazla potansiyel enerjiye –her santimetre için yaklaşık 200.000 volt- sahiptir.

**İYON KANALLARININ ÖZGÜLLÜĞÜ** Bir iyon kanalı bir iyonun geçişine izin verirken bir başaksına nasıl vermez? Bu olay, basit bir elektriksel yük ya da iyon büyüklüğü konusu değildir. Örneğin, çapı 0.095 nanometre olan bir sodyum iyonu ($Na^+$), $K^+$ iyonundan daha küçüktür (0.130 nm) ve her ikisi de aynı pozitif yüklüdür. Fakat potasyum kanalları sadece $K^+$ iyonlarının zardan geçişine izin verirken daha küçük olan $Na^+$ iyonlarının geçişine izin vermez. Rockefeller Üniversitesi bilim insanlarında Nobel Ödüllü Roderick MacKinnon, bir bakteriden elde edilen bir potasyum kanalının yapısını çözünce bunun için mükemmel bir açıklama getirdi (**Şekil 6.12**).

Yüklü olan $Na^+$ ve $K^+$ iyonlarının her ikisi de su molekülleri tarafından çekilir. Çözelti içerisinde onlar, su "kabukları" tarafından çevrelenir; zira onların pozitif yükleri, su moleküllerindeki negatif yüklü oksijen atomları tarafından çekilir (bakınız Şekil 2.10). Potasyum kanalı, kendi açıklığında oldukça fazla polar olan oksijen atomlarını içerir. Bu atomlar tarafından sarılmış olan açıklık, $K^+$ iyonu açıklığa yaklaştığı zaman, tam olarak doğru boyuttadır; o, orada oksijen atomlarına kendi kabuğundaki su moleküllerinde bulunanlardan daha kuvvetli




**6.12 Potasyum Kanalı** Pozitif olarak yüklü potasyum iyonları, kanal proteininin R gruplarındaki (yan zincirler) polar (negatif yüklü) oksijen atomları tarafından çekilirler; ve iyonlar kanal boyunca akar. Bu kanal, $K^+$ iyonu için "özel olarak uygundur"; diğer iyonlar geçmez.

olarak çekilir. O, kendi su kabuğunu çıkarıp atar ve kanaldan geçer. Diğer taraftan daha küçük olan $Na^+$ iyonu, ilave su molekülleri, açıklıktaki iyon (kendi kabuğuyla birlikte) ve oksijen atomları arasına sığabildiğinden dolayı kanalın açıklığındaki oksijen atomlarından birazcık daha uzakta tutulur. Onun için $Na^+$, potasyum kanalına girmez. Kanalı açan ya da kapatan kapının, protein üzerindeki pozitif yüklü arjinin rezidüsü ve zar fosfolipidleri üzerindeki negatif yükler arasında bir etkileşimin olduğunu ortaya koymaktadır. Bu olay, zar proteinleri ve lipitler arasındaki işlevsel etkileşimlerin bir örneğidir.

**SU İÇİN AKUAPORİNLER** Su, hidrofobik fosfolipid ikili tabakadan gerçekleşecek olan basit difüzyon için beklenenden çok daha hızlı bir şekilde zarlardan geçer. Suyun, bunu yapmasının bir yolu, $Na^+$ iyonu gibi bazı iyonların iyon kanallarını geçerken onlarla "otostop" yapmasıdır. Sayıları 12'ye kadar ulaşabilen su molekülleri, bir iyonu kaplayabilir ve kanalı bu şekilde geçebilir. Fakat zardan suyun biraz daha hızlı geçişini sağlayan bir yol vardır. Bitki hücreleri, kırmızı kan hücreleri ve böbrek hücreleri gibi bazı hayvan hücreleri, **akuaporin** adı verilen zar kanallarına sahiptirler. Bu kanallar, suyu hareket ettirmek için hücresel sıhhi tesisat sistemi gibi işlev görür. Akuaporin kanalı, $K^+$ kanalı gibi, son derece spesifiktir. Su molekülleri kanaldan tek sıra halinde geçer ve kanal, hücrenin elektriksel özellikleri korunsun diye iyonları hariç tutar.

Akuaporinler, ilk kez, Duke Üniversitesinden Peter Agre tarafından tanımlandı ve Rod McKinnon ile Nobel Ödülünü paylaştı (yukarıya bakınız). Agre, kırmızı kan hücrelerinde, böbrek hücrelerinde ve bitki hücrelerinde bir zar proteininin var olduğunu fark etti; fakat onun işlevini bilmiyordu. Agre'nin bir meslektaşı, bu hücre tiplerinde suyun zarlardan difüzyonu hızlı gerçekleştiğinden dolayı bu zar proteininin bir su kanalı olabileceğini önerdi. Agre, normal olarak çok fazla su difüzyonuna izin vermeyen bir yumurta hücresinin (oosit) zarına bu proteini yerleştirdi. O, akuaporinden sorumlu mRNA'yı oosite enjekte ederek ondan üretilen proteinin oositin zarının yapısına katılmasını sağladı. Hipotonik çözelti içerisine nakledildikten hemen sonra oositin belirgin biçimde

şişmeye başlaması, suyun hücre içerisine hızlı difüzyonuna işaret etmektedir (**Şekil 6.13**).

### Taşıyıcı proteinler bağlanan maddelerin difüzyonuna yardım eder

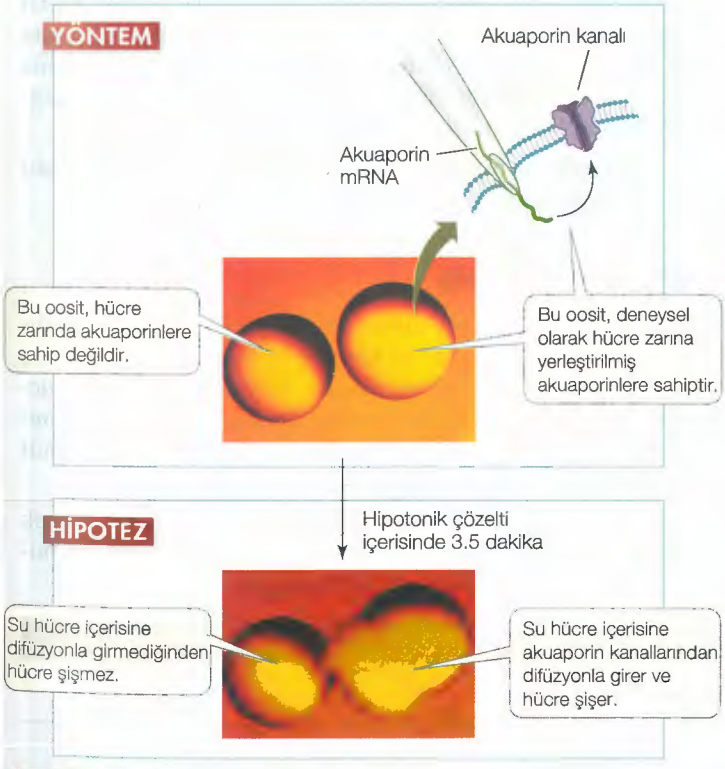
Daha önce tanımladığımız gibi, kolaylaştırılmış difüzyonun bir diğer çeşidi, sadece bir kanalın açılmasına gereksinim duymaz, aynı zamanda taşınacak maddenin taşıyıcı protein adı verilen bir zar proteinine bizzat bağlanmasını ister. Kanal proteinleri gibi taşıyıcı proteinler de hücrenin ya da organelin hem içerisine ve hem de dışarısına difüzyon yapmasına izin verir. Başka bir değişle, taşıyıcı proteinler her iki yönde de çalışır. Taşıyıcı proteinler, şekerler ve amino asitler gibi polar molekülleri taşırlar.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 6.13 Akuaporin Suya Karşı Zarın Geçirgenliğini Artırır

Zarlarından suyun hızlı bir şekilde difüzyonla geçtiği hücrelerin zarlarından bir protein izole edildi. Oositlerde normal olarak bulunmayan bu protein, oositlere yerleştirildiğinde oositlerin suya karşı geçirgenliği büyük ölçüde artış gösterdi.

**HİPOTEZ** Akuaporin suya karşı zar geçirgenliğini artırır.




**SONUÇ** Akuaporin, hücre zarından su difüzyon hızını artırır.

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Glukoz çoğu memeli hücresi için ana enerji kaynağıdır; ve onlar, glukoza büyük miktarlarda gereksinim duyarlar. Onların zarları, glukozun içeriye alınmasını kolaylaştıran bir taşıyıcı protein –glukoz taşıyıcı- içerir. Glukozun, taşıyıcı proteinin bir tarafındaki özgül üç boyutlu yere bağlanması, proteinin biçimini değiştirmesine neden olur ve zarın diğer tarafına glukozu salar (**Şekil 6.14A**). Glukoz hücre içerisine nerdeyse girer girmez yıkıldığından, glukozun hücre içerisine girmesi için hemen hemen her zaman kuvvetli bir konsantrasyon gradienti vardır (yani, hücrenin dışındaki glukoz konsantrasyonu hücrenin içerisindekinden büyüktür). Taşıyıcı protein, glukoz moleküllerinin zardan geçmesinin ve hücre içerisine girmesinin ikili tabakadan basit difüzyonla gerçekleşecek olandan çok daha hızlı olmasına izin verir. Bu hızlı giriş, hücrenin enerji ihtiyacı için yeterli miktarda glukoz elde etmesini garantilemek için gereklidir.

Taşıyıcı proteinler tarafından taşıma, basit difüzyondan farklıdır. Her iki olayda da hareketin hızı, zarın iki tarafı arasındaki konsantrasyon gradiyentine bağlıdır. Bununla birlikte, taşıyıcı-aracılı taşıma olayında, bir noktaya erişildiğinde konsantrasyon gradiyentindeki artışa difüzyon hızındaki artış eşlik etmez. Bu noktada, kolaylaştırılmış difüzyon sisteminin *doymuş* olduğu ifade edilir (**Şekil 6.14B**). Birim zar alanı başına yalnız sınırlı sayıda taşıyıcı protein molekülü bulunduğundan difüzyon hızı, taşıyıcı moleküllerin tümü çözünmüş olan moleküllerle tamamıyla yüklü olduğunda maksimuma ulaşır. Bir otelin zemin katındaki asansör için 50 kişinin beklediğini düşünün. Bir defada onların tümü asansöre (taşıyıcı) binemez, böylece taşıma hızı (bir defada 10 kişi diyebiliriz) doygunluğa erişmiştir.

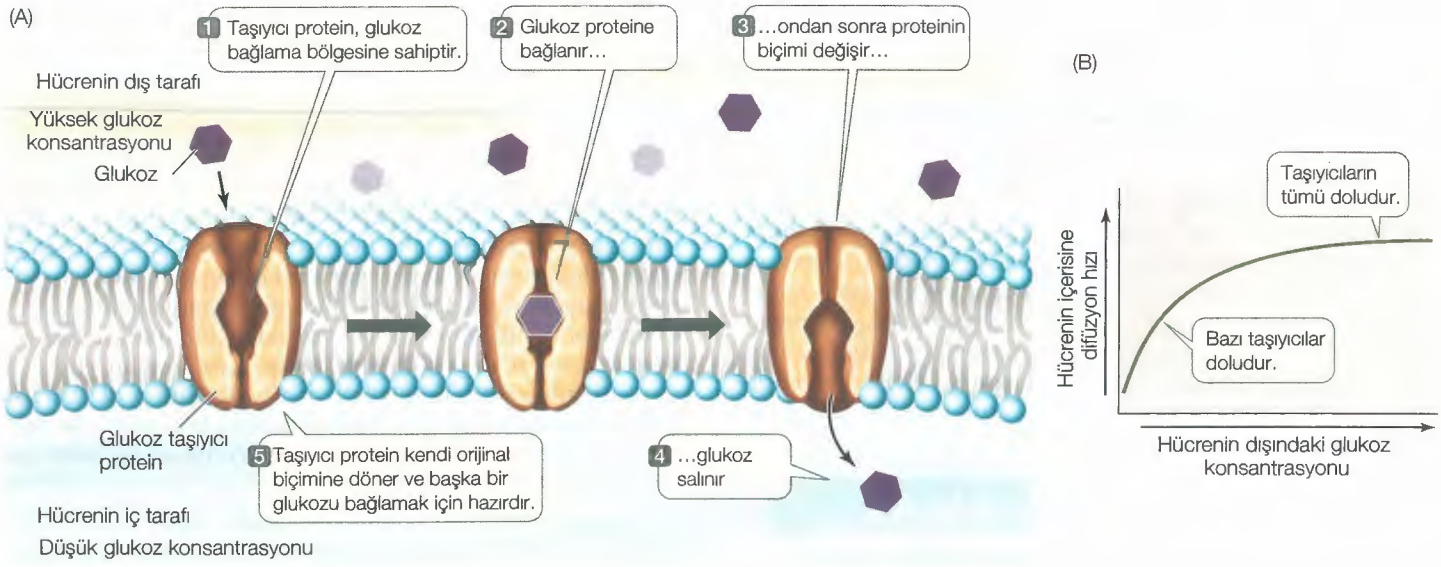
**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 6.1 • Pasif Taşıma

## 6.3 ÖZET

**Difüzyon, iyonların ya da moleküllerin daha büyük konsantrasyonlu bölgeden daha düşük konsantrasyonlu bölgeye hareketidir. Su, zardan osmoz adı verilen olayla difüzyon yapar. Açılabilen ya da kapanabilen kanal proteinleri ve taşıyıcı proteinler, su dahil yüklü ve polar maddelerin difüzyonunu kolaylaştırır. İyonların hücre zarından difüzyonu, zarların iki tarafı arasında elektrokimyasal potansiyel gradiyent oluşturur.**

- Bir maddenin hangi özellikleri, bir zardan ne kadar hızlı difüze olacağını ve difüze olup olmayacağını belirler? **Bakınız s. 114**
- Osmozu tanımlayınız ve hipertonik, hipotonik ve izotonik terimlerini açıklayınız. **Bakınız s. 116 ve Şekil 6.10**
- İntegral proteini çevresel proteinden farklı kılan özellikler nelerdir? **Bakınız s.108 ve Şekil 6.1**
- Bir kanal proteini, difüzyonu nasıl kolaylaştırır? **Bakınız s.118 ve Şekil 6.11 ve 6.12**

Difüzyon olayı, hücrelerin dışı ve içi arasındaki madde konsantrasyonunu eşitleme eğilimindedir. Ancak, canlıların ayırt




**6.14 Taşıyıcı Protein Difüzyonu Kolaylaştırır** Glukoz taşıyıcı, glukozun hücreye girmesinin basit difüzyonla mümkün olabilenden daha hızlı olmasına izin veren bir taşıyıcı proteindir. (A) Taşıyıcı, glukoza bağlanır ve onu zarın içerisine getirir, daha sonra biçimini değiştirerek glukozu hücre sitoplazması içerisine salar. (B) Grafik, hücre dışındaki glukoz konsantrasyonuna karşı bir taşıyıcı vasıtasıyla glukoz giriş hızını göstermektedir. Glukoz konsantrasyonu arttığında, difüzyon hızı, mevcut tüm taşıyıcıların kullanıldığı noktaya ulaşıncaya kadar (sistem doygun hale gelinceye kadar) artış gösterir.

edici özelliklerinden biri, çevrelerindekinden oldukça farklı bir iç kompozisyona sahip olmalarıdır. Bunu başarmak için, bazen maddelerin normal olarak difüzyon yapma eğiliminde oldukları yöne zıt olarak hareket ettirilmeleri gerekir. Yani, maddeler bazen, konsantrasyon gradiyentine karşı ve/ya da hücre zarı potansiyeline karşı (elektriksel gradiyent) hareket ettirilmelidir. Bu işlem, çalışma –enerji girdisi- gerektirir ve *aktif taşıma* olarak bilinir.

## 6.4 Zardaki Taşıma Olayında Aktif Süreçler Nelerdir?

Pek çok biyolojik durumda, içerideki belirli bir iyonun ya da küçük molekülün hücrenin dışarısındakiyle karşılaştırıldığında farklı bir konsantrasyona sahip olduğu görülür. Bu durumlarda, plazma zarında bulunan ve maddeleri konsantrasyon gradiyentine ve/ya da elektriksel gradiyente zıt yönde hareket ettiren bir protein tarafından bu dengesizlik korunmaktadır. Bu olay, *aktif taşıma* olarak isimlendirilir; çünkü "normal akışa karşı" çalıştığından enerji harcanmasını ister. Genellikle enerji kaynağı, adenozin trifosfattır (ATP). Ökaryotlarda ATP, mitokondrilerde üretilir ve onun ucundaki fosfat bağında depolanmış olan kimyasal enerji vardır. ATP, uçtaki fosfat bağının yıkıldığı hidroliz reaksiyonunda adenozin difosfata (ADP) dönüştürüldüğünde bu enerji salınır. Bu, aktif taşıma için bir enerji kaynağıdır. (ATP'nin hücrelere nasıl enerji sağladığının ayrıntıları Kısım 8.2'de verilmiştir.)

Difüzyon ve aktif taşıma arasındaki farklılıklar, **Tablo 6.1**'de özetlenmiştir.

### Aktif taşıma yöneliktir

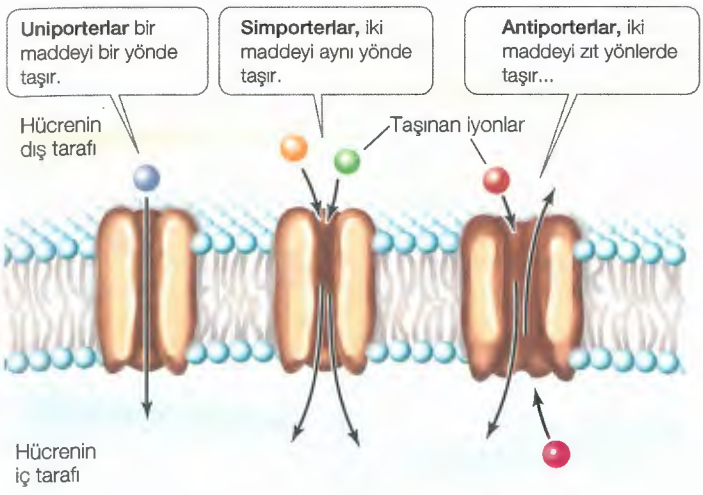
Basit ve kolaylaştırılmış difüzyon, konsantrasyon gradiyentini izler ve bir zardan her iki yöne de olabilir. Buna zıt olarak, aktif taşıma yöneliktir ve bir madde, ihtiyaca bağlı olarak hücrenin veya organelin ya içerisine ya da dışarısına doğru hareket eder. Aktif taşımanın üç tipi vardır ve her birinde kendi zar protein çeşidi işlev görür.

- **Uniporter**, tek bir maddeyi bir yönde taşır. Örneğin, birçok hücrenin plazmasında ve endoplazmik retikulumunda bu-

TABLO 6.1

**Zarda Taşıma Mekanizmaları**

| | BASİT DİFÜZYON | KANALLARDAN DİFÜZYON | KOLAYLAŞTIRILMIŞ DİFÜZYON | AKTİF TAŞIMA |
|---|---|---|---|---|
| Hücre enerjisi gerekli mi? | Hayır | Hayır | Hayır | Evet |
| İtici güç | Konsantrasyon gradiyenti | Konsantrasyon gradiyenti | Konsantrasyon gradiyenti | ATP hidrolizi (konsantrasyon gradiyentine karşı) |
| Zar proteini gerekli mi? | Hayır | Evet | Evet | Evet |
| Özgüllük | Hayır | Evet | Evet | Evet |




**6.15 Aktif Taşıma İçin Üç Tip Protein** Üç durumun her birinde, taşımanın yönelik olduğunu fark ediniz. Simporterlar ve antiporterlar, eşleşmiş taşıyıcı örnekleridir. Taşıyıcıların her üç tipi de, maddeleri konsantrasyon gradiyentine karşı yönde hareket ettirmek için enerji kaynağı ile eşleştirilir.

lunan kalsiyum bağlayan protein, $Ca^{2+}$ iyonunu aktif olarak, ya hücrenin dışarısına ya da endoplazmik retikulumun içerisine yani daha yüksek konsantrasyonlarda bulunduğu yerlere taşır.

- **Simporter**, iki maddeyi aynı yönde taşır. Örneğin, bağırsağı astarlayan hücrelerdeki bir simporter, amino asitleri bağırsaklardan absorblamak için bir amino aside ilave olarak bir de $Na^+$ bağlaması gerekir.
- **Antiporter**, iki maddeyi zıt yönlerde taşır; bir tanesini hücre (ya da organel) içerisinde ve diğerini hücre (ya da) organel dışına taşır. Örneğin birçok hücre, $Na^+$ iyonunu hücrenin dışına ve $K^+$ iyonunu hücrenin içerisine pompalayan sodyum-potasyum pompasına sahiptir.

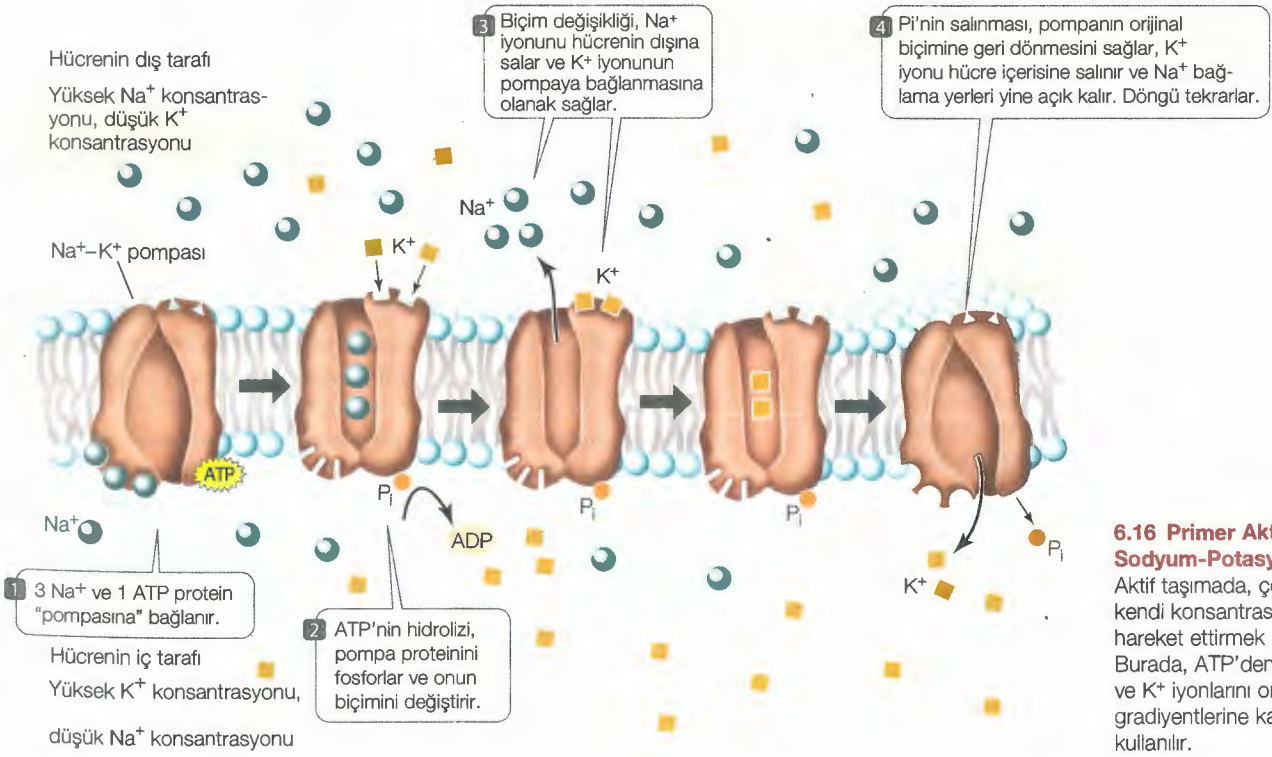
Simporterlar ve antiporterlar, bir defada iki maddeyi taşıdığından dolayı *eşleşmiş taşıyıcılar* olarak da bilinirler.

### Farklı enerji kaynakları farklı aktif taşıma sistemlerini ayırt eder

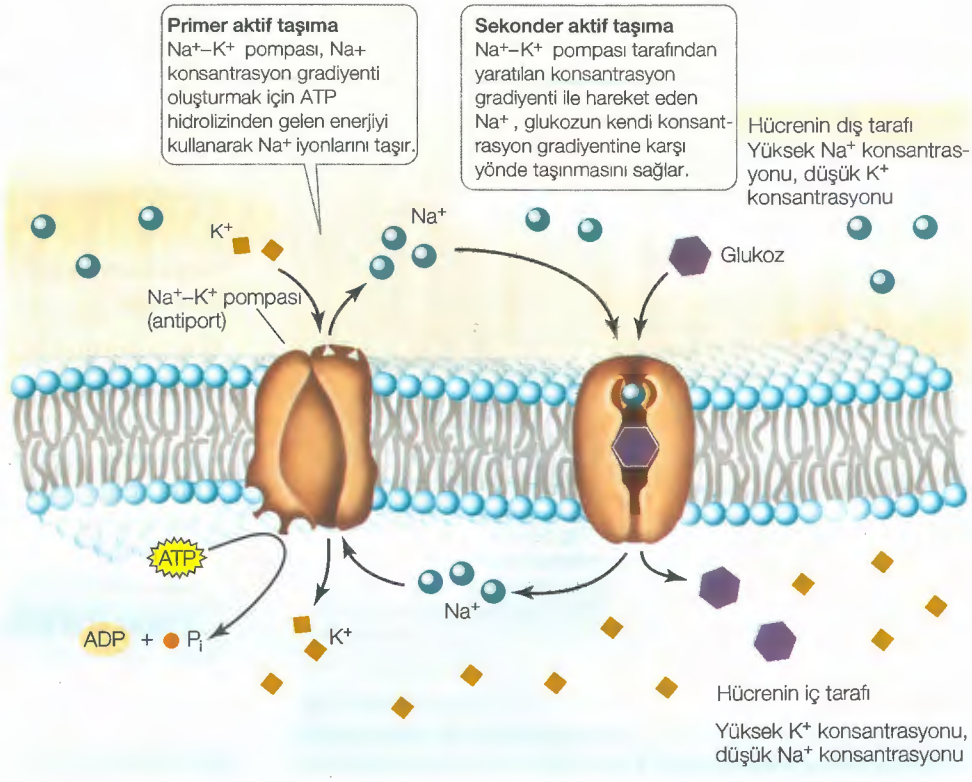
Aktif taşımanın iki temel tipi vardır:

- **Primer aktif taşıma**, taşıma için gerekli enerjiyi sağlayan ATP'nin doğrudan hidrolizini gerektirir.
- **Sekonder aktif taşıma**, ATP'yi doğrudan kullanmaz. Bunun yerine, onun enerjisi primer aktif taşıma tarafından tesis edilen bir iyon konsantrasyonu ve elektriksel gradiyent tarafından sağlanır. Bu taşıma sistemi, gradiyenti hazırlamak için ATP enerjisini dolaylı olarak kullanır.

Primer aktif taşımadaki ATP'nin hidrolizi ile salınan enerji, özgül iyonların konsantrasyon gradiyentine karşı taşınmasını yürütür. Örneğin, daha önce hücre içerisindeki potasyum iyonları ($K^+$) konsantrasyonlarının çoğunlukla hücrelerin içerisine gömülmüş oldukları sıvıdakinden daha yüksek olduğunu bahsetmiştik. Diğer taraftan, sodyum iyonları ($Na^+$) konsantrasyonu, çoğunlukla hücre dışında daha yüksektir. Plazma zarındaki bir protein, konsantrasyonlara ve elektrokimyasal gradientlere karşı yönde olmak üzere $Na^+$ iyonunu hücre dışına ve $K^+$ iyonunu hücre içerisine pompalayarak gradientlerin korunmasını garanti altına alır (**Şekil 6.16**). Bu **sodyum-potasyum** ($Na^+$-$K^+$)




**6.16 Primer Aktif Taşıma: Sodyum-Potasyum Pompası** Aktif taşımada, çözünen bir maddeyi kendi konsantrasyon gradiyentine karşı hareket ettirmek için enerji kullanılır. Burada, ATP'den gelen enerji, $Na^+$ ve $K^+$ iyonlarını onların konsantrasyon gradiyentlerine karşı hareket ettirmede kullanılır.




**6.17 Sekonder Aktif Taşıma** Primer aktif taşıma (solda) tarafından kurulan $Na^+$ konsantrasyon gradiyenti, glukozun sekonder aktif taşımasına (sağda) güç sağlar. Bir simporter protein, glukozun zardan konsantrasyon gradiyentine karşı geçişini Na+ iyonunun pasif hareketiyle eşleştirir.

**pompası**, tüm hayvan hücrelerinde bulunur. Bu pompa, bir integral zar glikoproteinidir. ATP molekülünü, ADP ve serbest fosfat iyonuna ($P_i$) yıkar ve salınan enerjiyi iki $K^+$ iyonunu hücre içerisine ve üç $Na^+$ iyonunu hücre dışına taşımada kullanır. $Na^+$-$K^+$ pompası, böylece, bir antiporterdir; çünkü iki maddeyi farklı yönlerde taşımaktadır.

Sekonder aktif taşımada bir maddenin kendi konsantrasyon gradiyentine karşı olacak şekilde taşınması, iyonların kendi elektrokimyasal ve konsantrasyon gradiyentleriyle zardan taşınmalarına izin verilerek "yeniden kazanılmış" enerjinin kullanılmasıyla başarılır. Örneğin $Na^+$-$K^+$ pompası, sodyum iyonları için konsantrasyon gradienti oluşturduğunda, bazı $Na^+$ iyonlarının geriye hücre içerisine pasif difüzyonu, glukozun hücre içerisine sekonder aktif taşımayla taşınması için enerji sağlayabilir (**Şekil 6.17**). Bu olay, glukoz, sindirim kanalından kana emilirken meydana gelir. Sekonder aktif taşıma, hücrenin bakımı ve büyümesi için önemli ve gerekli olan şekerlerin ve amino asitlerin alınmasına yardım eder. Eşleşmiş taşıma proteinlerinin her iki çeşidi –simporterlar ve antiporterlar- sekonder aktif taşıma için kullanılır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 6.2 • Aktif Taşıma

## 6.4 ÖZET

**Bir zardan aktif taşıma, yöneliktir ve maddelerin kendi konsantrasyon gradiyentlerine karşı yönde taşınması için enerji girdisi ister. Aktif taşıma, bir hücrenin bünyesindeki küçük moleküllerin ve iyonların çevredeki ortamdakinden çok farklı konsantrasyonlarda olmasını sağlamasına izin verir.**

- Aktif taşıma için niçin enerji gereklidir? **Bakınız s. 120**
- Primer aktif taşıma ve sekonder aktif taşıma arasındaki farkı açıklayınız. **Bakınız s. 121**
- Niçin sodyum-potasyum ($Na^+$-$K^+$) pompası, antiporter olarak sınıflandırılır? **Bakınız s.122 ve Şekil 6.16**

İyonların ve küçük moleküllerin hücrelere girebildiği ve hücrelerden ayrıldığı bir takım pasif ve aktif yolları incelemiş bulunuyoruz. Fakat, proteinler gibi büyük moleküller için durum nasıldır? Birçok protein, öylesine büyüktür ki onlar çok yavaş difüzyon yapar ve onların cüssesi fosfolipid ikili tabakadan geçmelerinde güçlük çıkarır. Büyük molekülleri zarlardan bozulmamış durumda bütün olarak taşımak için tamamıyla farklı bir mekanizma vardır.

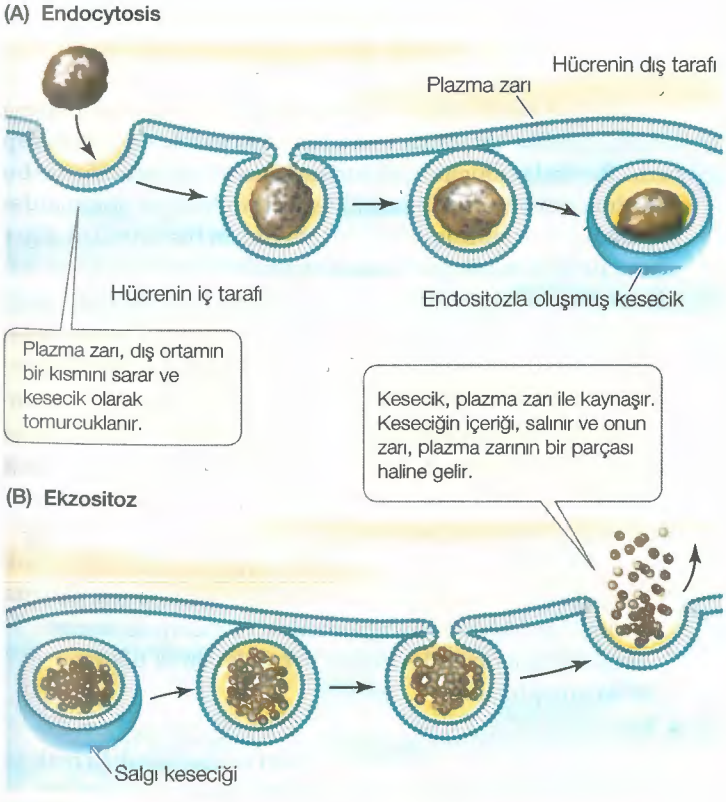
## 6.5 Büyük Moleküller Hücreye Nasıl Girer ve Hücreyi Nasıl Terk Eder?

Proteinler, polisakkaritler ve nükleik asitler gibi makromoleküller, biyolojik zarlardan geçmek için çok büyük ve çok yüklü ya da polar olan moleküllerdir. Böyle moleküllerin hücrelerden dışarıya difüzyonla geçmesinin sonuçları düşünülecek olursa, bu aslında şanslı bir özelliktir. Bir kırmızı kan hücresi, kendi hemoglobinini bünyesinde alıkoyamayacaktı! Gerçektende, Bölüm 5'de tartıştığımız gibi, Dünya'daki yaşamın başlangıcında seçici geçirgen zarın gelişmesi, ilk hücrelerin işlevleri için zorunludur. Bir hücrenin iç kısmı, farklı bileşime sahip olan bir kompartıman olarak, beklenmedik ani değişikliklere maruz kalan dış ortamınkinden ayrı tutulabilir. Diğer taraftan, hücreler bazen bazı büyük molekülleri parçalanmadan bütün olarak içeriye almalıdır ya da *salgılamalıdır* (dış ortama salmalıdır). Kısım 5.3'de fagositozu, katı partiküllerin plazma zarından kopan veziküller sayesinde hücrenin içerisine alındığı mekanizma olarak tanımladık. Maddelerin zar vezikülleri aracılığı ile hücreye girdiği ve hücreyi terk ettiği mekanizmalar için genel terimler, *endositoz* ve *ekzositoz*dur.

### Makromoleküller ve partiküller hücreye endositozla girer

**Endositoz**, küçük molekülleri, makromolekülleri, büyük partikülleri ve hatta küçük hücreleri ökaryotik hücre içerisine getiren bir grup süreç için genel terimdir (**Şekil 6.18A**). Endositozun üç tipi vardır: fagositoz, pinositoz ve reseptör aracılı endositoz. Her üçünde de plazma zarı içeriye doğru çöker (içeriye doğru katlanır), çevreden gelen maddelerin etrafında küçük bir cep şekillenir. Bu cep, derinleşir ve bir kese oluşturur. Bu kese, plazma zarından ayrılır ve içeriği ile birlikte hücrenin iç kısmına göç eder.

- **Fagositozda** ("hücresel yeme"), plazma zarının parçası büyük partikülleri ya da hatta tüm hücreyi yutar. Bir hücreli protistler, beslenmek için fagositozu kullanır ve beyaz kan hücreleri, vücudu savunmak için yabancı hücreleri ve maddeleri yutmak suretiyle fagositoz yaparlar. Besin kofulu ya da fagosom genellikle lizozom ile birleşir ve içerikleri orada sindirilir (bakınız Şekil 5.11).
- **Pinositozda** ("hücresel içme") da kesecikler oluşur. Bununla birlikte, bu kesecikler daha küçüktür ve süreç, aralarında proteinlerin ya da sıvıların yer aldığı çözünmüş maddelerin hücre içerisine alınmasını sağlayacak şekilde işler. Fagositoz gibi pinositoz da hücrenin içerisine neyin alınacağı konusunda nispeten özgül olmayabilir. Örneğin, pinositoz, ince kılcal kan damarlarını çevresindeki dokudan ayıran bir tabakalı hücrelerden oluşmuş endotel tabakasında sürekli olarak devam eder. Pinositoz, endotel hücrelerinin kandan hızlıca sıvıları ve çözünmüş maddeleri elde etmesine izin verir.




- **Reseptör-aracılı endositozda** hücre yüzeyindeki moleküller, özgül maddelerin tanımasını ve içeriye alınmasını tetikler.

### Reseptör-aracılı endositoz son derece özgüldür

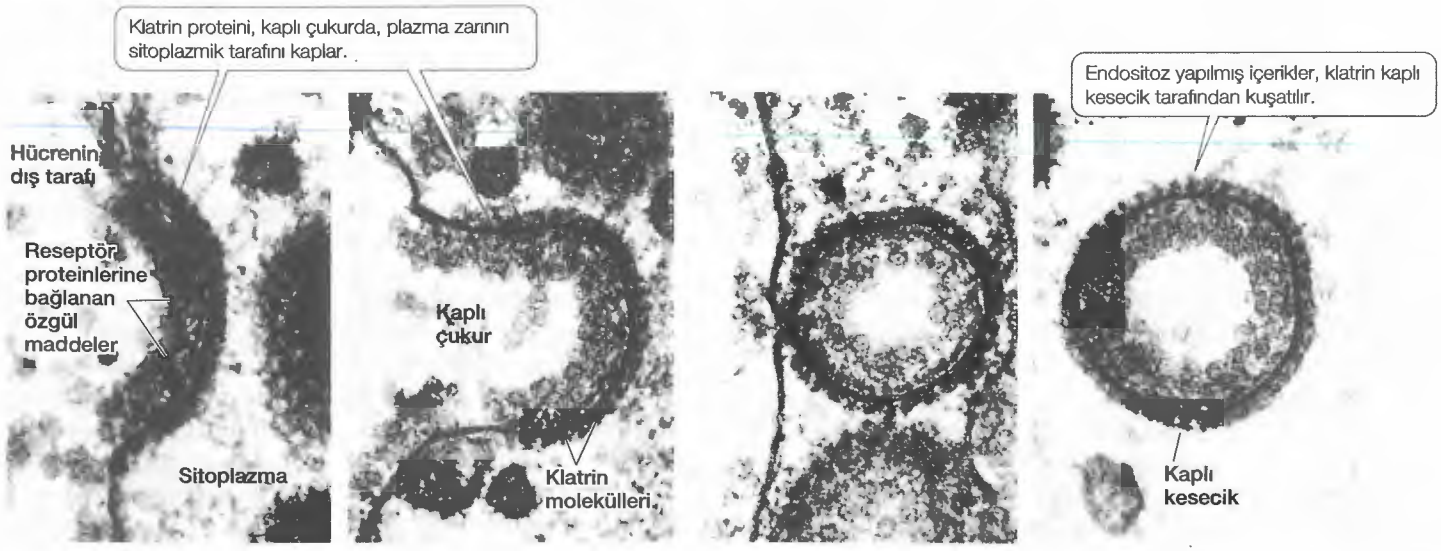
Reseptör-aracılı endositoz, hayvan hücreleri tarafından hücrenin bulunduğu ortamdan özgül makromoleküllerin yakalanmasında kullanılır. Bu süreç, **reseptör proteinlerine** bağlıdır; bu proteinler, hücrenin içerisindeki ya da hücrenin dış ortamındaki özgül moleküllere bağlanabilir. Reseptör-aracılı endositozdaki reseptörler, plazma zarının dış yüzeyindeki belirli bölgelere yerleşmiş integral zar proteinleridir. Bu zar bölgeleri, *kaplı çukurlar* olarak isimlendirilir; çünkü onlar plazma zarında hafif çöküntüler oluşturur ve onların sitoplazmik yüzeyleri klatrin gibi başka proteinlerle kaplıdır. İçeriye alma işlemi, fagositozdakine benzerdir.

Bir reseptör protein, kendi özgül ligandına (bu durumda, hücrenin içerisine alınacak olan makromolekül) bağlandığı zaman, onun kaplı çukuru, içeriye doğru çöker ve bağlanmış olan makromolekülün etrafında kaplı bir kesecik oluşturur. Klatrin molekülleri, keseciği güçlendirir ve kararlı hale getirir; bu kesecik, makromolekülü plazma zarından sitoplazma içerisine taşır (**Şekil 6.19**). İçeride olduğunda, kesecik klatrin kılıfını kaybeder ve bir lizozom ile birleşebilir; yutulmuş olan maddeler lizozomda sindirilir (polimerler monomerlere hidroliz edilerek) ve ürünler sitoplazma içerisine salınır. Reseptör-aracılı endositoz, belirli makromoleküller için özgüllüğünden dolayı, hücrenin bulunduğu ortamda düşük konsantrasyonda bulunabilen maddelerin alınmasında etkili bir yöntemdir.

Reseptör-aracılı endositoz, çoğu memeli hücreleri tarafından kolesterolün alındığı yöntemdir. Suda çözünür olmayan kolesterol ve trigliseritler, karaciğer hücreleri tarafından lipoprotein partikülleri içerisinde paketlenir. Kolesterolün çoğu, *düşük yoğunluklu lipoprotein* ya da LDL adı verilen lipoprotein partikülü içerisinde paketlenir ve kan dolaşımında bu şekilde dolaştırılır. Belirli bir hücre kolesterol istediği zaman, o hücre özgül LDL reseptörlerini üretir ve bu reseptörler, klatrin kaplı çukurlardaki plazma zarına yerleştirilir. LDL moleküllerinin reseptör proteinlerine bağlanması, reseptör-aracılı endositozla LDL moleküllerinin alınmasını tetikler. Meydana gelen keseciğin içerisindeki LDL molekülleri, reseptörlerden ayrılarak serbest kalırlar. Reseptörler, yeni bir keseciğin tomurcuklanmak suretiyle oluşacağı bir bölgede toplanırlar, ve kesecik, plazma zarına geri dönüştürülür. Serbest LDL molekülleri, lizozom ile birleşecek olan orijinal kesecik içerisinde kalır. Orada LDL molekülleri sindirilir ve kolesterol hücrelerin kullanımına elverişli hale getirilir.

Sağlıklı bireylerde, karaciğer, kullanılmamış LDL moleküllerini döngüye yeniden sokmak için alır. Kalıtsal bir hastalık olan *ailesel hiperkolesterolemi*li bireyler, karaciğerlerinde yeterli miktarda LDL reseptörü yoktur. Bu durum,

**6.18 Endositoz ve Ekzositoz** Endositoz (A) ve ekzositoz (B), ökaryotik hücrelerin büyük molekülleri, partikülleri ve küçük hücreleri bünyelerine almalarında ya da dışarıya salmalarında kullanılır.




**6.19 Reseptör-Aracılı Endositoz** Bir kaplı çukurdaki reseptör proteinler, özgül makromolekülleri bağlar; bu makromoleküller ondan sonra kaplı kesecik tarafından hücre içerisine taşınır.

LDL moleküllerinin reseptör-aracılı endositozunu önler ve kandaki kolesterolün tehlikeli olacak yüksek düzeylere çıkmasına yol açar. Kolesterol, kalbi besleyen atardamarların duvarında birikir ve kalp krizlerine neden olur. Yetersiz miktarda reseptörün mevcut olduğu sıra dışı vakalarda, çocuklar ve gençler, ciddi kalp-damar hastalıklarına sahip olabilirler.

### Ekzositoz maddeleri hücreden dışarıya taşır

**Ekzositoz**, bir hücreden salgılanacak olan maddelerin kesecikler içerisinde paketlenmesi ve bu keseciklerin zarının plazma zarıyla kaynaşması işlemidir (bakınız Şekil 6.18B). Bu kaynaşma, hücrenin dışarıya açıldığı bir delik meydana getirir. Keseciklerin içerikleri, ortama salınır ve kesecik zarı, düzgün bir şekilde plazma zarının yapısına katılır.

Bölüm 5'de ekzositoz ile fagositozla yutulmuş maddelerin işlenmesindeki son basamak olarak –yani, sindirilemeyen maddelerin hücre dışı ortama geri salınması- karşılaştık. Ekzositoz, aralarında pankreastan salgılanan sindirim enzimlerinin, nöronlardan salınan nörotransmitterlerin ve bitki hücre duvarının yapımında kullanılan maddelerin yer aldığı birçok farklı maddenin salgılanmasında da önemlidir. Bu işlemlerle, sonraki bölümlerde karşılaşacaksınız.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 6.3 • Endositoz ve Ekzositoz

## 6.5 ÖZET

**Endositoz ve ekzositoz, büyük partiküllerin ve moleküllerin hücre içerisine ve dışarısına taşınma işlemleridir. Endositoz gerçekleşirken, plazma zarındaki bir reseptör protein aracılık yapabilir.**

- Fagositoz ve pinositoz arasındaki farkı açıklayınız. Bakınız s. 123
- Reseptör-aracılı bir endositoz örneği tanımlayınız. Bakınız s. 123 ve Şekil 6.19

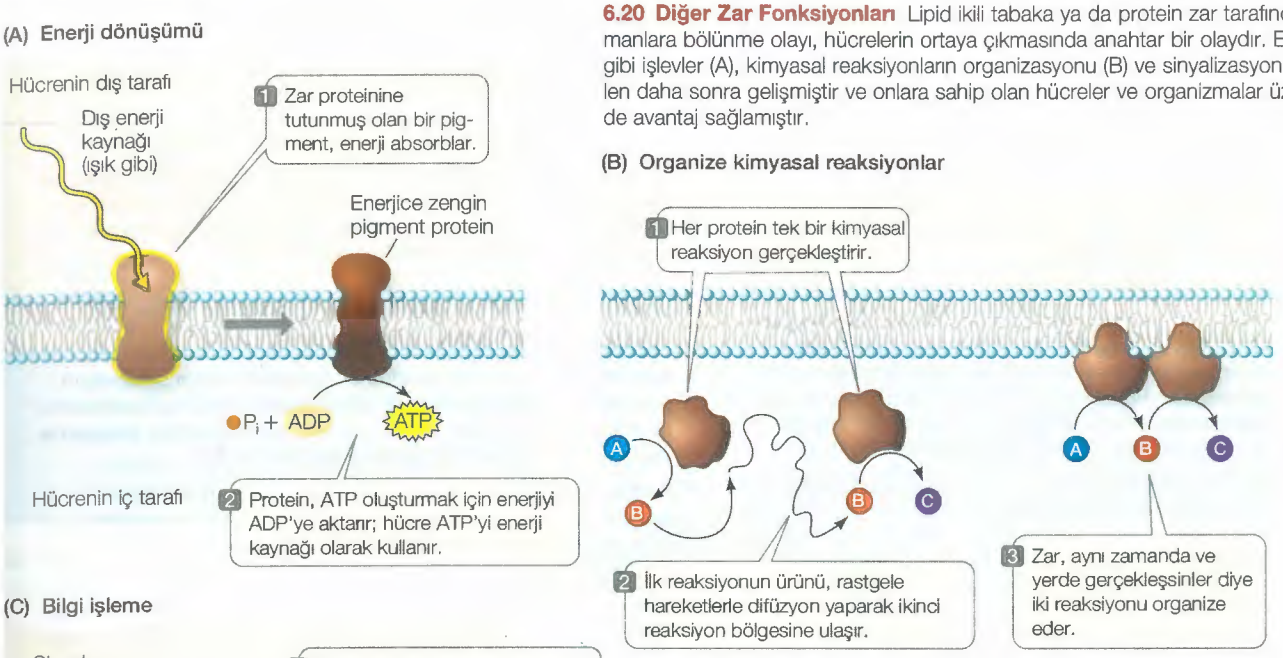
Şimdi, biyolojik zarların yapılarını ve bazı işlevlerini incelemiş durumdayız. Plazma zarı yüzeyindeki makromoleküllerin, doku ve organlar oluşabilsin diye hücrelerin diğer hücreleri tanıması ve onlara yapışmasına nasıl izin verdiğini gördük. Biz aynı zamanda zarların, küçük ve büyük moleküllerin trafiğini seçici olarak nasıl düzenlediğini ve LDL molekülleri gibi büyük moleküllerin hücreler tarafından nasıl alınabilindiğini de gördük. Bunlar önemli işlevlerdir; fakat onlar biyolojik zarların tek işlevi değildir.

## 6.6 Zarların Diğer Bazı İşlevleri Nelerdir?

Nöronlar ve kas hücreleri gibi belirli hücre tiplerinin plazma zarları, iyonlar tarafından taşınan elektriksel yüklere cevap verir. Bu zarlar, böylece, elektriksel olarak uyarılabilir ve bu uyarılma onlara önemli özellikler verir. Örneğin nöronlardaki plazma zarı, sinir impulslarını hücrenin bir ucundan diğer ucuna iletir. Kas hücrelerindeki elektriksel uyarılar, kasın kasılmasıyla sonuçlanır.

Zarlarla ilişkili diğer özellikler ve aktiviteler, takip eden bölümlerde tartışılmıştır. Evrimsel süreç boyunca bu aktiviteler, hücrelerin, dokuların ve canlıların özelleşmesi için zorunludur. Bu aktivitelerin üçü, özellikle önemlidir:

- *Bazı organel zarları enerji dönüştürülmesine yardım eder* (**Şekil 6.20A**). Örneğin, mitokondrilerin iç zarı, yakıt moleküllerinin enerjisinin ATP'deki fosfat bağları enerjisine dönüştürülmesine yardım eder. Kloroplastların tilakoid zarları, ışık enerjisinin kimyasal bağ enerjisine dönüştürülmesi olayına katılır. Çoğu ökaryotik organizma için yaşamsal öneme sahip olan bu önemli süreçler, ayrıntılı olarak Bölüm 9 ve 10'da tartışılmıştır.
- *Bazı zar proteinleri, kimyasal reaksiyonları organize eder*. Çoğunlukla, bir hücresel süreç, bir seri enzim-katalizli reaksiyona bağlıdır; bu süreçte, bir reaksiyonun ürünleri bir




**6.20 Diğer Zar Fonksiyonları** Lipid ikili tabaka ya da protein zar tarafından kompartımanlara bölünme olayı, hücrelerin ortaya çıkmasında anahtar bir olaydır. Enerji dönüşümü gibi işlevler (A), kimyasal reaksiyonların organizasyonu (B) ve sinyalizasyon (C), muhtemelen daha sonra gelişmiştir ve onlara sahip olan hücreler ve organizmalar üzerinde seçilimde avantaj sağlamıştır.

sonrakinin substratı olarak hizmet eder. Meydana gelen böyle bir reaksiyon seri için, gerekli olan moleküllerin tümü, bir araya gelmelidir. Bir çözeltideki reaksiyona giren maddeler ve enzim molekülleri, rastgele dağılım gösterir ve onların arasındaki çarpışmalar rastgeledir. Bu çarpışmalar, kimyasal reaksiyonların meydana gelmesi için gerekli olduğundan tam bir kimyasal reaksiyon serisi, bir çözelti içerisinde çok yavaş gerçekleşebilir. Bununla birlikte, eğer farklı enzimler sırayla zara bağlanırsa, bir reaksiyonun ürünü, bir sonraki reaksiyon için gerekli olan enzimin yakınına salınabilir. Böyle bir "montaj bandı", reaksiyonların hızlı ve etkili biçimde ilerlemesine izin verir (**Şekil 6.20B**).

- *Bazı zar proteinleri, bilgiyi işler.* Şimdiye kadar görmüş olduğumuz gibi biyolojik zarlar, integral zar proteinlerine ya da ortamdaki özgül maddelere bağlanabilen kendisine tutunmuş karbonhidratlara sahip olabilir. Özgül bir ligand, bir hücreye girmeksizin bir reseptöre bağlanabilir ve bir hücrenin işlevini başlatmak, değiştirmek ya da durdurmak için bir sinyal olarak hizmet eder (**Şekil 6.20C**). Bilgi işlenmesinin bu tipinde, bağlanmadaki özgüllük zorunlu olarak gereklidir.

LDL reseptör proteininin, tanınma, LDL'nin endositozu ve kolesterolün taşınmasındaki bilgilendirici rolünü gördük. Başka bir örnek, insülin gibi bir hormonun bir hedef hücredeki özgül reseptörlere bağlanmasıdır. İnsülin, bir karaciğer hücresi üzerindeki reseptörlere bağlandığı zaman, glukozun alınmasına yol açar. Bölüm 7'de zar proteinlerinin bilgi işlemedeki rolüne ilişkin diğer birçok örnek vardır.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 6.1 Bir Biyolojik Zarın Yapısı Nasıldır?

- Biyolojik zarlar lipitler, proteinler ve karbonhidratlardan oluşmuştur. Zar yapısına ilişkin sıvı mozaik model, zarın fosfolipid ikili tabakaya sahip olduğunu ve bu tabak içerisinde proteinlerin hareket edebildiklerini ifade eder. **BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 6.1**
- Bir zarın iki yaprakçığı, farklı fosfolipid bileşimleri, sergiledikleri **integral zar proteini** ve **çevresel zar proteini** domainlerinden dolayı farklı özelliklere sahip olabilir. **Transmembran proteinleri** adı verilen bazı proteinler zarı kat eder. **İnceleyiniz Şekil 6.1**
- **Glikoproteinlerdeki** proteinlere ya da **glikolipidlerdeki** fosfolipidlere tutunmuş olan karbonhidratlar, plazma zarının dış yüzeyinden dışarıya doğru uzanır ve tanınma sinyalleri olarak işlev görür.
- Zarlar statik yapılar değildir; fakat sürekli olarak oluşurlar, değiştirilirler ve yıkılırlar.

## 6.2 Plazma Zarı, Hücrelerin Birbirlerine Tutunmasında ve Birbirlerini Tanımasında Nasıl Rol Oynar?

- Hücreleri doku şeklinde bir araya getirmek için onların birbirlerini tanıması ve birbirlerine yapışması gerekir. **Hücre tanınması** ve **hücre adezyonu**, hücre yüzeyinden dışarıya doğru uzanan integral zar proteinlerine bağlıdır. Bağlanma, iki hücrenin aynı proteinleri arasında (**homotipik**) ya da farklı proteinleri arasında (**heterotipik**) olabilir. **İnceleyiniz Şekil 6.6**
- Hücre bağlantıları, komşu hücreleri birbirine bağlar. **Sıkı bağlantılar**, hücreler arasındaki hücreler arası boşluktan moleküllerin geçmesini önler; ve zar proteinlerinin hücre yüzeyindeki göçünü kısıtlar. **Desmozomlar**, hücrelerin birbirine sıkıca bağlanmasına neden olur. **Neksuslar**, komşu hücreler arasındaki iletişim için kanallar sağlar. **İnceleyiniz Şekil 6.7, WEB AKTİVİTESİ 6.2**
- **İntegrinler**, hayvan hücrelerinin hücre dışı matrikse tutunmasına aracılık eder. **İnceleyiniz Şekil 6.8**

## 6.3 Zardaki Taşıma Olayında Pasif Süreçler Nelerdir?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 6.1**

- Zarlar, **seçici geçirgenlik** gösterirler ve kendilerinden hangi maddelerin geçeceğini düzenlerler.
- Bir madde, iki süreçten birisiyle zardan pasif olarak difüzyon yapabilir: fosfolipid ikili tabakadan **basit difüzyon** veya bir **kanal** ya da **taşıyıcı protein** aracılığıyla **kolaylaştırılmış difüzyon**.
- Çözünen madde, zardan difüzyon yaparken daha büyük konsantrasyona sahip olduğu bölgeden daha düşük konsantrasyona sahip olduğu bölgeye geçer. Zarın her iki tarafındaki çözünen konsantrasyonu, zaman içerisinde artık net bir değişiklik göstermezse, dengeye ulaşılmış demektir. **İnceleyiniz Şekil 6.9**
- **Osmoz** olayında su, yüksek su konsantrasyonunun olduğu bölgeden düşük su konsantrasyonu olduğu bölgeye difüzyon yapar.
- Çoğu hücre, **izotonik** ortamda bulunur; bu durumda plazma zarının her iki tarafındaki çözünen konsantrasyonları eşittir. Eğer hücreyi çevreleyen çözelti, hücrenin iç kısmına göre **hipotonik** ise hücreye, hücreden ayrılandan daha fazla su girer. Bu olay, bitki hücrelerinde **turgor basıncına** yol açar. **Hipertonik** çözeltide ise, hücreye girenden daha fazla su hücreyi terk eder. **İnceleyiniz Şekil 6.10**
- **İyon kanalları**, iyonların zarlardan kolaylaştırılmış difüzyonunun hızlı gerçekleşmesine izin veren zar proteinleridir. **Kapılı kanallar**, belirli koşullar ya da kimyasallar tarafından açılıp kapatılabilirler. Kanalların açılması ya da kapanmasının yanı sıra yüklü moleküllerin asimetrik dağılım göstermeleri, zarın farklı taraflarında bir **elektrokimyasal gradiente** neden olur. **İnceleyiniz Şekil 6.11**
- **Akuaporinler** su kanallarıdır. **İnceleyiniz Şekil 6.13**
- **Taşıyıcı proteinler**, şekerler ve amino asitler gibi polar moleküllere bağlanır ve onları zardan taşır. Kolaylaştırılmış difüzyonun bu tipinin maksimum hızı, zardaki taşıyıcı proteinlerin sayısı tarafından sınırlanır. **İnceleyiniz Şekil 6.14**

## 6.4 Zardaki Taşıma Olayında Aktif Süreçler Nelerdir?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 6.2**

- **Aktif taşıma**, zarlardan maddeleri kendilerinin konsantrasyon gradientlerine karşı geçirmek için kimyasal enerji kullanılmasına gereksinim duyar. Aktif taşıma proteinleri, **uniporter**, **simporter** ya da **antiporter** olabilir. **İnceleyiniz Şekil 6.15**
- **Primer aktif taşımada**, hücrenin içerisine ya da dışarısına iyonları taşımak için kullanılan enerji ATP'nin hidrolizinden elde edilir. **Sodyum-potasyum pompası**, önemli bir örnektir. **İnceleyiniz Şekil 6.16**
- **Sekonder aktif taşıma**, bir maddenin konsantrasyon gradiyentinin aşağı yönünde gerçekleşen pasif hareketini başka bir maddenin konsantrasyon gradiyentine karşı yönünde gerçekleşen hareketiyle eşleştirir. ATP'den elde edilen enerji, ilk maddenin hareketiyle sonuçlanan konsantrasyon gradiyentini tesis etmede dolaylı olarak kullanılır. **İnceleyiniz Şekil 6.17**

## 6.5 Büyük Moleküller Hücreye Nasıl Girer ve Hücreyi Nasıl Terk Eder?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 6.3**

- **Endositoz**, plazma zarının içeriye doğru çökmesi ve keseciklerin oluşturulması yoluyla ökaryotik hücre içerisine makromoleküllerin, büyük partiküllerin ve küçük hücrelerin alınmasıdır. **Fagositoz** ve **pinositoz**, endositozun çeşitleridir. **İnceleyiniz Şekil 6.18A**
- **Reseptör-aracılı endositozda** plazma zarındaki bir özgül **reseptör protein**, belirli bir makromoleküle bağlanır.
- **Ekzositozda,** kesecikler plazma zarı ile kaynaştığında kesecikler içerisindeki maddeler hücreden salgılanır. **İnceleyiniz Şekil 6.18B**

## 6.6 Zarların Diğer Bazı İşlevleri Nelerdir?

- Zarlar, enerji dönüşümleri için, kimyasal reaksiyonların organizasyonu için, hücrelerin birbirini tanıması ve hücre dışı sinyallerin başlangıç işlemleri için alanlar olarak işlev görür. **İnceleyiniz Şekil 6.20**

## DENEME TESTİ

1. Zar fosfolipidleri hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Onlar ikili tabaka oluşturmak üzere bir araya gelmiştir.
   *b.* Onlar, hidrofobik "kuyruklara" sahiptir.
   *c.* Onlar hidrofilik "başlara" sahiptir.
   *d.* Onlar, zara akışkanlık verir.
   *e.* Onlar, zarın bir tarafından diğerine takla atarak gidebilir.
2. Bir hormon molekülü plazma zarı üzerindeki özgül bir proteine bağlandığı zaman, onun bağlandığı proteine ne ad verilir?
   *a.* Ligand.
   *b.* Klatrin.
   *c.* Reseptör protein.
   *d.* Hidrofobik protein.
   *e.* Hücre adezyon molekülü.
3. Zar proteinleri hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Onların hepsi zarın bir tarafından diğer tarafına uzanır.
   *b.* Bazıları iyonların zardan geçmesi için onlara kanal olarak hizmet eder.
   *c.* Çoğu, zar içerisinde yanlara doğru göç edebilir.
   *d.* Onların zar içerisindeki konumları, onların üçüncül yapısı tarafından belirlenir.
   *e.* Bazıları fotosentezde rol oynar.

4. Zar karbonhidratları hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Bazıları proteinlere bağlanır.
   *b.* Bazıları lipitlere bağlanır.
   *c.* Onlar Golgi aygıtında proteinlere eklenir.
   *d.* Çok az çeşitlilik gösterirler.
   *e.* Hücrelerin yüzeyinde tanıma reaksiyonlarında önemlidirler.
5. Hayvan hücresi bağlantıları hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Sıkı bağlantılar, hücreler arasındaki molekül geçişlerine karşı engeldir.
   *b.* Desmozomlar, hücrelerin birbirine sıkıca bağlanmasına izin verir.
   *c.* Neksuslar, komşu hücreler arasındaki iletişimi engeller.
   *d.* Konneksonlar proteinden yapılmıştır.
   *e.* Desmozomlarla ilişkili olan lifler, proteinden yapılmıştır.
6. Siz transferrin proteininin hücrelere nasıl girdiğini çalışıyorsunuz. Transferrini almış olan hücreleri incelediğiniz zaman, hücrenin içerisinde klatrin-kaplı keseciklerin olduğunu buldunuz. Öyleyse, transferrinin hücre içerisine alınmasına ilişkin en olası mekanizma aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Kolaylaştırılmış difüzyon.
   *b.* Bir antiporter.
   *c.* Reseptör-aracılı endositoz.
   *d.* Neksuslar.
   *e.* İyon kanalları.
7. İyon kanalları hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Onlar, zarda por oluştururlar.
   *b.* Onlar, proteindir.
   *c.* Tüm iyonlar, aynı tip kanallardan geçer.
   *d.* Onların geçişi yüksek konsantrasyonlu bölgeden düşük konsantrasyonlu bölgeye doğrudur.
   *e.* Onlardan geçiş basit difüzyonla olur.
8. Kolaylaştırılmış difüzyon ve aktif taşıma olaylarının her ikisi de,
   *a.* ATP'ye gereksinim duyar.
   *b.* taşıyıcı ya da kanal olarak proteinlerin kullanılmasına gereksinim duyar.
   *c.* çözünenleri sadece tek yönde taşırlar.
   *d.* konsantrasyon gradienti arttıkça herhangi bir sınır olmaksızın artış gösterir.
   *e.* çözünenin lipitler içerisindeki çözünürlüğüne bağlıdır.
9. Primer ve sekonder aktif taşıma olaylarının her ikisi de,
   *a.* ATP üretir.
   *b.* $Na^+$ iyonlarının pasif hareketine dayanır.
   *c.* glukoz moleküllerinin pasif hareketlerini içerir.
   *d.* ATP'yi doğrudan kullanır.
   *e.* çözünen maddeleri konsantrasyon gradiyentine karşı taşıyabilir.
10. Osmoz hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
    *a.* Difüzyon kurallarına uyar.
    *b.* Hayvan dokularında, eğer hücreler çevreye göre hipertonikse su hücreye girer.
    *c.* Kırmızı kan hücreleri, hücreye göre hipotonik olan bir plazma içerisinde tutulmalıdır.
    *d.* Özdeş çözünen konsantrasyonlarına sahip olan iki hücre, birbiriyle izotoniktir.
    *e.* Çözünen konsantrasyonu, osmozda esas faktördür.

## TARTIŞMA

1. Kas fonksiyonu, konsatrasyon gradiyentine karşı olmak üzere bir hücre içi kompartımanına kalsiyum iyonlarının ($Ca^+$) pompalanmasını gerektirir. Bu olayın gerçekleşmesi için hangi tipte moleküller gereklidir?
2. Kısım 27.5'de hücre duvarlarında camsı kompleks yapılara sahip olan diyatomlar tanımlanmıştır (bakınız Şekil 27.7B). Bu yapılar Golgi aygıtı içerisinde oluşur. Bu yapılar zarı geçmeden hücre duvarına nasıl ulaşır?
3. Tatlısularda yaşayan organizmalar, hemen hemen her zaman kendi ortamlarına göre hipertoniktir. Bu hangi yönlerden ciddi bir problemdir? Bazı organizmalar bu problem ile nasıl başa çıkar?
4. Özgül olmayan endositoz ve reseptör-aracılı endositozu karşılaştırın.
5. Fosfolipid zarın ortaya çıkması, hücrelerin orijini için önemlidir. Hücrelerin çok iyi gelişmesine izin vermiş olabilen zar özelliklerini zarı olmayan molekül yığınlarıyla karşılaştırınız.

## EK ARAŞTIRMA

Normal akciğer hücresi kanser hücresi haline geldiği zaman, plazma zarı özelliklerinde bazı önemli değişiklikler vardır. Aşağıdaki olayları nasıl araştırırdınız? (*a*) Kanser hücresi zarı daha sıvıdır, lipid ve proteinden oluşmuş zarda difüzyon daha hızlı gerçekleşmektedir. (*b*) Kanser hücresi, hücre adezyon özelliklerini değiştirmiştir ve kanser hücrelerine ilave olarak diğer dokulara bağlanma özelliği değişmiştir.

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Akuaporinler Suya Karşı Zar Geçirgenliğini Artırır** Şekil 6.13'deki bu uygulamalı egzersize dayanarak Agre ve meslektaşının hücrenin hipotonik ortama konduğu zaman hızla su almasıyla sonuçlanan akuaporin ifade edilmesini göstermek için yumurta hücresini nasıl kullandığını inceleyeceksiniz. Onların deney dizaynını ve verilerini analiz ederek, bu model hücre sisteminin ve kontrol deneylerinin bir su kanalı olarak akuaporinin önemli rolünü nasıl onayladığını göreceksiniz.

# 7 Hücre Sinyalizasyonu ve İletişim

## Aşk Sinyalleri

Tarla fareleri (*Microtus ochrogaster*), ılıman iklimlerde yaşayan ve tarlalarda tüneller açan küçük kemirgenlerdir. Bir erkek tarla faresi bir dişi bireyle karşılaştığı zaman ardından çiftleşme gelir. Çiftleşmeden sonra (bu olay, bir gün gibi uzun zaman alabilir), çiftler birlikte kalırlar ve bir yuva inşa ederek birlikte yavru üretirler. İki tarla faresi, birbirlerine öylesine sıkı bağlanırlar ki yaşamları boyunca birlikte kalırlar. Tarla farelerine yakın akraba olan dağ faresinin (*M. montanus*) davranışları, buna zıt olup bu fareler çok uzak olmayan tepelerde yaşarlar. Bu fare türünde çiftleşme çabuk gerçekleşir ve çiftleşmenin ardından çiftler birbirinden ayrılırlar. Erkek fare, çiftleşecek yeni çiftler arar ve dişi fareler ise, yavrularını doğurduktan kısa bir süre sonra yavruları terk eder.

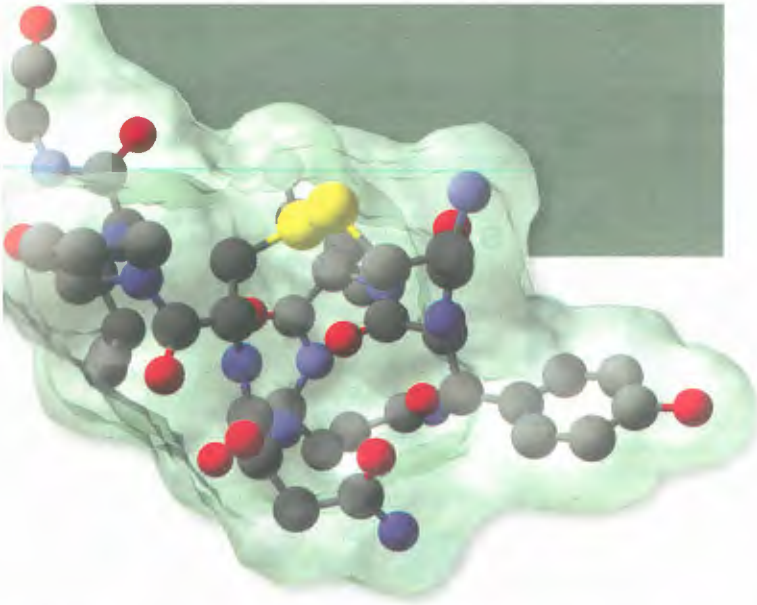
Bu çarpıcı biçimdeki davranış farklılıkları için açıklama, bu iki türün beyinlerinde yatmaktadır. Nörolog Thomas Insel ve onun çalışma arkadaşları, tarla farelerinin çiftleşme sırasında geçirdikleri saatler boyunca onların beyinlerinin 9 amino asitlik bir peptid salgıladığını buldu. Dişilerdeki bu peptid, oksitosindir; erkeklerde ise vazopressindir. Bu peptid, kan dolaşımında dolaştırılır ve vücuttaki tüm dokulara ulaşır; fakat o sadece birkaç hücre tipine bağlanır. Bu hücreler, reseptör adı verilen yüzey proteinlerine sahiptirler ve reseptörler, bir anahtarın kilide sokulması gibi, spesifik olarak peptidi bağlarlar.

Peptid ve reseptör etkileşimi, plazma zarında yer alan reseptörün biçiminde değişikliğe yol açar. Bu değişiklik, sitoplazma içerisinde, sinyal iletim yolu denen bir seri olayı başlatır. Böyle bir yol, çok farklı hücresel cevaba neden olabilir; fakat bu durumda, dikkate değer değişiklik davranıştadır. Tarla farelerinde oksitosin ve vazopressin için reseptörler, bağlılık ve yavru bakımı gibi davranışlardan sorumlu olan beyin bölgelerinde çok yoğundur. Dağ farelerinde, daha az sayıda reseptör vardır ve sonuç olarak, daha az çiftleşme sonrası davranışa sahiptirler.

Peptidler, reseptörler ve davranış arasındaki neden sonuç ilişkileri, deneysel olarak belirlenmiştir. Örneğin, çiftleşmeden önce oksitosini engelleyen bir molekül enjekte edilen dişi tarla faresi, erkek bireye bağlanmaz. Ayrıca, oksitosin enjekte edilmiş bir dişi tarla faresi, çiftleşmeksizin bile erkek bireye bağlanacaktır. Erkeklerdeki vazopressinle yapılan deneyler, benzer sonuçlar verir. Dahası, tarla farelerini ifade etmesi için genetik olarak maniple edilmiş rastgele çiftleşen farelerde, vazopressin reseptörlerinin miktarları, tarla faresi erkekleri gibi davranış göstermesine yetecek kadar gelişir. Bu deneyler oksitosin ve vazopressinin, farelerde bağlanma ve ba-



**Fareler** Tarla fareleri, çiftleşmeden sonra kapsamlı bir bağlanma davranışı sergilerler. Bu davranışlara, hücreler arası sinyaller olarak iş gören peptitler aracılık eder.



**Oksitosin** Dokuz amino asitlik bu peptid, çiftleşme sonrası davranışlar için bir sinyal olarak işlev görür.

kım davranışlarını teşvik ettiğini göstermektedir. Bu, insanlar için de doğru olabilir mi?

Nöroekonomist Paul zaks, öyle düşünür. O, gönüllü insanlarla deney yaptı ve onlardan yabancı birisiyle fon "yatırımı" yapmaları istendi. Oksitosin içeren burun spreyi verilen bir grup yatırımcı, boş sprey verilen gruba göre yabancıya daha fazla güvendi (ve daha fazla fon yatırımı yaptı). Onun için oksitosin sinyalizasyon yolu, insan davranışlarında da önemlidir.

Her hangi bir sinyal molekülüne hücrenin cevabı, sırasıyla üç basamakta gerçekleşir. İlk olarak sinyal, hücredeki bir reseptöre bağlanır; bu reseptör çoğunlukla plazma zarının dış tarafındaki yüzeyinde bulunur. İkinci olarak, sinyalin bağlanması mesajı hücreye taşır. Üçüncü olarak, hücre, sinyale cevap olarak aktivitesini değiştirir. Ve bu olay, çok hücreli organizmalarda organizmanın fonksiyonlarında değişikliklere yol açar.

**BU BÖLÜMDE** İlk olarak hücreleri etkileyen sinyal tiplerini tanımlayacağız. Bunlar, diğer hücreler tarafından üretilen kimyasalları, vücut dışından gelen maddeleri ve ışık gibi fiziksel ve çevresel faktörleri içerir. Ondan sonra, bir sinyalin sadece o sinyali tanıyan özgül reseptörlere sahip olan hücreleri nasıl etkilediklerini göstereceğiz. Daha sonra, sinyal iletimini tanımlayacağız; bu olayda reseptör, sinyali, kabul eden hücreye ileterek hücrenin fonksiyonunda bir değişikliğe yol açar.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


**7.1** Sinyaller Nelerdir ve Sinyallere Hücreler Nasıl Cevap Verirler?

**7.2** Sinyal Reseptörleri Bir Hücresel Cevabı Nasıl Başlatır?

**7.3** Hücrede Bir Sinyale Cevap Nasıl Dönüştürülür?

**7.4** Hücreler Sinyallere Cevapta Nasıl Değişiklik Gösterir?

**7.5** Hücreler Doğrudan Nasıl İletişim Kurar?


## 7.1 Sinyaller Nelerdir ve Sinyallere Hücreler Nasıl Cevap Verirler?

Prokaryotik ve ökaryotik hücrelerin her ikisi de çevrelerinden gelen bilgileri işler. Bu bilgi, siz bu kitabı okurken gözlerinize ulaşan ışık gibi fiziksel uyarı şeklinde olabilir veya bakteri gelişme ortamındaki laktoz gibi bir hücrenin içerisinde yüzdüğü kimyasallar şeklinde olabilir. Bu bilgi, çiftleşmek için karanlıkta bir eş arayan dişi güve kelebeğinin kokusu gibi organizmanın dışından gelebilir ya da organizma içerisindeki komşu hücrelerden gelebilir; örneğin kalpte olduğu gibi, binlerce kalp kası hücresi, birbirlerine iletilen sinyaller sayesinde birlikte kasılır.

Elbette ki bir sinyalin sadece varlığı, hücrenin ona cevap vereceği anlamına gelmez, çalışırken çevrenizdeki her görüntüye yakın ilgi göstermediğiniz gibi. Hücrenin bir sinyale cevap vermesi için onu saptayabilecek bir reseptöre sahip olması gerekir. Bu kısım, bazı hücresel sinyal çeşitlerinin örneklerini ve *sinyal iletiminin* bir modelini sunmaktadır. Bir **sinyal iletim yolu**, bir hücrenin sinyale cevap vermesine yol açan moleküler olayların ve kimyasal reaksiyonların sırasıdır. Bu kısımda sinyalleri tartıştıktan sonra, onların reseptörlerini Kısım 7.2'de ele alacağız.

### Hücreler sinyalleri fiziksel ortamdan ve diğer hücrelerden alır

Fiziksel çevre sinyallerle doludur. Bizim duyu organlarımız bizim, ışığa, kokulara ve tatlara (kimyasal sinyaller), sıcaklığa, dokunmaya ve sese cevap vermemize izin verir. Bakteriler ve protistler, kendi ortamlarındaki küçük kimyasal değişikliklere cevap verebilirler. Bitkiler, enerji kaynağı olduğu kadar bir sinyal olarak da ışığa cevap verir. Bir bitkinin yüzeyine ulaşan ışığın miktarı ve dalga boyları, gündüzden geceye ve doğrudan güneş ışığına karşı gölgede olmak bakımından farklıdır. Bu varyasyonlar, bitki büyümesini ve üremesini etkileyen sinyaller olarak iş görür. Bazı bitkiler, aynı zamanda sıcaklığa cevap verir: hava soğuduğu zaman soğuğa karşı hoşgörülü olmak suretiyle ya da çiçeklenmeyi hızlandırarak cevap verebilirler.

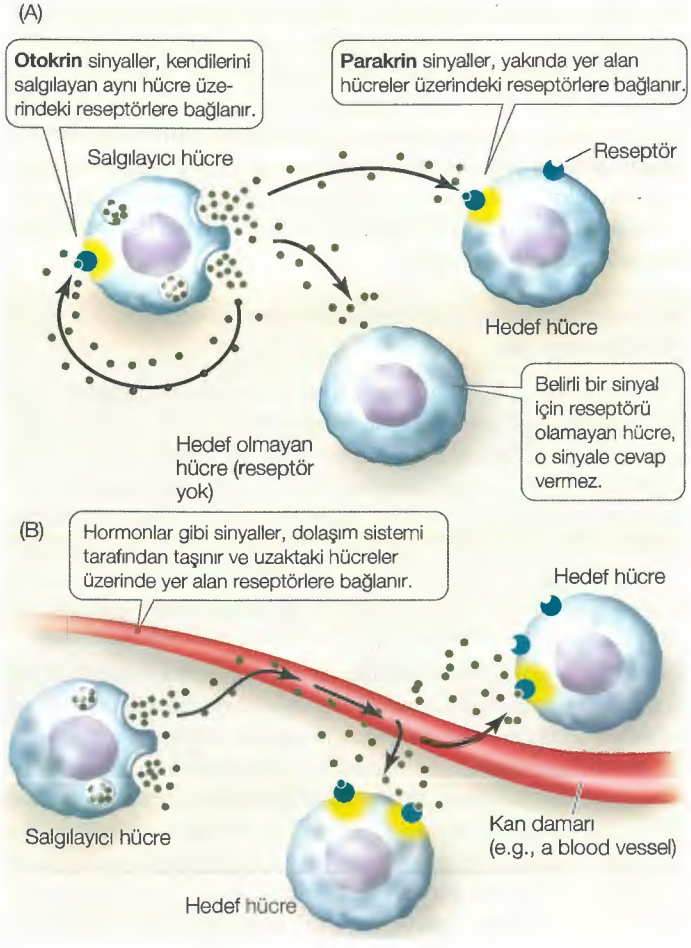
Bir hücre, büyük çok hücreli bir organizmanın iç kısmında derinlerde yer alıyorsa, dış ortamdan oldukça uzak olacaktır. Böyle bir hücrenin çevresi, diğer hücrelerden ve hücre dışı sıvılardan oluşur. Hücre, hücre dışı sıvıdan besin maddelerini alır ve atıklarını bu sıvıya verir. Hücreler, aynı zamanda, hücre dışı ortamlarından sinyaller –çoğunlukla kimyasal sinyaller- alırlar. Bu kimyasal sinyallerin çoğu, diğer hücrelerden gelir; fakat onlar, aynı zamanda, sindirim ve solunum sistemleri aracılığıyla çevreden de gelebilir. Ve hücreler, $CO_2$ ve $H^+$ gibi diğer hücrelerin metabolik aktivitelerinden etkilenen be-

lirli kimyasalların hücre dışı konsantrasyonlarındaki değişikliklerine cevap verebilirler.

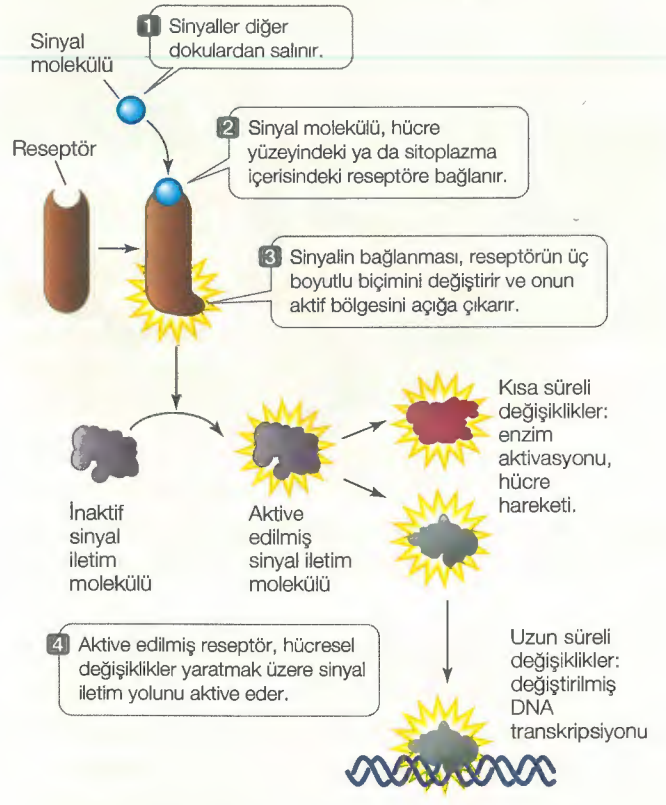
Çok hücreli büyük bir organizmanın içerisinde vücudun kendisi tarafından üretilen kimyasal sinyaller, lokal olarak difüzyonla ya da kan dolaşımı yoluyla hedef hücreye ulaşır. Bu sinyaller, genellikle çok küçük konsantrasyonlardadır ($10^{-10}$ M kadar düşük) (*Molar* konsantrasyonların açıklanması için Bölüm 2'ye bakınız). **Otokrin** sinyaller, difüzyonla yayılırlar ve kendilerini sentezleyen hücreleri etkilerler; örneğin birçok tümör hücresinin kontrolsüz olarak çoğalmasının nedeni, onların kendilerinin ürettikleri bölünme sinyallerinin kendilerini bölünmeye teşvik etmesidir. **Parakrin** sinyaller, difüzyonla yayılır ve yakınındaki hücreleri etkiler; bir örnek, bir sinir hücresi tarafından sentezlenen bir nörotransmitter maddenin, komşu hücreye difüze olması ve onu uyarmasıdır (**Şekil 7.1A**). Hormon adı verilen, uzakta yer alan hücreler üzerinde etkili olan sinyaller, dolaşım sistemiyle taşınırlar (**Şekil 7.1B**).

## Bir sinyal iletim yolu, bir sinyal, bir reseptör ve yanıtları içerir

Bir hücreye iletilen bir sinyalden gelen bilgi için, hedef hücre sinyali kabul etmesi ya da hissetmesi ve ona cevap vermesi gereklidir; cevabın, hücrenin işlevi üzerinde bazı etkilere sahip




**7.1 Kimyasal Sinyalizasyon Sistemleri** (A) Bir sinyal molekülü, kendisini üreten hücre üzerinde etki yapmak üzere difüze olabilir. (B) Birçok sinyal, uzaktaki hücreler üzerinde etkili olur ve organizmanın dolaşım sistemi tarafından taşınmalıdır.




**7.2 Sinyal İletim Yolu** Bu genel iletim yolu, birçok hücre ve durum için ortaktır. Hücre üzerindeki en son etkiler, ya kısa süreli ya uzun süreli moleküler değişikliklerdir; ya da bunların her ikisi de olur.

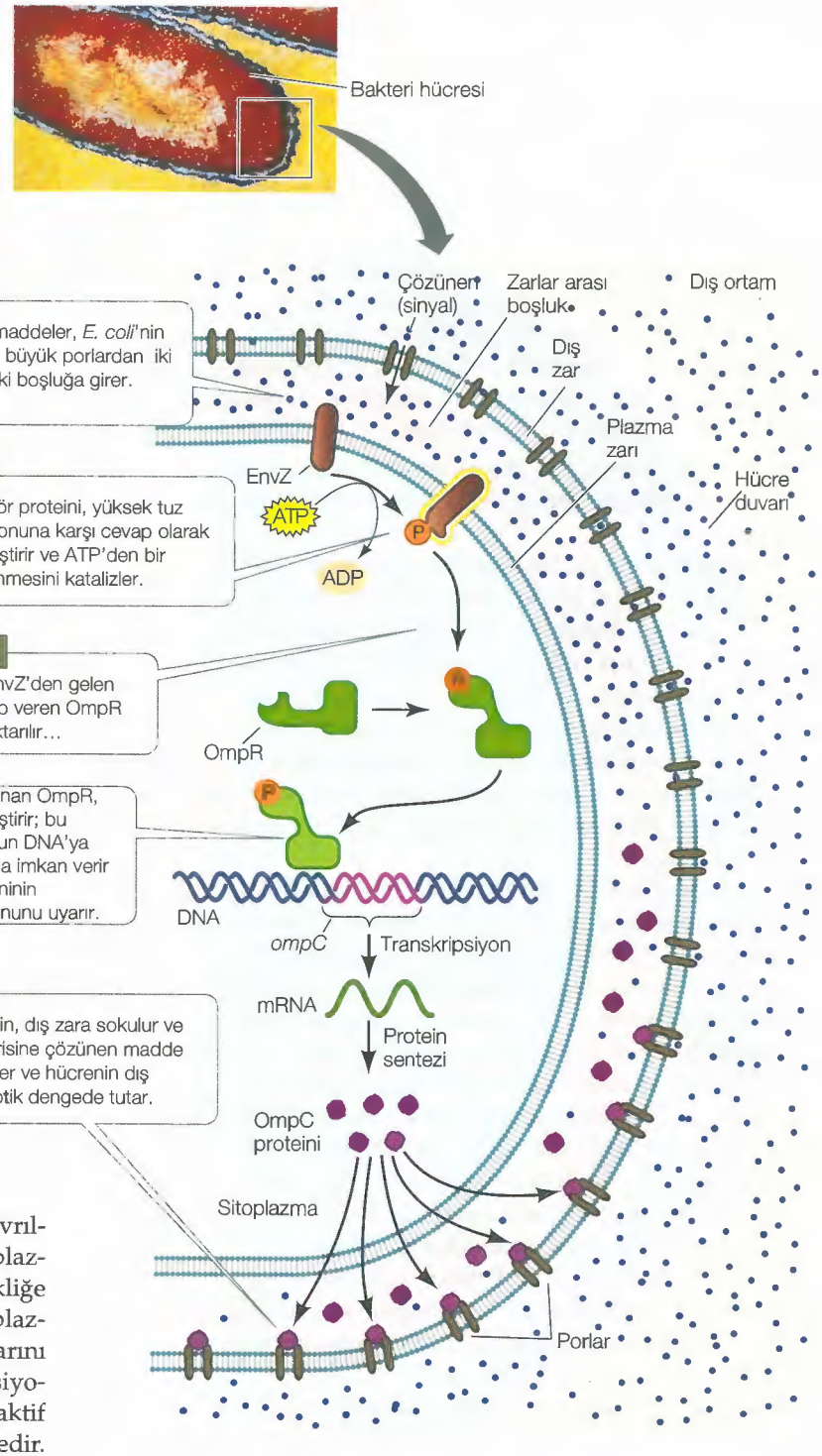
olması gerekir. Çok hücreli organizmalardaki tüm hücreler, kan içerisinde dolaştırılan kimyasal sinyalleri kabul edebilir; örneğin farelerdeki (bu bölümün açılış sayfasına bakınız) oksitosin ve vazopressin gibi peptidler çiftleşmeden sonra kana salınır fakat çoğu vücut hücresi bu sinyallere cevap verme yeteneğine sahip değildir. Sadece gerekli reseptörlere sahip olan hücreler, yanıt verebilir.

Cevapların türleri, sinyale ve hedef hücreye bağlı olarak büyük ölçüde değişir. Sadece birkaç örnek olarak, bir yarayı iyileştirmek için bir deri hücresinin hücre bölünmesini başlatması; bir hücrenin embriyoda bir doku oluşturmak üzere yeni bir alana gitmesi; bir hücrenin besinleri sindirmek için enzim salması; bir bitki hücresinin genişleyebilmesi için hücre duvarındaki polimerleri birlikte tutan bağları gevşetmesi ve gözünüzdeki bir hücrenin okuduğunuz kitap hakkında mesajları beyne göndermesi verilebilir. Bir sinyal iletim yolu, bir sinyal, bir reseptör ve bir yanıt içerir (**Şekil 7.2**).

Şimdi *Escherichia coli* (*E. coli*) bakterisindeki böyle bir iletim yolu örneğine göz atalım. Genel (bakınız Şekil 7.2) ve özelde (**Şekil 7.3**) bu iletim yolunun özelliklerini takip edeceğiz.

**SİNYAL** Bir prokaryotik hücre olan bakteri, çevresindeki değişikliklere karşı çok duyarlıdır. Değişebilen bir şey, hücrenin bulunduğu çevredeki toplam çözünen konsantrasyonudur (osmotik konsantrasyon –bakınız Kısım 6.3). *E. coli* türünün

**7.3 Bir Model Sinyal İletim Yolu** *E. coli* çevresindeki çözünen derişimindeki artışın sinyaline cevap verir. Böyle bir sinyal iletim yolunun temel adımları, tüm canlı organizmalarda meydana gelir.




yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 7.1 • Sinyal İletimi

yaşadığı memelilerin bağırsağında, bakterinin çevresindeki çözünen konsantrasyonu, çoğunlukla, hücrenin içerisindeki çözünen konsantrasyonundan daha yüksektir. Yaşayan hücrelerin hepsinin temel özelliği, iç ortamlarını sabit tutmalarıdır; bu olaya homeostasis adı verilir. Bakteri, bunu yapmak için, bu çevresel sinyali algılamalı ve ona çabucak cevap vermelidir (**Şekil 7.3, basamak 1**). Hücre bunu, sinyal iletim yolunu kullanarak yapar; bu yol iki temel öğe içermektedir: bir reseptör ve bir cevap verici.

**RESEPTÖR** Çözünen konsantrasyonundaki değişiklikler için *E. coli* reseptör proteinine EnvZ adı verilir. EnvZ, bakterinin plazma zarını kat edip, çok sayıda por taşıyan ve hücre duvarıyla bir kompleks oluşturan dış zar ile plazma zarı arasındaki boşluğa uzanır. Hücre dışı ortamda çözünen konsantrasyonu yükseldiği zaman, iki zar arasındaki boşluktaki çözünen konsantrasyonu da yükselir. Sulu çözeltideki bu değişiklik, reseptör proteinin zarlar arası boşluğa doğru uzanan kısmasında konformasyon (onun üç boyutlu biçimi) değişikliğine yol açar.

Zarlar arası domaindeki (*domain*, belirli bir biçimde kıvrılmış amino asit dizisidir) konformasyonal değişiklik, sitoplazma içerisinde uzanan domainde konformasyonal değişikliğe yol açar ve sinyal iletim olaylarını başlatır. EnvZ'nin sitoplazmik domaini, bir *enzim* gibi davranabilir. Daha ayrıntılarını Bölüm 8'de göreceğimiz gibi, enzim, bir kimyasal reaksiyonu büyük ölçüde hızlandıran biyolojik katalizördür; ve aktif merkez, reaksiyonun gerçektende gerçekleştiği bölgededir. EnvZ'deki konformasyonal değişiklik, daha önce proteinin içinde gömülü olan aktif merkezi açığa çıkarır ve EnvZ, bir **protein kinaz** –ATP'den bir fosfat grubunu başka moleküle aktarır- haline gelir. EnvZ, bir fosfat grubunu kendi histidin amino asitlerinden birisine nakleder. Başka bir değişle, EnvZ, kendi kendini *fosforlar* (**Şekil 7.3, basamak 2**).

$$\text{EnvZ} + \text{ATP} \xrightarrow{\text{EnvZ}} \text{EnvZ-P} + \text{ADP}$$

Fosforilasyon proteine ne yapar? Kısım 3.2'de tartışıldığı gibi, proteinler hem hidrofilik bölgelere (protein makromolekülünün dış tarafındaki su ile etkileşime girme eğiliminde olan kısımları) ve hem de hidrofobik bölgelere (makromolekülün iç tarafında bir diğeri ile etkileşime girme eğiliminde olan kısımlar) sahip olabilir. Bu bölgeler, proteine üç boyutlu yapısını

kazandırması bakımından önemlidir. Fosfat grupları, yüklüdür; onun için böyle bir gruba sahip olan amino asit, proteinin dış tarafında kalma eğilimindedir. Böylece fosforilasyon, bir proteinin yükünü değiştirmek suretiyle onun biçiminde ve işlevinde bir değişikliğe yol açar.

**YANITLAYICI Yanıtlayıcı,** bir sinyal iletim yolunun ikinci elemanıdır. Yüklü fosfat gruplarının EnvZ proteininin histidin amino asidine eklenmesi, onun sitoplazmik domaininin kendi biçimini yeniden değiştirmesine neden olur. O, şimdi, OmpR adı verilen ikinci bir proteine bağlanır ve fosfatı ona transfer eder. Bu fosforilasyon ise, OmpR'nin biçimini değiştirir (**Şekil 7.3, basamak 3**). Yanıtlayıcıdaki değişiklik, üç nedenden dolayı sinyalizasyonda anahtar olaydır:

- Hücrenin dışındaki sinyal, şimdi, tamamıyla hücrenin sitoplazması içerisinde uzanan bir proteine *dönüştürülmüştür*.
- Değiştirilmiş olan yanıtlayıcı, *bazı şeyler yapabilir*. Fosforlanmış OmpR durumunda, o "şey", birçok genin ifade edilmesini değiştiren DNA'ya bağlanmaktır; o, özellikle, protein OmpC'nin ifade edilmesini artırır. Bu bağlanma, sinyalizasyon yolunun son evresini başlatır: yani hücre fonksiyonunda bir değişik demek olan sinyalin etkisini.
- Sinyal *büyültülmüştür*. Tek bir enzim, birçok substrat molekülünün dönüştürülmesini katalizleyebildiğinden dolayı, bir tane EnvZ molekülü, birçok OmpR molekülünün yapısını değiştirir.

Fosforlanmış OmpR, *ompc*DNA'ya bağlanan doğru üç-boyutlu yapıya sahiptir ve o genin transkripsiyonunda bir artışa sebep olur. Bu, OmpC proteininin üretimiyle sonuçlanır; bu protein, hücreye, kendi çevresindeki ozmotik konsantrasyondaki artışa cevap verme yeteneği kazandırır (**Şekil 7.3, basamak 4**). Hücrenin dış zarına sokulmuş olan OmpC proteini, orada porları tıkar ve çevreden zarlar arası boşluğa çözünen madde girişini önler. Sonuç olarak, zarlar arası boşluktaki çözünen madde konsantrasyonu düşürülür ve homeostasis yeniden sağlanır. Böylece EnvZ-OmpR sinyal iletim yolu *E. coli* hücresinin, sanki dış ortam normal çözünen konsantrasyonuna sahipmiş gibi işlev görmesine izin verir.

Bu prokaryotik sinyal iletim yolunda vurgulamış olduğumuz elemanların çoğu, aynı zamanda, ökaryotik organizmaların sinyal iletim yollarında da vardır. Bir tipik ökaryotik sinyal iletim yolu, aşağıdaki genel basamaklara sahiptir:

- Bir reseptör protein, bir sinyal ile etkileşim içerisinde olan kendi konformasyonunu değiştirir. Bu reseptör protein, zarda olabilir ya da olmayabilir.
- Reseptör proteindeki bir konformasyon değişikliği, kendi protein kinaz aktivitesini aktive eder; bu, bir fosfat grubunun ATP'den bir hedef proteine aktarılmasıyla sonuçlanır.
- Bu fosforilasyon, yanıtlayıcı proteinin işlevini değiştirir.
- Sinyal büyütülür.
- DNA'ya bağlanan protein, aktive edilir.
- Bir ya da daha fazla sayıda spesifik genin ifade edilmesi etkinleştirilir ya da durdurulur.
- Hücre aktivitesi değiştirilir.

## 7.1 ÖZET

**Hücreler, sürekli olarak dış ortamdan gelen ya da çok hücreli bir organizmanın vücudu içerisinden gelebilen moleküler sinyallere maruz kalır. Bir sinyale cevap vermek için, hücrenin o sinyali saptayan özgül bir reseptöre sahip olması ve bazı hücresel yanıtları aktive etmesi gerekir.**

- Otokrin sinyal, parakrin sinyal ve hormon arasındaki farklılıklar nelerdir? **Bakınız s. 130 ve Şekil 7.1**
- Hücrenin bir sinyale cevap vermesinde yer alan üç öğeyi tanımlayınız. **Bakınız ss. 130-132 ve Şekil 7.2**
- Bu kısmın kapanışında tanımlanan sinyal iletim elemanları nelerdir?

Bu kısımda tanımlanmış olan sinyal iletim yollarının genel özellikleri, bölüm boyunca ayrıntılı olarak tekrar ele alınacaktır. İlk olarak, sinyal moleküllerine bağlanan reseptörlerin özelliklerini daha yakından inceleyelim.

## 7.2 Sinyal Reseptörleri Bir Hücresel Cevabı Nasıl Başlatır?

Çok hücreli organizmalardaki herhangi bir hücre, birçok sinyalle bombardıman edilmektedir. Ancak, o sadece onların bazılarına cevap verir; çünkü hiçbir hücre tüm sinyaller için reseptör yapmaz. Bir reseptör proteinin bir kimyasal sinyale bağlanması çok çok özel olup zar taşıma proteininin taşıyacağı maddeye bağlanmasıyla hemen hemen aynı şekildedir. Verilen sinyale cevap verecek olan sadece bu hücrelerin özgül reseptörü yapması, bağlanmanın *özgüllüğü*nü garanti altına alır.

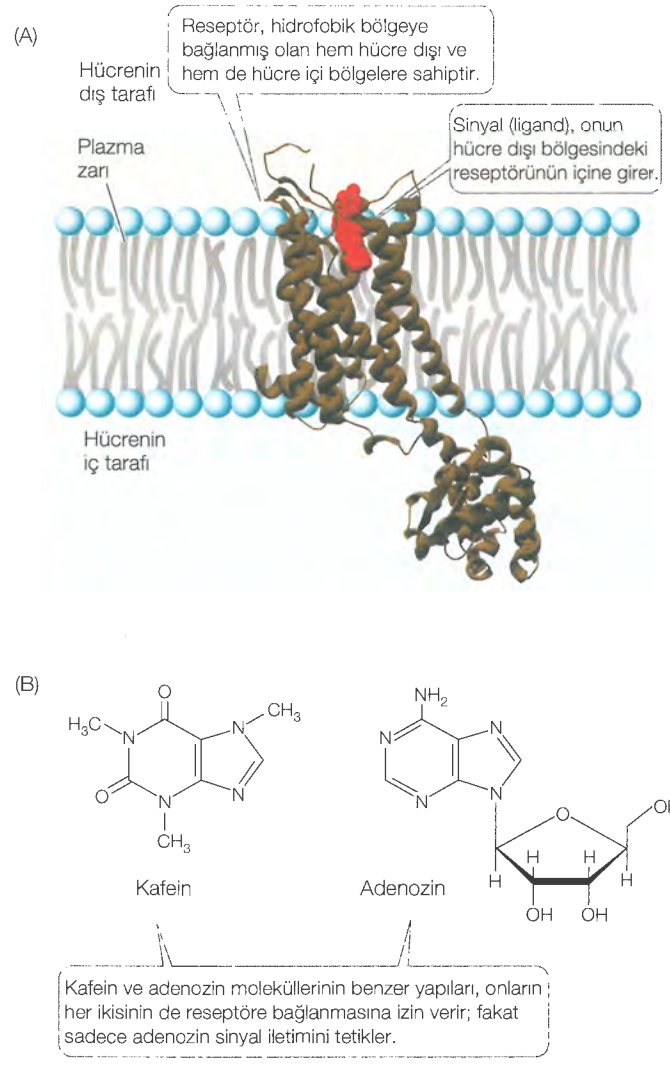
### Reseptörler kendi sinyalleri için özgül bağlanma yerlerine sahiptir

Özgül bir kimyasal sinyal molekülü, kendi protein reseptörü üzerindeki üç boyutlu bölgeye tamtamına uyarak bağlanır (**Şekil 7.4A**). Bu şekilde diğer bir molekül üzerindeki reseptör bölgesine bağlanan moleküle, **ligand** adı verilir. Sinyal oluşturan ligandın bağlanması, reseptör proteinin üç boyutlu biçiminin değişmesine neden olur; ve bu konformasyonal değişiklik bir hücresel cevabı başlatır. Ligand, artık, bu cevaba katkı yapmaz. Hatta, ligand, genellikle faydalı bir ürüne metabolize edilmez; onun rolü, sadece "kapıyı çalmaktır". (Bu, Bölüm 8'de tanımlanmış olan enzim-substrat etkileşimine kesin olarak zıttır. O etkileşimin tüm amacı, substratı bir faydalı ürüne değiştirmektir.)

Reseptörler, kendi ligandlarına kimyadaki *kütle eylem yasasına* göre bağlanırlar:

$$R + L \rightleftharpoons RL$$

Çoğu ligand-reseptör kompleksleri için denge noktası sağ tarafa çok uzak olmasına–yani, bağlanma tercih edilmesine- karşın, bu formül, bağlanmanın tersinir olduğuna işaret etmektedir. Bununla birlikte tersinirlik önemlidir, eğer ligand hiçbir zaman salınmayacak olsaydı, reseptör sürekli olarak uyarılacaktı.




**7.4 A Bir Sinyal ve Onun Reseptörü** (A) Adenozin 2A reseptörü, insan beyninde bulunur ve orada uyarılmayı inhibe etmede işlev görür. (B) Adenozin, reseptör için normal liganttır. Kafein, adenozine benzer yapıya sahiptir ve reseptöre bağlanan bir antagonist olarak etki gösterebilir ve onun normal işlev yapmasını önler.

Normal ligandın yerine bir inhibitör (ya da *antagonist*) de reseptör proteine bağlanabilir. Reseptöre bağlanan hem doğal ve hem de yapay antagonistler vardır. Örneğin, insan davranışını değiştiren birçok madde, beyindeki özgül reseptörlere bağlanarak reseptörlerin özgül ligandlarının bağlanmasını önler. Dünya genelinde en yaygın şekilde tüketilen bir uyarıcı olan kafein bir örnektir. Beyindeki nükleozit adenozin, sinir hücrelerindeki bir reseptöre bağlanan bir ligand olarak davranır ve beyin aktivitelerini (özellikle uyarılmayı) indirgeyen sinyal iletim yolunu başlatır. Kafein, adenozininkine benzer moleküler yapıya sahip olduğundan o da adenozin reseptörüne bağlanır (**Şekil 7.4B**). Fakat bu durumdaki bağlanma, sinyal iletim yolunu başlatmaz. Daha doğrusu o, reseptörü "bağlar" ve adenozinin bağlanmasını önler; böylece sinir hücrelerinin aktivitesine ve uyarılmasına izin verir.

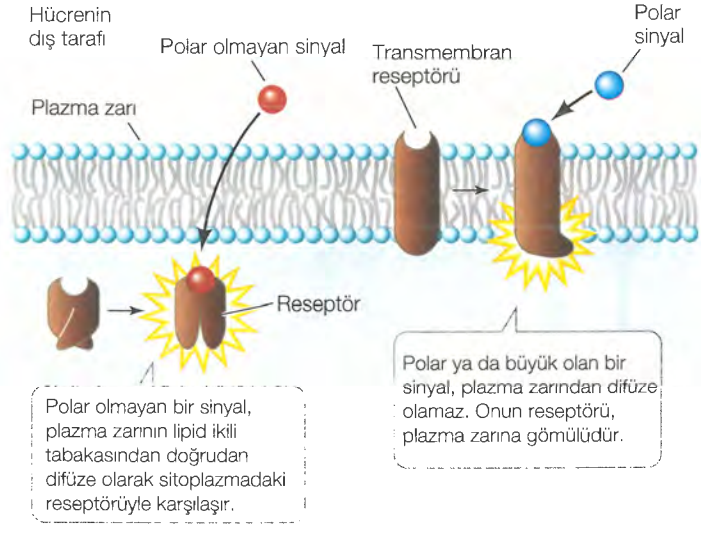
## Reseptörler konumlarına ve işlevlerine göre sınıflandırılabilirler

Ligand sinyallerin kimyası, oldukça değişkendir; fakat zardan difüzyon yapıp yapamadıklarına göre iki gruba ayrılabilirler. Buna karşılık olarak, bir reseptör, büyük ölçüde kendi ligandının özelliğine bağlı olan hücre içerisindeki konumuna göre sınıflandırılabilir (**Şekil 7.5**).

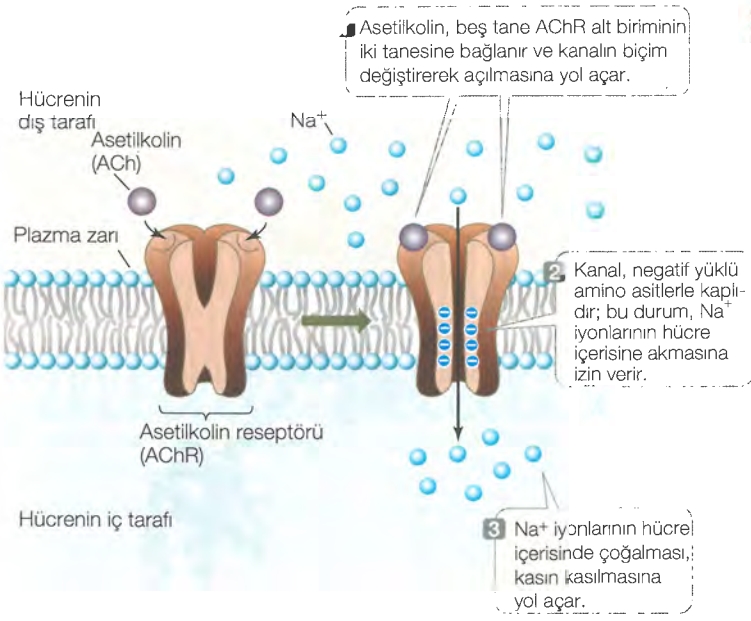
- *Sitoplazmik reseptörler*: Küçük ve polar olmayan ligandlar, plazma zarının polar olamayan fosfolipid ikili tabakasından difüzyon yapabilir ve hücre içerisine girer. Örneğin östrojen, plazma zarından kolayca difüzyon yapabilen yağda çözünebilir bir steroid hormondur; östrojen, sitoplazma içerisindeki bir reseptöre bağlanır.
- *Zar reseptörleri*: Büyük ya da polar olan ligandlar, ikili lipid tabakayı geçemezler. Örneğin insülin, plazma zarını difüzyonla geçemeyen bir protein hormondur; bu hormon, hücre dışına uzanan bir bağlanma domainine sahip olan transmembran reseptörüne bağlanır.

Memeliler ve yüksek organizasyonlu bitkiler gibi kompleks ökaryotlarda, işlevlerine göre gruplandırılmış olan plazma zarı reseptörlerinin çok iyi çalışılmış üç kategorisi vardır: iyon kanalları, protein kinaz reseptörleri ve G protein bağlı reseptörler.

**İYON KANALI RESEPTÖRLERİ** Kısım 6.3'de tanımlandığı gibi, çoğu hücre çeşidinin plazma zarları, $Na^+$, $K^+$, $Ca^{2+}$ ya da $Cl^-$ gibi hücreye giren ya da hücreden çıkan iyonlar için kapılı **iyon kanalları** içerir (bakınız Şekil 6.11). Kapı açılma mekanizması, ligand bağlanan kanal proteininin üç boyutlu biçiminde bir değişikliğin meydana gelmesidir; böylece, bu proteinler reseptör olarak işlev görür. İyon kanalının her tipi, kendi sinyaline sahiptir ve



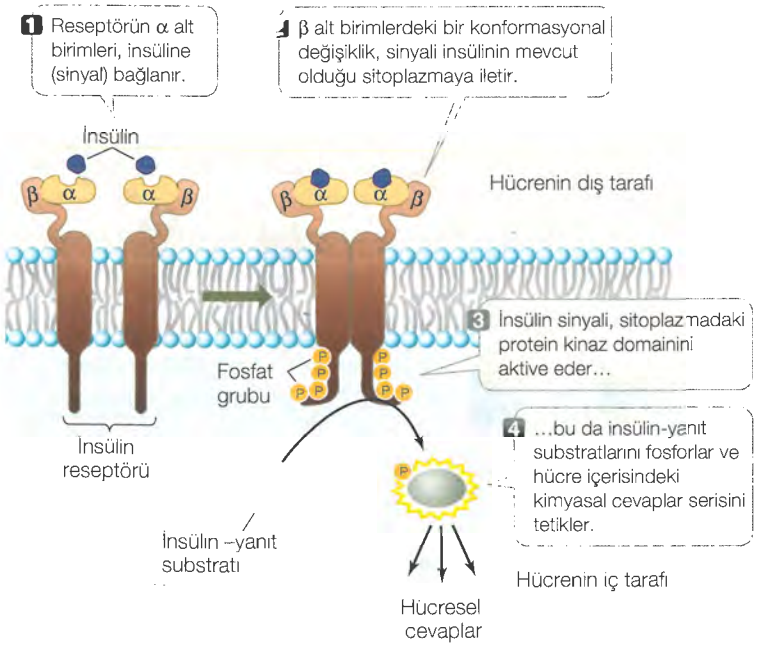

**7.5 Reseptörler İçin İki Yerleşim Yeri** Reseptörler, hücrenin plazma zarında ya da sitoplazmasında konumlanmış olabilir.




**7.6 Kapılı İyon Kanalı** Asetilkolin reseptörü (AChR), sodyum iyonları için ligand-kapılı iyon kanalıdır. Beş tane polipeptid alt biriminden yapılmıştır. Asetilkolin molekülü (ACh), bu alt birimlerden iki tanesine bağlanınca kapı açılır ve $Na^+$ iyonları hücrenin içerisine akar. Bu kanal, zarın polaritesini düzenlemeye yardım eder (bakınız Bölüm 6).

bunlar, ışık, ses, plazma zarının iki tarafı arasındaki elektriksel yük farklılığı gibi duyusal uyarıları ve hormonlar ve nörotransmitterler gibi kimyasal ligandları içerir.

İskelet kası hücrelerinin plazma zarı üzerinde yer alan *asetilkolin reseptörü*, kapılı iyon kanalının bir örneğidir. Bu reseptör protein, bir nörotransmitter –nöronlardan (sinir hücreleri) salınan kimyasal bir sinyal- olan ligand asetilkolini bağlayan bir sodyum kanalıdır (**Şekil 7.6**). Asetilkolinin iki molekülü, reseptöre bağlandığı zaman saniyenin binde biri kadar bir süre için reseptörü açar. Bu süre, hücrenin dışında daha konsantre durumda bulunan $Na^+$ iyonların hücrenin içerisine akın etmesi için yeterlidir ve iyonlar, hem konsantrasyon ve hem de elektriksel potansiyel gradiyentlerine cevap olarak hareket ederler. Hücredeki $Na^+$ konsantrasyonundaki değişiklik, kas kasılmasıyla sonuçlanan bir seri olayı başlatır.




**PROTEİN KİNAZ RESEPTÖRLERİ** *E. coli* bakterisinin EnvZ reseptörü gibi, bazı ökaryotik reseptör proteinleri, aktive edildiklerinde protein kinaz haline gelirler. Onlar, kendilerinin ve/ya da diğer proteinlerin fosforilasyonunu katalizlerler; böylece onların biçimlerini ve dolayısıyla işlevlerini değiştirirler.

İnsülin reseptörü, protein kinaz reseptörünün bir örneğidir. İnsülin, memelilerin pankreasında üretilen bir protein hormondur. Onun reseptörü, iki farklı polipeptid alt biriminin her birinin iki kopyasına sahiptir (**Şekil 7.7**). İnsülin reseptöre bağlandığı zaman, reseptör aktive olur ve hem kendisini ve hem de *insülin cevap substratları* adı verilen belirli sitoplazmik proteinleri aktive eder. Bu proteinler, ondan sonra, aralarında glukoz taşıyıcıların (bakınız Şekil 6.14) plazma zarına sokulmasının da yer aldığı birçok hücresel cevabı başlatabilir.

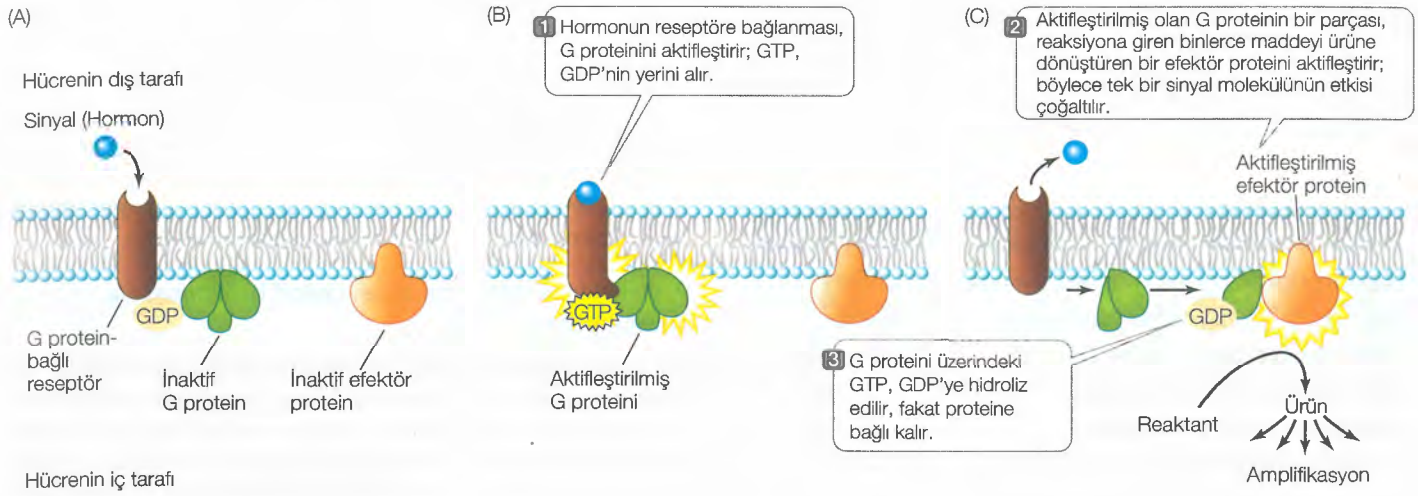
**G PROTEİN-BAĞLI RESEPTÖRLER** Ökaryotik plazma zarı reseptörlerinin üçüncü kategorisi, G protein-bağlı reseptörlerdir; bunlara aynı zamanda yedi transmembran domain reseptörleri olarak adlandırılır. Tanımlamaya yönelik olan bu isim, reseptörlerin çok ilginç bir grubunu tanımlar; onların her biri, yedi tane transmembran domaini olan tek bir proteinden oluşmuştur. Bu yedi domain, fosfolipid ikili tabakayı geçer ve hücrenin içerisine ya da dışarısına doğru uzanan kısa ilmekler tarafından birbirinden ayrılırlar. Reseptörün hücre dışı tarafına bağlanmış olan ligand, onun sitoplazmik bölgesinin biçimini değiştirir; ve **G proteini** denen hareketli zar proteinine bağlanan bölgeyi açığa çıkarır. G protein, lipid ikili tabaka içerisine kısmen sokulur ve zarın sitoplazmik yüzeyi üzerinde kısmen açıkta kalır.

Birçok G proteini, üç tane polipeptid alt birimine sahiptir ve üç farklı molekülü bağlayabilir (**Şekil 7.8A**):

- Reseptör
- GDP ve GTP (sırasıyla guanozin difosfat ve trifosfat; bunlar, ADP ve ATP gibi nükleozit fosfatlardır.
- Bir efektör protein.

G protein, aktive edilmiş bir reseptör proteine bağlandığı zaman, GDP, GTP için değiş-tokuş edilir. Aynı zamanda, ligand genellikle reseptörün hücre dışı tarafından salınır. GTP bağlanması, G proteininde bir konformasyonal değişikliğe neden olur. Daha sonra, GTP-bağlı alt birim, proteinin geri kalan kısmından ayrılır ve fosfolipid tabaka içerisinde kendisinin bağlanabileceği **efektör proteinle** karşılaşıncaya kadar bu tabakanın içine difüze olur. Bir efektör protein, sadece adından da anlaşılacağı gibi, hücre üzerinde bir etkiye neden olur. GTP-taşıyan G protein alt biriminin bağlanması, efektörü –bir enzim ya da iyon

**7.7 Bir Protein Kinaz Reseptörü** Memeli hormonu olan insülin, hücrenin dış yüzeyindeki bir reseptöre bağlanır ve cevabı başlatır.




**7.8 G Protein-Bağlı Reseptör** G proteini, reseptör ve bir efektör arasındaki aracıdır.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 7.1 • Sinyal İletim Yolu

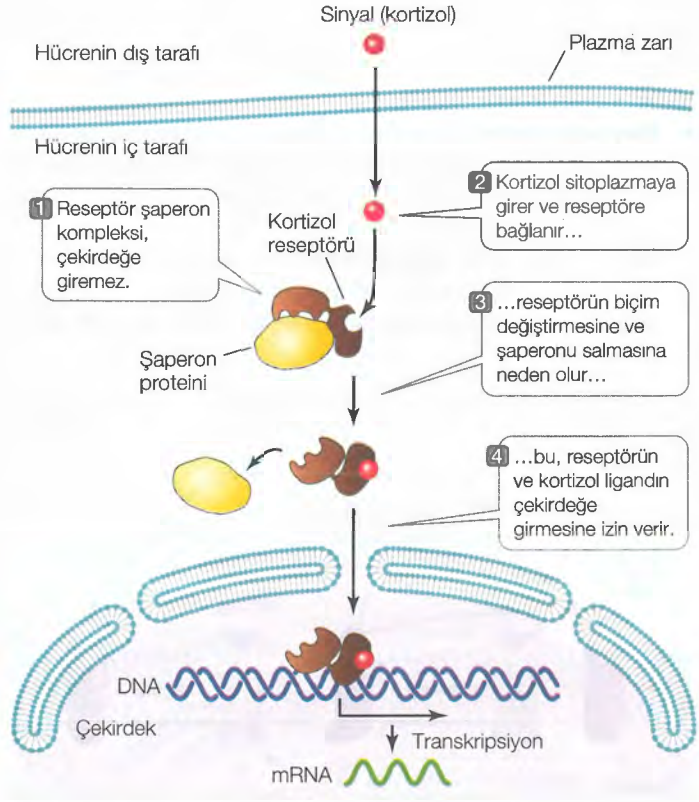
kanalı olabilir- aktive eder; dolayısıyla hücre işlevinde değişikliklere neden olur (**Şekil 7.8C**).

Efektör proteinin aktivasyonundan sonra G proteini üzerindeki GTP, GDP'ye hidroliz olur. Şimdi inaktif durumdaki G protein alt birimi, efektör proteinden ayrılır ve zar içerisine difüze olarak diğer iki G protein alt birimine çarparak bağlanır. G proteininin üç bileşeni, tekrardan bir araya gelerek monte olur; böylece protein, aktive olmuş reseptöre tekrar bağlanabilme yeteneği kazanır. Bağlanmadan sonra, aktive olmuş reseptör, G proteini üzerindeki GDP'yi GTP için değiştirir ve döngü tekrar başlar.

Bu üç G proteini alt biriminin hepsinde varyasyonlar vardır; bu durum, farklı G protein komplekslerine farklı işlevler verir. Bir G protein, bir efektör proteini ya aktive ya da inhibe edebilir. İnsanlarda *aktive edilmiş* bir cevaba örnek, epinefrin (adrenalin) reseptörünü içerir; epinefrin hormonu, strese ya da ağır egzersize yanıt olarak böbreküstü bezinde üretilen bir hormondur. Kalp kasında bu hormon, kendi G protein –bağlı reseptörüne bağlanır ve bir G proteinini aktive eder. Ondan sonra GTP-bağlı alt birim, küçük bir molekül olan siklik adenozin monofosfatı (cAMP) üretmesi için zara-bağlı bir enzimi aktive eder. Bu molekül ise, hücre üzerinde aralarında enerji ve kas kasılması için glukozun taşınmasının da yer aldığı birçok etkiye sahiptir (aşağıda göreceğimiz gibi).

Aynı epinefrin hormonu, sindirim kanalını kaplayan kan damarlarını saran düz kas hücrelerindeki kendi reseptörlerine bağlandığı zaman, G protein aracılı *inhibisyon* meydana gelir. Yine, epinefrin-bağlı reseptör, kendi biçimini değiştirir ve bir G proteini aktive eder; ve GTP-bağlı alt birim, hedef enzime bağlanır. Fakat bu durumda, enzim aktive olmak yerine inhibe edilir. Sonuç olarak, kaslar gevşer ve kan damarlarının çapları artar; bu olay, sindirim sisteminden daha fazla besin maddesinin vücudun geri kalan diğer kısımlarına taşınmasına izin verir. Böylece, aynı sinyal ve sinyalizasyon mekanizması, özgül reseptörlerin ve efektör moleküllerin varlığına bağlı olarak farklı hücrelerde farklı sonuçlar meydana getirebilir.

**SİTOPLAZMİK RESEPTÖRLER** **Sitoplazmik reseptörler**, hücrenin içerisinde konumlanmıştır ve plazma zarından difüzyonla geçebilen sinyallere bağlanırlar. Sinyal ligandına bağlanma, reseptörün biçiminin değiştirilmesine yol açar; böylece bu molekül, hücre çekirdeği içerisine girebilir ve orada özgül genlerin ifade edilmesini etkiler. Fakat bu genel görüş, bir miktar basitleştirilmiştir. Örneğin steroid hormon olan kortizol için reseptör, normal olarak bir şaperon proteinine bağlanır; bu protein, onun çekirdeğe girişini engeller. Hormonun bağlanması, reseptörün kendi biçimini değiştirmesine yol açar ve şaperon salınır (**Şekil 7.9**). Bu salınma, reseptörün çekirdek




**7.9 Bir Sitoplazmik Reseptör** Kortizol için reseptör, bir şaperon proteinine bağlanır. Sinyalin reseptöre bağlanması, şaperonun salınmasına ve ligand-reseptör kompleksinin hücrenin çekirdeğine girmesine izin verir; ve bu kompleks orada DNA'ya bağlanır. DNA transkripsiyonundaki değişiklikler, diğer yollarda gözlenen enzim aktivitelerindeki daha ani değişikliklere göre daha uzun sürelidir.

içerisine girmek ve DNA transkripsiyonunu başlatmak için uygun konformasyonda kıvrılmasına izin verir.

## 7.2 ÖZET

**Reseptörler, özgül sinyallerin ya da ligandların bağlandığı ya da onlar tarafından değiştirildiği proteinlerdir; değişikliğe uğratılmış reseptör, hücrede bir cevabı başlatır. Bu reseptörler, plazma zarında ya da hücre içerisinde olabilir.**

- Reseptörlerin kendi özel ligandlarına bağlanmasındaki özgüllüğün özelliği ve önemi nedir? **Bakınız ss. 132-133**
- Kompleks yapılı ökaryotlarda görülen plazma zarı reseptörlerinin önemli üç kategorisi nelerdir? **Bakınız ss. 133-134 ve Şekil 7.6, 7.7 ve 7.8**

Artık sinyalleri ve reseptörleri tartışmış durumdayız, şimdi reseptör ve hücresel cevap arasında aracı olan moleküllerin özelliklerini inceleyelim.

# 7.3 Hücreler Doğrudan Nasıl İletişim Kurar?

Epinefrin ile az önce görmüş olduğumuz gibi, aynı sinyal farklı dokularda farklı cevaplar üretebilir. Aynı sinyal-reseptör kompleksi için bu farklı cevapların olmasına, farklı sinyal iletim yollarının elemanları aracılık eder. Sinyal iletimi, doğrudan ya da dolaylı olabilir.

- **Doğrudan iletim**, reseptörün kendisinin bir fonksiyonudur ve plazma zarında meydana gelir. Sinyal (birincil haberci) ve reseptör arasındaki etkileşim, hücresel cevapla sonuçlanır (**Şekil 7.10A**).
- Daha yaygın olan **dolaylı iletimde**, ikincil haberci adı verilen başka bir molekül, sitoplazmaya difüzyon yapar ve sinyal iletim yolundaki ilave basamaklara aracılık eder (**Şekil 7.10B**).

Her iki durumda da sinyal, birbirini izleyen *olaylar serisini* başlatır; bu olaylarda nihai yanıtlar elde edilinceye kadar proteinler diğer proteinlerle etkileşir. Böyle bir serisi olay boyunca, hem güçlendirilebilen ve hem de dağıtılan başlangıç sinyali, hedef hücrede birkaç farklı cevaba neden olabilir.

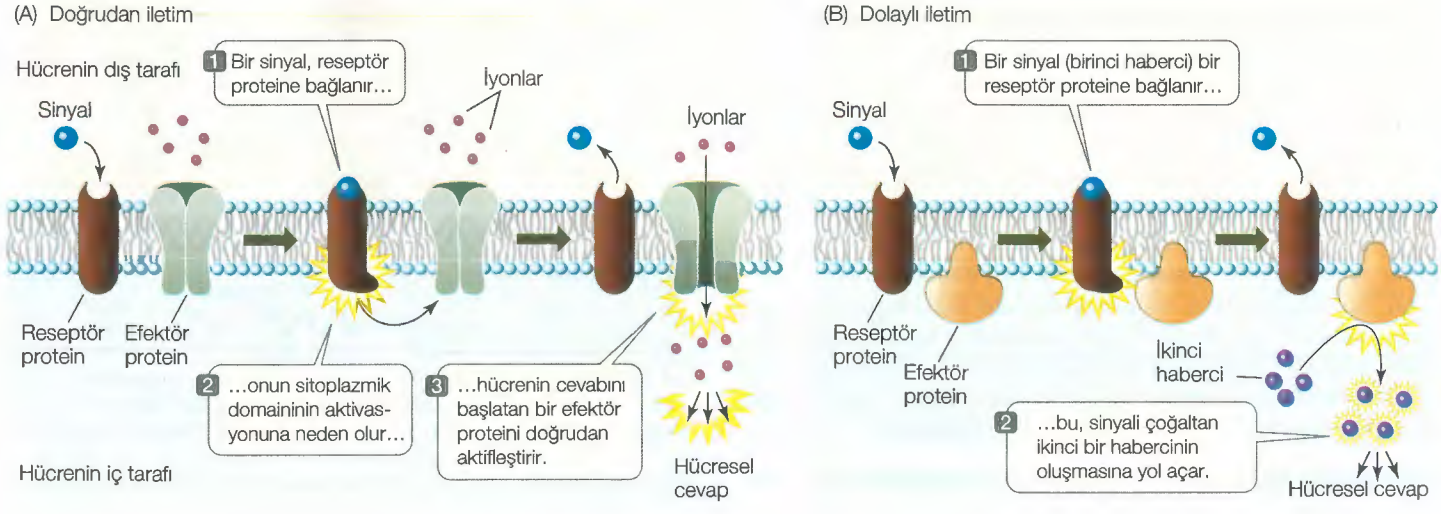
### Protein kinaz reaksiyon serisi ligand bağlanmasına cevabı artırır

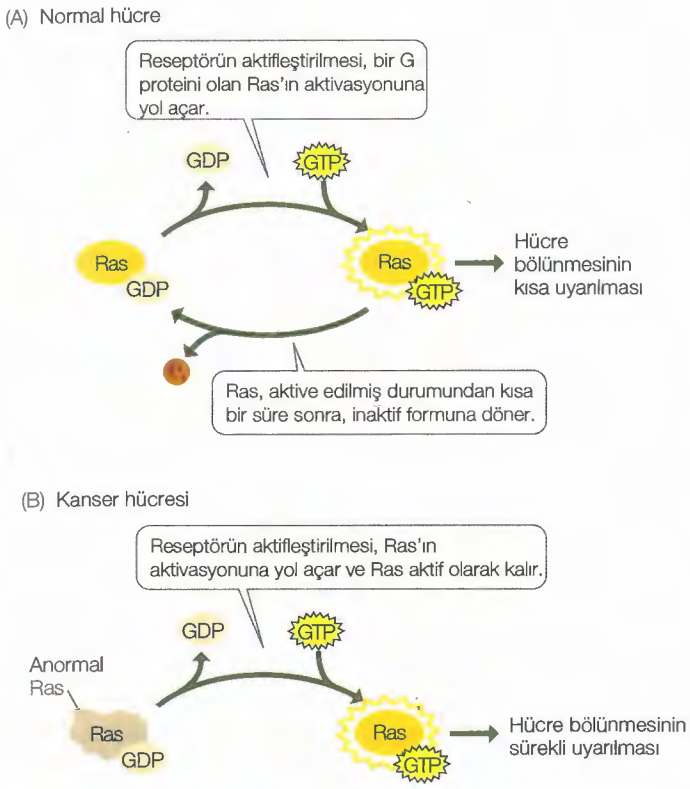
Bir sinyal, protein kinaz reseptörüne bağlandığı zaman reseptörün konformasyonu değişir ve reseptörün sitoplazmik domaini üzerindeki protein kinazın aktif bölgesi açığa çıkar. Protein kinaz, ondan sonra, hedef proteinin fosforilasyonunu katalizler. Bu süreç, doğrudan sinyal iletiminin bir örneğidir; çünkü çoğaltılan enzim reseptörün kendisidir. Protein kinaz reseptörleri, büyüme faktörleri denen ve hem bitkilerde ve hem de hayvanlarda hücre bölünmesini uyaran sinyallerin bağlanmasında önemlidir.

Bir protein kinaz reseptörü bir büyüme faktörü bağladıktan sonra tam bir sinyal iletim yolunun meydana geldiği, bir hücre üzerindeki yanlış giden çalışmalarda keşfedildi. İnsanlardaki birçok mesane kanseri, Ras (öncelikle *sıçan* sarkoma tümöründen izole edilmiş benzer bir proteinden dolayı bu isim verilmiştir) adı verilen bir proteinin anormal formunu içerir. Bu mesane kanserinin araştırılması, Ras'ın bir G protein olduğunu gösterdi ve anormal form her zaman aktifti; çünkü o, kalıcı olarak GTP'ye bağlanır ve böylece sürekli olarak hücre bölünmesine neden olur (**Şekil 7.11**). Eğer Ras'ın anormal formu inhibe edilirse, hücreler bölünmeyi durdurur. Bu keşif, kanser tedavisi için özgül Ras inhibitörlerini geliştirmeye yönelik büyük çaba harcanmasına yol açmıştır.

Diğer kanserler, sinyal iletiminin farklı yönlerinde anormalliklere sahiptir. Biyologlar, kanser olmayan hücrelerdeki normal sinyalizasyon süreçlerini, bu hücrelerdeki bozukluklarla karşılaştırmıştır ve böylece tüm sinyal iletim yolunu ça-

**7.10 Doğrudan ve Dolaylı Sinyal İletimi** (A) Doğrudan iletimin tüm olayları, reseptörde ya da reseptörün yakınında gerçekleşir (bu örnekte, plazma zarında). (B) Dolaylı iletimde, ikinci bir haberci hücre içerisindeki olaylara aracılık eder. Sinyalin, ilk haberci olduğu düşünülür.






**7.11 Sinyal İletimi ve Kanser** (A) Ras, hücre bölünmesini düzenleyen bir G proteindir. (B) Bazı tümörlerde, Ras proteini kalıcı olarak aktiftir ve bu, kontrolsüz hücre bölünmesiyle sonuçlanır.

lışmışlardır. Daha genel bir olgu örneği olan **protein kinaz reaksiyon dizisinde**, bir tane protein kinaz, bir sonrakini aktive eder (**Şekil 7.12**). Böyle birbirini izleyen reaksiyon dizileri, birçok hücresel aktivitenin dış düzenlemesinin anahtarıdır. Aslında, ökaryotik genom, böyle kinazların yüzlerce hatta binlercesini şifreler.

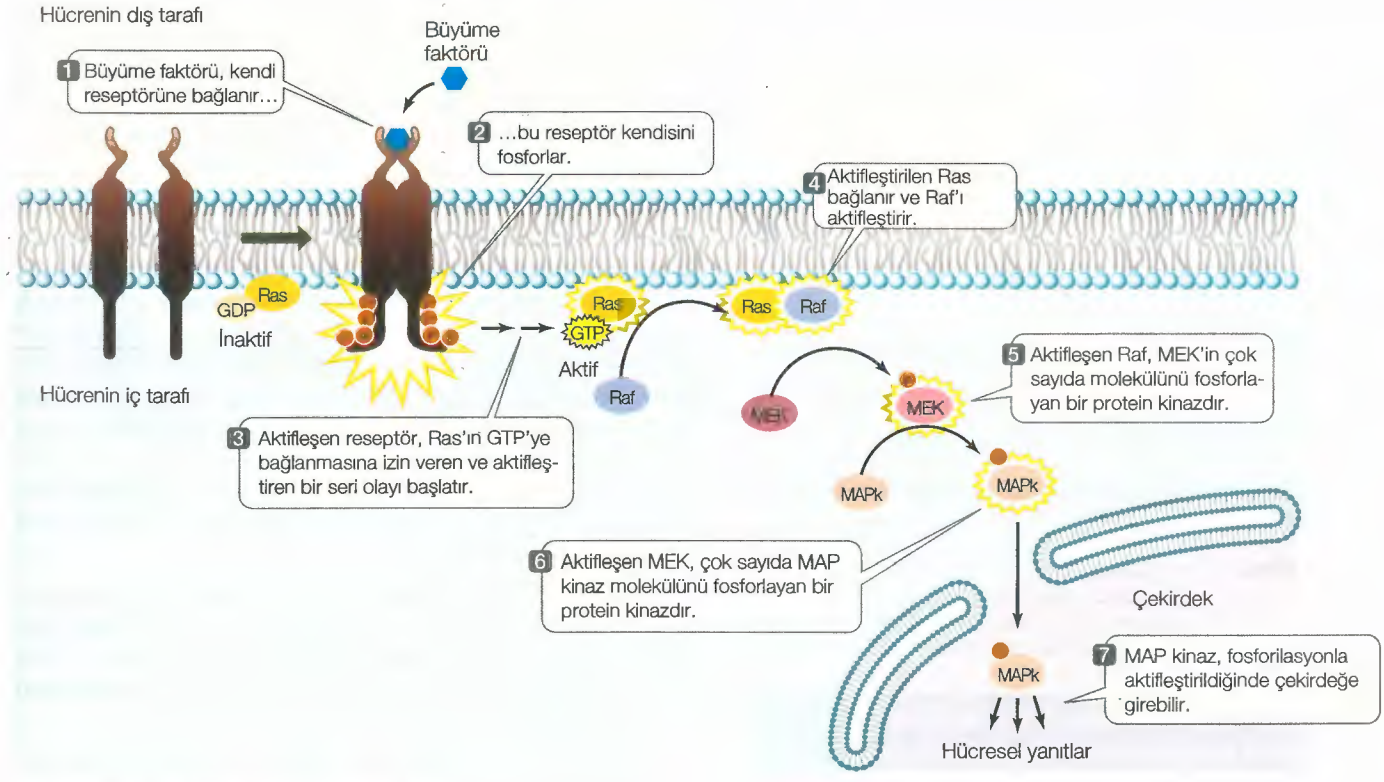
Protein kinaz reaksiyon dizileri, dört nedenden dolayı faydalı sinyal dönüştürücülerdir.

- Olaylar serisinin her bir basamağında, sinyal *çoğaltılır*; çünkü yeni aktive edilmiş her protein kinaz, pek çok hedef proteinin fosforilasyonunu katalizleyebilen bir enzimdir.
- Başlangıçta plazma zarına olaşmış olan bir sinyalden gelen bilgi, çekirdeğe *iletilir*.
- Pek çok basamak, sürece bazı *özgüllükler* sağlar.
- Reaksiyon serisinde yer alan her basamaktaki farklı hedef proteinler, cevapta *varyasyon* sağlayabilir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 7.2
• Sinyal Dönüşümü ve Kanser

### İkinci haberciler protein kinaz reaksiyon dizisini uyarabilir

Az önce görmüş olduğumuz gibi, protein kinaz reseptörleri, protein kinaz reaksiyon serisini plazma zarında doğrudan başlatır. Bununla birlikte, hücredeki olayların uyarılması, çoğunlukla daha dolaylıdır. Case Western Reserve Üniversitesinden Earl Sutherland ve arkadaşları, zekice tasarladıkları deneyler serisinde, suda çözünebilen küçük kimyasal habercilerin, bir plazma zarı reseptörü tarafından başlatılan sitoplazmik olaylara aracılık




**7.12 Bir Protein Kinaz Reaksiyon Dizisi** Protein kinaz reaksiyon dizisinde bir seri protein ardı ardına aktive edilir.

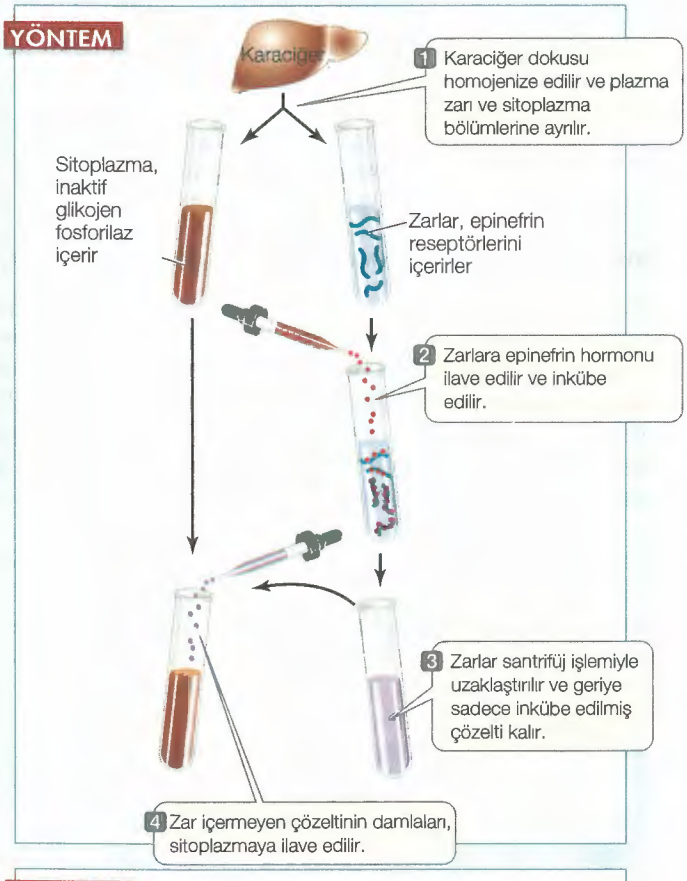
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 7.13 İkinci Habercinin Keşfi

Epinefrin bir zar reseptörüne bağlandıktan sonra glikojen fosforilaz, karaciğer hücrelerinde aktive edilir. Sutherland ve arkadaşları, bu aktivasyon olayının, eğer ortamda plazma zarı parçacıkları varsa in vivo olarak meydana gelebildiğini gözlemledi. Onlar, bir ikinci habercinin glikojen fosforilazın aktivasyona neden olduğunu göstermek için deneyler tasarladılar.

**HİPOTEZ** **Bir ikinci haberci, plazma zarındaki reseptör aktivasyonu ve sitoplazmadaki enzim aktivasyonu arasında aracılık yapar.**

**YÖNTEM**



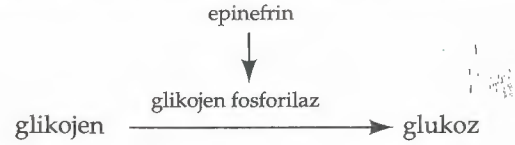

**BULGULAR** Sitoplazmada aktif glikojen fosforilaz vardır.

**SONUÇ** **Hormonla-aktive edilen zarlar tarafından üretilmiş çözülebilir bir ikinci haberci, çözeltide mevcuttur ve sitoplazmadaki enzimleri aktive eder.**

**EK ARAŞTIRMA:** Bu deneyde üretilmiş olan çözünür molekül, daha sonra, cAMP olarak tanımlandı. Bu sistemde ATP'nin değil de cAMP'nin ikinci haberci olduğunu nasıl gösterirdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

ettiğini keşfetti. Bu araştırmacılar, bir karaciğer enzimi olan glikojen fosforilazın epinefrin hormonu tarafından aktivasyonunu araştırıyordu. Hayvan, yaşamı için tehlikeli olan durumlarla karşı karşıya kaldığı ve dövüş veya kaç cevabı için hızlı bir şekilde enerjiye gereksinim duyduğu zaman bu enzim salınır. Glikojen fosforilaz, karaciğerde depolanmış olan glikojenin yıkılmasını katalizler ve meydana gelen glukoz molekülleri kana salınabilir. Bu enzim, karaciğer hücrelerinin sitoplazmasında bulunur; fakat epinefrin varlığının dışında inaktiftir.

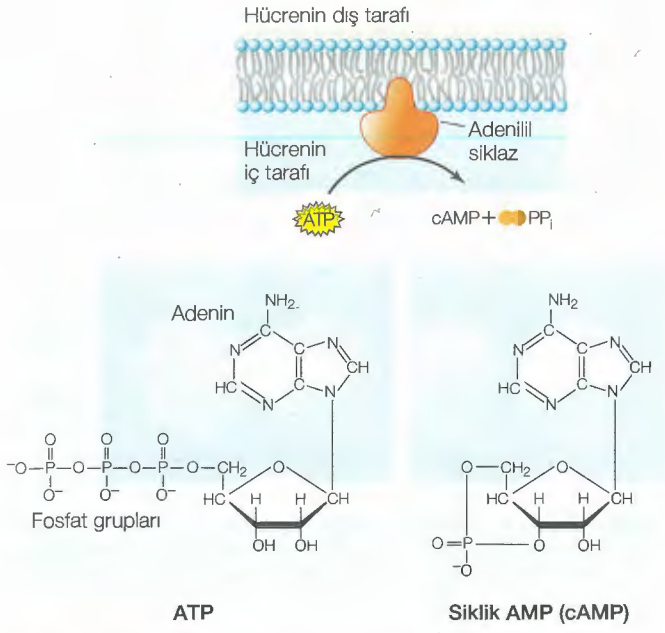



Araştırmacılar epinefrinin, parçalanarak açılmış olan karaciğer hücrelerindeki glikojen fosforilazı aktive edebildiğini, ancak bunun olabilmesi için plazma zarı parçacıkları dahil tüm hücre içeriğinin mevcut olması gerektiğini buldular. Bu koşullar altında, epinefrin plazma zarlarına bağlıydı, fakat aktif fosforilaz, çözelti içerisinde bulunmaktaydı. Araştırmacılar, epinefrin sinyalini (plazma zarındaki bir reseptöre bağlanan "ilk haberci"), fosforilaza (sitoplazmada) aktaran ikinci bir habercinin olması gerektiğini ileri sürdüler. Araştırmacılar, bu habercinin üretimini araştırmak için, parçalanmış karaciğer hücrelerinin sitoplazmasından plazma zarı parçacıklarını ayırdılar ve **Şekil 7.13**'de tanımlanmış olan basamaklar dizisini takip ettiler. Bu deney onların, hormonun zar reseptörüne bağlanmasının sitoplazmaya difüzyonla geçen ve enzimi aktive eden suda çözülebilir küçük bir molekülün üretilmesine neden olduğu şeklindeki hipotezlerini doğruladı. Daha sonra, bu ikinci haberci, **siklik AMP** (**cAMP**) olarak tanımlandı. (Dövüş ya da kaç cevabına yol açan sinyal iletim yolunu, Kısım 7.4'de daha ayrıntılı olarak inceleyeceğiz.) İkinci haberciler, enzimatik aktiviteye sahip değillerdir; onlar, daha çok, hedef enzimleri düzenleyici olarak iş görürler (bakınız Bölüm 8).

İkinci haberci, reseptörüne bağlanan ilk haberciden –sinyal ya da ligand- sonra, sinyal iletim yolundaki sonraki basamaklara aracılık eden bir küçük moleküldür. Reseptöre bağlanmadaki özgüllüğün aksine, ikinci haberciler bir hücrenin, plazma zarındaki tek bir olaya cevap vermesine izin vererek bu *hücre içerisindeki birçok olayın* gerçekleşmesini sağlar. Böylece, ikinci haberciler, sinyalin çoğaltılmasına hizmet eder –örneğin, tek bir epinefrin molekülünün bağlanması, çok sayıda cAMP molekülünün üretilmesine yol açar; siklik AMP, ondan sonra, onlara kovalent olmayacak şekilde bağlanmayı hedefleyen birçok enzimi aktive eder. Epinefrin ve karaciğer hücresi örneğinde glikojen fosforilaz, aktive edilmiş olan birkaç enzimden sadece biridir.

Siklik AMP, sinyal iletim yollarının geniş bir yelpazesinde ikinci habercidir. Bir efektör protein olan adenil siklaz, hedef hücrelerin plazma zarının sitoplazmik yüzeyinde yer alır (**Şekil 7.14**). Kendisi bir reseptör tarafından aktive edildikten sonra, genellikle bir G protein, enzimi aktive eder.

Siklik AMP, belli başlı iki tipte hedefe sahiptir –iyon kanalları ve protein kinazlar. Siklik AMP, birçok duyu hücresinde iyon kanallarına bağlanır ve böylece onları açar. Siklik AMP,




**7.14 Siklik AMP Oluşumu** ATP'den cAMP'nin oluşumu, G proteinleri tarafından aktifleştirilen bir enzim olan adenilil siklaz tarafından katalizlenir.

aynı zamanda, sitoplazmadaki bir protein kinaza da bağlanabilir ve onun katalitik işlevini aktive eder. Hücredeki son etkilere yol açan bir protein kinaz reaksiyon dizisi (bakınız Şekil 7.12) ortaya çıkar.

### İkinci haberciler, lipitlerden türetilebilir

Fosfolipidler, plazma zarının yapısal bileşeni şeklindeki rollerine ilave olarak sinyal iletiminde de işlev görürler. Bazı fosfolipidler, **fosfolipaz** adı verilen enzimler tarafından bileşenlerine hidroliz edildikleri zaman, ikincil haberciler oluşur.

Lipid kökenli ikinci habercilerin en iyi çalışılmış örnekleri, bir fosfolipid olan **fosfatidil inositol-bifosfatın** (**PIP2**) hidrolizinden gelir. PIP2, tüm fosfolipidler gibi, plazma zarına gömülmüş bir hidrofobik kısma sahiptir: bir gliserol molekülüne bağlanmış iki yağ asidi kuyruğu, birlikte **diaçil gliserol** ya da **DAG** molekülünü oluşturur. PIP2'nin hidrofilik kısmı, sitoplazma içerisine doğru uzanan **inositol trifosfat** ya da **$IP_3$**'tür.

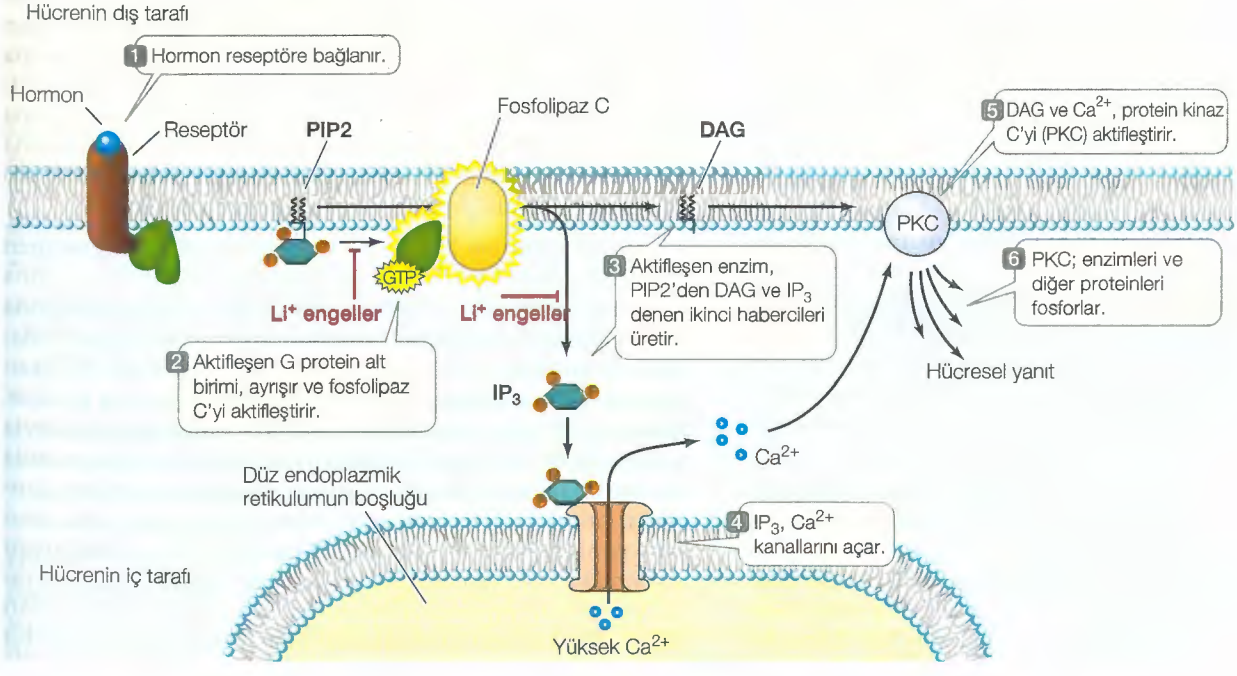
cAMP ile ilgili olarak, ikinci haberci sisteminde yer alan reseptörler, sıklıkla, G protein-bağlı reseptörlerdir. Bir G protein alt birimi, reseptör tarafından aktive edilir; ondan sonra plazma zarı içerisine difüze olurlar ve zarda yer almakta olan fosfolipaz C enzimini aktive eder. Bu enzim $IP_3$'ü PIP2'den koparak ayırır ve fosfolipid ikili tabakadaki diaçilgliserolü (DAG) terk eder:

$$\underset{\text{zar içerisinde}}{\text{PIP2}} \xrightarrow{\text{fosfolipaz C}} \underset{\text{sitoplazmaya salınır}}{IP_3} + \underset{\text{zar içerisinde}}{\text{DAG}}$$

Birbirlerinin üzerine inşa edilen ve her ikisi de ikinci haberci olan IP3 ve DAG, protein kinaz C'yi (PKC) aktive ederken farklı etkileme tarzına sahiptirler (Şekil 7.15). Bir protein kinaz ailesinden olan PKC, çok çeşitlilik gösteren hedef proteinleri fosforlayabilir ve doku ya da hücre tipine bağlı olarak değişen çok çeşitli hücresel cevaplara yol açar.

$IP_3$/DAG yolu, görünüşte, lityum (Li+) iyonu için bir hedeftir; lityum iyonu, yıllarca bipolar (manik-depresif) bozukluğu tedavi etmede kullanılmış olan bir ilaçtır. Bu ciddi rahatsızlık, yaklaşık olarak her 100 kişiden 1 tanesinde görülür. Bu hastalarda beyinlerindeki $IP_3$/DAG sinyal iletim yolunun

**7.15 IP3/DAG İkinci-Haber Sistemi** Fosfolipaz C, bir fosfolipid olan PIP2'yi kendi bileşenleri olan IP3 ve DAG moleküllerine hidroliz eder; bu moleküllerin her ikisi de ikinci habercidir. Lityum iyonları (Li+), bu yolu engeller ve bu iyonlar, bipolar hastalığın tedavisinde kullanılır (kırmızı yazı).



aşırı aktif olması, belirli bölgelerde beyin aktivitesinin aşırı olmasına yol açar. Lityum, Şekil 7.15'de kırmızı işaretlerle belirtildiği gibi iki şekilde bu yolu "yavaşlatır". Lityum, fosfolipaz C'nin G protein aktivasyonunu inhibe eder ve aynı zamanda $IP_3$'ün sentezini inhibe eder. Toplam sonuç, beyin aktivitesinin normale dönmesidir.

### Kalsiyum iyonları birçok iletim yolunda rol alır

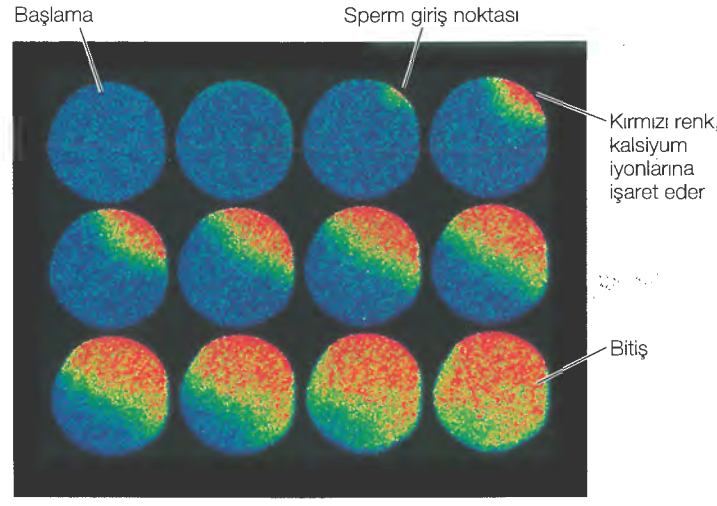
Kalsiyum iyonları ($Ca^{2+}$), çoğu hücrenin içerisinde az miktarlarda bulunur; hücrelerin çoğunun sitosölündeki kalsiyum konsantrasyonları sadece 0.1 mM kadardır. Hücre dışındaki ve endoplazmik retikulum içerisindeki $Ca^{2+}$ konsantrasyonları, genellikle çok daha yüksektir. Plazma ve ER zarlarındaki aktif taşıma proteinleri, $Ca^{2+}$ iyonlarını sitosölun dışına pompalayarak bu konsantrasyon farkını korur. cAMP ve lipit kökenli ikincil habercilerin aksine $Ca^{2+}$, hücre içi $Ca^{2+}$ konsantrasyonunu artırmak için yapılamaz. Bunun yerine, $Ca^{2+}$ iyon düzeyleri, iyon kanallarının açılıp kapanması ve zar pompalarının çalışmasıyla düzenlenir.

$IP_3$ dahil, kalsiyum kanallarının açılmasına neden olabilen birçok sinyal vardır (bakınız Şekil 7.15) Bir spermin bir yumurtaya girişi, kitlesel olarak kalsiyum kanallarının açılmasına yol açar; bu olay, yeni döllenmiş yumurtanın hücre bölünmesine ve gelişime hazırlanması için çok sayıda ve çarpıcı biçimde değişikliklerin ortaya çıkmasıyla sonuçlanır (Şekil 7.16). Kalsiyum kanallarının açılmasına neden olan başlangıç sinyali her neyse, onların açtığı delik, sitosöldeki $Ca^{2+}$ konsantrasyonunun çarpıcı biçimde artışına yol açar ve saniyenin küçük bir bölümü içerisinde konsantrasyonu yüz kat kadar artar. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, bu artış protein kinaz C'yi aktive eder. Ayrıca $Ca^{2+}$, diğer iyon kanallarını kontrol eder ve birçok hücre tipinde ekzositozla salgılamayı uyarır.

### Nitrik oksit sinyal iletiminde rol oynayabilir

Sinyal moleküllerinin çoğu ve ikinci haberciler, ya hücrenin sulu kısmı içerisinde ya da hidrofobik elemanları içerisinde çözünmüş durumda bulunan çözünmüş maddelerdir. Sinyal iletiminde aktif olabilen bir gazın bulunması büyük bir sürprizdi. Brooklyn'deki New York Eyalet Üniversitesinden farmakolog Robert Furchgott, memelilerin kan damarlarının duvarında yer alan düz kasların gevşemesine neden olan ve böylece belirli organlara daha fazla kan akışına izin veren mekanizmayı araştırdı. Bir nörotransmitter olan asetilkolinin (bakınız Kısım 7.2), $Ca^{2+}$ iyonlarının kitlesel olarak boşalmasına neden olan IP3/DAG sinyal iletim yolunu uyardığı ve bunun da siklik guanozin monofosfat (cGMP) adı verilen diğer bir ikinci habercinin düzeyinde artışa neden olduğu görüldü. Ondan sonra, siklik GMP bir protein kinaza bağlanır ve kasın gevşemesine yol açan protein kinaz reaksiyon serisini uyarır. Buraya kadar bu iletim yolu, sinyal iletim yolları hakkında genel olarak bildiklerimizle uyumlu görünmekteydi.

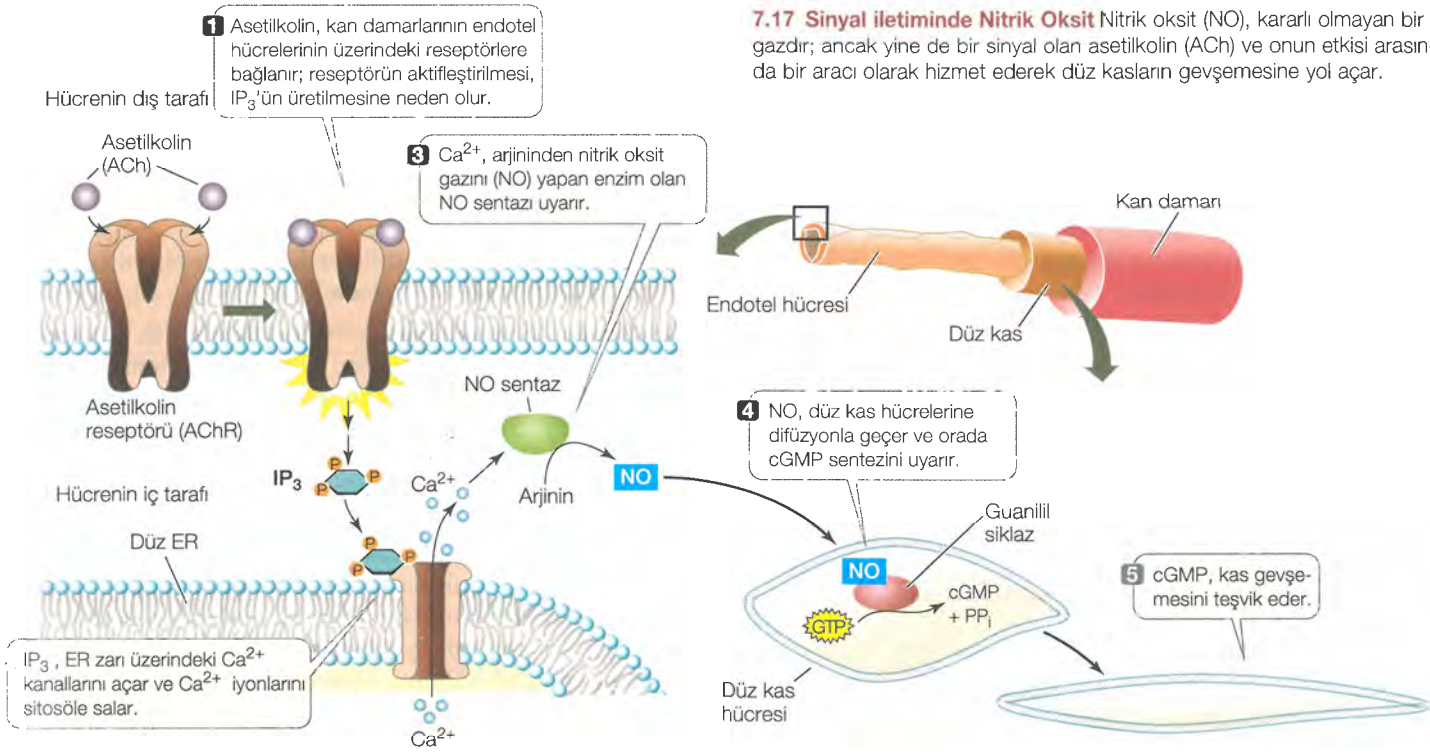
Bu sinyal iletim yolu, hayvanların bünyesinde çalışıyor gözükürken, izole edilmiş atardamar doku şeritlerinde çalışmadı. Ancak, Furchgott, atardamardan boru şeklinde bir bölüm aldığında sinyal iletimi meydana geldi. Doku şeritleri ve boru şeklinde alınmış bölümler arasında farklı sonuçların ortaya çıkmasından ne sorumluydu? Furchgott, kan damarlarını astarlayan içteki ince endotel tabakasının doku şeritlerini hazırlarken kaybedildiğinin farkına vardı. O, endotel tabakasının, düz kas hücreleri içerisine difüze olan bazı kimyasalları ürettiğini varsaydı; ve kas hücrelerinin asetil koline cevap vermesi için bu maddelerin gerekli olduğunu düşündü. Ancak, bu maddeyi izole etmek kolay değildi. Bu madde hızla yıkılıyor gibiydi ve yarılanma ömrü (ortadan kalkma süresinin yarısı) canlı dokularda 5 saniye kadardı.




**7.16 İkinci Haberci Olarak Kalsiyum İyonları** $Ca^{2+}$ derişimi, bir iyona bağlandığı zaman flüoresan ışık yayan boya kullanılarak ölçülebilir. Burada, denizyıldızı yumurtasındaki döllenme, $Ca^{2+}$ iyonlarının çevreden sitoplazma içerisine dolmasına neden olur. Yüksek kalsiyum iyonu derişimine sahip alanları, kırmızı renk belirtmektedir; ve olaylar, 5-saniye aralıklarla fotoğraflanmıştır. Kalsiyum sinyalizasyonu, hemen hemen tüm hayvan gruplarında olur ve döllenmiş yumurtalardaki hücre bölünmesini tetikler ve yeni bireylerin gelişmesini başlatır.

Furchgott'un ele geçmez maddesi, **nitrik oksit** (**NO**) adı verilen gaza dönüşüyordu; bu madde daha önceleri sadece zehirli bir hava kirleticisi olarak tanımlanmıştı! NO, vücutta, NO sentaz enzimi sayesinde arjinin amino asidinden sentezlenir. Bir endotel hücresinin yüzeyindeki asetil kolin reseptörü aktive edildiğinde, ER zarı üzerindeki kalsiyum kanalının açılmasına neden olan $IP_3$ salınır ve sonuçta sitosöldeki $Ca^{2+}$ miktarı artar. Ondan sonra $Ca^{2+}$ iyonları, NO üretmesi için NO sentaz enzimini aktive eder. NO, kimyasal olarak çok kararsız bir maddedir; oksijen gazıyla ve diğer küçük moleküllerle kolayca reaksiyona girer. NO, kolayca difüzyon yapmasına karşın fazla uzağa gitmez. Endotel hücrelerinin düz kas hücrelerine yakın olmasına uygun olarak NO, parakrin sinyal olarak iş görür. Düz kaslarda NO'nun aktive ettiği bir enzim olan guanilil siklaz, cGMP'nin oluşumunu katalizler; o da düz kasları gevşetir (Şekil 7.17).

Sinyal iletimine katılan NO gazının keşfi, nitrogliserinin etki mekanizmasıyla açıklandı; nitrogliserin yıllardır, angina pektoris adı verilen ve kalbe yeterince kan akışı olmadığında göğüs ağrısıyla kendisini hissettiren kalp rahatsızlığının tedavisinde kullanılan bir ilaçtır. Nitrogliserinin saldığı NO, kan damarlarının gevşemesine ve kan akışının artmasına yol açar. Sildenafil (Viagra) adı verilen ilaç, NO sinyal iletim yoluyla angina pektorisi tedavi etmek için geliştirildi; bu ilaç aslında sadece bu rahatsızlığın tedavisinde kullanılmak için amaçlanmıştı. Ancak bu ilacı alan erkek bireyler, bu ilacın daha uzun süre penis ereksiyonu sağladığını fark etti. NO, seksüel uyarı sırasında cGMP'nin artışına yol açan bir sinyal olarak davranır ve penisin corpus cavernosum dokusundaki atardamarları saran düz kasların gevşemesine neden olur. Bu sinyalin bir sonucu olarak penis kanla dolar ve ereksiyon meydana gelir. Sildenafil, cGMP'yi yıkan enzimi (fosfodiesteraz) inhibe eder




**7.17 Sinyal iletiminde Nitrik Oksit** Nitrik oksit (NO), kararlı olmayan bir gazdır; ancak yine de bir sinyal olan asetilkolin (ACh) ve onun etkisi arasında bir aracı olarak hizmet ederek düz kasların gevşemesine yol açar.

–bu, daha fazla cGMP'nin oluşmasıyla ve daha iyi ereksiyonun ortaya çıkmasıyla sonuçlanır.

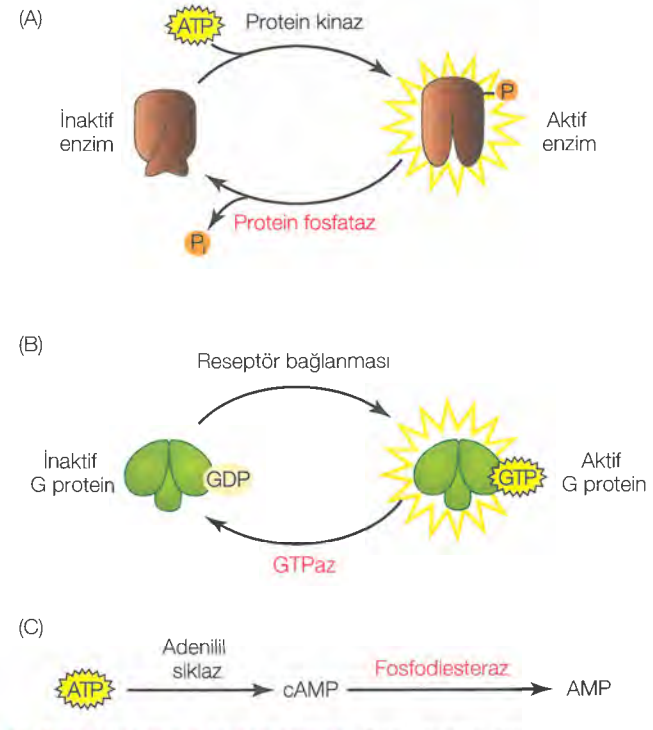
### Sinyal iletimi oldukça fazla düzenlenir

Hücrede, bir sinyal dönüştürücünün aktivitesini düzenleyebilen birkaç yol vardır. Çabucak yıkılan NO gazının konsantrasyonu, sadece onun ne kadar miktarda yapıldığıyla düzenlenebilir. Diğer taraftan, zarlardaki pompalar ve iyon kanalları, daha önce görmüş olduğumuz gibi, $Ca^{2+}$ konsantrasyonunu ayarlar. Protein kinaz reaksiyon serisini, G proteinlerini ve cAMP'yi düzenlemek için, aktive edilmiş sinyal dönüştürücüyü geriye kendi inaktif öncülüne dönüştüren enzimler vardır (Şekil 7.18).

Dönüştürücüyü aktive eden enzimlerin (örneğin protein kinaz) ve onları inaktif eden enzimlerin (örneğin protein fosfataz) aktiviteleri arasındaki denge, sinyale verilen nihai cevabın ne olacağını belirler. Hücre, bu dengeyi birkaç şekilde değiştirebilir:

- *İşlev gören enzimin sentezlenmesi ya da yıkılması.* Örneğin, adenilil siklazın sentezlenmesi ve fosfodiesterazın yıkılması (cAMP'yi yıkar), dengeyi hücrede daha fazla cGMP olması yönünde kaydıracaktır.
- *Diğer moleküller tarafından enzimlerin aktivasyonu ya da inhibisyonu.* Örnek olarak, ligand bağlanmasıyla bir G protein-bağlı reseptörün aktive edilmesi ve sildenafil tarafından fosfodiesterazın (aynı zamanda cGMP'yi yıkar) inhibe edilmesi verilebilir.

Hücre sinyalizasyonu, kanser gibi hastalıklarda çok fazla önemli olmasından dolayı, sinyal iletim yoluna katılan enzimlerin aktivitelerini ayarlayabilen yeni ilaçlar için araştırmalar devam etmektedir.




**7.18 Sinyal iletiminin Düzenlenmesi** Bazı sinyaller, protein kinazlar (A), G proteinler (B) ve cAMP (C) gibi aktif dönüştürücülerin üretilmesine yol açar. Diğer enzimler (kırmızı yazılılar), bu dönüştürücüleri ya inaktifleştirir ya da ortadan kaldırır.

## 7.3 ÖZET

**Sinyal iletimi, bir sinyalin bir reseptöre bağlanması ve sonunda bir hücresel cevabın oluşması arasında yer alan bir seri basamaktır. Bir reseptör, bir protein kinaz reaksiyon serisi gibi bir sinyal iletim yolunu doğrudan aktive edebilir. Birçok durumda, bir ikinci haberci sinyali çoğaltmaya hizmet eder ve sinyal iletim yolunu dolaylı olarak aktive eder. Protein kinaz reaksiyon serileri, sinyalizasyonu çoğaltır, yayar ve düzenler.**

- Bir protein kinaz reaksiyon serisi, hücrenin içerisindeki bir sinyalin mesajını nasıl çoğaltır? **Bakınız ss. 136-137 ve Şekil 7.12**
- İkinci haberci olarak cAMP'nin rolü nedir? **Bakınız s. 138**
- Sinyal iletim reaksiyon serileri nasıl düzenlenir? **Bakınız s. 141 ve Şekil 7.18**

Bir sinyalin, o sinyale karşı bir hücrenin cevabını başlatan kendi reseptörüne nasıl bağlandığını gördük; ve sinyal iletim yollarının sinyali nasıl çoğalttığını ve onun etkilerini hücredeki çok sayıda hedefe nasıl yaydığını inceledik. Bir sonraki kısımda sinyal iletim sürecindeki üçüncü basamağı ele alacağız; bu süreç sinyalin hücre fonksiyonu üzerine olan gerçek etkileridir.

## 7.3 Hücreler Sinyallere Cevapta Nasıl Değişiklik Gösterir?

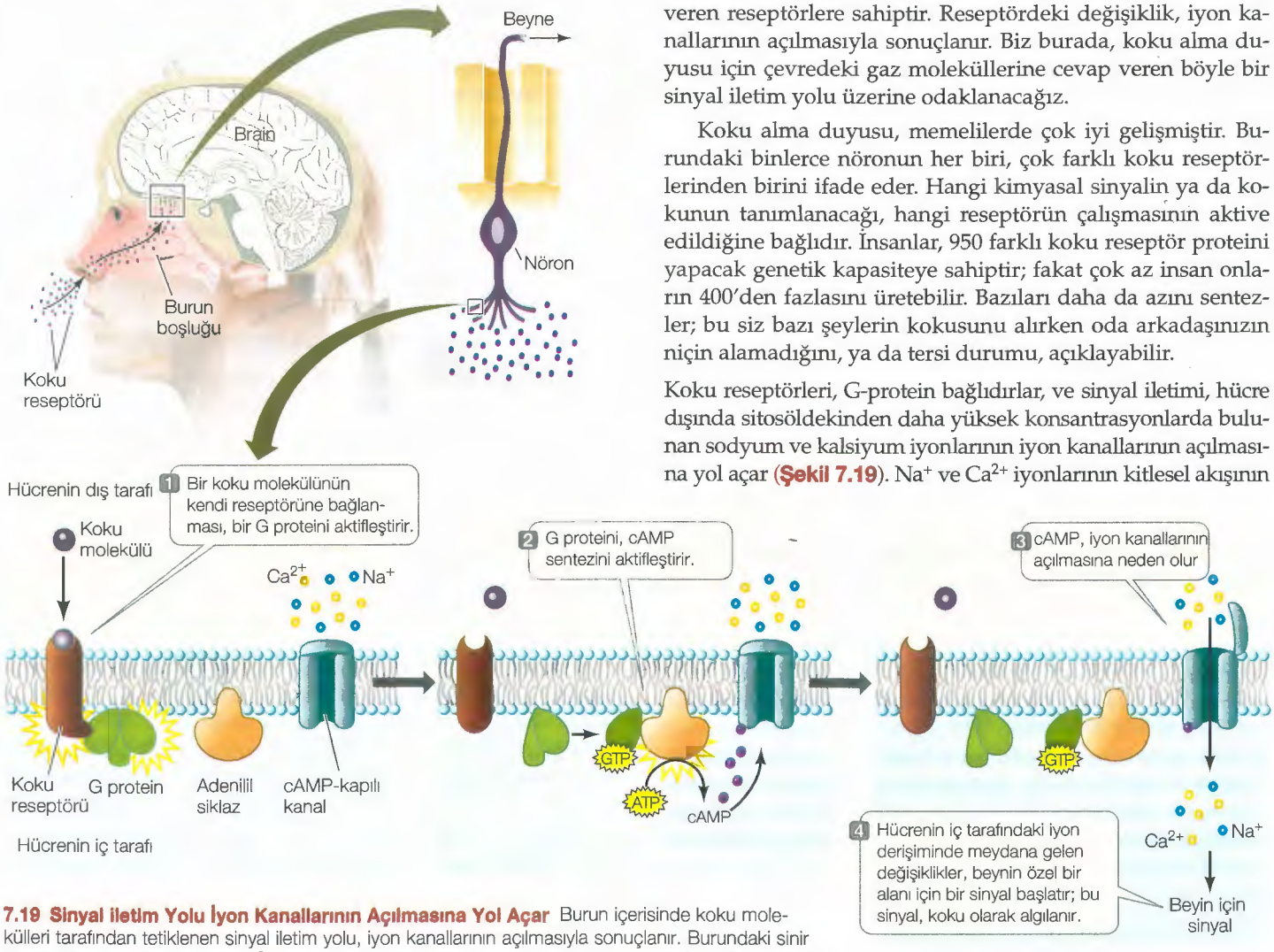
Bir sinyalin hücre fonksiyonu üzerindeki etkisi üç ana şekilde olur: iyon kanallarının açılması, enzim aktivitelerindeki değişiklikler ve diferansiyel gen ifadesi. Bu olaylar, hücreyi gelecek için bir yola koyar ve bazen onun yapısında ve işlevinde çarpıcı değişiklikler olur.

### İyon kanalları sinyallere cevap olarak açılır

İyon kanallarının açılması, sinir sisteminin sinyallere cevabında anahtar basamaktır. Duyu organlarındaki özelleşmiş hücreler, ışık, ses, tat, koku ya da basınç gibi dış uyarılara cevap veren reseptörlere sahiptir. Reseptördeki değişiklik, iyon kanallarının açılmasıyla sonuçlanır. Biz burada, koku alma duyusu için çevredeki gaz moleküllerine cevap veren böyle bir sinyal iletim yolu üzerine odaklanacağız.

Koku alma duyusu, memelilerde çok iyi gelişmiştir. Burundaki binlerce nöronun her biri, çok farklı koku reseptörlerinden birini ifade eder. Hangi kimyasal sinyalin ya da kokunun tanımlanacağı, hangi reseptörün çalışmasının aktive edildiğine bağlıdır. İnsanlar, 950 farklı koku reseptör proteini yapacak genetik kapasiteye sahiptir; fakat çok az insan onların 400'den fazlasını üretebilir. Bazıları daha da azını sentezler; bu siz bazı şeylerin kokusunu alırken oda arkadaşınızın niçin alamadığını, ya da tersi durumu, açıklayabilir.

Koku reseptörleri, G-protein bağlıdırlar, ve sinyal iletimi, hücre dışında sitosöldekinden daha yüksek konsantrasyonlarda bulunan sodyum ve kalsiyum iyonlarının iyon kanallarının açılmasına yol açar (**Şekil 7.19**). $Na^+$ ve $Ca^{2+}$ iyonlarının kitlesel akışının




**7.19 Sinyal iletim Yolu İyon Kanallarının Açılmasına Yol Açar** Burun içerisinde koku molekülleri tarafından tetiklenen sinyal iletim yolu, iyon kanallarının açılmasıyla sonuçlanır. Burundaki sinir hücrelerinin içerisine $Na^+$ ve $Ca^{2+}$ iyonlarının dolması, koku mesajının beyindeki özel bir bölgeye iletilmesini uyarır.

ortaya çıkması, nöronların uyarılmasına yol açar ve nöronlar belirli bir kokunun varlığını bildiren sinyali beyne gönderir.

### Sinyallere cevap olarak enzim aktiviteleri değişir

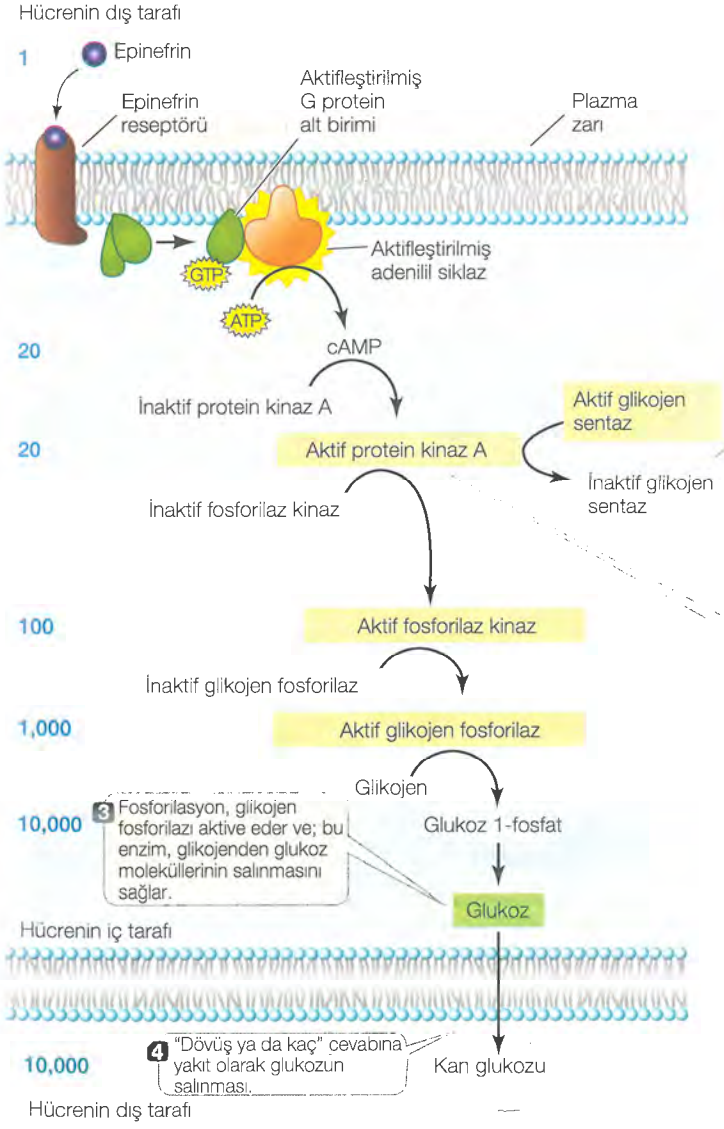
Proteinler eğer kovalent olarak ya da kovalent olmayarak değiştirilirse biçimlerini değiştireceklerdir. Sinyal iletimi ile ilgili tanımımızda her iki tipteki değişiklik örneğini gördük. Bir protein kinaz, bir fosfat grubunu bir hedef proteine ekler ve bu kovalent değişiklik, proteinin konformasyonunu değiştirir; ve bir işlevi aktive eder ya da inhibe eder. Siklik AMP, hedef proteine kovalent bağ oluşturmayarak bağlanır ve bu olay, proteinin biçimini değiştirir ve onun işlevini aktive eder ya da inhibe eder. Aktivasyon durumunda, önceden ulaşılamayan aktif bölge açığa çıkarılır ve hedef protein, yeni hücresel rolü yerine getirmeye devam eder.

Karaciğer hücrelerinde epinefrin tarafından uyarılan G protein-aracılı protein kinaz reaksiyon dizisi, bir anahtar sinyalizasyon molekülü olan protein kinaz A'nın cAMP tarafından aktivasyonuyla sonuçlanır. Protein kinaz A ise, zıt etki gösteren diğer iki enzimi fosforlar:

- *İnhibisyon*. Enerji depolayan molekül olan glikojeni sentezlemek üzere glukoz moleküllerinin birleştirilmesini katalizleyen glikojen sentaz enzimine, protein kinaz tarafından bir fosfat grubu eklendiği zaman inaktif hale getirilir. Böylece epinefrin sinyali, *glikojende glukozun depolanmasını* önler (**Şekil 7.20, basamak 1**).
- *Aktivasyon*. Kendisine bir fosfat grubu eklendiği zaman fosforilaz kinaz, aktive edilir. O, glikojen fosforilazın aktivasyonuyla sonuçlanan protein kinaz reaksiyon serisinin bir parçasıdır. Glikojen fosforilaz ise glukoz metabolizmasında yer alan diğer bir anahtar enzimdir. Bu enzim, glikojenden *glukoz moleküllerinin serbest kalmasına* yol açar (**Şekil 7.20, basamak 2 ve 3**).

Bu yoldaki sinyallerin çoğaltılması, etkileyicidir; ayrıntılı olarak Şekil 7.20'de gösterildiği gibi, plazma zarına varan her bir epinefrin moleküllü, kana 10.000 glukoz molekülünün verilmesine yol açar.

| | |
|---|---|
| **1** | molekül epinefrin zara bağlanır ve aktive eder |
| **20** | molekül cAMP aktive olur |
| **20** | molekül protein kinaz A aktive olur |
| **100** | molekül fosforilaz kinaz aktive olur |
| **1.000** | molekül glikojen fosforilaz üretilir |
| **10.000** | molekül glukoz 1-fosfat üretilir |
| **10.000** | molekül kan glukozu üretilir |




**7.20 Birbirini İzleyen Reaksiyon Serisi, Enzim Aktivitesinin Değiştirilmesine Yol Açar** Karaciğer hücreleri, G proteinlerini aktifleştirmek suretiyle epinefrine yanıt verir; bu da ikinci haberci olan cAMP'nin sentezini aktive eder. Siklik AMP, bir protein kinaz reaksiyon dizisini başlatır ve epinefrin sinyali büyük ölçüde çoğaltılır; bu durum, şekilde mavi rakamlarla belirtilmiştir. Bu reaksiyon dizileri, hem glukozun glikojene dönüştürülmesini inhibe eder ve hem de daha önce depolanmış olan glukozun salınmasını uyarır.

### ıyaller DNA transkripsiyonunu başlatabilir

sım 4.1'de genetik madde olarak DNA'yı takdim ettiğimiz-, transkripsiyonla RNA olarak ifade edildiğini ve RNA'dan translasyonla protein sentezlendiğini ve bu proteinin ami- asit dizisinin orijinal DNA sekansı tarafından belirlendiğini yledik. Proteinler, tüm hücre işlevlerinde önemlidirler; onun n bir hücredeki spesifik işlevleri düzenlemenin bir anahtar ılu, hangi proteinlerin yapılacağını ve bu nedenle de hangi NA sekansının transkripsiyon geçireceğini düzenlemektir.

Sinyal iletimi, hangi DNA sekansının transkripsiyon geçi- ceğini belirlemede önemli rol oynar. Sinyal iletiminin yay- n hedefleri, transkripsiyon faktörleri adı verilen protein- rdir; bunlar, hücre çekirdeğindeki özgül DNA sekanslarına ağlanır ve komşu DNA bölgelerinin transkripsiyonunu akti- e eder ya da inaktive eder. Örneğin Ras sinyalizasyon yolu, ekirdekte sonlanır (bakınız Şekil 7.2). Ras sinyalizasyon reak- yonlar dizisindeki en son protein kinaz olan MAPk, çekirde- e girer ve hücre çoğalmasında işlev gören bir takım genlerin ade edilmesini uyaran bir proteini fosforlar.

Bu bölümde, hayvan hücrelerinde meydana gelen sinyali- asyon yolları üzerinde yoğunlaştık. Bununla birlikte, bu ki- abın Sekizinci Ünitesinde göreceğimiz gibi, bitkilerde de eşit lerecede önemli rolleri olan sinyal iletim yolları vardır.

## 7.4 ÖZET

**Hücreler, enzimleri aktive ederek, zar kanallarını açarak ya da gen transkripsiyonunu başlatarak sinyal iletimine cevap verirler.**

- Koku duyusunun alınmasında cAMP hangi rolü oynar? **Bakınız ss. 142-143 ve Şekil 7.19**
- Bir sinyalin çoğaltılması nasıl olur ve hücrenin çevresindeki değişikliklere cevap vermesinde niçin önemlidir? **Bakınız s. 143 ve Şekil 7.20**

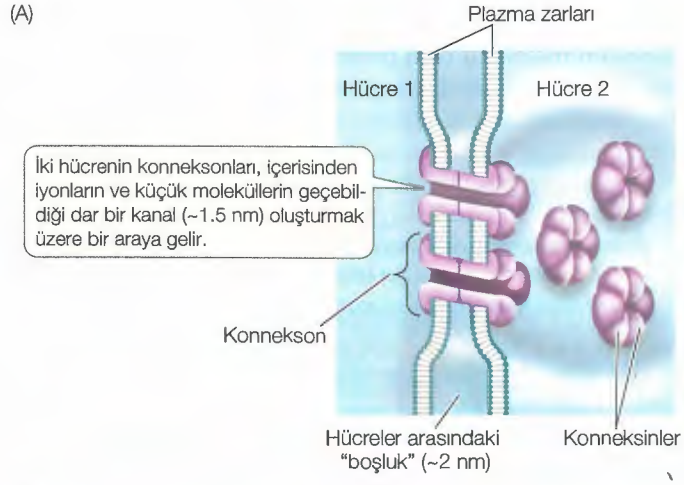
Bir hücrenin çevresinden gelen sinyallerin hücreyi nasıl etkileyebileceğini anlattık. Fakat çok hücreli organizmalardaki bir hücrenin çevresi, hücre dışı ortamdan daha fazlasıdır –aynı zamanda komşu hücreleri de içerir. Gelecek kısımda hücreler arasındaki özelleşmiş bağlantıları inceleyeceğiz; bu bağlantılar, bir hücrenin diğerine sinyali doğrudan iletilmesine izin verir.

# 7.5 Hücreler Doğrudan Nasıl İletişim Kurar?

Çoğu hücre, komşu hücrelerle temas halindedir. Kısım 6.2'de hücrelerin birbirlerine çeşitli şekillerde bağlantı kurduğunu anlattık; bu bağlantı kurma olayının, hücre yüzeyinden çıkarak uzanan tanıma proteinleri aracılığıyla, sıkı bağlantılarla ve desmozomlarla gerçekleştiğine değindik. Fakat kendi komşularımızla (ve oda arkadaşlarımızla) ilgili deneyimlerimizden de bildiğimiz üzere, sadece yakında olmak işlevsel iletişimin mutlaka olacağı anlamına gelmez. Ne sıkı bağlantılar ve ne de desmozomlar, hücreler arası iletişim için özelleşmemiştir. Bununla birlikte, birçok çok hücreli organizma, onların hücrelerinin doğrudan iletişim kurmasına izin veren özelleşmiş hücre bağlantılarına sahiptir. Hayvanlardaki bu yapılar, neksuslardır; bitkilerde ise plazmodezmler vardır.

### Hayvan hücreleri neksuslarla iletişim kurar

**Neksuslar** (kanallı bağlantılar), birçok hayvanda görülen komşu hücreler arasındaki kanallardır; bunlar, plazma zarı alanının yüzde 25'ine kadarını işgal edebilir (**Şekil 7.21A**). Neksuslar, iki hücrenin plazma zarları arasındaki dar boşluğu **konneksonadı** verilen kanal yapılarıyla karşıdan karşıya geçerler. Bir konneksonun duvarları, integral zar proteini olan konneksinin altı alt biriminden oluşmuştur. Komşu hücrelerdeki iki konneksonun, iki hücrenin sitoplazmasını birbirine bağlayan bir neksusu oluşturmak için bir araya gelir. Bir hücre ve onun komşusu arasında bu kanallardan yüzlerce bulunabilir. Kanalın porunun çapı yaklaşık olarak 1.5 nm olup proteinler gibi büyük moleküllerin geçişi için çok dardır. Fakat, hücreler arasında küçük moleküllerin geçmesine izin verecek kadar yeterli genişliğe sahiptir. İşaretli sinyal moleküllerinin ya da iyonların hücre içerisine




**7.21 İletişim Bağlantıları** (A) Bir hayvan hücresi, yanındaki komşu hücrelerle bağlantı sağlayan yüzlerce neksus (aralıklı bağlantı) içerebilir. Neksusların bu porları, küçük moleküllerin hücreden hücreye geçmesine izin vererek, hücrelerin aynı işlevi yerine getirebilmesi için bu önemli sinyal moleküllerinin derişiminin komşu hücrelerde benzer olmasını garanti eder. (B) Plazmodezmler, bitki hücrelerini birbirine bağlar. Düz endoplazmik retikulumdan köken alan desmotubül, plazmodezm içerisindeki boşluğun büyük bir kısmını doldurur ve geriye, küçük metabolitlerin ve iyonların geçebildiği çok küçük bir aralık bırakır.

enjekte edildiği deneyler, eğer bu hücreler birbirine neksuslar ile bağlantılıysa bu maddelerin komşu hücrelere kolayca geçebildiğini göstermiştir. Komşu hücrelerin sitoplazmaları arasında bu bağlantıların olması niçin gereklidir?

Neksuslar (kanallı bağlantılar), birbirine bağlı hücreler arasında *metabolik işbirliğine* izin verir. Böyle işbirlikleri, ATP, metabolik ara maddeler, amino asitler ve koenzimler gibi önemli küçük maddelerin hücreler arasında paylaşılmasını garanti altına alır (bakınız Kısım 8.4). Bazı dokulardaki metabolik işbirliği, sinyallerin ya da metabolik ürünlerin dokuların kenarlarındaki hücrelerden iç kısımdaki hücrelere (ya da tersi) geçirilebilmesi için gereklidir. Bu işlevin nasıl önemli olduğu, birçok doku da açık değildir; fakat bazılarında yaşamsal öneme sahip olduğu bilinmektedir. Örneğin, memeli gözünün merceğinde sadece çevrede yer alan hücreler, kandan difüzyonla besin maddelerinin alınmasına ve atıkların kana verilmesine yetecek kadar kana yakındırlar. Fakat mercek hücreleri, çok sayıda kanallı bağlantılarla birbiriyle bağlantılıdır; maddeler etkin ve hızlı biçimde onlar arasında difüzyon yapabilir.

Yukarıda bahsedildiği gibi, hormonlar ve cAMP gibi ikinci haberciler sinyal molekülleri olarak neksuslardan geçebildiğine ilişkin kanıtlar vardır. Eğer bu doğruysa, o zaman, dokuya sinyalin iletilmesi için o sinyal için sadece birkaç hücrenin reseptöre gereksinimi olacaktır. Böylece bir doku, sinyale karşı koordineli bir cevap verebilir.

### Bitki hücreleri plazmodezmler ile iletişim kurar

Bitkiler, neksuslar yerine **plazmodesmata** (tekili *plasmodesma*) adı verilen ve bitki hücrelerini birbirinden ayıran kalın hücre duvarları arasında uzanan zarla astarlanmış tünellere sahiptir. Tipik bir bitki hücresi, birkaç bin tane plazmodezme sahiptir.

Plazmodezmler, neksuslardan bir temel yönden farklılık gösterir: kanalının duvarı komşu plazma zarlarından gelen integral proteinlerden yapılmış olan neksusların aksine, plazmodezmler, kaynaşmış plazma zarlarıyla astarlanmıştır. Botanikçiler, hücrelerin bu şekilde aralarında bağlantı kurmuş olmalarına öylesine aşinadırlar ki hücreler arasında devamlılık gösteren bu sitoplazmayı *simplast* olarak nitelendirirler (bakınız Şekil 35.6).

Bir plazmodezmin çapı yaklaşık olarak 6 nm olup kanallı geçitlerdekinden çok geniştir. Fakat difüzyon için elverişli gerçek boşluk yaklaşık olarak aynıdır -1.5 nm. Bir plazmodezmin iç kısmının elektron mikroskobuyla incelenmesi, **desmotübül** adı verilen tubülün varlığını ortaya koymuştur; bu tubül görünüşte endoplazmik retikulumdan köken almıştır ve üzerinde çok sayıda plazmodezm deliği yer almaktadır (Şekil 7.21B). Tipik olarak, sadece küçük metabolitler ve iyonlar, bitki hücreleri arasında hareket edebilir. Bu gerçek, bitki fizyolojisinde önemlidir; çünkü bitkilerdeki toplu taşıma sistemi olan damar sistemi, birçok hayvanda gazları ve besin maddelerini hücrelere getirmede işlev gören küçük kan damarlarından (kılcallar) yoksundurlar. Hücreden hücreye plazma zarlarından difüzyon, muhtemelen, bir bitki hormonunun üretildiği yerden işlev göreceği yere taşınması için yeterli değildir. Bitkiler, bunun yerine, bir dokunun tüm hücrelerinin bir sinyale aynı zamanda cevap vermesini garanti altına almak için plazmodezmlerden gerçekleşen daha hızlı difüzyona güvenirler. Hücreler arasında plazmodezmler aracılığıyla daha büyük moleküllerin ya da partiküllerin geçebildiği durumlar vardır. Örneğin, bazı virüsler, geçişlerine yardım eden "hareketli proteinleri" kullanarak plazmodezmlerden geçebilirler.

## 7.5 ÖZET

**Hücreler, komşularıyla özelleşmiş hücre bağlantılarıyla iletişim kurabilir. Hayvanlardaki bu yapılar neksuslardır; bitkilerdeki ilgili yapılar ise plazmodezmlerdir.**

- Hücre sinyalizasyonunda neksusların ve plazmodezmlerin oynadıkları roller nelerdir?

## BÖLÜM ÖZETİ

### 7.1 Sinyaller Nelerdir ve Sinyallere Hücreler Nasıl Cevap Verirler?

- Hücreler, fiziksel çevreden ve diğer hücrelerden birçok sinyal alır. Kimyasal sinyaller, genellikle çok düşük konsantrasyonda bulunurlar. **Otokrin** sinyaller, kendilerini yapan hücreleri etkilerler; **parakrin** sinyaller, difüze olur ve yakındaki hücreleri etkiler. İnceleyiniz Şekil 7.1, WEB AKTİVİTESİ 7.1
- Bir **sinyal iletim yolu**, bir sinyal molekülü ile bir **reseptörün** etkileşimini; hücre içerisindeki bir seri basamakta sinyalin iletimini ve çoğaltılmasını; ve hücrenin işlevi üzerinde etkilerini kapsar. İnceleyiniz Şekil 7.2

### 7.2 Sinyal Reseptörleri Bir Hücresel Cevabı Nasıl Başlatır?

- Eğer hücreler, sinyallerin bağlanabileceği özel reseptör proteinlerine sahiplerse o sinyallere cevap verirler. Kendi sinyalinin ya da **ligandın** özelliğine bağlı olarak bir reseptör, hedef hücrenin plazma zarında ya da sitoplazmada yer alabilir. İnceleyiniz Şekil 7.5
- Plazma zarında yer alan reseptörler, **iyon kanallarını, protein kinazları** ve **G protein-bağlı** reseptörleri içerir.
- İyon kanalı reseptörleri "kapılıdır": ligandın bağlanmasıyla kanal proteinin üç boyutlu yapısı değiştirildiğinde kapı "açılır". İnceleyiniz Şekil 7.6
- **G proteininin** üç önemli bağlanma bölgesi vardır; bunlar G protein-bağlı reseptörü, GDP ya da GTP'yi ve bir **efektör proteini** bağlar. G protein, bir efektör proteini aktive ya da inhibe edebilir. İnceleyiniz Şekil 7.8, ANİMASYONLA ÖĞRENME 7.1
- Steroid hormonlar gibi lipid-çözülebilir sinyaller, plazma zarından difüzyon yapabilirler ve sitoplazmadaki reseptörleriyle karşılaşabilirler; ligand-reseptör kompleksi, ondan sonra, çekirdeğe girerek gen ifadesini etkileyebilir. İnceleyiniz Şekil 7.9

### 7.3 Hücrede Bir Sinyale Cevap Nasıl Dönüştürülür?

- **Doğrudan sinyal iletimi**, plazma zarında bulunan reseptörün kendisinin bir işlevidir. **Dolaylı sinyal iletimi**, çözünebilir bir **ikinci haberciyi** gerektirir. İnceleyiniz Şekil 7.10
- Bir **protein kinaz reaksiyon serisi** reseptör bağlanmasına cevabı güçlendirir. İnceleyiniz Şekil 7.12, ANİMASYONLA ÖĞRENME 7.2

- İkinci haberciler olarak **siklik AMP (cAMP), inositol trifosfat ($IP_3$), diaçil gliserol (DAG)** ve **kalsiyum** iyonları yer alır. $IP_3$ ve DAG, bir fosfolipid olan **fosfatidil inositol-bisfosfattan (PIP2)** köken alır.
- **Nitrik oksit (NO)** gazı, insan düz kas hücrelerindeki sinyal iletiminde rol alır. **İnceleyiniz Şekil 7.17**
- Sinyal iletimi, birkaç şekilde düzenlenebilir. Aktive edilen ve inaktifleştirilen moleküller arasındaki denge, bir sinyale karşı verilecek nihai cevabı saptamada işin içerisine karışır. **İnceleyiniz Şekil 7.18**

## 7.4 Hücreler Sinyallere Cevapta Nasıl Değişiklik Gösterir?

- Sinyallere karşı hücresel cevaplar, iyon kanallarının açılması, enzim aktivitelerinin değiştirilmesi ya da gen ifadesindeki değişiklikler olabilir. **İnceleyiniz Şekil 7.19**
- Protein kinazlar, fosfat gruplarını hedef proteinlere kovalent olarak eklerler; cAMP, hedef proteinlere kovalent olmayacak şekilde bağlanır. Bu bağlanmanın her ikisi de hedef proteinin konformasyonunu değiştirerek aktif merkezini açığa çıkarır ya da gizler.
- Aktive edilmiş enzimler, sinyal iletim yolundaki diğer enzimleri aktive edebilir ve bir sinyalin etkili bir biçimde çoğaltılmasına yol açabilir. **İnceleyiniz Şekil 7.20**

## 7.5 Hücreler Doğrudan Nasıl İletişim Kurar?

- Birbirine komşu birçok hayvan hücresi, plazma zarlarında yer alan **neksus (kanallı bağlantılar)** adı verilen küçük deliklerle birbirleriyle doğrudan bağlantı kurabilirler. **Konnekson** denen protein yapılar, iki komşu hücre arasında ince kanallar oluşturur; bu kanallardan küçük sinyal molekülleri ve iyonlar geçebilir. **İnceleyiniz Şekil 7.21A**
- Bitki hücreleri, **plazmodezm** adı verilen biraz daha büyük deliklerle birbirlerine bağlanırlar; bunlar, hem plazma zarını hem de hücre duvarını karşıdan karşıya geçerler. **Desmotubül**, plazmodezmin açıklığını daraltır. **İnceleyiniz Şekil 7.21B**

**Bu bölümün kavramlarını tekrar gözden geçirmek için WEB AKTİVİTESİ 7.2'ye bakınız.**

## DENEME TESTİ

1. Bir hücrenin bir sinyalle etkileşiminde ortaya çıkan aşağıdaki olayların doğru sıralaması nedir? (1) Hücre işlevinin değişmesi; (2) reseptöre sinyalin bağlanması; (3) kaynaktan sinyalin salınması; (4) sinyalin iletilmesi.
   a. 1234
   b. 2314
   c. 3214
   d. 3241
   e. 3421
2. Niçin bazı sinyaller ("ilk haberciler"), hedef hücreleri aktive etmek için "ikinci habercileri" tetiklerler?
   a. İlk haberci, ATP tarafından aktifleştirilmek ister.
   b. İlk haberci, suda çözünür değildir.
   c. İlk haberci, birçok hücre tipine bağlanır.
   d. İlk haberci, plazma zarını geçemez.
   e. İlk haberci için reseptör yoktur.
3. Östrojen gibi steroid hormonlar, hedef hücreler üzerinde aşağıdakilerden hangisini gerçekleştirerek etki gösterir?
   a. İkinci haberci aktivitesini başlatarak.
   b. Zar proteinlerine bağlanarak.
   c. Gen ifadesini başlatarak.
   d. Enzimleri aktive ederek.
   e. Zar lipitlerine bağlanarak.
4. Bir sinyale cevap veren hücreyle bunu gerçekleştiremeyen hücre arasındaki ana farklılık, aşağıdakilerden hangisinin varlığıdır?
   a. Sinyale bağlanan DNA dizisinin varlığı.
   b. Yakınında kan damarının varlığı.
   c. Reseptörün varlığı.
   d. İkinci habercinin varlığı.
   e. İletim yolunun varlığı.
5. Aşağıdakilerden hangisi, bir sinyalin bir reseptöre bağlanmasının bir sonucu *değildir*?
   a. Reseptör enzim aktivitesinin aktifleştirilmesi.
   b. Plazma zarındaki reseptörün difüzyonu.
   c. Reseptör proteinin konformasyonunda değişiklik.
   d. Reseptörün amino asitlere yıkılması.
   e. Reseptörden sinyalin salınması.
6. Bir steroid hormon gibi polar olmayan bir molekül, genellikle aşağıdakilerden hangisine bağlanır?
   a. Sitoplazmik reseptöre.
   b. Protein kinaza.
   c. İyon kanalına.
   d. Fosfolipide.
   e. İkinci haberciye.
7. Aşağıdakilerden hangisi, yaygın bir reseptör tipi *değildir*?
   a. İyon kanalı.
   b. Protein kinaz.
   c. G protein-bağlı reseptör.
   d. Sitoplazmik reseptör.
   e. Adenil siklaz.
8. Aşağıdakilerden hangisi, protein kinaz reaksiyon serisi için doğru *değildir*?
   a. Sinyal çoğaltılır.
   b. İkinci haberci oluşturulur.
   c. Hedef proteinler fosforlanır.
   d. Reaksiyon serisi mitokondride sonlanır.
   e. Reaksiyon serisi plazma zarında başlar.
9. Aşağıdakilerden hangisi, bir ikinci haberci *değildir*?
   a. Kalsiyum iyonu.
   b. İnositol trifosfat.
   c. ATP.
   d. Siklik AMP.
   e. Diaçil gliserol.
10. Plazmodezmler ve neksuslar (kanallı bağlantılar),
    a. küçük moleküllerin ve iyonların hücreler arasında hızla geçişine izin verir.
    b. her ikisi de zarla astarlanmış kanallardır.
    c. 1 mm çapında kanallardır.
    d. hücre başına sadece bir tane bulunur.
    e. hücre tanınmasında rol alırlar.

## TARTIŞMA

1. Kanser hücreleri, elemanlardan birini ya da diğerini şifreleyen genlerdeki değişiklikleri (mutasyonları) gösterdiği zaman, hem Ras proteininin kendisi ve hem de Ras sinyalizasyon yolunun çeşitli elemanları keşfedildi. (a) Ras ve (b) MAP kinazı kodlayan genlerde, hızlı hücre bölünmesinin ortaya çıkmasıyla sonuçlanan mutasyonların biyokimyasal sonuçları neler olabilir?
2. Siklik AMP, birçok farklı cevapta ikinci habercidir. Aynı haberci, farklı hücrelerde farklı şekillerde nasıl davranabilir?
3. Hücreler arasında plazmodezmler ya da neksuslar sayesinde gerçekleşen doğrudan iletişimi, reseptör aracılı iletişimle karşılaştırınız. Bir yöntemin diğerine göre avantajları nelerdir?
4. Küçük bir omurgasız hayvan olan hidra, uç kısmında tentaküllere ve ince, uzun bir vücuda sahiptir. Vücut duvarındaki hücreler farklılaşıp bir tomurcuk oluşturduğunda bu tomurcuk gövdeden yeni bir organizma olarak ayrılır ve hidra eşeysiz olarak çoğalabilir. Tomurcukların gövde ucundan belirli uzaklıkta oluşmaları, uç kısının (apeks) vücuda doğru difüzyon yapan sinyal molekülleri saldığını ve uca yakın kısımda bu moleküllerin daha yüksek konsantrasyonlarda bulunması nedeniyle bu kısımlarda tomurcuk oluşumunu inhibe ettiği fikrinin doğmasına yol açtı. Hidra, dolaşım sisteminden yoksundur, onun için bu inhibitör, hücreden hücreye difüzyonla geçmelidir. Eğer siz, konneksonlara bağlanan ve neksusları tıkayan bir antikora sahip olsaydınız, hidranın inhibitör faktörünün bu bağlantıları geçtiği şeklindeki hipotezi nasıl test ederdiniz?

## EK ARAŞTIRMA

Denizlerde yaşayan bir omurgasız olan *Begula neritina* türünün bünyesinde endosimbiyotik yaşayan bakteriler, bryostatinleri sentezlerler; bu madde ismini, bir zamanlar *Bryozoa* ("yosun hayvanları") olarak bilinen şimdi ise Ectoprocta olarak isimlendirilmiş olan omurgasız hayvan grubundan ve *stat* (dur) kelimesinden almıştır. Bu bryostatin adı verilen ilaç kullanıldığı zaman, kanser hücreleri dahil birçok hücre tipinde hücre bölünmesini kısıtlar. Bryostatinin protein kinaz C'yi (bakınız Şekil 7.15) inhibe ettiği önerilmiştir. Bu hipotezi nasıl araştırırsınız ve bu inhibisyonu hücre bölünmesiyle nasıl ilişkilendirirsiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (ZIYARET EDİNİZ yourBioPortal.com)

**İkinci Habercinin Keşfi** Bu egzersizde, Sutherland ve arkadaşları tarafından karaciğer dokusu kullanılarak gerçekleştirdikleri deneyleri (Şekil 7.13) inceleyeceksiniz; bu deneyler, bir hormonun bir reseptöre bağlanması ve onun hücre üzerindeki nihai etkileri arasında çözünebilir özellikte ikinci bir kimyasal habercinin olabileceğini göstermiştir. Onların verilerini analiz ederek, onların gerekçelerinde kontrollerin nasıl önemli olduğunu göreceksiniz.

# 8 Enerji, Enzimler ve Metabolizma

## Laktaz Eksikliği

Birleşmiş Milletler görevlileri ilk kez bu sorunun 1950'lerde farkına varmışlardır. O yıllarda, Asya ve Afrika'da açlıkları ortadan kaldırmak için yoğun çabalar harcanmıştır. O dönemde genel olarak, bağışlanmış besinin dengeli bir diyet sağlaması gerektiğine ve süt ürünlerinin- beslenmenin önemli bileşeni ("başlıca dört besin grubundan biri) süt ürünleri olduğuna inanılmaktaydı. Ancak bağışlanan süt ürünlerinin bu sütleri tüketen insanlarda şişkinlik, mide bulantısı ve ishal oluştuduğuna ilişkin raporlar gelmeye başladı.

Bu sorun, başlangıçta, gemiye yükleme sırasında oluşan bakteri kontaminasyonlarına ya da bu ürünleri tüketenlerin toz haline getirilmiş süt ürünlerini hazırlamalarındaki hatalara bağlanmıştır. Bu besinleri bağışlayanlar, çok dikkatlice geliştirilmiş beslenme ile ilgili bilimsel ilkelerin her yerde insanlara aynı şekilde uygulanmadığını anlayamamışlardır. Ancak, kısa bir süre sonra, Avrupa ve çoğunlukla Avrupa kökenli diğer zengin ülkelerde besin bağışı yapanların, başlıca süt şekeri ve bir disakkarit olan laktozu glukoz ve galaktoz gibi monosakkaritlere benzer şekilde hidrolize edemedikleri anlaşılmıştır. Bu insanların ince bağırsakları laktaz (β-galaktozidaz) isimli bir protein üretir. Laktaz, hidroliz reaksiyonlarını milyonlarca kat hızlandırır. Enzimler olarak isimlendirilen bu tür katalitik proteinlerin sonuna "az" eki getirilir. Dünya'daki insanların çoğu laktaz enzimini üretme yeteneği ile doğar, ancak, kısa bir süre sonra bu yeteneklerini kaybederler. Avrupa kökenli insanlar ise, çocukluktan sonra laktaz üretme yeteneklerini kaybetmezler.



Avrupalı olmayan erişkinler laktoz tükettiklerinde, bu laktoz onların bağırsaklarında hidrolize olmaz. Çünkü bu insanlar laktaz üretemezler. Laktoz gibi disakkaritler ince bağırsağı örten hücreler tarafından kan sıvısına katılmak üzere absorblanmaz. Böylece, laktoz bozulmaz ve kolona doğru (kalın bağırsak) ilerler. Kolondaki milyarlarca bakteri arasında laktaz üreten türler bulunur. Ancak, bu bakteriler yan ürün olarak hazımsızlık yaratan gaz çıkışına neden olurlar. Laktozun tüketilmesinden sonra oluşan hazımsızlık laktoz dirençsizliği olarak bilinir.

Laktaz üretimi çoğu insanda çocukluktan sonra neden sonlanmaktadır? Bunun açıklaması diyette yatmaktadır: bir çocuk ilk olarak bol laktoz içeren anne sütü içer. Sütün içilmesi bağırsak hücrelerini laktoz üretmeleri için uyarır. Ancak birçok insan- ve diğer memeliler- anne sütünden kesildikten sonra ya az süt tüketir ya da hiç tüketmez. Bu nedenle, incebağırsakta laktaz üretme gereksinimi ortadan kalkar. Bu nedenle memelilerin çoğu sadece süt emme döneminde laktaz üretebilmek için evrilmişlerdir. Laktoza dirençsizlik

**Sorun Oluşturan Bir Öncü** Pekçok yetişkin birey incebağırsağında laktaz enzimini üretemez. Bu bireyler, süt tükettiklerinde rahatsız olurlar.



**Masai Çobanları** Masai bireyleri, Afrikalılar arasında yaşamları boyunca süt tüketebilmeleri bakımından farklılık gösterirler. Bu bireyler, annelerinden süt emmeği bıraktıktan sonra da laktaz ürettikleri için süt tüketebilmektedirler.

birçok insan topluluğunda sorun değildir. Çünkü insanlar basit olarak süt ürünü tüketmez -eğer varlıklı bağış severler bağış yapmadıkları taktirde. Bu insanlar karbonhidrat gereksinimlerini diğer kaynaklardan sağlarlar.

Öyleyse, neden hala Avrupa kökenli birçok insan erişkinlik evresinde laktaz üretebilmektedir? Bu insanlar sütten kesildikten sonra laktaz üretiminin durmasını engelleyen bir mutasyon taşımaktadırlar. Bu mutasyon Avrupa (bazı batı Afrika) popülasyonlarında baskın hale gelmiştir. Bu baskınlık, bu insanların otlak hayvanlarını koruyup, sütlerini kullanmaya başlamalarından sonra belirginleşmiştir.

Laktaz aktivitesi enzimler tarafından katalizlenen biyokimyasal bir reaksiyon örneğidir. Laktozun hidrolizi daha basit moleküllere - sonuçta $CO_2$'ye- dönüşümün başlangıcıdır. Bu dönüşüm sonucunda enerji açığa çıkar.

**BU BÖLÜMDE** Enerjinin rolüne odaklanarak, biyokimyasal dönüşümleri incelemeye bağlayacağız. İlk olarak enerji dönüşümlerinin altında yatan fiziksel ilkeleri ve bu ilkelerin biyolojiye nasıl uygulandıklarını açıklayacağız. Daha sonra, enerji taşıyıcı bir molekül olan ATP'nin hücrede ne denli önemli bir rol oynadığını göreceğiz. Son olarak, doğa, aktiviteler ve biyokimyasal dönüşümleri hızlandıran ve yaşam için zorunlu olan enzimlerin düzenlenmesini açıklayarak, laktazla ilgili hikayemize döneceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


8.1 Biyolojik Enerji Dönüşümlerinin Altında Yatan Fiziksel İlkeler Nelerdir?
8.2 Biyokimyasal Enerji İlişkilerinde ATP'nin Rolü Nedir?
8.3 Enzimler Nelerdir?
8.4 Enzimler Nasıl Çalışırlar?
8.5 Enzimlerin Aktiviteleri Nasıl Düzenlenir?


## 8.1 Biyolojik Enerji Dönüşümlerinin Altında Yatan Fiziksel İlkeler Nelerdir?

Metabolik reaksiyonlar ve katalizörler canlılarda enerjinin biyokimyasal dönüşümleri için elzemdir. Karbonhidratları üretmek için ışık enerjisini kullanan bir bitki ya da bir mutfak tezgahına (daha fazla enerji elde edebileceği besini bulabileceğini umduğu) sıçrayabilmek için besin enerjisini dönüştüren bir kedi olsun, enerjinin dönüştürülmesi yaşamın ayırt edici bir özelliğidir.

Fizikçiler enerjiyi iş yapma kapasitesi olarak tanımlarlar. Bir nesnenin üzerinde belirli bir mesafeden bir kuvvet uygulandığında, iş yapılmış olur. Biyokimyada enerjiyi *değişim kapasitesi* olarak düşünmek daha uygundur. Biyokimyasal reaksiyonlarda bu enerji değişiklikleri moleküllerin kimyasal bileşimleri ve özelliklerindeki değişimlerle ilişkilidir. Hiçbir hücre enerjiyi yaratamaz; bütün canlılar enerjiyi ortamdan elde etmek zorundadır. Gerçekten fiziğin temel yasalarından biri enerjinin ne yaratılabileceği ne de yok edilebileceğidir. Ancak, enerji bir formdan diğerine dönüştürülebilir ve canlı hücreler bu tür birçok dönüşümü gerçekleştirirler. Örneğin, yeşil bitki hücreleri ışık enerjisini kimyasal enerjiye dönüştürürler; sıçrayan kedi kimyasal enerjiyi hareket enerjisine dönüştürür. Enerjinin dönüşümü hücrelerde oluşan kimyasal dönüşümlerle ilişkilidir- kimyasal bağların parçalanması ve oluşturulması, zardan maddelerin geçişi, hücre üremesi ve bunun gibi.

### Başlıca İki Tip Enerji ve Metabolizma Vardır

Enerjinin birçok formu bulunur: kimyasal, elektrik, ısı, ışık ve mekanik. Ancak bütün enerji formları iki temel tipten biri olarak düşünülebilir:

- *Potansiyel enerji* hal ya da konum enerjisidir- yani depolanmış enerji. Potansiyel enerji birçok formda depolanabilir: kimyasal bağlarda, derişim (konsantrasyon) gradiyenti olarak ya da hatta bir elektrik yük dengesizliği olarak (zar potansiyelindeki gibi; bakınız Kısım 6.3). Saldırmaya hazırlanan, çömelmiş bir kediyi düşünün.
- *Kinetik enerji* hareket enerjisidir- yani, iş yapan, eşyaları değiştiren enerji tipi. Kaslarında depolanmış potansiyel enerjinin bir kısmını sıçrama amaçlı kas kasılması için kinetik enerjiye dönüştüren bir kediyi düşünün.

Potansiyel enerji kinetik enerjiye, kinetik enerjide potansiyel enerjiye dönüştürülebilir. Enerjinin aldığı şekil de dönüştürülebilir. Kedinin kaslarındaki potansiyel enerji kovalent bağlarda bulunmaktadır (kimyasal enerji). Buna karşın, sıçrayan




**8.1 Enerji Dönüşümleri ve İş Yapma** Sıçrayan bir kedi hem potansiyel ve kinetik enerji arasındaki dönüşümü hem de enerjinin bir formdan (kimyasal) diğerine (mekanik) dönüşümünü gösterir.

kedinin kinetik enerjisi mekaniktir (**Şekil 8.1**). Bu tip çok sayıda diğer dönüşümler olduğunu düşünebilirsiniz: örneğin, bu kitabı okurken, ışık enerjisi gözlerinizde kimyasal enerjiye ve daha sonra mesajları beyninize ileten sinir hücrelerinde elektrik enerjisine dönüştürülmektedir. Bir sayfayı çevirmeye kalkıştığınızda, sinir ve kasın elektriksel ve kimyasal enerjisi kinetik enerjiye dönüştürülmektedir.

Herhangi canlı bir organizmada, kimyasal reaksiyonlar sürekli oluşur. **Metabolizma**, bu reaksiyonların toplamı olarak tanımlanır. Belirli hücreler birçok reaksiyonu herhangi bir anda gerçekleştirirlerken, bilim insanları genellikle bir keresinde yalnızca birkaç reaksiyonun üstüne odaklanırlar. Canlıların bütün hücrelerinde başlıca iki metabolik reaksiyon grubu oluşur.

- **Anabolik reaksiyonlar** (anabolizma) basit molekülleri, daha gelişmiş molekülleri (örneğin, amino asitlerden bir proteinin sentezlenmesi) oluşturmak için birbirine bağlar. Anabolik reaksiyonlar enerji girişi gerektirir ve bu enerjiyi oluşan kimyasal bağlarda bağlarlar.
- **Katabolik reaksiyonlar** (katabolizma) karmaşık molekülleri daha basit olanlara parçalar ve kimyasal bağlarda depolanmış enerjinin serbest kalmasını sağlar. Örneğin, bir polisakkarit olan nişasta daha basit moleküllere hidrolize olduğunda, enerji açığa çıkar.

*Katabolik ve anabolik reaksiyonlar daima birbirleri ile bağlantılıdır.* Katabolik reaksiyonlarda serbest kalan enerji anabolik reaksiyonların sürdürülmesinde kullanılır- yani, biyolojik iş yapmak için. Örneğin, glukozun parçalanmasından açığa çıkan enerji (katabolizma) nükleik asitlerin ve proteinlerin sentezi gibi anabolik reaksiyonların sürdürülmesinde kullanılır.

Katabolik reaksiyonlar aynı zamanda hareket için de enerji sağlar: kas kasılması ATP'nin hidrolizine (katabolizmasına) bağlıdır (bakınız Kısım 8.2). Bu olayda, katabolizmada açığa çıkan potansiyel enerji kinetik enerjiye dönüştürülür.

**Termodinamik yasaları** (termo "enerji"; dinamikler "değişiklik" anlamındadır) enerjinin temel fiziksel özellikleri ve madde ile etkileşimi üzerindeki çalışmalardan elde edilmiştir. Bu yasalar evrendeki bütün madde ve enerji dönüşümlerine uygulanır. Bu yasaların canlı sistemlere uygulanmasıyla organizmaların ve hücrelerin yaşamlarını sürdürmek için enerjiyi nasıl elde ettiklerinin ve dönüştürdüklerinin anlaşılmasını sağlar.

## Termodinamiğin birinci yasası: Enerji ne yaratılabilir ne de yok edilebilir

Termodinamiğin birinci yasasına göre, herhangi bir enerji dönüşümünde, enerji ne yoktan var edilebilir ne de yok edilebilir. Bu şu şekilde de söylenebilir: herhangi bir enerji dönüşümde, toplam enerji, dönüşümden önce ve sonra aynıdır (**Şekil 8.2A**). Bundan sonraki iki bölümde de göreceğiniz gibi, karbonhidratların ve yağların kimyasal bağlarındaki enerji ATP formundaki kimyasal enerjiye, daha sonra bu ATP enerjisi mekanik iş yapabilmek için kinetik enerjiye dönüştürülebilir (kas kasılması gibi) ya da biyokimyasal bir işin gerçekleştirilmesinde (protein sentezi gibi) kullanılabilir.

## Termodinamiğin ikinci yasası: Düzensizlik artama eğilimindedir

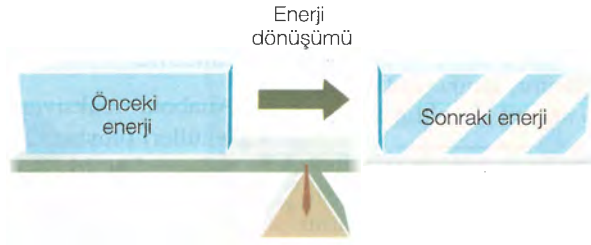
Her ne kadar enerji yoktan var edilemez ya da yok edilemez ise de, termodinamiğin ikinci yasasına göre, enerjinin bir bölümü iş yapımında kullanılamayacak hale gelir (**Şekil 8.2B**). Başka bir deyişle, yüzde 100 verimlilikle çalışan fiziksel ya da kimyasal bir reaksiyon yoktur; açığa çıkan enerjinin bir bölümü düzensizlikle ilişkili bir yapıda kaybedilir. Düzensizliği, parçacıkların termal hareketine bağlı bir düzensizlik olarak düşünün; bu enerjinin değeri çok düşük olup yarayışsız olarak çevreye saçılır. Entropi bir sistemdeki düzensizliğin ölçüsüdür.

Bir sistemde düzen sağlamak enerji gerekir. Bir sisteme enerji uygulanmazsa, rastgele düzenlenecek ya da bozulacaktır. İkinci yasa bütün enerji dönüşümlerine uygulanır, ancak burada biz canlı sistemlerdeki kimyasal reaksiyonlara odaklanacağız.

**ENERJİNİN TAMAMI KULLANILAMAZ** Herhangi bir sistemde, toplam enerji, iş yapabilen kullanılabilir enerjiyi ve düzensizliğe bağlı kaybedilen kullanışsız enerjiyi içerir.

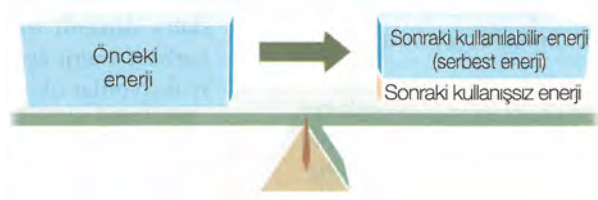
toplam enerji= kullanılabilir enerji + kullanılamayan enerji

Biyolojik sistemlerde, toplam enerji **entalpi** (*H*), iş yapamayan kullanılabilir enerji ise **serbest enerji** (*G*) olarak isimlendirilir. Serbest enerji hücrelerin büyüme, hücre bölünmesi ve onarımı için gerekli bütün kimyasal reaksiyonlar için gereksinim duyduğu enerjidir. Kullanışsız enerji mutlak sıcaklık (T) ile **entro-**




(A)

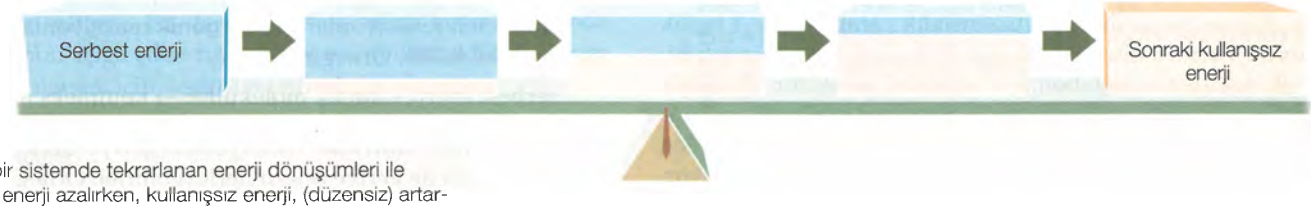
**Termodinamiğin Birinci Yasası** Bir dönüşüm öncesinde toplam enerji miktarı bir dönüşümden sonraki toplam miktara eşittir. Yeni enerji yaratılmaz ve de kaybolmaz




(B)

**Termodinamiğin İkinci Yasası** Her ne kadar, bir dönüşüm kapalı bir sistemde (çevresi ile madde ve enerji alışverişi yapmayan biri) toplam enerji miktarı değişmese de, herhangi bir dönüşümden sonra iş yapmada kullanılabilen enerji miktarı, başlangıçtaki enerji miktarından her zaman daha azdır.

**8.2 Termodinamik Yasaları** (A) Birinci yasaya göre, enerji yaratılmaz ve yok edilemez. (B) İkinci yasaya göre enerji dönüşümlerinden sonra enerjinin bir bölümü iş yapmada kullanılamaz.




Kapalı bir sistemde tekrarlanan enerji dönüşümleri ile serbest enerji azalırken, kullanışsız enerji, (düzensiz) artar- **entropide** artış olarak bilinen bir olay-, ikinci yasanının diğer bir ifadesidir.

**pi** (*S*)'nin çarpılması ile gösterilir. Dolayısıyla, yukarıdaki eşitlik kelimesini daha kesin bir şekilde aşağıdaki gibi yazabiliriz:

$$H = G + TS$$

Kullanılabilir enerji ile ilgilendiğimizden, bu denklemi aşağıdaki şekilde yeniden düzenleyebiliriz:

$$G = H - TS$$

Her ne kadar *G*, *H* ya da *S*'yi mutlak olarak ölçemesek te, sabit bir sıcaklıkta her birindeki değişimleri belirleyebiliriz. Bu tür enerji değişimleri kalori (cal) ya da jul (J) olarak ölçülür*. Enerjideki bir değişiklik Yunanca bir harf olan delta (Δ) ile gösterilir. Herhangi bir kimyasal reaksiyonun serbest enerjisindeki (ΔG) değişim ürünler ve reaksiyona giren maddelerin serbest enerjilerindeki değişikliklere eşittir:

$$\Delta G_{\text{reaksiyon}} = G_{\text{ürünler}} - G_{\text{reaksiyona giren maddeler}}$$

Bu tür bir değişiklik ya pozitif ya da negatif olabilir; yani, ürünlerin serbest enerjisi reaksiyona giren maddelerin serbest enerjisinden fazla ya da az olabilir. Eğer ürünlerin serbest enerjisi reaksiyona giren maddelerinkinden fazlaysa, reaksiyona bir miktar enerji girişi olmuş demektir (Enerjinin yaratılamayacağını hatırlayınız; bu nedenle bir miktar enerjinin dış kaynaklardan eklenmiş olması gerekir.) Sabit bir sıcaklıkta, Δ*G* toplam enerji (Δ*H*)'deki ve entropi (ΔS)'deki değişikliklere göre tanımlanır:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

Bu eşitlik, serbest enerjinin bir kimyasal reaksiyonda açığıma çıktığını yoksa tüketildiğini mi belirtir:

- Eğer Δ*G* negatif ise ($\Delta G < 0$), serbest enerji açığa çıkmıştır.
- Eğer Δ*G* pozitif ise ($\Delta G > 0$), serbest enerji gerekmektedir (tüketilmiştir)

Eğer gerekli enerji bulunmuyorsa, reaksiyon gerçekleşmez. Δ*G*'nin işareti ve büyüklüğü denklemin sağındaki iki faktöre bağlıdır:

- Δ*H*: Bir kimyasal reaksiyonda, Δ*H* siteme katılan toplam enerji miktarı ($\Delta H > 0$) ya da salınan ($\Delta H < 0$) enerjinin toplam miktarıdır.
- Δ*S*: Δ*S*'in işaretine ve büyüklüğüne bağlı olarak, tam terim, yani *T*Δ*S*, negatif ya da pozitif, büyük ya da küçük olabilir. Başka bir deyişle, sabit bir sıcaklıkta (*T*'nin değişmediği), Δ*G*'nin büyüklüğü ve sinyali entropideki değişime çok bağımlıdır.

Eğer bir kimyasal reaksiyon entropiyi arttırırsa, bu reaksiyonun ürünleri, reaksiyona giren maddelere göre, daha düzensiz ve rastgeledir. Bir proteinin, onu oluşturan amino asitlere hidrolizinde olduğu gibi, eğer reaksiyona giren maddelerden daha fazla ürün bulunuyorsa ürünler çevrede hareket etmek için çok önemli özgürlük elde edebileceklerdir. Bir amino asit çözeltisindeki düzensizlik, proteininkine göre, daha büyük olacaktır. Proteinde peptid bağları ve diğer kuvvetler serbest hareketi sınırlandırırlar. Dolaysısıyla, hidrolizde, entropideki değ-

*Bir kalori 1 gram saf suyun sıcaklığını 14.5 °C'den 15.5 °C'ye yükseltmek için gerekli ısı enerjisi miktarıdır. SI sisteminde, enerji jul cinsinden ölçülür. 1 J = 0.239 cal; 1 cal ise 4.184 J'dur. Dolayısıyla, örneğin, 486 cal = 2,033 J ya da 2.033 kJ'dur. Her ne kadar, burada ısı açısından tanımlanmışsa da kalori ve jul enerjinin herhangi bir şeklinin mekanik, elektriksel ya da kimyasal ölçümleridir. Enerjiyle ilgili veriler karşılaştırıldığında her zaman juliu jul, kaloriyi ise kaloriyle karşılaştırınız.

şiklik ($\Delta S$) pozitif olacaktır. Bunun aksine, daha az ürün varsa ve bu ürünlerin ortamlarındaki hareketleri reaksiyonlara giren ürünlere (bir proteinde birbirine bağlanmış amino asitler gibi) göre daha fazla sınırlandırılmışsa, $\Delta S$ negatif olacaktır.

**DÜZENSİZLİK ARTMA EĞİLİMİNDEDİR** Termodinamiğin ikinci yasası da enerji dönüşümlerinin bir sonucu olarak, düzensizliğin artma eğiliminde olduğunu öngörür; enerjinin bir bölümü her zaman termal hareket (entropi) olarak kaybedilir. Kimyasal ve fiziksel değişiklikler ve de biyolojik süreçlerin hepsi entropiyi arttırma eğilimdedir (bakınız Şekil 8.2B). Bu eğilim bu süreçleri yönlendirir. Bu durum, bazı reaksiyonların neden belirli bir yönde ilerlediğini açıklar.

İkinci yasa organizmalara nasıl uygulanır? Büyük ve kompleks moleküllerden oluşan çok iyi düzenlenmiş doku ve organlara sahip insan vücudunu düşünün. Bu tür bir gelişmişlik termodinamiğin ikinci yasası ile çelişiyor görünse de, iki nedenden dolayı öyle değildir. Birincisi, gelişmişliğin ortaya çıkışının kendisinin de düzensizlik yaratmasıdır. 1 kg'lık bir insan vücudu oluşturmak için 10 kg çok fazla düzenli biyolojik maddenin metabolize edilmesini gerektirir. Biyolojik maddeler $CO_2$, $H_2O$ ve daha basit diğer moleküllere dönüştürülürler. Bu moleküller bağımsız ve rastgele hareket ederler. Dolayısıyla, metabolizma 1 kg ette depolanmış düzen (toplam enerji; entalpi) miktarından çok daha fazla düzensizlik (daha fazla enerji entropi olarak kaybedilir) yaratır. İkincisi, düzeni sürdürmek için, canlılığın sabit enerji girişine gereksinim duymasıdır. Canlı sistemlerin kompleks yapıları bu enerji olmazsa parçalanacaktır. Enerji düzen sağlamak ve sürdürmek için kullanıldığından, termodinamiğin ikinci yasası ile çelişmez.

Termodinamiğin yasalarının canlılara uygulandığını gördükten sonra şimdi bu yasaların biyokimyasal reaksiyonlara nasıl uygulanacağına döneceğiz.

## Kimyasal reaksiyonlar enerjiyi serbest bırakır ya da tüketirler

Anabolik reaksiyonlar basit molekülleri daha karmaşık molekülleri oluşturmak üzere birbirine bağladığından, hücrede gelişmişliği (düzen) artırma eğilimindedir. Diğer taraftan, katabolik reaksiyonlar kompleks molekülleri daha basit moleküllere ayrıştırma eğilimindedir. Dolayısıyla gelişmişliği azaltma (düzensizlik yaratma) eğilimindedirler.

- *Katabolik* reaksiyonlar düzenli bir reaktantı daha küçük, daha düzenli dağılım gösteren ürünlere ayrıştırabilirler. Serbest enerji açığa çıkaran reaksiyonlar ($-\Delta G$) egzergonik reaksiyonlar olarak bilinirler (**Şekil 8.3A**). Örneğin:

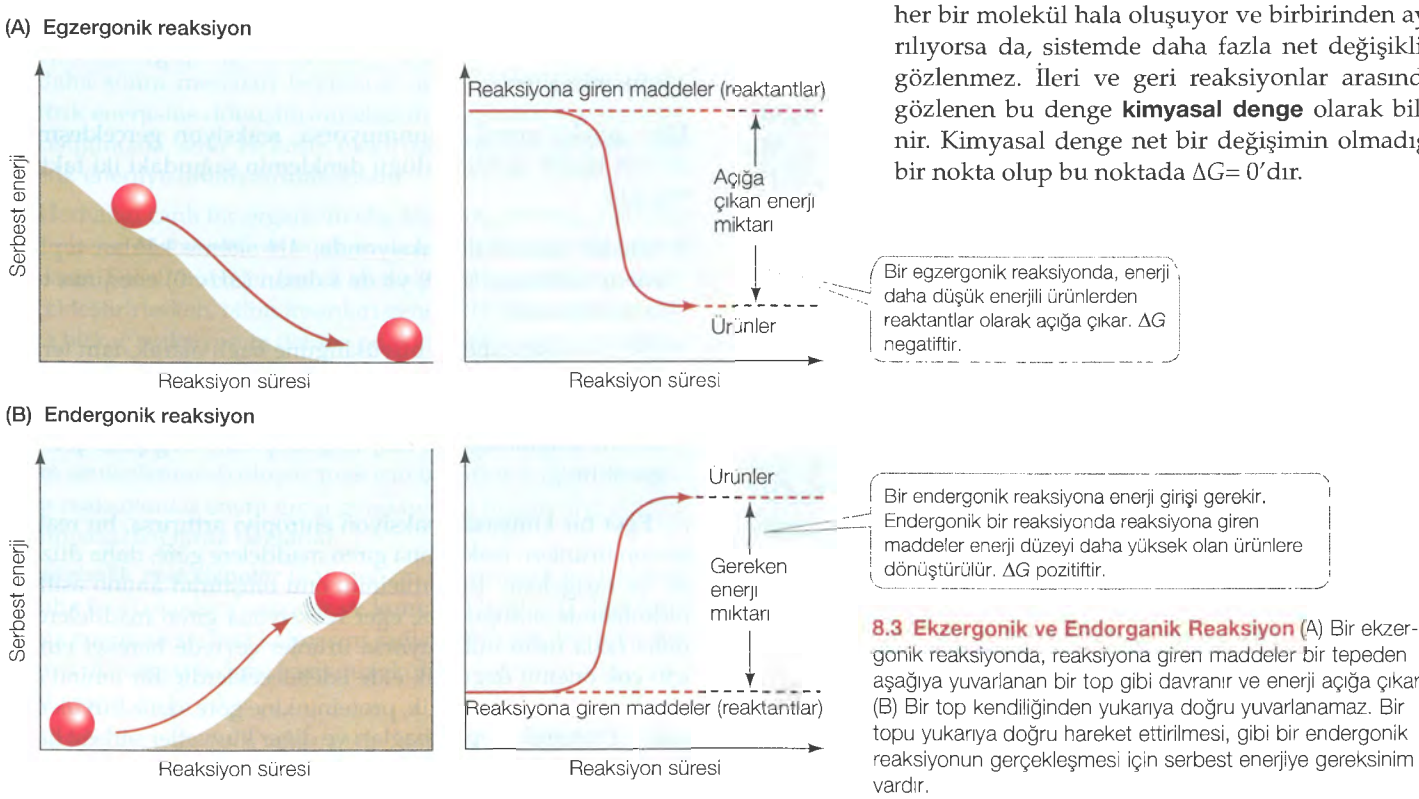
  kompleks moleküller → serbest enerji + küçük moleküller

- *Anabolik* reaksiyonlar, reaksiyona giren daha küçük moleküllerden (daha az düzenli) tek bir ürün (oldukça düzenli madde) meydana getirebilir. Serbest enerji ($+\Delta G$) isteyen ya da tüketen reaksiyonlara **endergonik** reaksiyonlar adı verilir (**Şekil 8.3B**). Örneğin:

  serbest enerji + küçük moleküller → kompleks moleküller

İlke olarak, kimyasal reaksiyonlar geriye dönüşebilir ve hem ileri hem de geriye doğru ilerleyebilirler. Örneğin, her ne kadar *A ve B'nin derişimi bu yönlerden hangisinin üstünlük sağlayacağını belirlerse de*, eğer A bileşiği B bileşiğine dönüştürülebilirse (A → B), bu durumda, B ilke olarak A'ya dönüştürülebilir (B → A). Bütün reaksiyonun ileri ve geri reaksiyonların rekabetinin bir sonucu olduğunu (A ⇌ B) düşünün. A'nın derişiminin artması ileri yöndeki reaksiyonu hızlandırırken, B'nin derişimindeki artış geriye doğru olan reaksiyonu hızlandırır.

A ve B'nin bazı konsantrasyonlarında, ileri ve geri reaksiyonlar aynı hızda gerçekleşir. Bu derişimde, her ne kadar, her bir molekül hala oluşuyor ve birbirinden ayrılıyorsa da, sistemde daha fazla net değişiklik gözlenmez. İleri ve geri reaksiyonlar arasında gözlenen bu denge **kimyasal denge** olarak bilinir. Kimyasal denge net bir değişimin olmadığı bir nokta olup bu noktada $\Delta G = 0$'dır.




**8.3 Ekzergonik ve Endorganik Reaksiyon** (A) Bir ekzergonik reaksiyonda, reaksiyona giren maddeler bir tepeden aşağıya yuvarlanan bir top gibi davranır ve enerji açığa çıkar. (B) Bir top kendiliğinden yukarıya doğru yuvarlanamaz. Bir topu yukarıya doğru hareket ettirilmesi, gibi bir endergonik reaksiyonun gerçekleşmesi için serbest enerjiye gereksinim vardır.




**8.4 Kimyasal Reaksiyonlar Dengeye Ulaşır** Dengeye ulaşıldığında, suda çözünmüş olan glukoz 1-fosfat ve glukoz 6-fosfatın miktarının ne olduğu önemsizdir. Her zaman yüzde 95 glukoz 6-fosfat, yüzde 5 ise glukoz 1-fosfat bulunacaktır.

### Kimyasal denge ve serbest enerji birbiriyle ilişkilidir

Her kimyasal reaksiyon belirli bir aralıkta ilerler, ancak sonlanması (reaksiyona giren bütün maddelerin ürünlere dönüştürülmesi) gerekmez. Her bir reaksiyon özel bir denge noktasına sahiptir. Bu denge noktası belirli koşullar altında reaksiyonun açığa çıkardığı serbest enerji ile ilişkilidir. Denge ilkesini anlamak için, aşağıdaki örneği inceleyelim:

Hücrelerin çoğu glukoz 6-fosfata dönüştürülen glukoz 1-fosfat içerir:

$$\text{Glukoz 1-fosfat} \rightleftharpoons \text{glukoz 6-fosfat}$$

Derişimi 0.02 M (M molar derişimi göstermektedir; bakınız Kısım 2.4) olan sulu bir glukoz 1-fosfat çözeltisi ile başladığımızı düşünün. Çözelti sabit çevresel koşullar altında (25°C ve pH 7) tutulmuştur. Reaksiyon dengeye doğru ilerledikçe, ürünü oluşturan glukoz 6-fosfatın derişimi 0'dan 0.019 M'a yükselirken, reaktant konumundaki glukoz 1-fosfatınki 0.001 M'a düşer. Bu noktada, dengeye ulaşılır (**Şekil 8.4**). Dengeye ulaşıldığında, glukoz 6-fosfattan glukoz 1-fosfat yönündeki geri reaksiyonun hızı, ileri reaksiyonunki ile aynıdır.

Denge durumunda, bu reaksiyonda ürünün reaksiyona giren maddeye oranı 19:1 (0.019/0.001) olup, ileri reaksiyon reaksiyonun tamamlanma yolunun %95'ini kat etmiştir (yukarıda yazıldığı gibi "sağa"). Deney aynı koşullar altında yapıldığında, her zaman bu sonuç elde edilir.

Herhangi bir reaksiyonun serbest enerjisindeki değişim ($\Delta G$) doğrudan denge noktasına bağlıdır. Denge noktasından aşağı yönde ne kadar uzaklaşılırsa, daha fazla serbest enerji açığa çıkar. Glukoz 1-fosfatın glukoz 6-fosfata dönüşümü gibi egzergonik bir reaksiyonda, $\Delta G$ negatif bir sayıdır (bu örnekte, $\Delta G = -1.7$ kcal/mol ya da $-7.1$ kj/mol).

Bir reaksiyon için büyük bir pozitif sayı , bu reaksiyonun sağa doğru (A → B) zorlukla ilerlediğini gösterir. Eğer B'nin başlangıçtaki derişimi A'nınkine göre yüksekse, bu tür bir reaksiyon "sola" doğru ilerler A ← B) ve B'nin yaklaşık tamamı A'ya dönüştürülür. 0'a yakın bir $\Delta G$ değeri kolaylıkla tersine dönebilen bir reaksiyonun özelliğidir: reaktantlar ve ürünlerin hemen hemen hepsi aynı serbest enerjiye sahiptir.

Bölüm 9 ve 10'da besin ve ışıktan enerjiyi hasat eden metabolik reaksiyonları inceleyeceğiz. Bu enerji ise, karbonhidratlar, lipitler ve proteinlerin sentezlenmesinde kullanılır. Canlı organizmaların gerçekleştirdiği bütün kimyasal reaksiyonlar termodinamik ve denge ilkeleri ile yürütülür.

## 8.1 ÖZET

**Termodinamiğin iki yasası biyolojik sistemlerde enerji dönüşümlerini belirler. Bir biyokimyasal reaksiyon enerjiyi açığa çıkarabilir ya da tüketebilir. Bu kimyasal reaksiyon sonuna kadar ilerlemeyip, bir denge noktasında sonlanır.**

- Potansiyel enerji ve kinetik enerji arasındaki farklılık nedir? Anabolizma ve katabolizma arsındaki farklılık nedir? **Bakınız ss. 149-150**

  Termodinamik yasaları nelerdir? Biyoloji ile ilgisi nedir? **Bakınız ss. 150-152 ve Şekil 8.2**
- Endergonik ve egzergonik reaksiyonlar arasındaki farklılık nedir? $\Delta G$'nin önemini açıklayınız. **Bakınız s. 152 ve Şekil 8.3**

Termodinamiğin tartışmakta olduğumuz ilkeleri, evrendeki bütün enerji dönüşümlerine uygulanır. Dolaysıyla çok güçlü ve kullanışlıdır. Bundan sonra, bu ilkeleri biyolojik enerji birimi olarak ATP'yi kullanan hücrelerdeki reaksiyonlara uygulayacağız.

## 8.2 Biyokimyasal Enerji İlişkilerinde ATP'nin Rolü Nedir?

Hücreler kimyasal iş yapmak için adenozin trifosfata (ATP) bağımlıdırlar. ATP bir çeşit "enerji birimi olarak" iş görür. Bir iş kurmak için harcadığınız paraya göre, bir öğle yemeği için para harcamak daha etkili, yeterli ve uygundur. Benzer şekilde, hücreler için de farklı reaksiyonlar ve hücre süreçleri arasında enerjinin aktarılmasında tek bir birim kullanmak daha uygundur. Dolayısıyla, egzergonik reaksiyonlarda açığa çıkan serbest enerjinin bir kısmı ATP oluşumunda kullanılır. ATP, adenozin difosfat (ADP) ve inorganik fosfat (yaygın olarak $P_i$ olarak kısaltılan, $HPO_4^{2-}$)'tan oluşur. Daha sonra bu ATP endergonik reaksiyonları yürütülmesinde serbest enerjinin açığa çıkması için hücredeki diğer yerlerde hidrolize edilebilir (bazı reaksiyonlarda, guanozin trifosfat (ATP'nin yerine [GTP] enerji veren bir molekül olarak kullanılır, ancak biz burada ATP'ye odaklanacağız.)

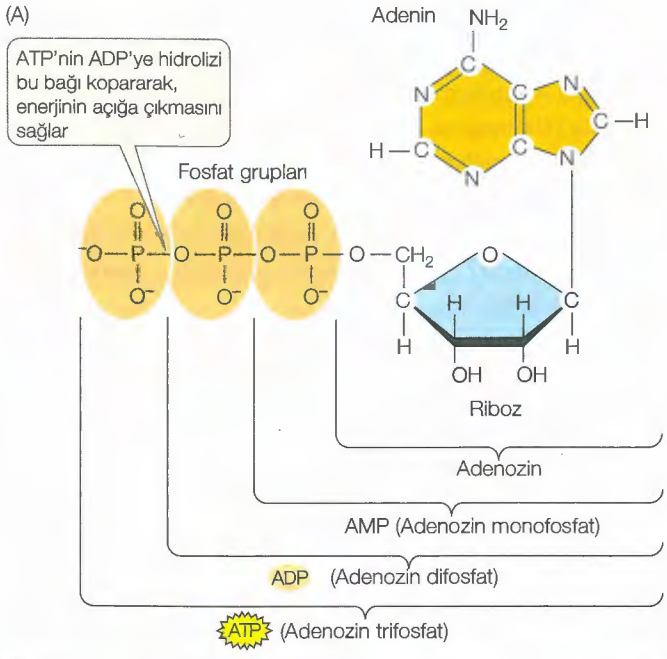
ATP'nin enerji birimi olarak kullanılmanın yanında hücrede diğer önemli bir rolü daha vardır: ATP nükleik asitlerin yapıtaşlarına dönüştürülebilen bir nükleotiddir (bakınız Bölüm 4). ATP'nin yapısı diğer nükleotidlerinkine benzer, ancak ATP'nin

iki özelliği bu molekülün hücrelerde kullanılabilmesini sağlar. Bunlardan ilki, ATP ADP ve Pi'ye hidrolize olduğunda, görece büyük miktarda enerjiyi açığa çıkar. İkincisi ise, ATP çok sayıda farklı molekülü fosforlandırır (bir fosfat grubu kazandırır). Böylece o molekül ATP'de depolanmış enerjinin bir bölümünü kazanır. Bu iki özelliği bundan sonra tartışacağız.

### ATP'nin hidrolizi sonucunda enerji açığa çıkar

Bir ATP molekülü riboza (bir şeker) bağlanmış azotlu bir bazdan oluşmuştur. Riboz, üç fosfat grubunun oluşturduğu bir zincire bağlanmıştır (**Şekil 8.5A**). Bir molekül ATP'nin hidrolizi sonucunda ADP ve inorganik fosfat iyonu (Pi)'nun yanı sıra, serbest enerji açığa çıkar. Böylece:

$$ATP + H_2O \rightarrow ADP + P_i + \text{serbest enerji}$$




(B) *Luciola cruciata*

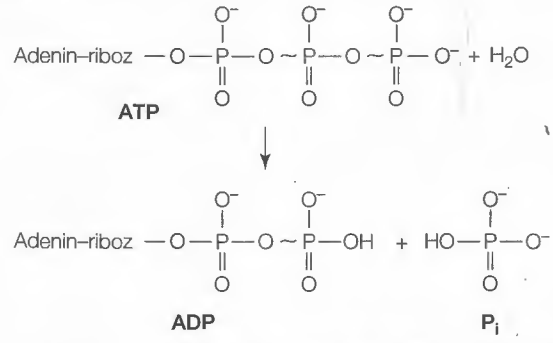


**8.5 ATP** (A) ATP, akrabaları olan ADP ve AMP'ye göre enerjice daha zengindir. Ateşböceği, lusiferin oksidasyonunu başlatmak için ATP kullanır. Bu süreçte kimyasal enerji ışık enerjisine dönüştürülür. Böylece böceğin eşleşmek için hazır olduğunu gösteren ritmik ışık flaşları yayılır.

Bu reaksiyonun önemli bir özelliği, serbest enerjinin açığa çıktığı egzergonik bir reaksiyon olmasıdır. Standart laboratuvar koşulları altında, bu reaksiyonun serbest enerjisindeki değişiklik (ΔG) yaklaşık -7.3 kcal/mol (-30 kJ/mol)'dür. Ancak, hücresel koşullar altında, bu değer -14 kcal/mol olabilir. Burada biz her iki değeri de veriyoruz. Çünkü her iki değer ile de karşılaşacak olduğunuzdan, bu değerlerin kökeninin bilmeniz gerekir. Her ikisi de doğru olmakla birlikte, bu farklı koşullar için geçerlidir.

İçerdiği fosfat gruplarından bir ya da ikisinin kaybı sonucu ATP'den enerjisinin çıkması ATP'nin iki özelliğine bağlıdır.

- Fosfat grupları arasındaki P-O bağının serbest enerjisi (bir fosforik asit anhidrit bağı olarak isimlendirilir) hidroliz sonrası oluşan O-H bağının enerjisinden çok daha fazladır. Bu nedenle, hidrolizden sonra bir miktar kullanılabilir enerji açığa çıkar




- Fosfat grupları negatif yüklü olduklarından ve bu nedenle birbirlerini ittiklerinden, onları birbirine bağlayan kovalent bağı oluştururken fosfatları birbirine yeterince yakın tutmak enerji gerektirir (yani, ATP yapımında ADP'ye bir fosfat eklemek için). Üçüncü fosfat bağlandığında, bu enerjinin bir bölümü korunur.

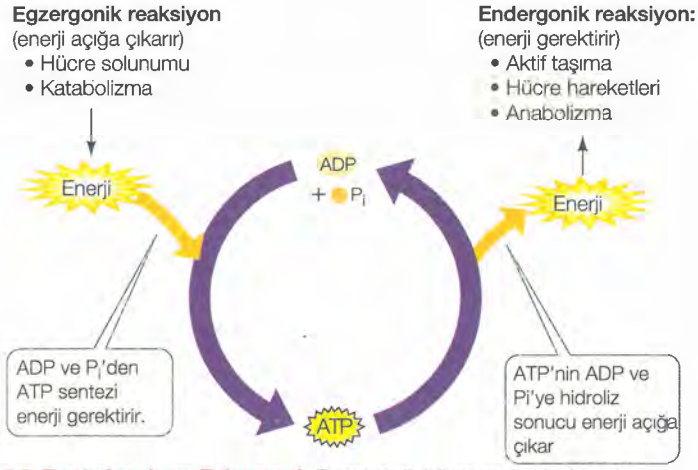
Bir molekül ATP, ya ADP ve $P_i$'ye ya da adenozin monofosfat (AMP) ve bir pirofosfat iyonuna ($P_2O_7^{4-}$; yaygın olarak $PP_i$ olarak kısaltılır) hidroliz olabilir. Hücreler ATP'nin hidrolizi sonucu açığa çıkan enerjiyi endergonik reaksiyonlar (kompleks moleküllerin biyosentezi), aktif taşıma ve hareket etmek için kullanır. Kimyasal enerjinin ışık enerjisine dönüştürülmesi ATP kullanımının diğer ilginç bir örneğidir.

**BİYOLÜMİNESENS** Canlı organizmalar tarafından ışık üretimi **biyolüminesens** olarak isimlendirilir (**Şekil 8.5B**). Bu bir endergonik reaksiyon örneği olup, ATP hidrolizi ile yürütülür. Biyolüminesens, enerji formlarının birbirine dönüşümünü (kimyasal enerjinin ışık enerjisine) içerir. Lüminesens yapan kimyasal, lüsiferin (ışık saçan, Lusifer isimli melek anlamında) olarak isimlendirilir:

$$\text{Lüsiferin} + O_2 + ATP \xrightarrow{\text{Lusiferaz}} \text{oksilüsiferin} + AMP + PP_i + \text{Işık}$$

Bu reaksiyon ve bu reaksiyonu katalizleyen enzim (lüsiferaz), bildiğimiz ateşböceğinin yanı sıra, diğer bir dizi organizmada da görülür. Mikroorganizmalar, kurtlar ve şapkalı mantarlar bunlar arasındadır. Işık genel olarak avcıların savuşturulmasında ya da çiftleşme sinyali olarak kullanılır.

Alkolsüz içecek şirketleri bakteri bulaşmalarını saptamak için ateşböceğinin proteinleri olan lüsiferin ve lüsiferazı kul-




**8.6 Reaksiyonların Eşleşmesi** Egzergonik hücre reaksiyonlarında ADP'den ATP yapımı için gerekli enerji açığa çıkar. ATP'nin yeniden ADP'ye dönüşümü sonucu açığa çıkan enerji endergonik reaksiyonlara enerji sağlanmasında kullanılır.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 8.1 • ATP ve Eşleşmiş Reaksiyonlar

lanırlar. Nerede canlı hücre varsa orada ATP vardır. Ateşböceği proteinleri ATP ve oksijen ile karşılaştıklarında, ışık saçar. Dolayısıyla, bir gazlı içeceğin ışık saçması bu içeceğe bakteri bulaştığı anlamına gelir. Gazlı içecek çöpe atılır.

## ATP egzergonik ve endergonik reaksiyonları eşleştirir

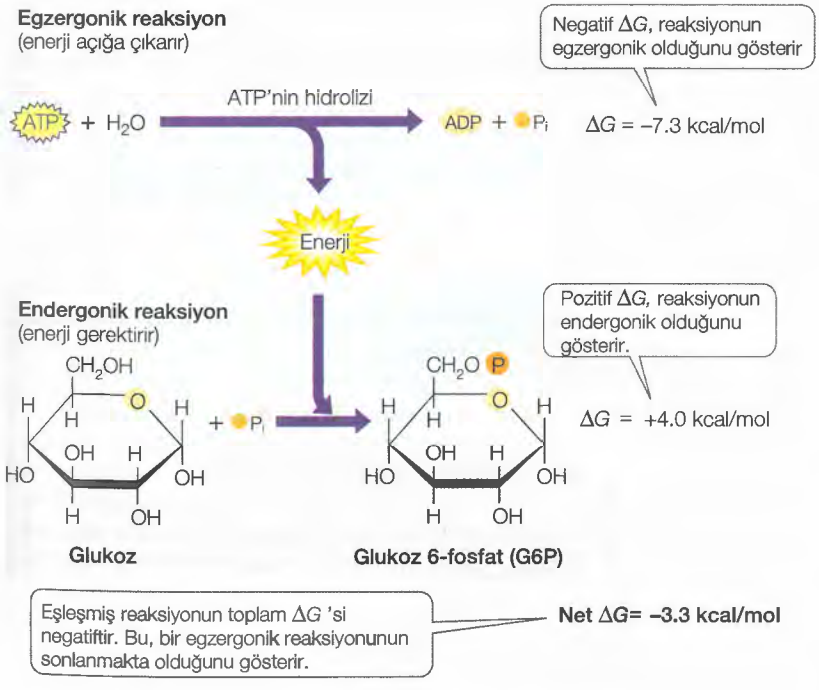
Henüz görmüş olduğumuz gibi, ATP'nin hidrolizi egzergonik olup, ADP, $P_i$ ve enerji açığa çıkarır. ADP ve $P_i$'den ATP yapımı, yani tersinir reaksiyon ise, endergoniktir. ATP'nin hidrolizi sonucu açığa çıkan miktarda serbest enerji tüketilir.

$$ADP + P_i + \text{serbest enerji} \rightarrow ATP + H_2O$$

Hücredeki çok çeşitli egzergonik reaksiyon ADP'nin ATP'ye dönüştürülmesi için enerji sağlar. Ökaryotlar ve birçok prokaryot için bu reaksiyonların en önemlisi hücresel solunumdur. Hücresel solunumda, enerji veren moleküllerden açığa çıkan enerjinin bir bölümü ATP'de tutulur. ATP'nin oluşumu ve hidrolizi "enerji-eşleşme döngüsüne" katkı yapar. Bu döngüde ADP ATP'yi oluşturmak için egzergonik reaksiyonlardan gelen enerjiyi toplar. ATP daha sonra bu enerjiyi endergonik reaksiyonlara verir. ATP bu reaksiyonların yaygın bileşenidir ve Şekil 8.6'da gösterildiği gibi bir eşleştirme ajanıdır.

Egzergonik ve endergonik reaksiyonların eşleşmesi metabolizmada çok yaygındır. Serbest enerji yakalanarak ATP'deki P–O bağlarında tutulur. Daha sonra ATP hücrede başka bir yere taşınarak orada hidrolize olur. Böylece, içerdiği enerji endergonik reaksiyonların yürütülmesinde kullanılır. Örneğin, pozitif bir $\Delta G$'ye sahip olan (endergonik) glukozdan glukoz 6-fosfatın oluşumu (Şekil 8.7), ATP hidrolizine bağlı serbest enerji girişi olmaksızın ilerlemez. ATP'nin hidrolizinin $\Delta G$'si negatiftir (egzergonik). Eşleşmiş reaksiyonların toplam $\Delta G$'si (iki $\Delta G$ birbiri ile toplandığında) negatiftir. Dolayısıyla reaksiyonlar eşleştiklerinde, egzergonik olarak ilerlerler ve glukoz 6-fosfat sentezlenir. Bölüm 9'da göreceğiniz gibi, bu, glukozun parçalanmasındaki ilk reaksiyonudur.

Aktif bir hücrenin sahip olduğu, biyokimyasal makineyi çalıştırmak için saniyede milyonlarca ATP molekülü üretmesi gerekir. Bir ATP molekülü oluştuktan sonra tipik olarak bir saniyede tüketilir. Dinlenme halinde, bir insan günde ortalama 40 kg ATP üretir ve hidrolize eder- bazı insanların ağırlığı kadar. Bu, her bir ATP molekülünün her gün 10.000 sentez ve hidroliz döngüsü geçirdiğini gösterir.




**8.7 ATP Hidrolizinin bir Endergonik Reaksiyon ile Eşleşmesi** ATP'nin hidrolizinden kökenlenen fosfatın glukoza katılması glukoz 6- fosfat molekülünü oluşturur (Bu reaksiyon hekzokinaz tarafından katalizlenir). ATP'nin hidrolizi egzergonik olup, açığa çıkan enerji ikinci bir reaksiyonu yürütür. Bu reaksiyon endergoniktir.

## 8.2 ÖZET

**ATP hücrelerin enerji birimidir. Egzergonik reaksiyonlardan açığa çıkan enerjinin bir bölümü serbest ATP formunda yeniden tutulur. Bu enerji daha sonra ATP'nin hidrolizi sonucu açığa çıkar ve endergonik reaksiyonların gerçekleşmesinde kullanılır.**

- ATP enerjiyi nasıl depolar? Bakınız s. 153
- Eşleşmiş reaksiyonlar nelerdir? Bakınız s. 155 ve Şekil 8.7

ATP hızla sentezlenir ve hızlı tüketilir. Ancak bu biyokimyasal reaksiyonlar enzimlerin yardımı olmaksızın o denli hızlı ilerleyemez.

## 8.3 Enzim ledir

Bir reaksiyonun serbest enerjisi ($\Delta G$)'indeki değişimi bilinirse, o reaksiyonun denge noktasının nerede bulunduğu bilenebilir: $\Delta G$'nin daha negatif olması, reaksiyonu sonlanma noktasına daha yakın olduğunu gösterir. Ancak, $\Delta G$ bize reaksiyonun hızına –dengeye doğru ilerleme hızı– ilişkin herhangi bir bilgi vermez. Hücrelerin bağımlı olduğu reaksiyonların hızları kendiliğinden oluşur. Bu ise çok yavaştır. Dolayısıyla, bu reaksiyonlar hızlandırılmazlarsa hücreler varlıklarını sürdüremezler. Bu rolü katalizörler üstlenirler: katalizörler, kendilerini kalıcı olarak değiştirmeksizin reaksiyonları hızlandıran maddelerdir. Bir katalizör, o katalizör olmaksızın ilerlemesi mümkün olmayan bir reaksiyonun oluşmasını sağlamaz. Ancak, *yalnızca reaksiyon hızını belirgin bir şekilde arttırarak* reaksiyonun dengeye daha hızlı ulaşmasını sağlar. Bu önemli bir noktadır: *başka şekilde ortaya çıkması mümkün olmayan bir reaksiyonun oluşmasını sağlayan katalizör yoktur.*

Biyolojik katalizörlerin çoğu *enzim* adı verilen proteinlerden oluşur. Biz her ne kadar burada proteinlere odaklanacak olsakta bazı katalizörler –belki de yaşamın kökeninde ilk olanlar– RNA molekülleridir. Bu RNA molekülleri ribozimler olarak isimlendirilirler (bakınız Kısım 4.3). Bir protein ya da RNA olsun, biyolojik bir katalizör bir çerçeve ya da iskeledir. Bu iskelenin içinde kimyasal kataliz gerçekleşir. Bu moleküler yapı (çerçeve) reaksiyona giren maddelere bağlanır ve reaksiyonun kendisine katılır; ancak bu tür bir katılma, enzimi kalıcı olarak değiştirmez. Katalizör, daha önce olduğu gibi, bir reaksiyondan sonra tam olarak aynı kimyasal koşulu sonlandırır. Hücreler, süre ilerledikçe biyokimyasal reaksiyonların çoğunda katalizörler olarak RNA'dan çok proteinleri kullanmak üzere evirilmişlerdir. Bunun nedeni olasılıkla proteinlerin üç boyutlu yapılarının çok çeşitli olması ve proteinlerin işlevsel gruplarının sağladığı kimyasal işlevlerinin çeşitli oluşudur (bakınız Şekil 3.1).

Bu kısımda bir kimyasal reaksiyonun hızını kontrol eden enerji engellerini tartışacağız. Daha sonra enzimlerin rolleri üzerinde duracağız: enzimler özel reaktantlarla nasıl etkileşirler, enerji engelini nasıl düşürürler ve reaksiyonların hızını nasıl arttırırlar?

### Bir reaksiyonu hızlandırmak için bir enerji engelinin aşılması gerekir

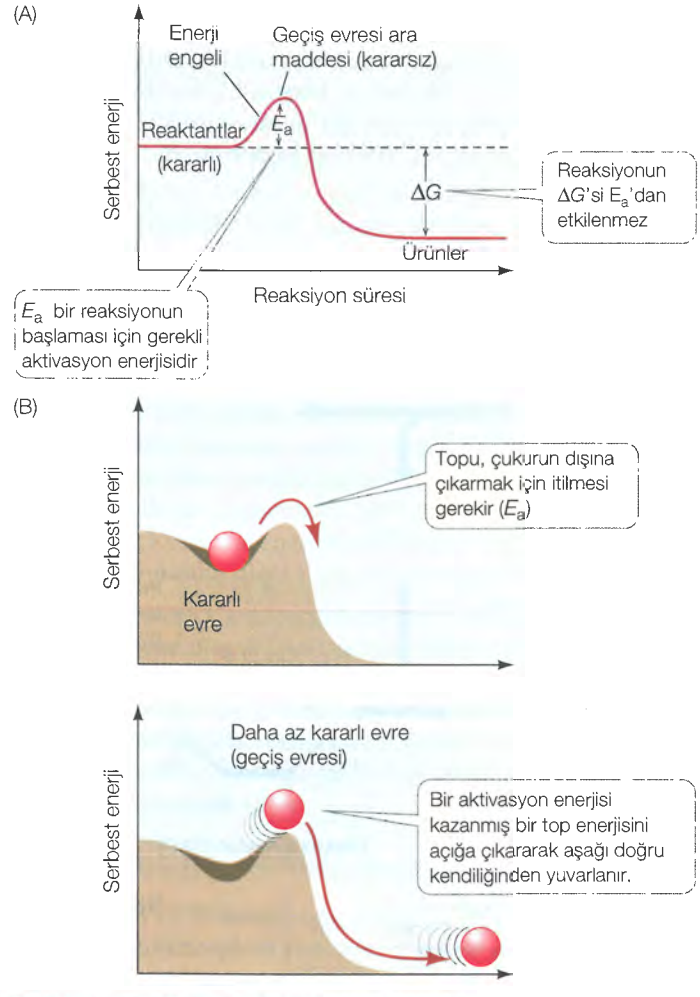
Bir egzergonik reaksiyon çok fazla enerji açığa çıkarır, ancak bu çok yavaştır. Bu reaksiyonların yavaş ilerlemesinin nedeni, reaksiyona giren maddeler ve ürünler arasında bir enerji engeli bulunmasıdır. Kısım 2.3'te açıkladığımız propanla çalışan bir fırını düşünün.

Propan ($C_3H_8 + 5O_2 \rightarrow 3CO_2 + 4H_2O$ + enerji)'ın yakılması egzergonik bir reaksiyondur –ısı ve ışık formunda enerji açığa çıkar. Reaksiyon bir kez başlayınca sonuna kadar ilerler: propanın tamamı karbon dioksit ve su buharı oluşturmak üzere oksijen ile reaksiyona girer.

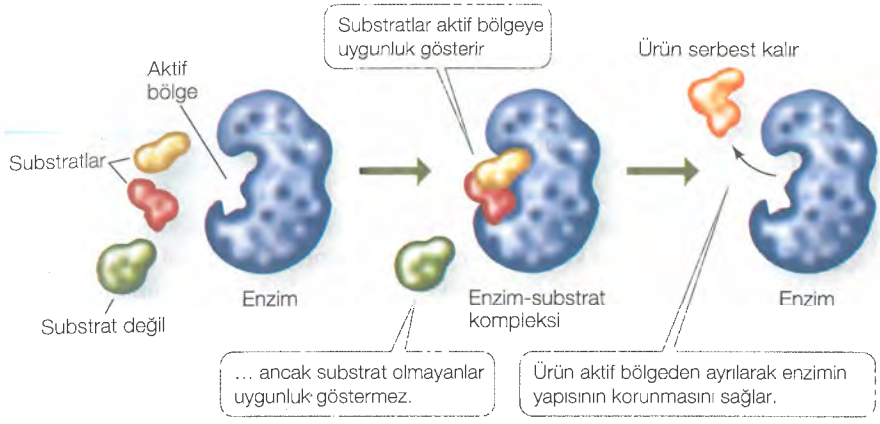
Propanın yanması sonucu çok fazla enerji açığa çıktığından, propan oksijenle temas edince bu reaksiyonun hızla ilerlediğini bekleyebilirsiniz. Ancak bu gerçekleşmez; propan, bir kıvılcım ya da kibrit ateşi gibi dışarıdan bir enerji sağlandığında yanmaya başlayacaktır. Bir kıvılcım gereklidir. Çünkü reaksiyona giren maddeler ve ürünler arasında bir engel bulunmaktadır.

Genelde, egzergonik reaksiyonlar ortama katılan bir miktar enerji ile enerji engelinin üstesinden gelirse ilerler. Dolayısıyla, enerji engeli reaksiyonu başlatmak için gerekli enerji miktarını gösterir. Bu enerji **aktivasyon enerjisi** (**Ea**) olarak bilinir (**Şekil 8.8A**). Şekil 8.3'te topun tepeden aşağıya yuvarlanışını hatırlayınız. Bayırın tepesinde topta bol miktarda potansiyel enerji bulunmasına karşın, top küçük bir çukurda sıkışırsa, bu hareket egzergonik olsa bile, tepeden aşağıya yuvarlanmayacaktır. Topun tekrar yuvarlanmaya başlaması için, onu çukurdan çıkaracak az miktarda enerjiye (aktivasyon enerjisi) gereksinim vardır (**Şekil 8.8B**). Bir kimyasal reaksiyonda, aktivasyon enerjisi reaksiyona giren maddeleri kararsız moleküler bir yapıya sokmak için gerekli bir enerjidir. Reaksiyon giren maddelerin bu kararsız yapısı geçiş evresi ara maddeleri olarak isimlendirilir.

**Geçiş durumu ara maddelerinin** enerjisi ya reaksiyona giren maddelerin ya da ürünlerinkinden daha yüksektir. Bu maddelerin bağları esneyebilir olduğundan kararsızdırlar. Her ne kadar, farklı reaksiyonlar için gerekli aktivasyon enerjisi değişiklik gösterse de, bu enerji reaksiyonun serbest enerjisindeki değişikliğe göre, çoğunlukla daha azdır. Bir reaksiyonu başlatmak için gerekli aktivasyon enerjisi reaksiyonun daha sonra oluşan "aşağı yöndeki" evresinde yeniden kaza-




**8.8 Aktivasyon Enerjisi Reaksiyonları Başlatır** (A) Herhangi bir kimyasal reaksiyonda, kararlı bir ilk basamak, değişiklik mümkün olmadan önce daha az kararlı olmalıdır. (B) Yamaçtaki bir top, (A)'da grafikle gösterilmiş olan biyokimyasal ilkeye fiziksel bir benzerlik (analoji) sağlar.




**8.9 Enzim ve Substrat** Enzim, aktif bölgeye sahip, protein yapısındaki bir katalizördür. Aktif bölge bir ya da birden fazla substrat molekülüne bağlanabilir.

nılır. Dolayısıyla net bir serbest enerji değişikliği, yani ΔG'nin bir bölümünü oluşturmaz (bakınız Şekil 8.8A).

Aktivasyon enerjisi nereden kazanılır? Oda ya da vücut sıcaklığında reaksiyona giren maddelerin herhangi bir topluluğunda, moleküller çevrede dolaşırlar. Bunlardan birkaçı çok hızlı olduğundan, kinetik enerjileri sayesinde enerji engelini aşarak, geçiş durumuna girer ve etkileşirler. Ancak, Reaksiyon oda ve vücut sıcaklığında çok yavaş gerçekleşir. Eğer sistem ısıtılsaydı, reaksiyona giren bütün moleküller hızlı hareket edecek ve kinetik enerjileri artacaktı. Böylece reaksiyon hızlanacaktı. Olasılıkla bu tekniği kimya laboratuvarında kullanmışsınızdır.

Ancak, moleküllerin ortalama kinetik enerjilerini arttırmak için yeterli ısı vermek canlı sistemlerde iş görmez. Özgün olmayan bu tür bir yaklaşım, proteinlerin çökelmesi gibi bozucu reaksiyonlar dahil, bütün reaksiyonları hızlandıracaktır (bakınız Şekil 3.9). Reaksiyona giren maddeleri birbirine yaklaştırarak enerji engelini düşürmek bir canlı sistemde bir reaksiyonu hızlandırmanın daha verimli bir yoludur. Canlı sistemlerde bu işi, enzimler ve ribozimler başarırlar.

## Enzimler özgül reaktantlara aktif bölgelerinden bağlanırlar

Katalizörler kimyasal reaksiyonların hızlarını arttırırlar. Biyolojik olmayan katalizörlerin çoğu özgün değildir. Örneğin, toz haline getirilmiş platin, neredeyse moleküler hidrojenin ($H_2$) reaksiyona girdiği her reaksiyonu katalizler. Bunun aksine, biyolojik katalizörlerin çoğu oldukça özgündür. Bir enzim ya da ribozim genellikle bir ya da birbiriyle ilişkili birkaç reaktantı tanır, onlara bağlanır ve yalnız bir reaksiyonu katalizler. Bundan sonraki tartışmamızda, enzimlere odaklanacağız, ancak ribozimlere de kimyasal davranışla ilgili aynı kurallar uygulanır.

Bir enzimin katalizlediği bir reaksiyonda, reaksiyona giren maddeler **substrat** olarak isimlendirilirler. Substrat molekülleri enzimin belirli bir bölgesine bağlanır. Aktif bölge denen bu bölgede kataliz gerçekleşir (**Şekil 8.9**). Bir enzim özgünlüğünü üç boyutlu şeklinden ve aktif bölgenin yapısından alır. Enzimin aktif bölgesine yalnızca az sayıda madde uygunluk gösterir. Diğer moleküler –farklı şekil, işlevsel grup ve farklı özellik taşıyan– uygunluk göstermez. Bu nedenle aktif bölgeye bağlanamaz. Bu, Bölüm 6 ve 7'de açıklandığı gibi, zardaki taşıyıcı bir proteinin ya da protein yapısındaki reseptörün onlara ait özel liganda bağlanmasına benzer.

Enzimlerin isimleri, işlevlerini yansıtır ve çoğunlukla "az" eki ile biter. Örneğin, bu bölümün başında karşılaşmış olduğunuz laktaz enzimi laktozun hidrolizini katalizlerken, diğer bir disakkarit olan sakkarozun hidrolizini katalizleyemez. Hekzokinaz enzimi glukozun fosforilasyonunu hızlandırır; ancak glukoz 6-fosfatı oluşturmak için ribozun fosforilasyonunu hızlandırmaz (bakınız Şekil 8.7).

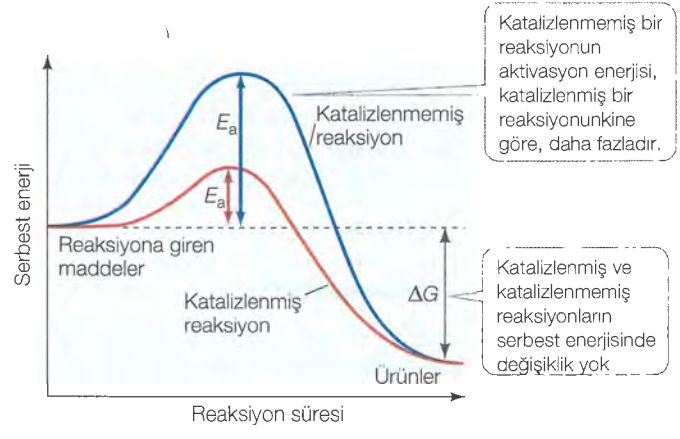
Bir substartın bir enzimin aktif bölgesine bağlanması sonucunda **enzim-substrat (ES)** kompleksi oluşur. Bu enzim-substrat kompleksi, hidrojen bağları, elektriksel çekim ya da geçici kovalent bağlardan biri ile bir arada tutulur:

$$E + S \rightarrow ES \rightarrow E + P$$

Burada E enzimi, S substratı, P ürünü ve ES enzim-substrat kompleksini ifade etmektedir. Serbest enzimin kimyasal yapısı, başlangıçta olduğu gibi, reaksiyonun sonunda da aynıdır. Substrat bağlıyken, kimyasal bir değişikliğe uğrayabilir, ancak reaksiyon sonlanıncaya kadar başlangıçtaki yapısını alır ve substrata yeniden bağlanmaya hazır hale gelir.

## Enzimler enerji engelini indirir, ancak dengeyi etkilemezler

Reaksiyona giren maddeler enzime bağlanıp bir enzim-substrat kompleksi oluşturduklarında, ilgili katalizlenmemiş bir reaksiyonun geçiş evresi türünden daha az aktivasyon enerjisine gereksinim duyarlar (**Şekil 8.10**). Dolayısıyla, enzim o reaksiyonun enerji engelini azaltır- reaksiyonun ilerlemesi için daha iyi bir yol sağlayarak reaksiyonu hızlandırır. Bir enzim enerji engelinin azaltınca, hem ileri hem de tersine reaksiyonlar hız-




**8.10 Enzimler Enerji Engelini Düşürürler** Her ne kadar, bir enzimin katalizlediği reaksiyonun aktivasyon enerjisi katalizlenmemiş bir reaksiyonunkinden daha düşükse de, açığa çıkan enerji katalizli ya da katalizsiz aynıdır. Başka bir deyişle, Ea daha düşüktür, ancak ΔG değişmez. Aktivasyon enerjisinin daha düşük oluşu reaksiyonun daha hızlı gerçekleşeceğini gösterir.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web aktivitesi 8.2 • Serbest Enerji Değişiklikleri

lanır. Böylece, katalizlenmemiş bir reaksiyona göre, enzimin katalizlediği reaksiyonun tamamı dengeye doğru daha hızlı ilerler. *Son denge enzimli ya da enzimsiz aynıdır.* Benzer şekilde, bir reaksiyona enzim katılması reaksiyona giren maddeler ve ürünler arasındaki serbest enerji ($\Delta G$) farkını değiştirmez (bakınız Şekil 8.10).

Enzimler bir reaksiyonu hızını çok fazla değiştirebilirler. Örneğin, eğer terminal amino asiti arjinin olan 600 moleküllük bir protein bir çözeltiye konursa, protein molekülleri düzensizlik eğilimi gösterirler ve terminal peptid bağları parçalanarak anjininin serbest kalmasını sağlar ($\Delta S$ artar). Bu reaksiyon bir enzim olmaksızın çok yavaş ilerler- reaksiyona katılan proteinlerin yarısı (300) için yaklaşık 7 yıl alır. Ancak, bu reaksiyonu katalizleyen karboksipeptidaz enzimi ile yarım saniyede 300 arjinin serbest kalır! Bunun canlı hücreler için ne denli önemli sonuçlar doğuracağını düşünmek zor değildir. Böylesi bir hız yeni gerçeklerin oluşmasını sağlar.

## 8.3 ÖZET

**Bir reaksiyonun başlaması için enerji engelinin aşılması gerekir. Enzimler özel reaktantlara bağlanarak (substratlar) bu aktivasyon enerjisini sağlarlar.**

- Bir enzimin yapısının o enzimi nasıl özel yaptığını açıklayınız. Bakınız s. 157 ve Şekil 8.9
- Bir enzim ve bir reaksiyonun denge noktası arasında ne tür bir ilişki bulunur? Bakınız ss. 157-158

Şu an, enzimlerin yapı, işlev ve özgünlüklerine ilişkin genel bilgiler edindiniz. Şimdi enzimlerin substrat molekülleri arasındaki kimyasal reaksiyonları hızlandırmak için nasıl çalıştıklarını görelim.

# 8.4 Enzimler Nasıl Çalışırlar?

Enzim-substrat kompleksinin oluşması sırasında ve sonrasında, kimyasal reaksiyonlar oluşur. Bu ilişkiler eski bağların kopmasına ve yenilerinin oluşmasını sağlar. Bir enzim bir reaksiyonu katalizlerken bir ya da birden fazla mekanizma kullanır.

### Enzimler substratları yönlendirebilirler

Substratlar serbest çözeltide rastgele hareket ederler. Bu sırada, titreşirler, dönerler ve devrilirler. Çarpıştıklarında, yönelimleri etkileşmek için uygun olmayabilir. Bir reaksiyonu başlatmak için gerekli aktivasyon enerjisinin bir bölümü, özel atomların bir araya getirilmesinde kullanılır. Böylece, bağlar oluşabilir (**Şekil 8.11A**). Örneğin, eğer asetil koenzim A (asetil CoA) ve okzaloasetat birlikte sitratı oluşturacaklarsa (glukoz metabolizmasında bir basamak; bakınız Kısım 9.2), iki substratın yönlendirilmesi gerekir. Böylece, asetil CoA'nın metil grubunun karbon atomu okzaloasetatın karbonil grubunun karbon atomu ile bir kovalent bağ oluşturabilir. Sitrat sentaz enziminin aktif bölgesi bu iki moleküle bağlanmak için uygun bir şekil alır. Böylece iki molekülün atomları yan yana gelir.

### Enzimler substrat içerisindeki gerginliği indükleyebilir

Bir substrat bir enzimin aktif bölgesine bağlanınca, enzim substrattaki bağların esnemesine neden olabilir ve böylece, substratı kararsız bir geçiş evresine sokar (**Şekil 8.11B**). Örneğin, lizozim, terlerde ve salyada buluna bir enzim olup hücre çeperlerindeki polisakkarit zincirleri parçalayarak bakterileri öldürür. Lizozimin aktif bölgesi bakteriye ait polisakkaritin bağlarını "esnetir". Böylece bağları kararsızlaştırır ve lizozimin diğer substratı olan suya daha reaktif hale getirir.

### Enzimler kimyasal grupları geçici olarak substratlara ekleyebilir

Bir enzimdeki amino asitlerin yan zincirleri (R grupları) substratı kimyasal olarak daha reaktif hale getirebilir (**Şekil 8.11C**).

- *Asit-baz katalizinde*, aktif bölgedeki amino asitlerin asidik ya da bazik yan zincirleri $H^+$'yi subtrata aktarır ya da ondan alır. Böylece, substrattaki kovalent bağları kararsızlaştırır ve parçalanmasını sağlar.
- *Kovalent katalizinde*, bir yan zincirdeki işlevsel grup substratın bir bölümü ile geçici bir kovalent bağ oluşturur.
- *Metal iyon katalizinde*, enzimlerin yan zincirlerine genellikle sıkıca bağlanmış olan bakır, demir ve mangan gibi metal iyonları enzimlerden ayrılmaksızın elektron kaybedebilir ya da kazanabilir. Bu yetenek bu enzimlerin oksidasyon-redüksiyon (yükseltgenme-indirgenme) reaksiyonlarına katılmalarını sağlar.

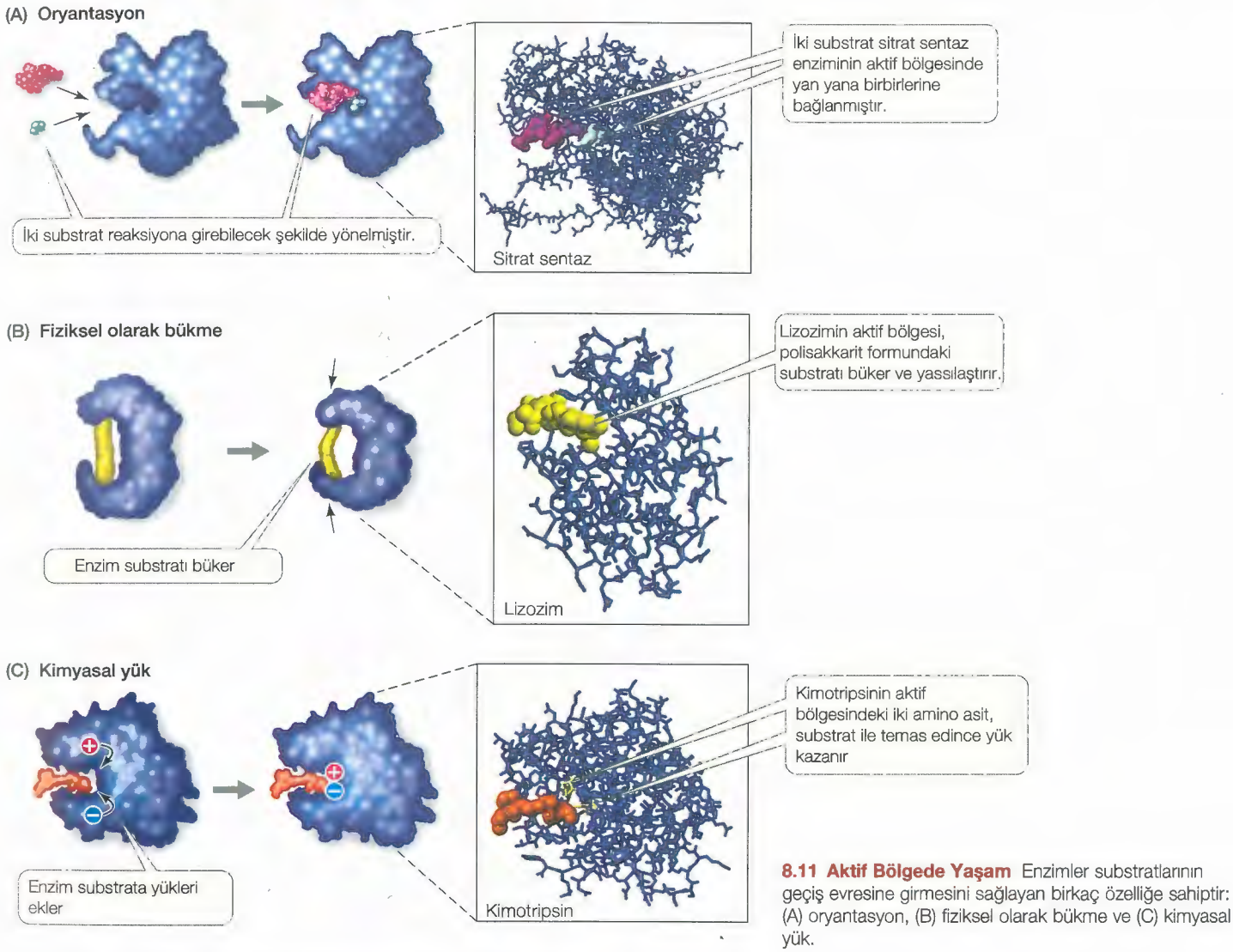
### Moleküler yapı enzimin işlevini belirler

Enzimlerin çoğu substratlarından daha büyüktür. Bir enzim binlerce amino asit içeren bir protein olup tek bir katlanmış polipeptid zincirinden ya da onun birkaç alt biriminden oluşabilir (bakınız Kısım 3.2). Enzimin substratı genel olarak küçük bir molekül ya da büyük bir molekülün bir kısmıdır. Enzimin aktif bölgesi genellikle küçük olup, sayıca 6-12 amino asitten fazla değildir. Bu gözlemler iki soruyu doğurmuştur:

- Aktif bölgenin hangi özelliği, onun substratı tanımasını ve ona bağlanmasını sağlamaktadır?
- Dev bir proteinin geri kalan kısmı ne tür bir rol oynamaktadır?

**AKTİF BÖLGE SUBSTRATA ÖZGÜDÜR** Bir enzimin doğru substratı seçebilmesindeki belirgin yeteneği, molekülerin şekillerinin birbirine uymasına ve aktif bölgede kimyasal grupların ilişkilerine bağlıdır. Substratın aktif bölgeye bağlanmasını sağlayan kuvvetlerle enzimin tersiyer yapısının korunmasını sağlayan kuvvetler aynıdır: hidrojen bağları, elektriksel olarak yüklü grupların birbirlerini çekmeleri ya da itmeleri ve hidrofobik etkileşimler.

Alman Kimyacı Emil Fischer, 1984'te enzim ve substratı arasındaki uygunluğu anahtar ve kilit arasındaki uygunluğa




**8.11 Aktif Bölgede Yaşam** Enzimler substratlarının geçiş evresine girmesini sağlayan birkaç özelliğe sahiptir: (A) oryantasyon, (B) fiziksel olarak bükme ve (C) kimyasal yük.

benzetmiştir. Fischer'in modeli bu modeli dolaylı destekleyen kanıtlar ile yarım yüzyıldan fazla varlığını sürdürmüştür. İlk kanıt 1965'te gelmiştir. O tarihte Londra Royal Enstitüsü'nde David Phillips ve arkadaşları lizozim enzimini kristalleştirmişler ve X-ışını kristallografi tekniği kullanarak tersiyer yapısını belirlemişlerdir (Kısım 13.2'de açıklanmıştır). Bu araştırıcılar lizozimde substratına mükemmel uygunluk gösteren bir cep bulunduğunu gözlemişlerdir (bakınız Şekil 8.11B).

**BİR ENZİM SUBSTRATINA BAĞLANDIĞINDA ŞEKLİNİ DEĞİŞTİRİR** Bir zar proteinin, ona ait liganda bağlandıktan sonra yapısının değişmesinde olduğu gibi (bakınız Bölüm 7), bazı enzimler substrata (larına) bağlanınca şekil değiştirirler. **Uyarılmaya bağlı oluşan uygunluk** olarak isimlendirilen bu şekil değişiklikleri, enzimin aktif bölgesinin (ya da bölgelerinin ) açığa çıkmasını sağlar.

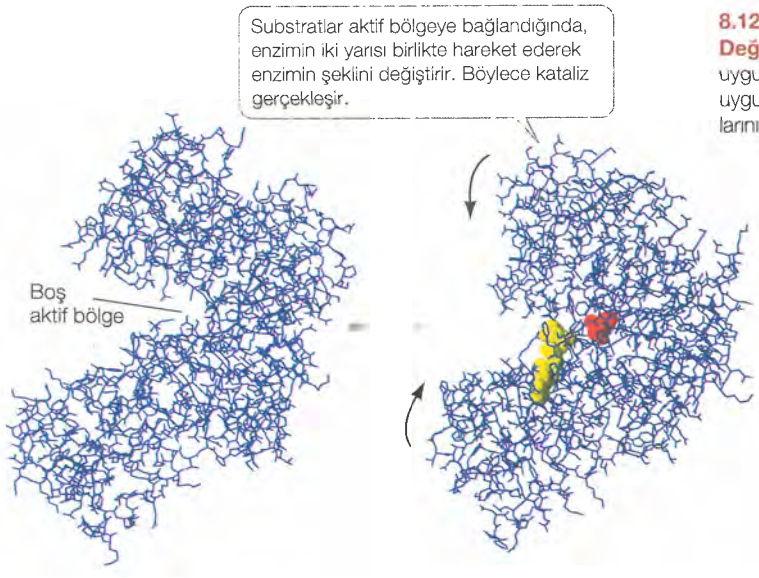
Aşağıdaki reaksiyonu katalizleyen hekzokinaz enziminde (bakınız Şekil 8.7) uyarılmış uygunluğun bir örneği görülebilir.

glukoz + ATP → glukoz 6-fosfat + ADP

Uyarılmaya bağlı oluşan uygunluk, hekzokinazın reaktif yan zincirlerini substratlarla bir araya getirerek katalitik mekanizmaları kolaylaştırır (**Şekil 8.12**). Diğer bir önemli nokta, substratların (glukoz ve ATP) çevresinde uygunluk kazanmak için hekzokinazın katlanması aktif bölgelerden suyun dışarı atılmasını sağlar. Bu önemlidir. Çünkü, eğer su bulunsaydı, ATP, ADP ve $P_i$'ye hidrolize olurdu. Ancak su bulunmadığından, ATP'den bir fosfatın glukoza aktarılması uygun hale gelmiştir.

Uyarılmaya bağlı oluşan uygunluk, en azından kısmen de olsa, enzimlerin neden çok büyük olduklarını açıklar. Makromolekülün geri kalan kısmının üç rolü vardır:

- Bir çerçeve oluşturur. Böylece, aktif bölgelerdeki amino asitler substrata (lara) göre uygun bir konumda yerleşebilirler.
- Proteinin yapı ve şeklindeki önemli değişikliklerde yer alırlar. Bunun sonucunda uyarılmaya bağlı oluşan uygunluk ortaya çıkar.
- Düzenleyici moleküllere bağlanma bölgesi sağlar (bakınız Kısım 8.5).




**8.12 Bazı Enzimler, Substrat O Enzimlere Bağlandığında, Şekil Değiştirir** Şekil değişiklikleri enzim ve substrat arasında uyarılmaya bağlı bir uygunluk sağlar. Bu, enzimin katalitik yeteneğini artırır. Uyarılmaya bağlı oluşan uygunluk, hekzokinaz enziminde gözlenebilir. Burada hekzokinaz enzimi, substratlarını oluşturan glukoz (kırmızı) ve ATP ile birlikte ve onlarsız gösterilmiştir.

## Bazı enzimler işlev görmek için diğer moleküllere gereksinim duyar

Enzimler büyük ve kompleks olsalar da, çoğu işlevlerini yapmak için protein yapısında olmayan "partnerlere" gereksinim duyar (Tablo 8.1):

- *Prostetik gruplar* ayırt edici amino asit yapısında olmayan atom ya da molekül gruplarıdır. Bunlar enzime geçici olarak bağlanırlar. Hücresel solunumda önemli bir enzim olan süksinat dehidrogenaza bağlanan bir flavin nükleotidi bunun bir örneğidir (bakınız Kısım 9.2).
- *Kofaktörler* belirli enzimlere bağlanan bakır, çinko ve demir gibi inorganik iyonlardır. Örneğin, çinko kofaktörü alkol dehidrogenaz enzimine bağlanır.

**TABLO 8.1**

**Enzimlerin Protein Olmayan "Partnerlerinin" Bazı Örnekleri**

| MOLEKÜLÜN TİPİ | KATALİZLENMİŞ ROLÜ REAKSİYONLARDAKİ |
|---|---|
| **KOFAKTÖRLER** | |
| Demir ($Fe^{2+}$ ya da $Fe^{3+}$) | Oksidasyon/redüksiyon |
| Bakır ($Cu^{+}$ ya da $Cu^{2+}$) | Oksidasyon redüksiyon |
| Çinko ($Zn^{2+}$) | NAD'a bağlanmaya yardım eder |
| **KOENZİMLER** | |
| Biotin | Taşıyıcı $-COO^{-}$ |
| Coenzyme A | Taşıyıcı $-CO-CH_3$ |
| NAD | Elektron taşıyıcısı |
| FAD | Elektron taşıyıcısı |
| ATP | Enerji sağlar/ alır |
| **PROSTETİK GRUPLAR** | |
| Hem | İyon, $O_2$ ve elektronları bağlar; demir kofaktörü içerir. |
| Flavin | Elektronları bağlar |
| Retinal | Işık enerjisini dönüştürür |

- Bir koenzim karbon içeren bir molekül olup, bir ya da birden fazla enzimin etki göstermesi için gereklidir. Genellikle, geçici olarak bağlandığı enzime göre daha küçüktür.

Bir koenzim bir enzimden diğerine geçer. Bu sırada substratın kimyasal gruplarına katılır ya da ondan ayrılır. Bir koenzim bir substrat gibidir. Yani enzime kalıcı olarak bağlanmaz; aktif bölgeye bağlanır, reaksiyon sırasında kimyasal değişime uğrar ve daha sonra diğer reaksiyonlara katılmak için enzimden ayrılır. Her ne kadar gerçek substratlar olsalar da, enerji taşıyıcıları olarak ATP ve ADP de birer koenzim olarak düşünülebilir. Koenzim terimi, bu moleküllerin işlevleri tamamen anlaşılmadan önce ortaya atılmıştır. Biyokimyacılar bu terimi kullanmayı sürdürmektedirler. Biyokimya ile uyum sağlamak için bu kitapta bu terimi biz de kullanacağız.

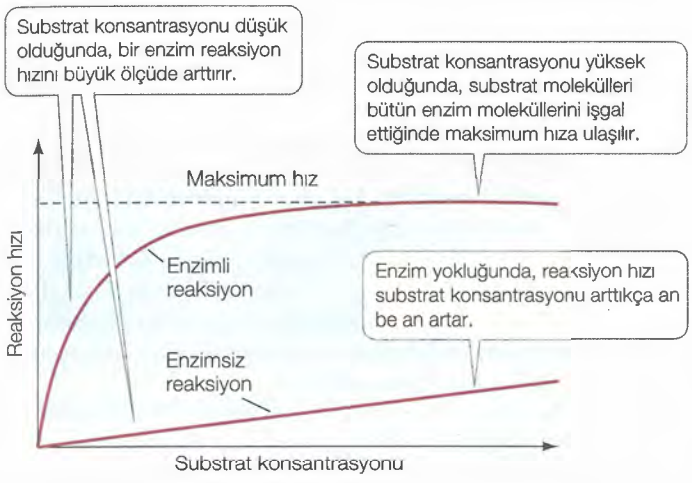
Bir sonraki bölümde elektronları ya da hidrojen atomlarını alarak ya da vererek enerjinin elde edildiği reaksiyonlarda iş gören diğer koenzimlerle karşılaşacağız. Hayvanlarda, bazı koenzimler vitaminlerden- vücut tarafından sentezlenemediklerinden besinlerden alınması gereken maddeler- üretilir. Örneğin B vitamini niasin bir koenzim olan nikotinamid adenin dinükleotidin (NAD) yapımında kullanılır.

## Substrat derişimi reaksiyon hızını etkiler

A → B şeklindeki birtür reaksiyon, katalizlenmemiş reaksiyon hızı doğrudan A'nın derişimine bağlıdır. Substratın derişimi arttıkça birim zamandaki reaksiyon hızı da artar. Kuşkusuz bu, uygun bir enzimin katılırsa reaksiyon hızlanır, ancak bu hıza karşı substrat derişimi grafiğinin şeklini de değiştirir (Şekil 8.13). Belirli bir enzim derişiminde, enzimin katalizlediği reaksiyonun hızı başlangıçta sıfırdan başlayarak substrat derişimi arttıkça artar, ancak daha sonra düşer. Belirli bir noktadan sonra substrat derişimindeki artış reaksiyon hızını önemli ölçüde arttırmaz- maksimum hıza ulaşılır.

Bir enzimin konsantrasyonu, genellikle substratınınkinden çok daha az olduğundan ve substrat derişimi değiştikçe enzimin derişimi değişmediğinden, bir doygunluk olgusu görülür. Bu kolaylaştırılmış difüzyona benzer (bakınız Şekil 6.14). Bütün enzim molekülleri substrat moleküllerine bağlanınca, enzim çalışabildiği en büyük hızda çalışır– maksimum hızda. Daha fazla substrat katılarak hiçbir şey kazanılamaz. Çünkü bu noktada katalizör olarak iş görecek enzim molekülü kalmamıştır. Bu koşullar altında aktif bölgeler doygunluğa ulaşmıştır.

Katalizlenmiş bir reaksiyonun maksimum hızı bir enzimin verimliliğinin ölçülmesinde kullanılır-yani, yeterli substrat bulunduğunda, birim zamanda kaç adet substrat molekülünün ürüne dönüştürüldüğü. *Bu dönüşüm sayısı* lizozimlerde iki saniyede bir moleküldür. Buna karşın, karaciğerdeki katalaz enzimi şaşırtıcı bir biçimde saniyede 40 milyon molekülünü ürüne dönüştürebilir.




**8.13 Katalizlenmiş Reaksiyonlar Maksimum Hıza Ulaşırlar**
Genellikle, substrata göre enzim daha fazla olduğunda, enzim doygunluğa ulaşınca reaksiyon hızı düşer.

## 8.4 ÖZET

**Enzimler, onlara ait substratları yönlendirir. Böylece, özel atomlar bağ oluşturabilecek şekilde bir araya getirilir. Bir enzim katalizlediği reaksiyonda, şeklini geçici olarak değiştirerek ya da enzim-substrat kompleksini kararsız hale getirerek yer alır. Bazı enzimler, iş görmek için kofaktörler, koenzimler ya da prostetik gruplara gereksinim duyarlar.**

- Enzimlerin üç katalizleme mekanizması nedir? Bakınız s.158 ve Şekil 8.11
- Enzimatik reaksiyonlarda koenzimlerin kimyasal rolleri nelerdir? Bakınız s.160

Enzimlerin işlevlerini nasıl yaptıklarını öğrendiniz. Şimdi farklı enzimlerin gelişmiş bir organizmada birlikte nasıl çalıştıklarını görelim.

# 8.5 Enzimlerin Aktiviteleri Nasıl Düzenlenir?

Yaşamın başlıca özelliklerinden biri homeostasistir -içsel koşulların sabit tutulması (bakınız Bölüm 40). Bir hücre binlerce kimyasal reaksiyon sürerken ortamını nasıl sabit tutabilir? Bu kimyasal reaksiyonlar *metabolik yollarda* iş görürler. Bu metabolik yollarda bir reaksiyonun ürünü diğerinin bir reaktantıdır. Laktoz metabolizması yolu laktaz ile başlar (bölümün başında açıkladığımız gibi) ve hücre içi ortamı düzenleyen birçok yoldan sadece biridir. Bu yollar enerji, $CO_2$ ve $H_2O$ oluşturmak için glukozun katabolizması ve proteinleri oluşturmak için amino asitlerin anabolizması gibi çok çeşitli olabilir. Metabolik yollar izole olmayıp, genel olarak birbiriyle etkileşir. Herbir yoldaki her bir reaksiyon, özel bir enzim tarafından katalizlenir.

Bir hücre ya da organizmada, enzimlerin varlığı ve aktivitesi değişik metabolik yollarda kimyasalların "akışını" belirler. Enzimin aktivitesi ise kısmen gen ifadesinin düzenlenmesi ile kontrol edilir. Birçok sinyal iletim yolu (Bölüm 7'de açıklanmış olan) gen ifadesindeki değişikliklerle son bulur. Çoğunlukla açılan ya da kapanan genler enzimleri kodlar. Ancak bir enzimin varlığı onun işlevsel olduğunu garanti etmez. Belirli bir zamanda hücrelerde hangi yolların aktif olacağı enzimlerin aktivasyonu ve inaktivasyonları tarafından da kontrol edilir. Eğer yoldaki bir enzim inaktif ise, o basamak ve sonraki bütün basamaklar kapanır. Dolayısıyla, enzimler bütün kimyasal reaksiyon dizilerinin düzenlenmesinde hedef noktalarıdır.

Binlerce enzimin iş gördüğü reaksiyon hızlarının düzenlenmesi bir organizmadaki homeostasise katkı yapar. Böyle bir kontrol hücrelerin işlevlerinde dış ortamdaki değişikliklere yanıt vermeleri içine düzenli değişiklikler yapmalarını sağlar. Bölüm 7'de, enzim aktifleşmesinin hücredeki işlevleri dramatik olarak nasıl değiştirdiğini ve sinyal iletim yollarında aktifleşen çeşitli enzimler anlatılmıştır (Örneğin, bakınız Şekil 7.20'deki glikojen fosforilazın aktivasyonu).

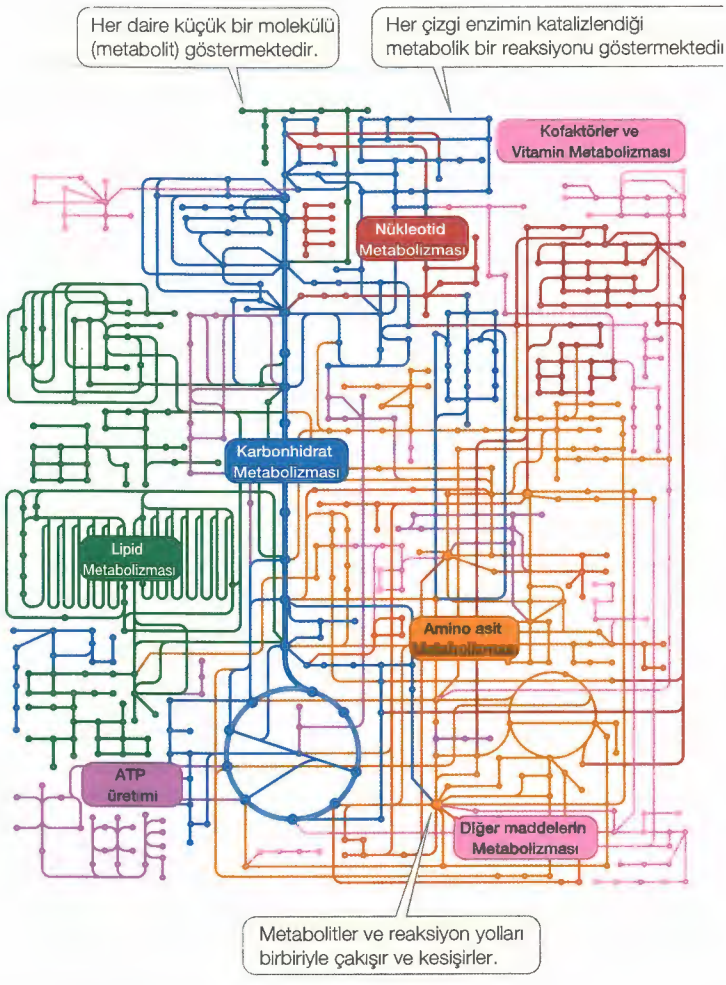
Birbiriyle etkileşen yollarda karbon atomları gibi bazı kimyasalların akışı incelenebilir, ancak bu süreç hızla karmaşıklaşır. Çünkü her yol diğerini etkiler. Bu yolların modellenmesi ve her birinin bağımsız bir sistem olarak ne denli karmaşık oldukları göstermek için bilgisayar algoritmaları kullanılmaktadır (Şekil 8.14). Bu tür modeller, bir ya da diğer molekülün derişiminin değiştirilmesi halinde, oluşabileceğinin öngörülmesini sağlar. Biyolojinin bu yeni alanı sistem biyolojisi olarak isimlendirilir. Sistem biyolojisinin çok sayıda uygulaması vardır.

Bu kısımda metabolik yolların düzenlenmesinde enzimlerin rollerini inceleyeceğiz. Enzimler canlı hücrelerde çeşitli yollarla aktifleştirilebilir ya da engellenebilir. Bazı enzimlerin reaksiyonları katalizleme hızlarını kontrol eden mekanizmalarda vardır. Ayrıca, ortamın –özellikle sıcaklık ve pH– enzim aktivitesini nasıl etkilediğini inceleyeceğiz.

### Enzimler inhibitörler tarafından düzenlenebilir

Çeşitli kimyasallar enzimlere bağlanarak, bu enzimlerin katalizlediği reaksiyonları yavaşlatabilir. İnhibitörlerin bazıları hücrelerde doğal olarak bulunur; diğerleri ise yapaydır. Doğal bulunan engelleyiciler metabolizmayı düzenlerler; yapay olanlar hastalıkların tedavisinde, zararlıların öldürülmesinde ya da enzimlerin nasıl çalıştıklarının incelenmesinde kullanılabilirler. Bazı durumlarda engelleyiciler enzime geriye dönüşümsüz olarak bağlanırlar. Diğer durumlarda, engelleyici geriye dönüşebilir etki gösterir; enzimden ayrılarak eskisi gibi enzimin iş görmesini sağlayabilir. Geriye dönüşebilen doğal bir engelleyicinin uzaklaştırılması bir enzimin katalitik hızını artırır.

**GERİYE DÖNÜŞÜMSÜZ İNHİBİSYON** Eğer bir inhibitör bir enzimin aktif bölgesindeki yan zincirlere kovalent bağlanırsa enzimi etkisizleştirir. Bunu, enzimin substrat ile etkileşme kapasitesini yok ederek yapar. DIPF (diizopropilk fosfofloridat)




**8.14 Metabolik Yollar** Metabolik yolların karmaşık ilişkileri sistem biyolojisi araçlarıyla modellenebilir. Hücrelerde, bu yolları kontrol eden başlıca elemanlar enzimlerdir.

geriye dönüşümsüz bir engelleyici (inhibitör) örneğidir. Bu madde serin ile etkileşir (**Şekil 8.15**). DIPF asetilkolinesterazın geriye dönüşümsüz bir inhibitörüdür. Asetilkolinesteraz sinir sisteminin normal işlevi için gereklidir. Asetilkolinesteraz üzerindeki etkileri nedeniyle, DIPF ve diğer bileşikler sinir gazları olarak isimlendirilirler. Bu bileşiklerden biri olan serin, 1995'te Tokyo metrosunda bir saldırıda kullanılmış ve bu saldırı sonucu bir düzine insan ölmüş, yüzlercesi hastanelik olmuştur. Yaygın olarak kullanılan bir insektisit olan malathion bir DIPF türevidir. Bu insektisit memeli enzimlerini değil, yalnızca böceğin asetilkolinesteraz enzimini engeller. Enzimlerin geriye dönüşümsüz engellenmesinin insanlar için pratik önem vardır. Çünkü enzim geçici olarak engellenmekte ve yenilenmemektedir.

**GERİYE DÖNÜŞÜMLÜ İNHİBİSYON** Bazı durumlarda bir inhibitör, bir enzimin aktif bölgesine kovalent olarak bağlanmak için belirli bir enzimin doğal substratı ile yeterince benzerlik gösterir. Buradaki tek fark, enzimin kimyasal reaksiyon katalizleyememesidir. Bu tür bir molekül enzime bağlıyken, doğal substrat aktif bölgeye giremez ve enzim iş göremez. Bu tür bir molekül **kompetitif inhibitör** olarak isimlendirilir. Çünkü aktif bölge için doğal substrat ile rekabet eder (**Şekil 8.16A**). Bu durumda, engellenme geriye dönüşümlüdür. Kompetitif inhibitörün derişimi azaldığında, aktif bölgeden ayrılır ve enzim yeniden aktifleşir.

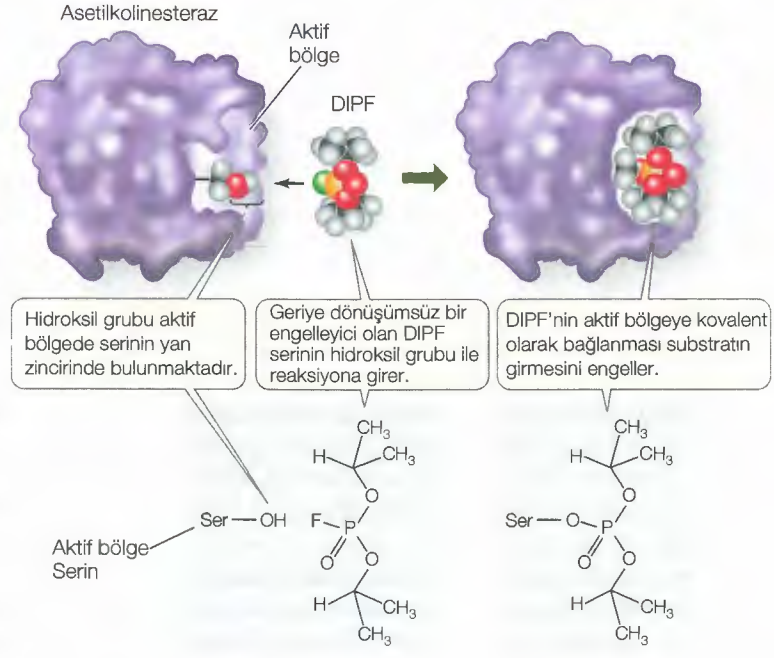
**Nonkompetititf inhibitör** ise aktif bölgenin uzağında bir bölgeden enzime bağlanır. Bu bağlanma sonucu, enzimin şekli ve buna bağlı olarak aktivitesi değişir (**Şekil 8.16B**). Aktif bölge bu aşamadan sonra substrata bağlanamaz ya da bağlansa bile, ürün oluşturma hızı azalabilir. Kompetitif inhibitörler gibi, nonkompetitif inhibitörler de bağlanamaz, dolaysıyla bunların etkileri geriye dönüşebilir.

## Allosterik enzimler şekillerini değiştirerek aktivitelerini kontrol ederler

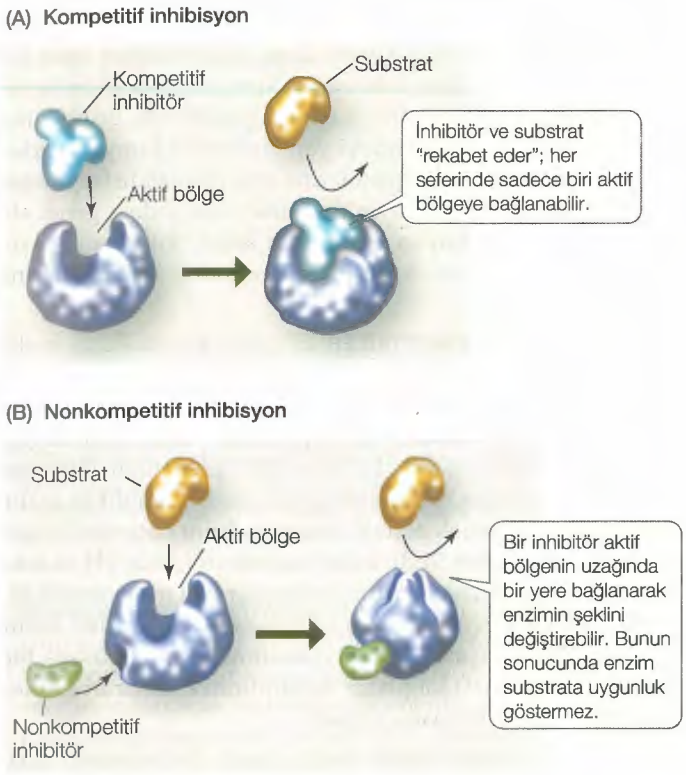
**Nonkompetitif inhibitörün** bağlanması sonucu enzimin şeklindeki değişiklik bir allosteri (*allo*, "farklı"; *steros* "şekil" anlamındadır) örneğidir. **Allosterik düzenlenmede**, bir effektör (etkili) molekül bir enzimin aktif bölgesinin dışındaki bir bölgeye bağlanarak enzimin şeklinde değişikliği uyarır. Şekil değişikliği aktif bölgenin substrata olan ilgisini azaltır ve bunun sonucunda reaksiyon hızı değişir.

Bir enzim bir hücrede genellikle birden fazla şekilde bulunabilir (**Şekil 8.17**):

- Enzimin *aktif formu* substrata bağlanmak için uygundur.
- Enzimin *inaktif formu* substrata bağlanamayan bir yapıdadır.




**8.15 Geriye Dönüşümsüz İnhibisyon** DIPF asetilkolinesteraz enziminin aktif bölgesindeki serin amino asidinin yan zinciri ile kararlı bir kovalent bağ oluşturarak enzimi etkisizleştirir.




**8.16 Geriye Dönüşümlü İnhibisyon** (A) Kompetitif inhibitör bir enzimin aktif bölgesine geçici olarak bağlanır. (B) Nonkompetitif inhibitör aktif bölgenin uzağında bir yere geçici olarak bağlanır. Her iki durumda, inhibitör bağlı kaldığı sürece enzim işlevini yapamaz.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 8.1 • Enzim Katalizi**

Birlikte effektörler olarak bilinen diğer moleküller, enzimin hangi şekli alacağını etkiler:

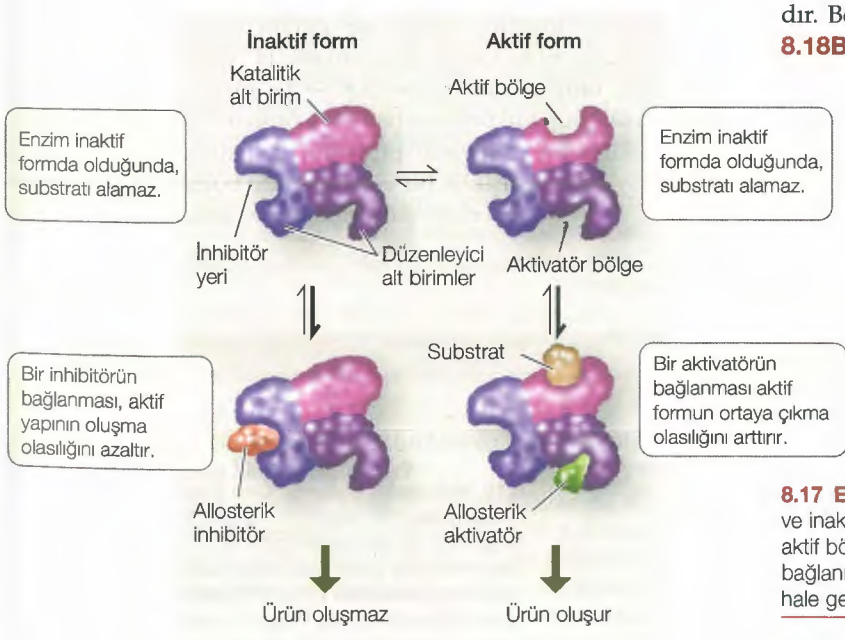
- Bir engelleyicinin aktif bölge dışındaki bir bölgeden bağlanması enzimin inaktif formunu kararlı hale getirebilir ve böylece aktif forma dönüşme olasılığını azaltır.
- Aktif form, bir aktivatörün enzimin diğer bir bölgesine bağlanmasıyla kararlı hale getirilebilir.

Substrata bağlanılmasında olduğu gibi, inhibitörleri ve aktivatörler düzenleyici bölgelere (aynı zamanda allosterik bölgeler olarak da isimlendirilirler) çok özgün bağlanırlar. Allosterik olarak düzenlenmiş olan enzimlerin çoğu (ancak hepsi değil) kuaterner yapılı proteinlerdir: yani, çoklu alt birimlerden yapılmışlardır. Aktif bölgeye sahip olan polipeptid katalitik alt birim olarak isimlendirilir. Allosterik bölgeler genellikle farklı polipeptidlerin üzerinde bulunurlar. Bunlar düzenleyici alt birimler olarak isimlendirilirler.

Bazı enzimler, aktif bölgeler içeren çoklu alt birimlidirler. Substratın bu aktif bölgelerden birine bağlanması allosterik etkiye neden olur. Substratlar alt birimlerden birine bağlanınca, protein yapısında küçük bir değişiklik oluşur. Bu değişiklik bitişikteki alt birimi etkiler. İkinci alt birimdeki küçük değişiklik bu alt birimin aktif bölgesinin substrata bağlanma olasılığını arttırır. Aktif bölgeler sırasıyla aktifleştikçe reaksiyon hızlanır.

Bunun sonucunda, çoklu alt birime sahip bir allosterik enzim ve tek bir aktif bölgesi olan allosterik olmayan bir enzimin reaksiyon hızları, substrat derişimi az olduğunda, büyük farklılık gösterir. Substrat derişimlerine karşı reaksiyon hızlarının çizildiği grafikler bu ilişkiyi gösterir. Allosterik olmayan bir enzimin grafiği **Şekil 8.18A**'dakine benzer. Başlangıçta reaksiyon hızı substrat derişiminin artmasıyla hızla artar, daha sonra enzim kaynağı doygunluğa ulaşınca sabit bir maksimum hıza doğru gider.

Çoklu alt birimli allosterik bir enzimin grafiği çok farklıdır. Böyle bir enzim sigmoid (S eğrisi) görünümdedir (**Şekil 8.18B**). Substrat derişimi düşük olduğunda, substrat derişimi arttıkça reaksiyon hızı göreceli olarak artar. Ancak reaksiyon hızı belirli bir aralıkta substrat derişimindeki değişimlere büyük duyarlılık gösterir. Ayrıca, allosterik enzimler düşük engelleyici derişimlerine çok duyarlıdır. Allosterik enzimler bu duyarlılık nedeniyle, bütün metabolik yolların düzenlenmesinde önemlidirler.



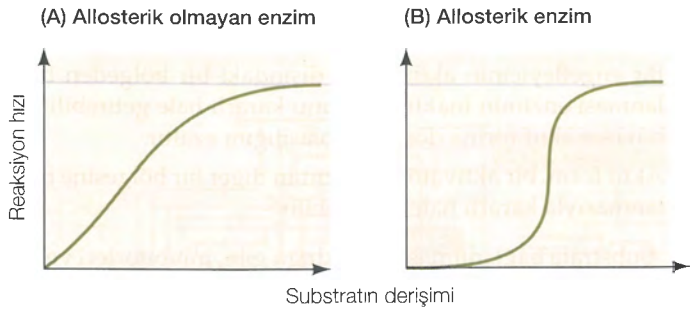

**8.17 Enzimlerin Allosterik Olarak Düzenlenmesi** Bir enzimin aktif ve inaktif formu birbirine dönüşebilir. Bu dönüşüm, effektör moleküllerin aktif bölgenin dışındaki bölgelere bağlanmasına bağlıdır. Bir engelleyicinin bağlanması inaktif formu bir aktivatörün bağlanması ise aktif formu kararlı hale getirir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 8.2 • Enzimlerin Allosterik Düzenlenmesi**

### Allosterik etkiler metabolizmayı düzenler

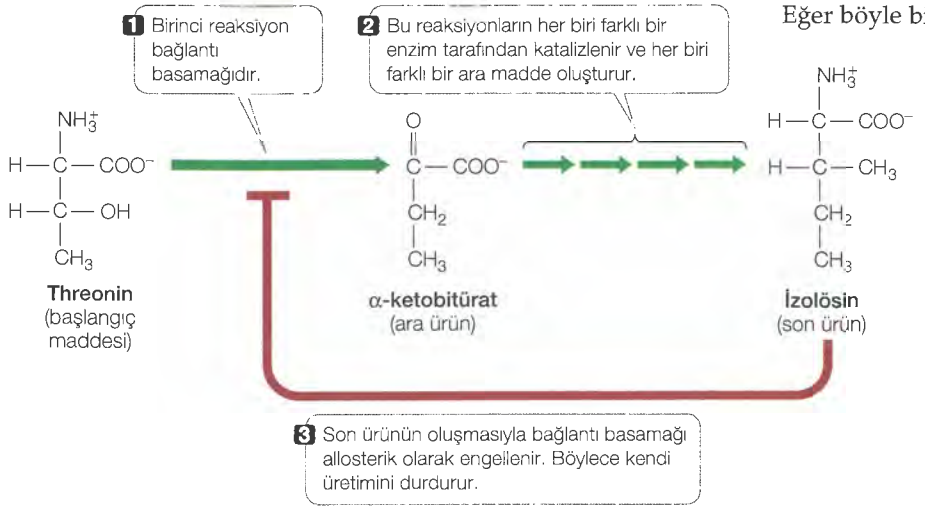
Tipik olarak, metabolik yollar bir başlangıç maddesi, çeşitli ara ürünler ve hücre tarafından çeşitli amaçlar için kullanılan bir son ürün içerir. Her bir




**8.18 Allosteri ve Reaksiyon Hızı** Bir enzimin üzerindeki aktif bölgelerin sayısı substrat derişimi arttıkça enzimin katalizlediği reaksiyon hızının nasıl değişeceğini belirler. Her biri bir aktif bölgeye sahip olan çok alt birimli bir enzim için bir sigmoid (S) eğrisi tipiktir(B). Bir alt birim substrata bağlandıktan sonra, yapısında oluşan değişiklik, bir sonraki alt birimin de substrat bağlanma olasılığını arttırır. Böylece, reaksiyon hızı, tek bir aktif bölgesi bulunan bir enzimin katalizlediği reaksiyon hızına göre, reaksiyon hızı artar (A).

yolda bir dizi reaksiyon bulunur. Bunların her biri bir ara madde üretir ve farklı enzim tarafından katalizlenir. Yoldaki ilk basamak bağlantı basamağı olarak isimlendirilir. Bu, ilgili enzimin katalizlediği reaksiyon oluşunca, "top yuvarlanır" ve son ürün elde edilinceye kadar sırasıyla diğer reaksiyonları oluşur anlamına gelir. Ancak hücrenin o ürüne gereksinim duymadığı durumlarda ne olur-örneğin, o ürün hücrenin içinde bulunduğu ortamda yeterli miktarda olduğunda? Gereksinim duymadığı bir şeyleri yapmaya devam etmesi hücre için enerji kaybı olacaktır.

Son ürünün bağlantı basamağını katalizleyen enzimi engellemesine bağlı olarak metabolik yolun durdurulması bu sorunu çözmenin bir yoludur (**Şekil 8.19**). Bu engellenme çoğunlukla allosterik olarak yapılır. Son ürün yüksek derişimlerde olduğunda, son ürünün bir bölümü bağlantı basamağı enziminin aktif bölgesine bağlanarak enzimi etkisizleştirir. Böylece, son ürün yoldaki ilk enzimin *nonkompetitif inhibitör* (bu bölümde daha önce açıklanmıştı) olarak iş görür. Bu mekanizma geri besleme inhibisyonu ya da son ürün inhibisyonu olarak bilinir. Daha sonraki bölümlerde bu tür diğer birçok inhibisyon örneği göreceğiz.



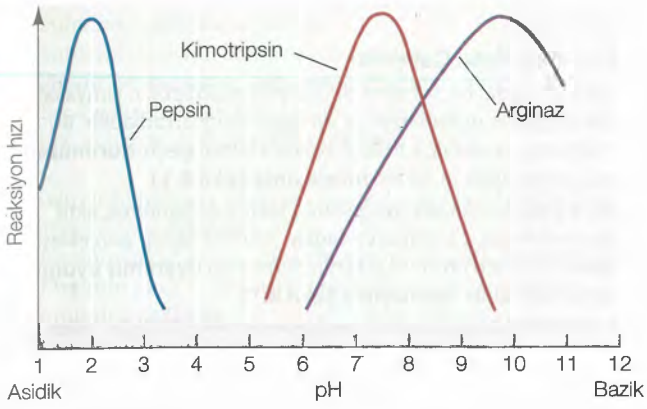

**8.19 Metabolik Yollarda Geri Beslemeye Bağlı İnhibisyonu** Bir metabolik yoldaki ilk reaksiyon, vaet basamağı olarak değerlendirilir. Bu basamak genellikle, metabolik yolun son ürünü tarafından allosterik olarak engellenebilen bir enzim tarafından katalizlenir. Burada gösterilmiş olan özel yol, bakterilerde threoninden izolösin sentezidir. Bu olay, birçok enzim tarafından katalizlenen biyosentetik yollar için tipiktir.

## Enzimler bulundukları ortamdan etkilenirler

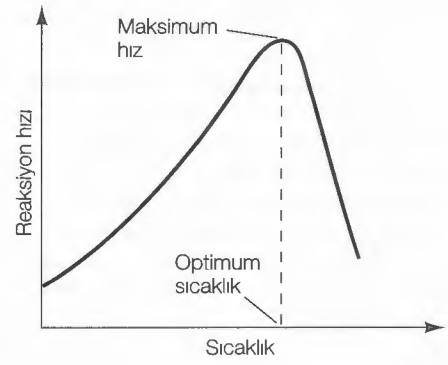
Enzimler, laboratuvarda kimyacıların kullandıkları aşırı sıcaklık ve pH olmaksızın, hücrelerde kimyasal reaksiyonlar ve karmaşık işlemleri hızla oluşmasını sağlar. Ancak, üç boyutlu yapıları ve aktif bölgelerindeki yan zincirlerin kimyası nedeniyle, sıcaklık ve pH değişimlerine çok duyarlıdırlar. Kısım 3.2'de bu çevresel faktörlerin proteinler üzerindeki genel etkilerini açıkladık. Burada enzimlerin işlevi (kuşkusuz, enzimin yapı ve kimyasına bağlı olan) üzerindeki olan etkilerini inceleyeceğiz.

**pH ENZİM AKTİVİTESİNİ ETKİLER** Enzimin katalizlediği reaksiyonların çoğunun hızları bulundukları çözeltinin pH'sına bağlıdır. Hücrelerin içindeki suyun pH'sı genel olarak 7 yani nötrdür. Asitlerin, bazların ve tamponların varlığı bunu değiştirir. Her enzim belirli bir pH'da en aktiftir; enzimin aktivitesi çözelti optimumdan daha asidik ya da bazik yapıldıkça azalır (**Şekil 8.20**). Bir örnek olarak, insan sindirim sistemini düşünelim (bakınız Kısım 51.3). İnsan midesinin içinde pH oldukça asidik olup, yaklaşık 1.5'tur. Proteazlar gibi makromolekülleri parçalayan birçok enzimin optimum pH'sı nötrdür. Besin ince bağırsağa ulaşınca, pH'yı yükseltmek için bağırsağa bir tampon (bikarbonat) salgılanır. Bu sindirim enziminin aktifleşerek besini parçalamasını sağlar.

Bu etkiye birkaç faktör katkı yapar. Faktörlerden biri, substrat ya da enzimde karboksil, amino ve diğer grupların iyonlaşmasıdır. Nötr ya da bazik çözeltilerde, karbokisl grupları (—COOH) negatif yüklü karboksil grupları haline gelmek için $H^+$'ı serbest bırakır. Diğer yandan, nötr ve asidik çözeltilerde, amino grupları ($-NH_2$) pozitif yüklü $-NH_3^+$ gruplarını oluşturmak için $H^+$ alır. (Kısım 2.4'te asit ve bazlarla ilgili tartışmaya bakınız). Dolayısıyla, nötr bir çözeltide, bir amino grubu diğer bir molekülün üstündeki karboksil grubuna ya da aynı molekülün diğer bir kısmına elektriksel olarak çekilir. Çünkü bütün gruplar iyonlaşmışlar ve zıt yüklere sahiplerdir. Ancak, eğer pH değişirse, bu grupların iyonlaşması değişebilir. Örneğin, düşük bir pH'da (pepsin enziminin aktif olduğu mide içeriği gibi, yüksek $H^+$ derişimi), aşırı $H^+$ —COOH oluşturmak için —COO— ile reaksiyona girebilir. Bu olursa, grup yükünü kaybeder ve proteindeki yüklü gruplarla etkileşemez. Böylece proteinin katlanması değişebilir. Eğer böyle bir değişiklik bir enzimin aktif bölgesinde oluşursa, enzim substrata bağlanamaz.




**8.20 pH Enzim Aktivitesini Etkiler** Bir enzim ilgili reaksiyonu maksimum hızda katalizler. Her bir enzimin aktivite eğrisi optimum pH'da en üste çıkar. Örneğin, pepsin midenin asidik ortamında aktiftir. Buna karşın kimotripsin ince bağırsakta aktiftir.




**8.21 Sıcaklık Enzim Aktivitesini Etkiler** Her bir enzim belirli bir optimum sıcaklıkta en aktiftir. Yüksek sıcaklıklarda enzim denatüre olur ve inaktiftir; bu, aktivite eğrisinin optimumun üstündeki sıcaklıklarda neden aniden düştüğünü açıklar.

**SICAKLIK ENZİM AKTİVİTESİNİ ETKİLER** Genelde, sıcaklık bir kimyasal reaksiyon hızını etkiler. Çünkü reaksiyona giren moleküllerin büyük bir kısmı ilgili reaksiyona yeterli aktivasyon enerjisi sağlayacak kadar kinetik enerjiye sahiptir. Enzimlerin katalizlediği reaksiyon farklı değildir (**Şekil 8.21**). Ancak yüksek sıcaklıklar enzimi etkisizleştirir. Çünkü enzim molekülleri yüksek sıcaklıklarda, kovalent bağlarından bir kısmını kıracak kadar titreşir ve kıvrılır. Bir enzimin tersiyer yapısı ısı altında değişince, enzim işlevi yapamaz. Bazı enzimler insan vücut sıcaklığını biraz üzerindeki sıcaklıklarda denatüre olur. Ancak birkaçı suyun kaynama noktasında (ya da donma noktasında) bile kararlıdır. Bununla birlikte, bütün enzimler aktivite için optimum bir sıcaklığa sahiptirler.

Bireysel organizmalar çevrelerindeki değişikliklere çeşitli yollarla uyum sağlamışlardır. Bunlardan biri, *izozimler* olarak isimlendirilen bir gruba dayanır. İzozimler aynı reaksiyonu katalizlerler, ancak kimyasal bileşimleri ve fiziksel özellikleri farklıdır. Belirli bir grupta farklı izozimlerin sıcaklık optimumları farklıdır. Örneğin, gökkuşağı alabalığı asetilkolinesterazın birkaç izozimine sahiptir. Eğer bir gökkuşağı alabalığı sıcak sudan donma noktasına yakın sıcaklıkta bir suya (2°C) aktarılırsa, balık yüksek sıcaklıklarda ürettiği asetilkolinesteraz enziminden daha farklı bir izozim üretir. Yeni izozimin sıcaklık optimumu daha düşük olduğundan, balığın sinir sisteminin soğuk sularda normal işlevimi yapmasını sağlar.

Genelde, yüksek sıcaklılara uyum sağlamış enzimler o sıcaklıklarda denatüre olmazlar. Çünkü tersiyer yapıları büyük ölçüde ısıya duyarlı kimyasal ilişkilerden çok, yük ilişkileri ya da disülfit bağları gibi, kovalent bağlarla bir arada tutulur. İnsanlardaki enzimlerin çoğu, bulaşıcı bakterilerinkine göre, yüksek sıcaklıklarda daha kararlıdır. Bu nedenle, orta derecede bir ateş bakteri enzimlerini denatüre ederken, bizim enzimlerimizi denatüre etmez.

## 8.5 ÖZET

**Enzimlerin katalizlediği reaksiyonların hızları birbirleriyle etkileşen moleküller (inhibitörler ve aktivatörler gibi) ve çevresel faktörlerden (sıcaklık ve pH gibi) etkilenir.**

- Geriye dönüşümlü ve dönüşümsüz enzim inhibisyonu arasındaki farklılık nedir? **Bakınız ss. 161-162**
- Allosterik enzimler nasıl düzenlenirler? **Bakınız ss. 162-163 ve Şekil 8.17**
- Geri besleme kavramını açıklayınız. Şekil 8.19'da gösterilen reaksiyon Şekil 8.14'te gösterilen bir sistemler diyagramı ile ne tür bir uygunluk göstermektedir?

# BÖLÜM ÖZETİ

## 8.1 Biyolojik Enerji Dönüşümlerinin Altında Yatan Fiziksel İlkeler Nelerdir?

- Enerji iş yapma kapasitesidir. Bir biyolojik sistemde, kullanılabilir enerji **serbest enerji (G)** olarak isimlendirilir. Kullanılamayan enerji entropidir. Entropi sistemdeki düzensizliğin bir ölçüsüdür.
- **Potansiyel enerji** durum ya da pozisyonun (konum) enerjisidir; kimyasal bağlarda depolanmış enerjiyi içerir. **Kinetik enerji** hareket enerjisidir; iş yapılabilen bir enerji türüdür.
- **Termodinamik yasaları** canlı organizmalara uygulanır. Birinci yasa, enerjinin yaratılamayacağını ya da yok edilemeyeceğini ifade eder. İkinci yasa, enerji dönüşümlerinin iş yapma da kullanabilecek enerjinin (serbest enerji) ve düzensizliğini artırdığını ifade eder. **İnceleyiniz Şekil 8.2**
- Bir tepkimenin **serbest enerjisindeki değişiklik ($\Delta G$)** kimyasal denge noktasını belirler. Kimyasal dengede ileri ve geri tepkimeler aynı hızda ilerler.

- Bir **egzergonik tepkime** sonucunda serbest enerji açığa çıkar ve bu tepkimenin ΔG'si negatiftir. Bir **endergonik tepkime** serbest enerjiyi tüketir, ona gereksinim duyar ΔG'si pozitiftir. Endergonik tepkimeler, sadece serbest enerji sağlandığı taktirde ilerlerler. **İnceleyiniz Şekil 8.3**
- **Metabolizma** bir organizmadaki bütün biyokimyasal (metabolik) tepkimelerin toplamıdır. **Katabolik reaksiyonlar**, kompleks moleküllerin parçalanması ve enerjinin açığa çıkmasını sağlarlar (egzergonik). Hücrede karmaşıklığı arttıran **anabolik reaksiyonlar** endergoniktir.

## 8.2 Biyokimyasal Enerji İlişkilerinde ATP'nin Rolü Nedir?

- **Adenozin trifosfat (ATP)** hücrelerde bir enerji birimi olarak iş görür. ATP'nin hidrolizi sonucunda göreli olarak büyük miktarda serbest enerji açığa çıkar.
- **ATP döngüsü** egzergonik ve endergonik reaksiyonlarına eşlik eder. Bu reaksiyonlar da egzergonik reaksiyonlardan serbest enerji elde eder, endergonik reaksiyonlara serbest enerji sağlarlar. **İnceleyiniz Şekil 8.6, WEB AKTİVİTESİ 8.1**

## 8.3 Enzimler Nelerdir?

- Bir kimyasal reaksiyonun hızı ΔG'den bağımsızdır. Ancak **enerji engeli** tarafından belirlenir. **Enzimler**, enerji engelini azaltarak reaksiyonları başlatmak için gerekli **aktivasyon enerjisi ($E_a$)** sağlayan ve biyolojik reaksiyonların hızlarını etkileyen protein yapısındaki katalizörlerdir. **İnceleyiniz Şekil 8.10, WEB AKTİVİTESİ 8.2**
- Bir **substrat** bir **enzim-substrat kompleksi** oluşturarak enzimlerin aktif bölgesine -kataliz bölgesi- bağlanır. Enzimler substratlarına özgündürler.

## 8.4 Enzimler Nasıl Çalışırlar

- Bir aktif bölgede, bir substrat doğru yönlendirilebilir, kimyasal olarak değişime uğratılabilir ya da dayanıklığı arttırılabilir. Bunun bir sonucu olarak, substrat kolayca kendi **geçiş durumunu** oluşturur ve tepkime ilerler. **İnceleyiniz Şekil 8.11**
- Substrata bağlanma pekçok enzimin seklini değiştirerek, aktif bölge (-lerinin) açığa çıkmasını sağlar. Böylece kataliz gerçekleşir. Bağlanma sonucu enzimin şeklinin değişmesi **uyarılmış uyum** olarak isimlendirilir. **İnceleyiniz Şekil 8.12**
- Bazı enzimler kataliz işlemini gerçekleştirmek için diğer maddelere gereksinim duyar. Bu maddeler **kofaktör** olarak isimlendirilir. **Prostetik gruplar** geçici olarak enzimlere bağlanır; **koenzimler** bağlanamaz. Bir koenzim reaksiyona bağlı değişime uğratıldığı ve daha sonra enzimden serbest bırakıldığı için bir substrat olarak düşünülebilir.
- Substratın derişimi enzimin katalizlediği tepkimenin hızını etkiler.

## 8.5 Enzimlerin Aktiviteleri Nasıl Düzenlenir?

- Metabolizma, bir tepkimenin ürünün bir sonrakinin reaktantı olduğu metabolik yollarla düzenlenir. Yoldaki her yol bir enzim tarafından katalizlenir.
- Enzim aktivitesi, düzenlemeye tabidir. Bazı engelleyiciler, geriye dönüşümsüz olarak, diğerleri geriye dönüşümlü olarak enzime bağlanır. **İnceleyiniz Şekil 8.15 ve 8.16, ANİMASYONLA ÖĞRENME 8.1**
- Bir **allosterik effektör,** aktif bölge dışındaki bir bölgeye bağlanarak bir enzimin aktif ya da inaktif formunu kararlı hale getirir. **İnceleyiniz Şekil 8.17, ANİMASYONLA ÖĞRENME 8.2**
- Bir metabolik yolun son ürünü, o yoldaki başlangıç basamağını katalize eden enzimi engelleyebilir. **İnceleyiniz Şekil 8.19**
- Enzimler ortamlarına duyarlıdırlar. Hem pH hem de sıcaklık enzimlerin aktivitelerini etkiler. **İnceleyiniz Şekiller 8.20 ve 8.21**

## DENEME TESTİ

1. Koenzimler, enzimlerden aşağıdaki özelliklerin hangisi açısından farklılık gösterirler?
   *a.* Sadece hücrenin dışında aktif olmaları
   *b.* Amino asitlerin polimerleri olmaları
   *c.* Vitaminler gibi küçük moleküller olmaları
   *d.* Bir tepkimeye özgü olmaları
   *e.* Daima yüksek enerjili fosfat taşımaları
2. Termodinamik ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Bir egzergonik tepkimede serbest enerji kullanılır.
   *b.* Serbest enerji iş yapmada kullanılamaz.
   *c.* Toplam enerji miktarı bir kimyasal dönüşümden sonra değişebilir.
   *d.* Serbest enerji potansiyel enerji değil, kinetik enerji olabilir.
   *e.* Entropi artma eğilimindedir.
3. Bir kimyasal reaksiyonda,
   *a.* hız, ΔG değerine bağlıdır.
   *b.* hız aktivasyon enerjisine bağlıdır.
   *c.* entropi değişimi aktivasyon enerjisine bağlıdır.
   *d.* aktivasyon enerjisi ΔG değerine bağlıdır.
   *e.* serbest enerjideki değişim aktivasyon enerjisine bağlıdır.
4. Enzimlerle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *söylenemez*?
   *a.* Genellikle proteinlerden oluşmuşlardır.
   *b.* Katalizledikleri reaksiyonun hızını değiştirirler.
   *c.* Reaksiyonun ΔG'sini değiştirirler.
   *d.* Isıya duyarlıdırlar.
   *e.* pH'a duyarlıdırlar.
5. Bir enzimin aktif bölgesi,
   *a.* şeklini asla değiştirmez.
   *b.* substrat ile kimyasal bağ oluşturur.
   *c.* yapısı ile, enzimin özgünlüğünü tanır.,
   *d.* enzimin yüzeyinden uzanan bir yumru gibi gözükür.
   *e.* reaksiyonun ΔG'sini değiştirir.
6. ATP molekülü,
   *a.* proteinlerinin çoğunun bileşenidir.
   *b.* adeninin varlığı nedeniyle enerji içeriği yüksektir.
   *c.* enerjiyi dönüştüren çok ayıda biyokimyasal reaksiyon için gerekir.
   *d.* bir katalizördür.
   *e.* enerji sağlamak için bazı egzergonik reaksiyonlarda kullanılır.

7. Bir enzim tarafından katalizlenen bir reaksiyonda,
   *a.* substrat değişime uğramaz
   *b.* substrat derişimi arttıkça hız azalır.
   *c.* enzim kalıcı olarak değişime uğramaz.
   *d.* bir substrata bir kuvvet uygulanabilir.
   *e.* hız, substrat derişiminden etkilenmez.

8. Enzim inhibitörleri ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğru* değildir?
   *a.* Enzimin aktif bölgesine kompetitif bir inhibitör bağlanır.
   *b.* Enzimin aktif formundaki bir bölgeye allosterik bir inhibitör bağlanır.
   *c.* Kompetitif olmayan bir inhibitör, aktif bölge dışındaki bir bölgeye bağlanır.
   *d.* Daha fazla substrat ilave edilmesiyle kompetitif olmayan engellemenin üstesinden gelinemez.
   *e.* Daha fazla substrat ilave edilmesiyle kompetitif engellemenin üstesinden gelinebilir.

9. Enzimlerin geri beslemeye bağlı engellemesiyle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Genellikle allosterik etkilerle yaratılır.
   *b.* Bir metabolik yoldaki bir sonraki basamağı katalize eden enzim tarafından yönetilir.
   *c.* Enzimin derişimini değil, reaksiyon hızını etkiler.
   *d.* Aktif bölgeyi değiştirerek kalıcı olarak iş görür.
   *e.* Bir geriye dönüşebilir engellenme örneğidir.

10. Sıcaklığın etkisi ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
    *a.* Sıcaklık artışı bir enzimin aktivitesini düşürür.
    *b.* Sıcaklık artışı bir enzimin aktivitesini artırır.
    *c.* Sıcaklık artışı bir enzimi denatüre edebilir.
    *d.* Bazı enzimler suyun kaynama noktasında kararlıdır.
    *e.* Bütün enzimler bir optimum sıcaklığa sahiptir.

## TARTIŞMA

1. Bir organizmada endergonik tepkimelerin ilerlemesini sağlayan nedir?
2. İki protein düşünün: Bunlardan biri bir hücrenin sitozolünde çözünmüş bir enzim, diğeri ise plazma zarındaki bir iyon kanalı olsun. En azından iki önemli özelliğini ifade ederek, iki proteindeki yapısal farklılıkları karşılaştırınız.
3. Bir endergonik tepkimenin zamana karşı serbest enerji grafiğini çiziniz. Her iki grafikte aktivasyon enerjisini gösteriniz. Her iki grafikte $E_a$ ve $\Delta G$'yi gösteriniz.
4. Allosterik olarak düzenlenen bir enzimi düşününüz. Bu tür bir enzimi içeren bir çözeltiye kompetitif bir inhibitör (allosterik olmayan bir engelleyici) katılırsa, aktif formdaki enzim moleküllerinin oranı inaktif olanlara göre artar. Bu gözlemi açıklayınız.

## EK ARAŞTIRMA

İnsanlarda, hidrojen peroksit ($H_2O_2$) bazı metabolik yolların bir yan ürünü olarak üretilen tehlikeli bir toksindir. $H_2O_2$'nin birikimi, zararsız olan suya dönüştürülerek önlenir. Bu tepkime katalaz enzimi tarafından gerçekleştirilir. Hava kirlenmesi bu enzimi engeller ve bireylerin dokularının $H_2O_2$'nin etkisine maruz kalmasına neden olur. Katalaz enziminin allosterik mi yoksa allosterik olmayan bir mekanizmaya mı sahip olduğunu; ve kirleticilerin kompetitif ya da kompetitif olmayan inhibitör olarak davranıp davranmadığını nasıl araştırırdınız?

# 9 Kimyasal Enerjinin Hasat Edildiği Yollar

## Farenin ve maratoncunun kimyasal enerjiyi elde ettiği yollar

Biyoloji dersindeki başarınız gibi, prestijli bir maratonda da başarı, ancak çok fazla sıkı çalışma sonunda elde edilebilir. Uzun mesafe koşucularının ayak kaslarında hepimizinkinden daha fazla mitokondri bulunur. Bu mitokondrilerde, ATP bağlarında depolanmış enerji kasların hareketi için kimyasal enerjiye dönüştürülür.

İki tip kas lifi bulunur. İnsanların çoğunda her iki kas tipinden yaklaşık olarak eşit oranda bulunur. Ancak üst düzey bir maraton koşucusunun vücut kaslarının yüzde 90'ı yavaş-seğiren kaslardan oluşur. Bu liflerin hücreleri çok sayıda mitokondriye sahiptir. Bu mitokondriler karbonhidratları ve yağları parçalayarak ATP oluşturur. Bunun aksine, sprinterlerin kaslarının yaklaşık yüzde 80'ı hızlı-seğiren kaslardan oluşur. Bunlarda daha az sayıda mitokondri bulunur. Hızlı- seğiren kaslar $O_2$ yokluğunda kısa süren ATP patlamaları üretir, ancak ATP kısa sürede tüketilir. Atletler üzerinde yapılan kapsamlı çalışmalar, idmanlarla kas liflerinde kan dolaşımının arttırılabileceği ve daha fazla oksijen sağlanabileceği ve hatta hızlı- seğiren kasların yavaş- seğiren kaslara dönüştürülebileceği gösterilmiştir.

Artık, Fare Maratonuna girebiliriz. Hayır, bu bir çizgi film kahramanı ya da bir bilgisayar oyunu değildir. Kaslarında PPRδ isimli proteinin fazla ifade ettirilmesi için Stalk Enstitüsü'nda Ron Evans ve arkadaşları tarafından kalıtsal olarak programlanmış gerçek bir fareden söz ediyoruz. Bu protein, hücrenin çekirdeğinde yerleşmiş bir reseptör olup, burada ATP oluşturmak için yağın parçalanması ile ilgili genlerin transkripsiyonunu düzenler. Evans'ın faresinin yağları daha iyi parçalayacağı ve böylece daha ince (zayıf) olacağı varsayılıyordu. –ancak beklenmedik bir ikramiye çıktı. Yüksek PPRδ düzeyleri yavaş- seğiren lifleri de arttırdı, hızlı- seğiren lifleri ise azalttı. Yani fare, sanki uzun süreden beri maratona hazırlanıyormuş gibi bir özellik kazandı.

Maraton fareler, sıradan farelerden daha ince ve daha cimridir. Yağları iyi yaktıkları için daha zayıf; uzun mesafe koşabilmeleri nedeniyle ise daha cimridirler. Bir idman tekerleğinde, normal bir fare yoruluncaya kadar 90 dakika ve yaklaşık yarım mil (900 metre) koşabilir. PPRδ, farenin koşu süre ve mesafesini iki katına kadar arttırdı -sayılar gerçek uzun mesafe koşucularınınkidir. İnsanlarda performansı (ve böylece yağ yıkımını) artırmak için genleri değişime uğratabilir miyiz?

Uygulanabilir olması halinde, böyle bir insan genetik mühendisliği yakın gelecekte söz konusu olmayacaktır. Ancak yakın dönemde kalıtsal olarak değişime uğratılmış kas dokusu geliştirilebilir. Bu olasılık daha şimdiden atletik performansı kabul edilemez bir biçimde artırılabileceği kaygılarını arttırmıştır. Yakın dönemde, PPARδ'ı aktifleştiren ve Aicar olarak isimlendirilen deneysel bir ilacın kullanılabilme olasılığı bulunmak-



**Maraton Adamlar** Bir maraton koşmak için uzun süre idman yapmak gerekir. Bütün bu idmanların sonucunda bacak kasları, enerji metabolize eden mitokondrice zengin hücreleri içeren yavaş- seğiren liflerle dolar.



**Maraton Fare** Bu fare normal bir fareden çok daha uzun koşabilir. Çünkü enerji metabolizması değişime uğratılmıştır.

tadır. Evans ve arkadaşları normal fareye ilacı verdiklerinde, kalıtsal olarak değişime uğratılmış farelerle aynı sonuca ulaşmışlardır. Yarışta avantaj sağlamasın diye atletlerin bu ilacı kullanmalarını önlemek için kan ve idrarda Aicar için bir test geliştirilmiştir. Bu ilaç yağların parçalanmasını da uyardığından obezite ve şeker hastalığının tedavisinde de kullanılması yönünde önemlidir. Obezite metabolik sendrom olarak isimlendirilen bir hastalığın kilit bir kısmıdır. Bu hastalık yüksek kan basıncı kalp hastalığı ve şeker hastalığını içerir.

ATP'deki serbest enerji hem bir maraton koşmak ya da bir kitabın sayfalarını çevirmek gibi istemli bütün eylemleriniz ve hem de soluma ve kalp kaslarının kasılması gibi otomatik eylemlerimize enerji sağlamak için her zaman kullanılır.

**BU BÖLÜMDE** Hücrelerin, genellikle ATP formunda olmak üzere, besinlerdeki kullanılabilir enerjiyi nasıl elde ettiklerini inceleyeceğiz. Hücrelerde enerji dönüşümünün genel ilkelerini anlatacak ve $O_2$ varlığında ve yokluğunda glukozun katabolizması ile ilgili yolları öğreneceğiz. Son olarak, biyolojik olarak önemli dört molekül sınıfının –karbonhidratlar, yağlar, proteinler ve nükleik asitler– kullanıldığı ve üretildiği metabolik yollar arasındaki ilişkileri tanımlayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


**9.1** Glukozun Oksidasyonu Kimyasal Enerjinin Serbest Kalmasını Nasıl Sağlar?

**9.2** Glukoz Metabolizmasının Aerobik Yolları Nelerdir?

**9.3** Oksidatif Fosforilasyonda ATP Nasıl Oluşturulur?

**9.4** Oksijen Yokluğunda Glukozdaki Enerji Nasıl Elde Edilir?

**9.5** Metabolik Yollar Birbirleriyle Nasıl İlişkilidir ve Nasıl Düzenlenirler?


## 9.1 Glukozun Oksidasyonu Kimyasal Enerjinin Serbest Kalmasını Nasıl Sağlar?

Enerji, yakıtların kovalent bağlarında depolanır, serbest kalabilir ve değişime uğratılabilir. Bir kamp ateşindeki odunun yanması enerjinin ısı ve ışık şeklinde serbest kalmasını sağlar. Hücrelerdeki yakıt molekülleri, ATP yapımında kullanılmak üzere kimyasal enerjiyi serbest bırakır. ATP ise endergonik reaksiyonları yürütür. Bütün canlı hücrelerde enerji dönüşümlerinde ATP merkezi bir rol üstlenir. Bölüm 10'da anlatacağımız gibi, fotosentez yapan organizmalar kendi yakıtlarını sentezlemek için güneş enerjisini kullanırlar. Fotosentez yapmayan organizmalarda en yaygın olarak kullanılan kimyasal yakıt glukozdur ($C_6H_{12}O_6$). İçlerinde diğer karbonhidratların, yağların ve proteinlerin yer aldığı diğer moleküller de enerji sağlar. Bununla birlikte, bu maddelerin içerdikleri enerjinin serbest kalması için, glukoza ya da glukoz metabolizmasının çeşitli yollarına girebilen ara bileşiklere dönüştürülmesi gerekir.

Bu kısımda hücrelerin kimyasal oksidasyon işlemi ile glukozdan enerjiyi nasıl elde ettiklerini inceleyeceğiz. Kimyasal oksidasyon bir dizi metabolik yolla gerçekleşir. Metabolik yollar beş ilke ile yönetilir:

- Bir metabolik yolu oluşturan birbirinden ayrı bir dizi reaksiyon sonucunda karmaşık bir kimyasal dönüşüm gerçekleşir.
- Her bir reaksiyon özel bir enzim tarafından katalizlenir.
- Bakterilerden insanlara, metabolik yolların büyük bir bölümü bütün organizmalarda benzerlik gösterir.
- Ökaryotlarda, birçok metabolik yol bölümlere ayrılmıştır; yani belirli reaksiyonlar özel organellerin içinde gerçekleşir.
- Her bir metabolik yol, aktifleştirilebilen ya da engellenebilen kilit enzimler tarafından düzenlenir. Böylece reaksiyonların ne kadar hızlı ilerleyeceği belirlenir.

### Hücreler glukozu metabolize ederken serbest enerjiyi yakalar

Kısım 2.3'te gördüğümüz gibi yanmanın bildiğimiz süreçleri, hücrelerde enerjinin serbest kalmasını sağlayan kimyasal işlemlerle büyük benzerlik gösterir. Eğer glukoz bir ateşe tutulursa, oksijen ($O_2$) gazı ile reaksiyona girerek karbon dioksit ve su oluşur. Bu sırada ısı formunda enerji açığa çıkar. Aşağıda yanmanın tam denklemi verilmiştir:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{serbest enerji}$$

$$(\Delta G = -686 \text{ Kcal/mol})$$

Bu bir oksidasyon-redüksiyon (yükseltgenme-indirgenme) reaksiyonudur. Glukoz ($C_6H_{12}O_6$) tamamen oksitlenir ve altı adet $O_2$ molekülü, altı tane su molekülüne indirgenir. Serbest kalan enerji, iş yapmada kullanılabilir. Aynı denklem hücrelerdeki glukozla ilgili bütün metabolizmalar için geçerlidir. Bununla birlikte, yanmanın aksine, glukoz metabolizması çok basamaklı bir yoldur -her bir basamak bir enzim tarafından katalizlenir ve süreç bölümlere ayrılmıştır. Yanmanın aksine, glukoz metabolizması çok sıkı düzenlenir ve yaşam ile uyumlu sıcaklıklarda gerçekleşir.

Glukoz metabolizması yolu, glukozun kovalent bağlarında depolanmış enerjiyi "yakalar" ve fosforilasyon reaksiyonları ile ATP moleküllerinde depolar:

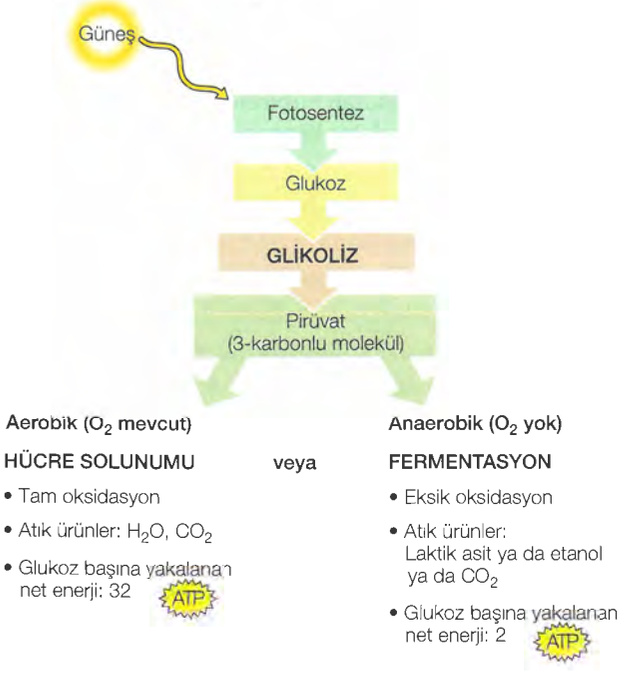
$$ADP + Pi + \text{serbest enerji} \rightarrow ATP$$

Bölüm 8'de açıkladığımız gibi, ATP hücrenin enerji birimidir. ATP'de tutulan enerji hücresel işler için -kasların hareketi ya da zarlardan aktif taşıma- kullanılır. Bu tam olarak yanma öncesi yakalanan enerjinin iş yapmada kullanılabilmesine benzer.

Yanma ya da metabolizma ile olsun, glukoz ve $O_2$'nin $CO_2$ ve suya dönüşümü sonucu açığa çıkan serbest enerji değişimi -686 kcal/mol (-2,870 kj/mol)'dür. Dolayısıyla, toplam reaksiyon oldukça egzergonik olup, ADP ve fosfattan büyük miktarda ATP'nin endergonik olarak oluşmasını sağlayabilir. Aşağıdaki tartışmada "enerji" serbest enerji anlamında kullanılmıştır.

Glukozun kimyasal bağlarındaki enerji üç adet metabolik süreç ile elde edilir: glikoliz, hücresel solunum ve fermentasyon (Şekil 9.1). Bu üç süreç de birbirinden ayrı birçok kimyasal reaksiyonlardan oluşan yollar yer alır.

- Bütün hücrelerde glukoz metabolizması **glikoliz** ile başlar. Kimyasal maddelerin yeniden düzenlenmesi sonucu glukoz iki molekül üç karbonlu **pirüvat** molekülüne dönüştürülür ve küçük miktardaki enerji kullanılabilir formda yakalanır. Glikoliz $O_2$'e gereksinim duyulmadığından, anaerobik bir işlemdir.
- **Hücresel solunumda** ortamdaki $O_2$'i kullanılır. Bu nedenle **aerobiktir**. Her bir pirüvat molekülü tamamen üç molekül $CO_2$'ye dönüştürülür. Bu dönüşüm bir dizi metabolik yolla gerçekleştirilir. Bu metabolik yollar; pirüvatın oksidasyonu, sitrik asit döngüsü ve bir elektron taşıma sisteminden (solunum zinciri) oluşur. Bu süreçte, pirüvatın kovalent bağlarında depolanmış enerjinin büyük bir bölümü ATP yapımında kullanılır.
- **Fermentasyon** $O_2$ içermez (anaerobiktir). Fermentasyon sırasında pirüvat, laktik asit ya da etil alkole (etanol) dönüştürülür. Bunların her ikisi de hala enerjice zengin moleküllerdir. Glukoz tamamen parçalanmadığından, hücre solunumuna göre, fermentasyonda çok daha az enerji açığa çıkar.



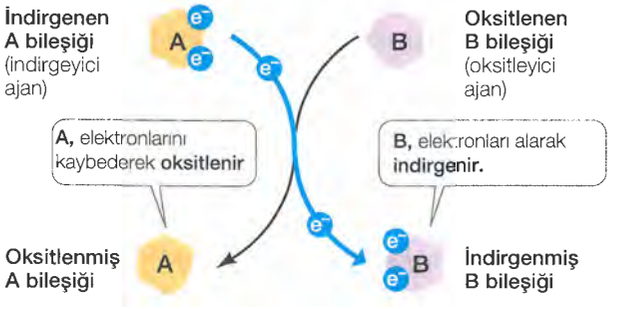

**9.1 Yaşam İçin Enerji** Canlı organizmalar gereksinim duydukları enerjiyi fotosentezde üretilen bileşiklerden sağlar. Canlılar, bu bileşikleri glukoza dönüştürürler. ATP formundaki enerjiyi elde etmek için glukozu metabolize ederler.

## Elektronlar ve enerji redoks reaksiyonları ile aktarılır

Şekil 8.6'da gösterildiği gibi, ATP'nin üretilmesi için ADP'ye bir fosfat grubunun eklenmesi endergonik bir reaksiyondur. Bu süreçte, egzergonik reaksiyonlardan elde edilen enerji endergonik reaksiyonlara aktarılır. Elektronların taşınması, enerji aktarımının diğer bir yoludur. Bir maddenin bir ya da birden fazla elektronunu diğer maddeye aktaran bir reaksiyon oksidasyon-redüksiyon (yükseltgenme–indirgenme) reaksiyonu ya da **redoks** reaksiyonu olarak isimlendirilir.

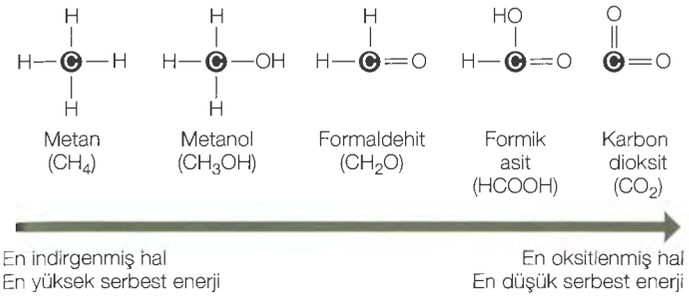
- **Redüksiyon (indirgenme),** bir atom, bir iyon ya da bir molekülün bir elektron kazanmasıdır.
- **Oksidasyon** (yükseltgenme) bir ya da birden fazla elektronun kaybıdır.

Oksidasyon ve redüksiyon her zaman birlikte oluşur: bir kimyasal madde oksitlenince, kaybettiği elektronlar diğer bir kimyasala taşınarak onu indirger. Bir redoks reaksiyonunda, oksitleyici bir ajan tarafından indirgenen ve bir indirgeyici ajan tarafından oksitlenen madde reaktant olarak isimlendirilir:




Glukozun yanmasında ve metabolizmasında, glukoz indirgeyici ajan (elektron verici) $O_2$ ise oksitleyici ajandır (elektron alıcı).

Oksidasyon ve redüksiyonu her zaman elektron trafiği şeklinde tanımlanmasına karşın, genellikle hidrojen atomlarının kazanılması ve kaybı olarak düşünmek yararlıdır. Hidrojen atomlarının taşınması, elektronların aktarılmasını ($H = H^+ + e^-$) içerir. Dolayısıyla bir molekül, hidrojen atomlarını kaybedince, o molekül oksitlenir.

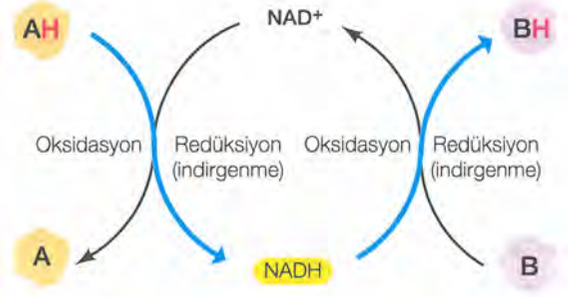



**9.2 Oksidasyon, İndirgenme ve Enerji** Bir moleküldeki bir karbon atomu oksitlendikçe o molekülün serbest enerjisi azalır.

Genellikle, çok indirgenmiş bir molekülün, kovalent bağlarında daha fazla enerji birikir (**Şekil 9.2**). Bir redoks reaksiyonunda, enerjinin bir kısmı indirgeyici ajandan indirgenmiş ürüne aktarılır. Geri kalan enerji indirgeyici ajanda kalır ya da entropi olarak kaybolur. Daha sonra göreceğimiz gibi, glikolizin ve hücresel solunumun kilit reaksiyonları çok fazla egzergoniktir.

### $NAD^+$ koenzimi redoks reaksiyonlarında anahtar özellikte bir elektron taşıyıcısıdır

Kısım 8.4'te koenzimlerin rolü anlatılmaktadır. Koenzimler, enzimlerin katalizlediği reaksiyonlara yardımcı olan küçük moleküllerdir. ADP, bir egzergonik reaksiyonda serbest bırakılan enerjiyi alıp o enerjiyi ATP yapımı için kendinde tutunca bir koenzim olarak iş görür. Diğer taraftan, nikotinamid dinükleotid ($NAD^+$) redoks reaksiyonlarında bir elektron taşıyıcısı olarak iş görür.




Görebileceğiniz gibi, $NAD^+$, biri oksitlenmiş ($NAD^+$) diğeri indirgenmiş (NADH) olmak üzere kimyasal olarak iki farklı formda bulunur (**Şekil 9.3**). Her iki formu da redoks reaksiyonlarında yer alır.

$$NAD^+ + H^+ + 2e^- \rightarrow NADH$$

Yukarıdaki indirgenme reaksiyonu, aslında bir protonun (hidrojen iyonu, $H^+$) ve iki elektronun aktarılmasıdır. Bu proton ve elektronlar eş zamanlı oluşan oksidasyon reaksiyonu sonucunda açığa çıkmıştır.

Elektronlar, koenzimde kalmazlar. Oksijenin elektronegatifliği çok yüksek olup elektronları kolayca NADH'tan alır. NADH'ın $O_2$ ile oksidasyonu (bu olay birkaç basamakta gerçekleşir) oldukça egzergoniktir.

$$NADH + H^+ + 1/2\ O_2 \rightarrow NAD^+ + H_2O$$

Bu işlemde $\Delta G$ -52.4 kcal/mol (-219 kJ/mol)'dür. Burada oksitleyici ajanın "O" değil, "$1/2\ O_2$" olduğuna dikkat ediniz. Bu gösterim, moleküler oksijen olan $O_2$'nin, oksitleyici ajan olduğunu göstermektedir.

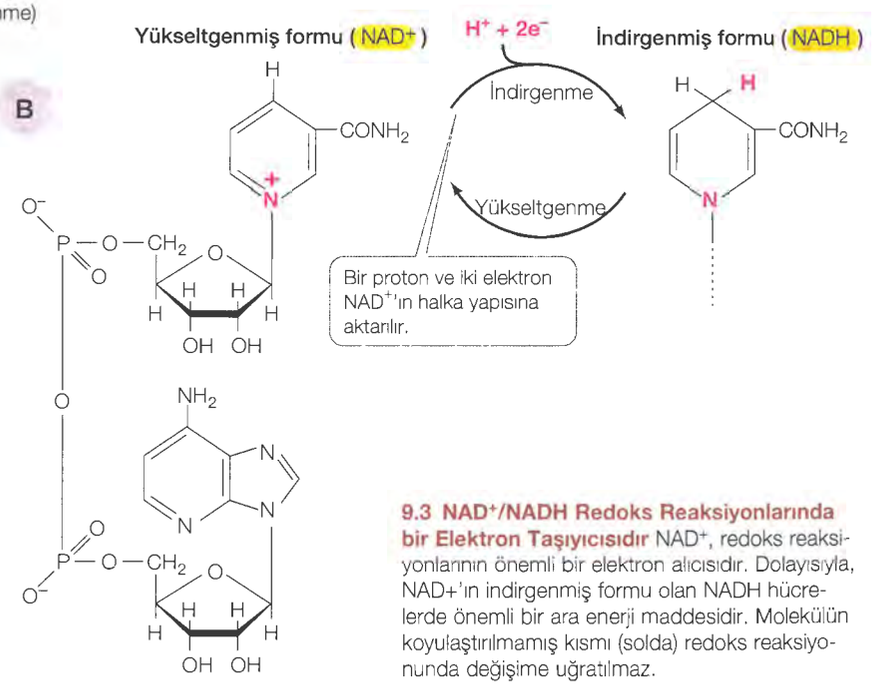
Bir molekül ATP'nin yaklaşık 12 kcal/mol( 50 kJ/mol)'lük serbest enerji taşıdığı düşünülürse, NADH'nin, daha büyük bir serbest enerji paketi (yaklaşık 50 kcal/mol, ya da 200 kJ/mol) olduğu düşünülebilir. $NAD^+$, hücrelerde ortak bir elektron taşıyıcısı olmakla birlikte, tek taşıyıcı değildir. Diğer bir taşıyıcı, yani flavin adenin dinükleotid (FAD) de glukoz metabolizması sırasında elektronları taşır.

### Genel bir bakış: Glukozdan enerjinin elde edilmesi

Hücrelerde enerji elde etme süreçleri, $O_2$'in bulunup bulunmamasına bağlı olarak farklı metabolik yollar kullanılır.

- Son elektron alıcısı olarak $O_2$'nin kullanılabildiği aerobik koşullarda dört yol iş görür (**Şekil 9.4A**). Bu dört yoldan biri olan glikolizi, hücresel solunumun diğer üç yolu izler: pirüvatın oksidasyonu, sitrik asit döngüsü (aynı zamanda Krebs döngüsü ya da trikarboksilik asit döngüsü olarak da isimlendirilir) ve elektron taşınımı/ATP sentezi (aynı zamanda solunum zinciri olarak da isimlendirilir).
- Ökaryotlarda ve birçok prokaryotta anaerobik koşullar altında pirüvat oksidasyonu, sitrik asit döngüsü ve solunum zinciri iş görmez. Glikolizde üretilen pirüvat, fermentasyonla daha ileriye metabolize edilir (**Şekil 9.4B**). Ancak bazı prokaryotlar, oksijenin olmadığı koşullarda bile (anaerobik solunum) solunum zincirinin işlev gördüğü metabolik yolda enerji elde edebilir.

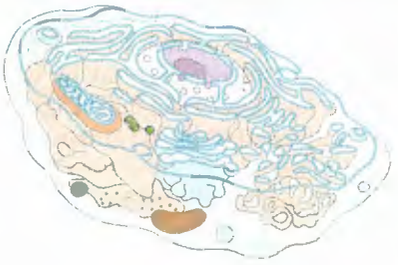
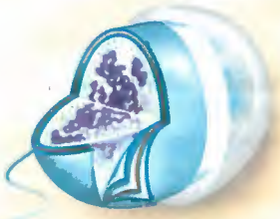
Bu beş metabolik yol, hücrede farklı yerlerde oluşur (**Tablo 9.1**).




**9.3 $NAD^+$/NADH Redoks Reaksiyonlarında bir Elektron Taşıyıcısıdır** $NAD^+$, redoks reaksiyonlarının önemli bir elektron alıcısıdır. Dolayısıyla, NAD+'ın indirgenmiş formu olan NADH hücrelerde önemli bir ara enerji maddesidir. Molekülün koyulaştırılmamış kısmı (solda) redoks reaksiyonunda değişime uğratılmaz.

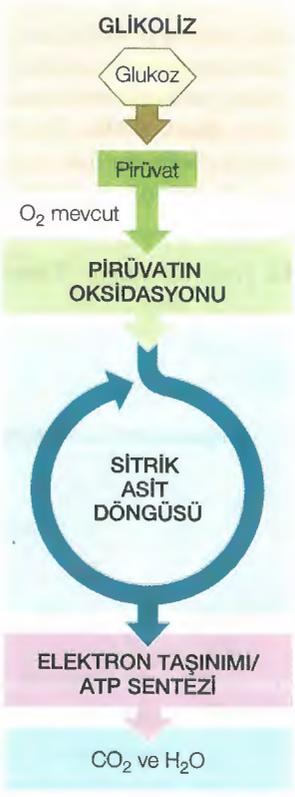
## TABLO 9.1

### Ökaryotlarda ve Prokaryotlarda Enerji Yollarının Gerçekleştiği Hücre Kısımları

| ÖKARYOTLAR | PROKARYOTLAR |
|---|---|
|  |  |
| **Mitokondrinin dış kısmında**<br>Glikoliz<br>Fermentasyon<br><br>**Mitokondrinin iç kısmı**<br>İçteki zar<br>Solunum zinciri<br>Matriks<br>Sitrik asit döngüsü<br>Pirüvat oksidasyonu | **Sitoplazmada**<br>Glikoliz<br>Fermentasyon<br>Sitrik asit döngüsü<br>**Plazma zarı üzerinde**<br>Pirüvatın oksidasyonu<br>Solunum zinciri |

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 9.1 • Hücrelerde Enerji Yolları

(A) Glikoliz ve hücresel solunum




(B) Glikoliz ve fermentasyon




**9.4 Enerji Üreten Metabolik Yollar** Enerjinin üretildiği reaksiyonlar beş farklı metabolik yol şeklinde gruplandırılabilir: glikoliz, pirüvatın oksidasyonu, sitrik asit döngüsü, solunum zincir/ATP sentezi ve fermentasyon. (A) Alttaki üç yol, yalnızca $O_2$ mevcut olduğunda oluşur ve birlikte hücresel solunum olarak isimlendirilir. (B) Ortamda $O_2$ bulunmadığında, glikolizi fermentasyon izler.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 9.2 • Glikoliz ve Fermentasyon

## 9.1 ÖZET

**Glukozun oksidasyonu sonucu açığa çıkan serbest enerji, ATP formunda tutulur. Beş farklı metabolik yol ATP üretimi için farklı şekillerde bir araya gelir. ATP, hücredeki diğer sayısız reaksiyona enerji sağlar.**

- Hücrelerde metabolik yollar, hangi ilkelerle yönetilir? **Bakınız s. 169**
- Oksidasyon ve redüksiyonun eşleşmesinin bir molekülden diğerine enerjiyi nasıl aktardığını açıklayınız. **Bakınız ss. 170-171**
- Bir redoks reaksiyonunda, elektronlara göre, $NAD^+$ ve $O_2$'nin rollerini açıklayınız. **Bakınız s. 171 ve Şekil 9.3**

Glukozdan enerjinin nasıl elde edildiği ile ilgili bir bakış açısı kazandınız; şimdi aerobik metabolizmada yer alan üç yolu yakından inceleyelim: glikoliz, pirüvat oksidasyonu ve sitrik asit döngüsü.

## 9.2 Glukoz Metabolizmasının Aerobik Yolları Nelerdir?

Glukoz metabolizmasının aerobik yollarında glukoz tamamen $CO_2$ ve $H_2O$'ya oksitlenir. Başlangıçta, glikoliz reaksiyonları altı karbonlu glukoz molekülünü iki, 3-karbonlu pirüvat molekülüne dönüştürür (**Şekil 9.5**). Daha sonra pirüvat ikinci reaksiyon dizisiyle $CO_2$'ye dönüştürülür. Bu ikinci reaksiyon dizisi pirüvatın oksidasyonuyla başlar. Onu daha sonra sitrik asit döngüsü izler. Oksidasyon reaksiyonlarında $CO_2$ üretilir. Bu sırada en fazla $NAD^+$ olmak üzere, elektron taşıyıcıları da indirgenir. Böylece, glukozun C—C ve C—H bağlarındaki kimyasal enerjinin büyük bir bölümü NADH'a aktarılmış olur. Sonuçta, bu enerji ATP'ye geçirilecektir. Ancak enerji, ATP'ye elektron taşınmasını içeren birbirinden ayrı reaksiyon dizileriyle geçirilir. Bu süreç, solunum zinciri olarak isimlendirilir. Solunum zincirinde ADP redoks reaksiyonları ile fosforlanır. Bu fosforlanmayı ATP sentaz sağlar. Glukoz metabolizmasına glikolizi daha yakından inceleyerek başlayacağız.




**ENERJİ TÜKETEN REAKSİYONLAR**

**ENERJİNİN ELDE EDİLDİĞİ REAKSİYONLAR**

**Glukoz**

Heksokinaz — ATP → ADP

1 ATP bir fosfatı 6-karbonlu şeker molekülüne aktarır.

**Glukoz 6-fosfat (G6P)**

2 Glukoz-6-fosfat, izomeri olan fruktoz 6-fosfatı oluşturmak için yeniden düzenlenir.

Fosfoheksoz izomeraz

**Fruktoz 6-fosfat (F6P)**

3 İkinci bir ATP, fruktoz 1,6-bifosfat oluşturmak için bir fosfatı aktarır.

Fosfofruktokinaz — ATP → ADP

**Fruktoz 1,6-bifosfat (FBP)**

4 Fruktoz halkası açılır ve 6-karbonlu fruktoz bifosfat 3 karbonlu bir şekerli fosfat olan DAP ve onun izomeri olan G3P'ye parçalanır.

Aldolaz

5 DAP molekülü, diğer bir G3P molekülünü oluşturmak için yeniden düzenlenir.

İzomeraz

**Dihidroksiaseton Fosfat (DAP)**

**Gliseraldehit 3-fosfat (G3P)** (2 molekül)

**Gliseraldehit 3-fosfat (G3P)** (2 molekül)

**9.5 Glikolizde Glukoz Pirüvata Dönüştürülür** Hekzokinaz ile başlayan on enzim (isimleri kırmızı yazılmıştır) on reaksiyonu katalizler. Yol boyunca, ATP üretilir. ( 7. ve 10. Reaksiyonlarda) ve iki $NAD^+$ iki NADH'a indirgenir (6. Reaksiyonda)

Trioz fosfat dehidrogenaz — 2 $P_i$, 2 $NAD^+$ → 2 NADH

6 İki molekül G3P fosfat gruplarını alır ve oksitlenir. Bunun sonucunda iki molekül NADH ve iki molekül 1,3-bifosfogliserat (BPG) oluşur.

**1,3-Bisfosfogliserat (BPG)** (2 molekül)

Fosfogliserat kinaz — 2 ADP → 2 ATP

7 İki molekül BPG, fosfat gruplarını ADP'ye aktarır. Bunun sonucunda iki ATP ve iki molekül 3-fosfogliserat (3PG) oluşur.

**3-Fosfogliserat (3PG)** (2 molekül)

Fosfo-gliseromutaz

8 İki, 3PG'nin üstündeki fosfat grupları iki 2-fosfogliserat oluşturmak üzere taşınır.

**2-Fosfogliserat (2PG)** (2 molekül)

Enolaz — 2 $H_2O$

9 İki molekül, 2 PG su kaybederek, iki adet yüksek enerjili fosfoenolpirüvat (PEP) oluşturur.

**Fosfoenolpirüvat (PEP)** (2 molekül)

Pirüvat kinaz — 2 ADP → 2 ATP

10 Son olarak, iki PEP, içerdikleri fosfatları ADP'ye aktararak, iki molekül ATP ve iki molekül pirüvat oluşturur.

**Pirüvat** (2 molekül)

Glikolizde, her bir glukoz molekülünden net olarak iki molekül ATP ve iki molekül elektron taşıyıcısı NADH oluşur. İki molekül pirüvat üretilir.

Glikoliz sitozolde oluşur. Glikoliz sonucunda glukoz pirüvata dönüştürülür, az miktarda enerji üretilir ve $CO_2$ oluşur. Glikoliz sırasında, glukoz molekülündeki karbon ve hidrojen arasındaki kovalent bağların bazıları oksitlenir. Bunun sonucunda depolanmış enerjinin bir kısmı açığa çıkar. On farklı enzim tarafından katalizlenen glikoliz reaksiyonlarında net iki molekül pirüvat (pirüvik asit), iki molekül ATP ve iki molekül NADH üretilir. Glikoliz iki evreye ayrılabilir: ATP'nin tüketildiği yani enerjinin harcandığı reaksiyonlar ve ATP'nin üretildiği yani enerjinin kazanıldığı reaksiyonlar (bakınız Şekil 9.5). Enerjiyi tüketen süreçleri inceleyerek başlayacağız.

### Glikolizin enerjiye yatırımın yapıldığı 1-5 arasındaki reaksiyonlarda ATP'ye gereksinim duyulur

Glikolitik yolu Şekil 9.5'i izleyerek inceleyelim.

Reaksiyonların ikisi (Şekil 9.5'te 1 ve 3), fosforlu ara bileşikler oluşturmak üzere, ATP'den fosfat gruplarının aktarılmasını içerir. Bu ara maddelerden ikincisi olan fruktoz 1,6-bifosfatın serbest enerji düzeyi glukozunkinden çok daha yüksektir. Metabolik yolda, daha sonra, bu fosfat grupları yeni ATP molekülleri oluşturmak üzere ADP'ye aktarılır. Bu basamakların her ikisinde de substrat olarak ATP kullanılır. Ancak her biri farklı özel enzimler tarafından katalizlenir.

*1.Reaksiyonda* bir fosfat grubunun ATP'den glukoza aktarılmasını hekzokinaz enzimi katalizler. Bunun sonucunda fosfatlı bir şeker, yani glukoz 6-fosfatı oluşur.

*2. Reaksiyonda*, altı üyeli glukoz halkası beş üyeli fruktoz halkası şeklinde yeniden düzenlenir.

*3. Reaksiyonda*, fosfofruktokinaz enzimi ikinci bir fosfatı fruktoz halkasına ekler. Bunun sonucunda fruktoz 1,6-bifosfat oluşur.

*4. Reaksiyonda* halka açılır ve birbirinden farklı iki adet üç karbonlu şeker (trioz) fosfatı oluşturmak için ikiye ayrılır: dihidroksiaseton fosfat ve gliseraldehit 3-fosfat.

*5. Reaksiyonda*, bu ürünlerden biri olan dihidroksiaseton fosfat, ikinci bir gliseraldehit 3-fosfata (G3P) dönüştürülür.

Özetle, glikolitik yolun yarısına gelindiğinde iki şey oluşur:

- İki molekül ATP harcanır.
- Altı karbonlu glukoz molekülü iki molekül üç karbonlu şeker fosfat olan gliseraldehit 3-fosfata (G3P) dönüştürülür.

### Glikolizin enerji elde edilen 6-10. reaksiyonlarında, ürün olarak NADH ve ATP oluşturulur

Aşağıdaki tartışmada, her bir reaksiyonun her bir glukoz molekülü için iki kez gerçekleştiğini hatırlayınız. Çünkü her bir glukoz molekülü iki molekül G3P'ye ayrılmıştır. G3P'nin dönüşümü hem NADH hem de ATP'nin üretilmesini sağlar. İlgili reaksiyon dizisini Şekil 9.5'i dikkate alarak izleyiniz.

**NADH'IN ÜRETİLMESİ** *6. Reaksiyon*, trioz fosfat dehidrogenaz enzimi tarafından katalizlenir. Son ürün olarak bir fosfat esteri olan 1,3-bisfosfogliserat (BPG) oluşur. Bu bir egzergonik reaksiyon olup, bu reaksiyon sırasında serbest enerjide büyük bir düşüş yaşanır- her bir glukoz molekülü başına 100 kcal'den fazla enerji açığa çıkar (**Şekil 9.6, solda**). Bu reaksiyonda serbest kalan enerji ısı olarak kaybolmaz ve aynı anda gerçekleşen bir reaksiyon tarafından kazanılır. Bir molekül G3P oksitlediğinde, bir molekül NADH üretmek için bir molekül $NAD^+$ indirgenir.

$NAD^+$'ın hücredeki miktarları azdır. Bu nedenle glikolizin sürmesini sağlamak için yenilenmesi gerekir. Daha sonra göreceğimiz gibi, NADH glikolizden sonra oluşan metabolik yollarda tekrar $NAD^+$'a oksitlenir.

**ATP'NİN ÜRETİLMESİ** Glikolizin *7-10. Reaksiyonlarında*, BPG molekülünün iki fosfat grubu, her seferinde bir tanesi olmak üzere, ADP molekülerine aktarılır. Bu olay, iki molekül arasındaki yeniden düzenleme sonucunda gerçekleşir. Parçalanan her bir BPG molekülü için 20 kcal (83.6 kJ/mol)'lik serbest enerji ATP'de depolanır. Sonuçta olarak, glikolize giren her glukoz molekülü için iki molekül pirüvat oluşur.

ATP oluşturmak üzere, verici moleküllerden ADP'ye fosfat gruplarının enzimlerce katalizlenen aktarımı, **substrat düzeyinde fosforilasyon** (fosforilasyon, bir fosfat grubunun bir moleküle katılmasıdır) olarak isimlendirilir. Substrat düzeyinde fosforilasyon oksidatif fosforilasyondan farklıdır. Solunum zinciri ve ATP sentaz tarafından gerçekleştirilen oksidatif fosforilasyon bu bölümde daha sonra incelenecektir. 7. Reaksiyon, substrat düzeyindeki bir fosforilasyon örneğidir. Bu reaksiyonda fosfogliserat kinaz enzimi ATP oluşturmak için bir fosfat grubunun BPG'den ADP'ye transferini katalizler. ATP oluşumu için büyük miktarda enerji tüketilse bile, bu reaksiyon egzergoniktir.

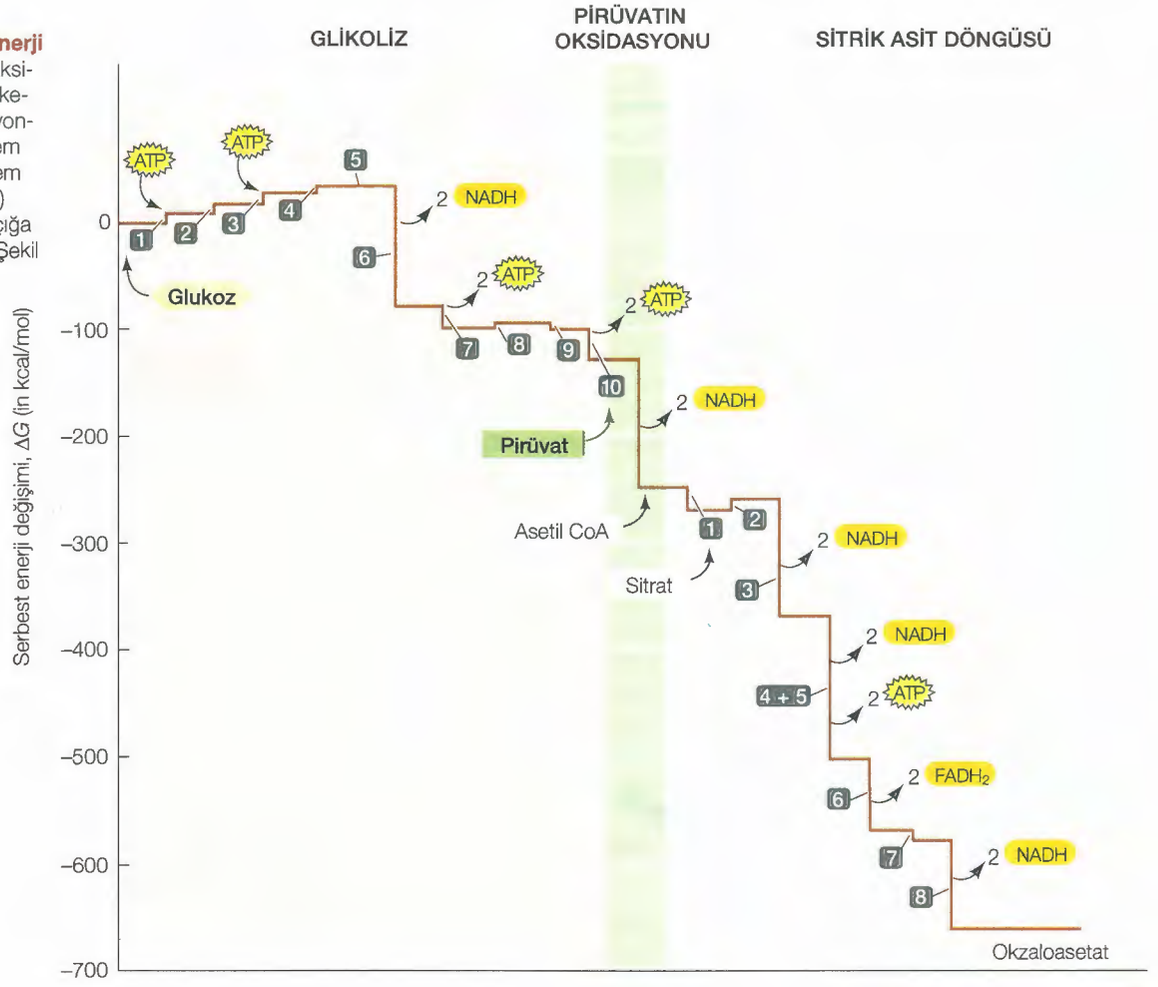
Özetle:

- Glikolizde enerji harcanan basamaklarında glukoz molekülü başına iki ATP'nin hidrolizinden açığa çıkan enerji kullanılır.
- Glikolizin enerjinin serbest kaldığı basamaklarında ise glukoz molekülü başına dört molekül ATP üretilir. Dolayısıyla, net iki molekül ATP üretilir.
- Glikolizin enerji açığa çıkaran basamaklarında, iki molekül NADH üretilir.

Eğer ortamda $O_2$ bulunuyorsa, glikolizden sonra hücresel solunumun üç evresi gelir: pirüvatın oksidasyonu, sitrik asit döngüsü ve solunum zincir/ATP sentezi.

### Pirüvatın oksidasyonu, glikoliz ve sitrik asit döngüsünü birbirine bağlar

**Pirüvatın oksidasyonu** sırasında, pirüvat iki karbonlu asetat molekülüne oksitlenir. İki karbonlu asetat molekülü daha sonra asetil CoA'ya dönüştürülür. Bu, glikoliz ve hücresel solunumun diğer reaksiyonları arasında bir bağlantı oluşturur. **Koenzim A** (**CoA**) kompleks bir moleküldür. Bu molekül iki karbonlu asetat molekülüne bağlanma işleminden sorumludur. Asetil CoA, pirüvat dehidrogenaz kompleksi tarafından katalizlenen çok basamaklı bir sonucunda oluşur. Pirüvat dehidrogenaz 60 ayrı protein ve 5 farklı koenzim içeren dev bir komplekstir. Ökaryotik hücrelerde, pirüvat dehidrogenaz mitokondrinin matriksinde yerleşmiştir (bakınız Şekil 5.12). Pirüvat mitokondriye aktif taşımayla girer ve daha sonra bir dizi eşlenik reaksiyon gerçekleşir:




**9.6 Glikoliz ve Sitrik Asit Döngüsü Sırasında Serbest Enerji Değişimleri** Glikolizin ilk beş reaksiyonunda (solda) serbest enerji tüketilir. Glikolizin geriye kalan reaksiyonlarında ise enerji serbest kalır. Hem pirüvatın oksidasyonu (ortada) hem de sitrik asit döngüsünde (sağda) önemli miktarda serbest enerji açığa çıkar. Reaksiyon numaraları için Şekil 9.5 ve 9.7'ye bakınız.

1. Pirüvat iki karbonlu asetil grubuna (asetat) oksitlenir ve $CO_2$ açığa çıkar (dekarboksilasyon).
2. Bu oksidasyon sonucu açığa çıkan enerji ile $NAD^+$ NADH'a indirgenir.
3. Geriye kalan enerjinin bir kısmı asetil grubu ile CoA'nın birleşmesinde kullanılır. Böylece, enerji asetil CoA oluşturularak geçici olarak depolanır:

$$\text{Pirüvat} + NAD^+ + \text{CoA} + H^+ \rightarrow \text{asetil CoA} + \text{NADH} + CO_2$$

(bu reaksiyonda, $NAD^+$'ı indirgenmesinde kullanılan proton ve elektronlar hem pirüvat hem de CoA'nın oksitlenmesinden gelir.) Asetil CoA'nın enerjisi asetatınkinden 7.5 kcal/mol (31.4 kJ/mol) daha fazladır. Asetil CoA, içerdiği asetil grubunu, çeşitli alıcı moleküllere verebilir. Bu, ATP'nin fosfat gruplarını çeşitli alıcılara verebilmesine benzer. Ancak, asetil CoA'nın esas rolü, asetil grubunu dört karbonlu bir bileşik olan okzaloasetata vermektir. Bunun sonucunda altı karbonlu sitrat oluşur. Bu, sitrik asit döngüsünü başlatır. Sitrik asit döngüsü yaşamdaki en önemli enerji elde etme yollarından biridir.

Kemirgenleri yok eden ve gizemli cinayetlerin klasik bir zehri olan arsenik, pirüvat dehidrogenazı engelleyerek , asetil CoA üretimini engeller. Asetil CoA eksikliği sitrik asit döngüsünü ve daha sonra gelen ve bu döngüye bağımlı bütün reaksiyonları durdurur. Sonuçta, hücreler de ATP tükenir ve ATP hidrolizine bağlı zorunlu işlemler gerçekleştirilemez.

## Sitrik asit döngüsü, glukozun $CO_2$'e oksitlenmesi tamamlar

Asetil CoA **sitrik asit döngüsünün** başlangıç noktasıdır. Sekiz reaksiyonluk bu yolda, iki karbonlu asetil grubu iki molekül karbon dioksite tamamen oksitlenir. Bu reaksiyonlardan açığa çıkan serbest enerji, ADP ve elektron taşıyıcıları olan $NAD^+$ ve FAD tarafından alınır. **Şekil 9.6'nın sağında** yolun her bir basamağında oluşan serbest enerji değişimi gösterilmiştir.

Sitrik asit döngüsü anlık sürdürülür -yani, döngüdeki ara bileşikler döngüye girerler ve döngüden çıkarlarsa da, bu ara maddelerin derişimleri çok fazla değişmez. Her bir reaksiyonun açıklamasını okurken **Şekil 9.7**'deki numaralandırılmış reaksiyonlar ile ilişkilendiriniz.

**9.7 Pirüvat Oksidasyonu ve Sitrik Asit Döngüsü** Pirüvat mitokondriye girer ve asetil CoA'ya oksitlenir. Asetil CoA sitrik asit döngüsüne girer. 3, 4, 5, 6, ve 8. Reaksiyonlar döngüdeki başlıca toplam etkiyi yaratır - enerjinin yakalanması. Bu, ya $NAD^+$ ya da FAD'ın indirgenmesiyle, ya da GTP üretilerek (5. Reaksiyon) başarılır. GTP'nin enerjisi sonradan ATP'ye aktarılır. Her ne kadar enzimler şekilde gösterilmemişse de, her bir reaksiyon özel bir enzim tarafından katalizlenir.




Pirüvat mitokondrinin matriksine aktif olarak taşınır. Mitokondrinin matriksinde oksitlenir ve sitrik asit döngüsü oluşur.

Mitokondri

**PİRÜVATIN OKSİDASYONU**

Pirüvat asetata oksitlenir. Bunun sonucunda NADH oluşur ve $CO_2$ serbest kalır; asetat koenzim A ile birleşerek asetil CoA oluşur.

**Pirüvat**

**Asetil CoA**

**SİTRİK ASİT DÖNGÜSÜ**

1 İki karbonlu asetil grubu ve dört karbonlu okzaloasetat birleşerek altı karbonlu sitratı oluşturur.

**Sitrat (sitrik asit)**

2 Sitrat, bir izomeri olan izositratı oluşturmak için yeniden düzenlenir.

**İzositrat**

3 İzositrat alfa-ketoglutarata oksitlenir. Bunu sonucunda NADH ve $CO_2$ oluşur.

**α-ketoglutarat**

4 Alfa-ketoglutarat süksinil CoA'ya oksitlenir. Bu sırada NADH ve $CO_2$ oluşur; bu basamak hemen hemen pirüvatın oksidasyonu ile aynıdır.

**Süksinil CoA**

5 Süksinil CoA koenzim A'yı serbest bırakır ve süksinat oluşur; Serbest kalan enerji GDP'nin GTP'ye dönüşmesini sağlar. GTP ise ADP'yi ATP'ye dönüştürür.

**Süksinat**

6 Süksinat fumarata oksitlenir. Bunun sonucunda $FADH_2$ oluşur

**Fumarat**

7 Fumaratla ve su reaksiyona girerek malatı oluşturur.

**Malat**

8 Malat, okzaloasetata oksitlenir. Bu sırada NADH oluşur. Okzaloasetat döngüye tekrar girmek için asetil CoA ile reaksiyona girer.

**Okzaloasetat**

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 9.3 • Sitrik Asit Döngüsü

1.*Reaksiyonda*, geçici olarak asetil CoA'da depolanan enerji okzaloasetattan sitratın oluşumunu sağlar. Bu reaksiyon sırasında CoA molekülü uzaklaştırılır ve pirüvat dehidrogenaz tarafından yeniden kullanılabilir.

2.*Reaksiyonda*, sitrat molekülü izositratı oluşturmak için yeniden düzenlenir.

3.*Reaksiyonda*, bir $CO_2$ molekülü, bir proton ve iki elektron uzaklaştırılır ve izositratı alfa-ketoglutarata dönüştürülür. Bu reaksiyonda büyük miktarlarda enerji açığa çıkar. Bu enerjinin bir bölümü NADH'ta depolanır.

4. *Reaksiyonda*, alfa-ketoglutarat süksinil CoA'ya oksitlenir. Bu reaksiyon, asetil CoA oluşturmak için gerçekleşen pirüvatın oksidasyonu ile benzerlik gösterir. O reaksiyon gibi, bir multi-enzim kompleksi tarafından katalizlenir, $CO_2$ ve NADH üretilir.

5. *Reaksiyonda*, süksinil CoA'daki enerjinin bir bölümü GDP'den GTP (guanozin trifosfat) oluşturmak için elde edilir. Bu, substrat seviyesinde fosforilasyonun diğer bir örneğidir. Daha sonra, GTP, ADP ve $P_i$'den ATP'nin üretilmesinde kullanılır.

6. *Reaksiyonda*, 5. Reaksiyonda açığa çıkan süksinil CoA fumarata oksitlenir. Bu süreçte, serbest enerji açığa çıkar ve iki hidrojen, elektron taşıyıcısı FAD'a taşınarak, $FADH_2$'yi oluşturur.

7. *Reaksiyonda* moleküler yeniden düzenlenirler ve bunun sonucunda fumarat su alarak malatı oluşturur.

8. *reaksiyonda*, bir $NAD^+$ reaksiyonu daha oluşur. Bunun sonucunda, malattan okzaloasetat oluşur. 7. ve 8. reaksiyonlar ortak bir biyokimyasal mekanizmayı gösterir: 7. reaksiyonda, bir hidroksil (-OH) grubu oluşturmak için su ($H_2O$) katılır ve daha sonra 8. reaksiyonda hidroksil grubundaki H uzaklaştırılır. Bunun sonucunda bir karbonil grubu oluşur ve $NAD^+$ NADH'a indirgenir.

Son ürün olan okzaloasetat, asetil CoA'dan diğer bir asetil grubunu almak ve döngünün bir kez daha tekrarlanabilmesi için hazır hale gelmiştir. Sitrik asit döngüsü glikolize giren her bir glukoz molekülü için (mitokondriye giren her bir pirüvat için bir kez olmak üzere) iki kez işler.

Özetle:

- Sitrik asit döngüsünün *girdileri*, asetat (asetil CoA formunda), su ve oksitlenmiş elektron taşıyıcıları olan $NAD^+$, FAD ve GDP'dir.
- Çıktılar ise, karbon dioksit, indirgenmiş elektron taşıyıcıları (NADH ve $FADH_2$) ve az miktarda GTP'dir. Toplamda, sitrik asit döngüsünde $CO_2$ formunda iki karbondioksit açığa çıkar ve elektron taşıyıcı indirgenmiş dört molekül üretilir.

### Sitrik asit döngüsünü başlangıç maddelerinin konsantrasyonu düzenler

Üç karbonlu bir molekül olan pirüvatın pirüvat dehidrogenaz enzimi ve sitrik asit döngüsü tarafından $CO_2$'ye tamamen nasıl oksitlendiğini görmüş bulunuyoruz. Döngünün sürmesi için, başlangıç moleküllerinin –asetil CoA ve oksitlenmiş elektron taşıyıcıları– tamamen tüketilmesi gerekir. Elektron taşıyıcıları döngü sırasında ve glikolizin 6. reaksiyonunda indirgenir (bakınız Şekil 9.5). Bu nedenle yeniden oksitlenmeleri gerekir:

$$NADH \rightarrow NAD^+ + H^+ + 2e^-$$

$$FADH_2 \rightarrow FAD + 2H^+ + 2e^-$$

Bu elektron taşıyıcıları, eşleşmiş redoks reaksiyonlarında oksitlenirler. Aynı redoks reaksiyonlarında diğer moleküller indirgenir. Ortamda $O_2$ bulunduğunda, bu elektronlar $O_2$ tarafından alınır ve $O_2$, $H_2O$ oluşturmak için indirgenir.

## 9.2 ÖZET

**Glukoz $O_2$ varlığında, glikoliz, pirüvatın oksidasyonu ve sitrik asit döngüsü evreleri sonucunda tamamen oksitlenir. Glikolizde, glukozdan bir miktar enerji elde edilerek pirüvata dönüştürülür. Pirüvatın ilk oksitlenmesinden sonra, sitrik asit döngüsü pirüvatın $CO_2$'ye tamamen oksitlenmesini sağlar. Bu sırada indirgenmiş elektron taşıyıcıları şeklinde daha fazla enerji elde edilir.**

- Harcanan ve kazanılan enerji açısından, glikolizin net enerji verimliliği nedir? **Bakınız s. 174 ve Şekil 9.6**
- Pirüvatın oksidasyonu sitrik asit döngüsünde ne tür bir rol oynar? **Bakınız ss. 174-175 ve Şekil 9.7**
- NADH'ın tekrardan oksitlenmesinin sitrik asit döngüsünü devamı için neden yaşamsal olduğunu açıklayınız. **Bakınız s. 177**

Pirüvatın oksidasyonu ve sitrik asit döngüsü, indirgenmiş elektron alıcılarındaki elektronları alan $O_2$ olmadan süremez. Bununla birlikte, bu elektronlar, şimdi göreceğiniz gibi, doğrudan $O_2$'ye aktarılmaz.

## 9.3 Oksidatif Fosforilasyonda ATP Nasıl Oluşturulur?

$O_2$ varlığında elektron taşıyıcılarının yeniden oksitlenmesi sonucu oluşan ATP sentezlenme süreci **oksidatif fosforilasyon** olarak isimlendirilir. Bu sürecin mevcut iki ögesi birbirinden ayırt edilebilir:

1. *Elektron taşınımı*. Elektronlar NADH ve $FADH_2$'den zardaki elektron taşıyıcılarının oluşturduğu solunum zincirine girer. Elektronlar bu yolda akarlarken protonlar mitokondrinin iç zarından mitokondrinin matriksinin dışına aktif olarak taşınırlar. Bunun sonucunda bir proton konsantrasyonu gradiyenti oluşur.
2. *Kemiozmoz*. Protonlar **ATP sentaz** olarak isimlendirilen bir kanal proteinin içinden mitokondrinin matriksine difüzyonla geri döner. Bu difüzyon sırasında ATP sentezlenir. Mitokondrinin iç zarı, protonları başka şekilde geçirmez. Dolayısıyla, konsantrasyon farkına göre protonların geçebileceği tek yol bu kanaldır.

Bu yolun ayrıntılarını görmeden önce, önemli bir soruyu ele alalım. Solunum zinciri neden bu denli karmaşık bir süreçtir? Hücreler neden aşağıdaki tek basamağı izlemezler?

$$NADH + H^+ + 1/2\ O_2 \rightarrow NAD^+ + H_2O$$

Bunun yanıtı, bu reaksiyonun evcilleştirilemez olmasıdır. Aşırı ölçüde egzergonik bir reaksiyondur -ve sanki hücrede bir dinamit çubuğunun ateşlenmesine benzer. Bu patlamadan

açığa çıkan enerjiyi elde edebilen ve fizyolojik amaçla kullanabilen biyokimyasal bir yol yoktur (yani, enerjinin önemli bir kısmını tek bir basamakta tüketebilecek, bu denli endergonik bir metabolik reaksiyon yoktur.) Hücreler glukozun oksidasyonu sırasında açığa çıkan enerjiyi kontrol etmek için uzun bir solunum zinciri geliştirmişlerdir: her bir basamakta az, fakat yönetilebilir miktarda enerji çıkaran reaksiyonlar dizisi.

### Solunum zinciri elektronları taşır ve enerji açığa çıkarır

Solunum zinciri mitokondrinin iç zarında yerleşmiş olup, birbiriyle etkileşen bazı bileşenler içerir. Bu bileşenler, büyük integral zar proteinleri, daha küçük hareketli proteinler ve küçük lipid molekülerinden oluşur. Elektronların taşıyıcılardan geçmeleri sırasında açığa çıkan serbest enerji **Şekil 9.8**'de gösterilmiştir.

- Dört büyük protein kompleksi (I, II, III ve IV) elektron taşıyıcılarını ve bununla birleşmiş enzimleri içerir. Ökaryotlarda, bu büyük kompleksleri mitokondri iç zarındaki integral proteinler oluşturur (bakınız Şekil 5.12). Bu proteinlerden üçü, zarda boydan boya uzanan taşıyıcı proteinlerdir.
- Sitokrom *c*, iki zar arasındaki boşlukta uzanan küçük bir periferik (zarın dış kısmında bulunan) proteindir. Sitokrom *c*, mitokondri zarının iç zarının dış yüzeyine gevşek bağlanmıştır.
- Ubikinon (kısaltılmış Q) küçük ve polar olmayan bir lipid molekülüdür. Ubikinon mitokondrinin iç zarının fosfolipid çift tabaksının hidrofobik bölgesinde serbest olarak hareket eder.

Şekil 9.8'de gösterildiği gibi, NADH elektronları kompleks I'e (NADH-Q redüktaz olarak isimlendirilir), kompleks I de Q'ye iletir. Bu elektron taşınımı sırasında serbest enerjide büyük bir düşüş olur. Kompleks II (süksinat dehidrogenaz) elektronları, sitrik asit döngüsünün 6. Reaksiyonunda üretilen (bakınız Şekil 9.7) $FADH_2$'den Q'ya geçirir. Bu elektronlar NADH'tan gelen elektronlardan sonra zincire girerler ve bu nedenle daha az ATP üretirler.

Kompleks II (sitokrom *c* redüktaz) Q'dan elektronları alır ve onları sitokrom *c*'ye geçirir. Kompleks IV (sitokrom *c* oksidaz) elektronları sitokrom *c*'den alır ve oksijene geçirir. Sonuçta, oksijen $H_2O$'ye indirgenir:

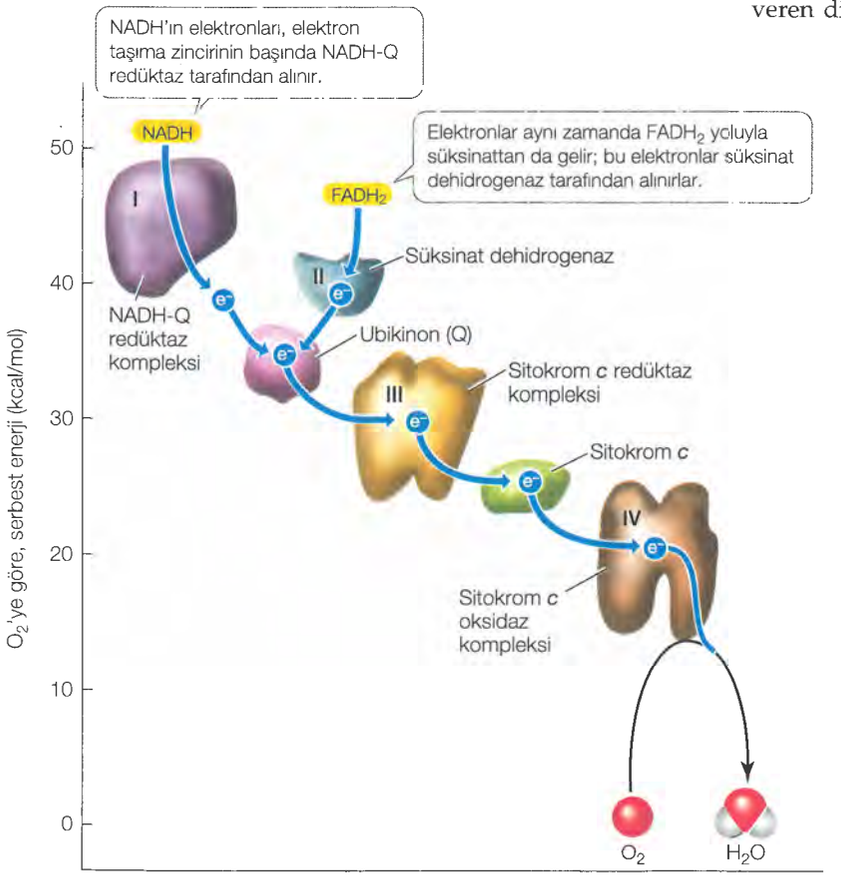
$$\frac{1}{2}\,O_2 + 2H^+ + 2e \longrightarrow H_2O$$

Bu reaksiyonda aynı zamanda iki protonun ($H^+$) tüketildiğini dikkat ediniz. Bu, mitokondrinin içteki zarının iki tarafında bir proton gradiyenti oluşmasına katkı yapar.

Elektron taşınımı sırasında, protonlar aynı zamanda zardan aktif olarak taşınırlar -zarda boydan boya uzanan (transmembran) üç kompleksin (I, III ve IV) her birinin içinde elektron taşınması protonların matriksten zarlar arasındaki bölgeye taşınmasına neden olur (**Şekil 9.9**). Böylece, mitokondrinin iç zarı protonlara geçirimsiz olduğundan, bir proton dengesizliği oluşur. Mitokondrinin iç ve dış zarı arasındaki boşlukta $H^+$ derişimi, matriksinkine göre artar. Bu gradiyent, bir potansiyel enerji kaynağıdır. Bu protonlar zardan difüzyonla geçerlerken ATP oluşur. Böylece sonuçta, glukoz ve enerji veren diğer moleküllerdeki enerji sonuçta hücrenin enerji birimi olan ATP şeklinde kazanılmış olur. Zincir boyunca, NADH'tan oksijene geçen her bir elektron çifti için, yaklaşık 2.5 ATP molekülü oluşturulur. $FADH_2$'nin oksidasyonu sonucu ise 1.5 ATP molekülü üretilir.

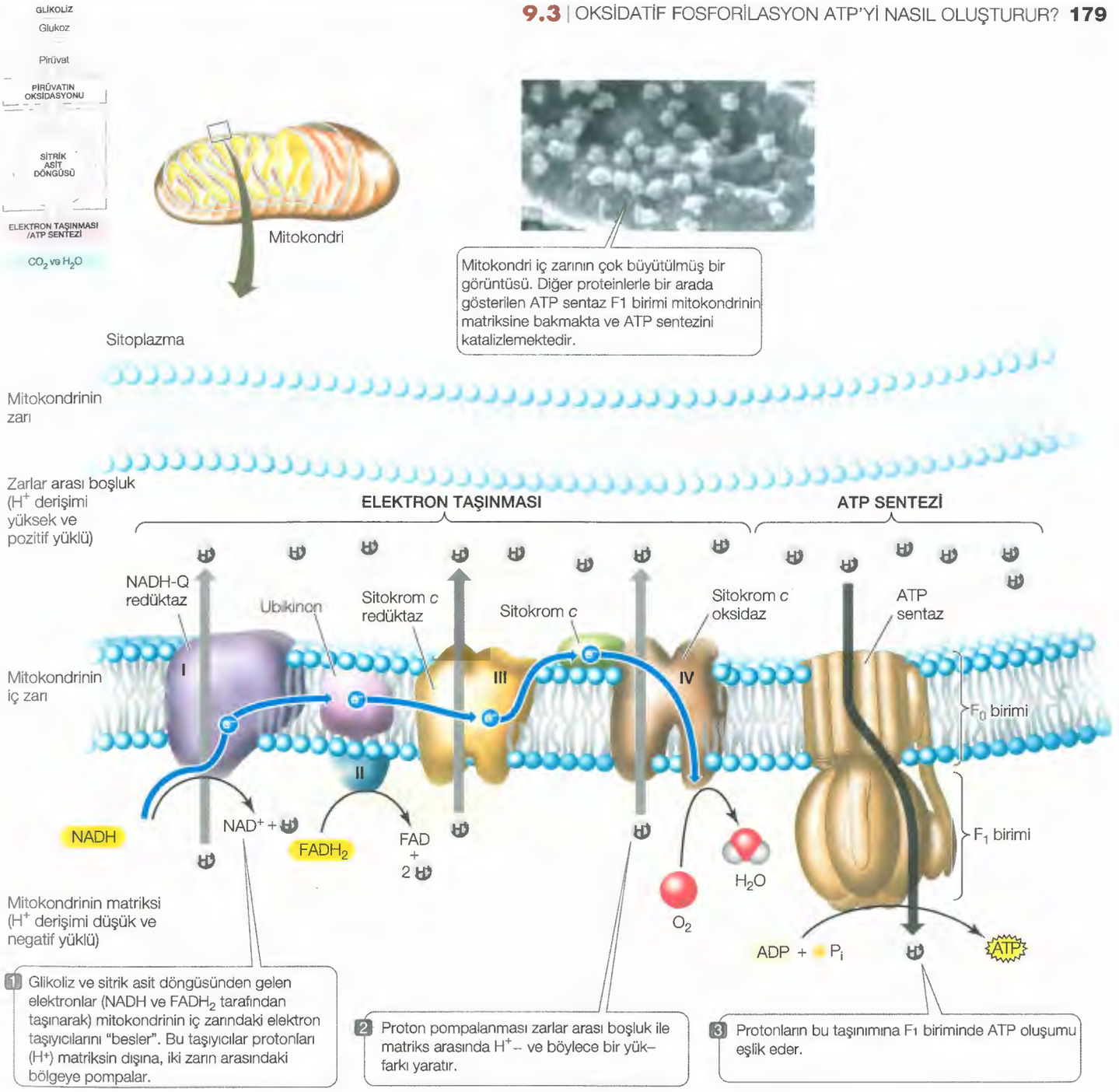
### Proton difüzyonuna ATP oluşumu eşlik eder

Sitokrom *c* dışındaki bütün elektron taşıyıcıları mitokondrinin iç zarına gömülüdür. Yeni görmüş olduğumuz gibi, solunum zincirinin çalışması, protonların mitokondrinin matriksinden zarlar arası boşluğa aktif olarak taşınmasına neden olur. Zarı boydan boya geçen protein kompleksleri (I, III ve IV) proton pompaları olarak iş görür. Bu-




**9.8 Solunum zincirinde NADH ve $FADH_2$'nin Oksitlenmesi** NADH ve $FADH_2$'den gelen elektronlar, solunum zincirinden geçirilirler. Elektron taşıyıcıları ve enzimleri içeren solunum zinciri mitokondrinin iç zarında yerleşmiştir. Taşıyıcılar indirgendiklerinde serbest enerji kazanırlar, oksitlendiklerinde ise serbest enerji açığa çıkarırlar.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 9.4 • Solunum Zinciri




**9.9 Solunum Zinciri ve ATP Sentaz Kemiozmotik Mekanizma ile ATP üretir** Elektronlar solunum zincirindeki zara gömülmüş protein komplekslerinden geçtikçe, protonlar mitokondri matriksinden zarlar arası boşluğa pompalanır. Protonlar ATP sentaz aracılığıyla matrikse geri dönerken ATP oluşur.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 9.1 • Elektron Taşınması ve ATP Sentezi**

nun bir sonucu olarak, zarlar arası bölge matrikse göre daha asidiktir.

Bu pompalama, bir protonun ($H^+$) taşıdığı pozitif yük nedeniyle, mitokondri iç zarının iki yanında yalnızca bir konsantrasyon gradiyenti oluşturmakla kalmaz, aynı zamanda elektriksel yük farkı yaratır. Bu, zarlar arası boşluğa göre, mitokondrinin matriksini daha negatif hale getirir. Proton derişim gradiyenti ve elektriksel yük farkı bir potansiyel enerji kaynağı oluşturur. Bu potansiyel enerji kaynağı **proton itici güç** (**kuvvet**) olarak isimlendirilir. Bu güç, protonları zardan geriye dönüştürme eğiliminde olup bir pildeki yükün, pili boşaltmak için elektronların akışını sağlamasına benzer.

Hidrofobik çift lipid tabaka, protonlara karşı çok geçirimsizdir. Dolayısıyla, proton itici gücün potansiyel enerjisi protonların zardan basit şekilde geçişi ile boşaltılamaz. Bununla birlikte, protonlar ATP sentaz olarak isimlendirilen, zardaki özel bir proton kanalından difüzyonla yaparlar. Bu proton taşınımı sırasında ATP sentezlenir. Proton hareket ettirici güç ve ATP sentezi, kemiozmotik mekanizma (ya da **kemiozmoz**)

olarak isimlendirilir ve solunum yapan bütün hücrelerde bulunur.

**ATP SENTEZİNİN KEMİOZMOTİK MEKANİZMASI** Kemiozmotik mekanizma, zarı kateden proteinlere gereksinim duyar. Bu proteinler arasında bir proton kanalı ve ATP sentaz enzimi yer alır. Bu proteinler, ATP sentezini proton difüzyonuyla eşleştirirler. $H^+$ iyonunun potansiyel enerjisi ya da proton itici güç (yukarıda açıklanmış olan), ATP sentezinde kullanılır. Bu protein kompleksinin iki rolü vardır: $H^+$ iyonunun matrikse geriye difüzyonunu sağlayan bir kanal olarak iş görmek ve bu difüzyonu, ADP ve Pi'den ATP oluşturmada kullanmak.

ATP sentezi, geri dönüşümlü bir reaksiyondur. ATP sentaz, bu difüzyonun enerjisini ATP'yi ADP ve $P_i$ şeklinde hidrolize ederek, bir ATPaz olarak da iş görebilir:

$$ATP \rightleftharpoons ADP + P_i + \text{serbest enerji}$$

Eğer reaksiyon sağa doğru ilerlerse serbest enerji açığa çıkar ve bu enerji $H^+$'nin mitokondri matriksinin dışına pompalanmasında kullanılır – bu, işlemin alışıldık bir şekli değildir. Eğer reaksi-

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 9.2 • Kemiozmotik Mekanizmayı Gösteren İki Deney

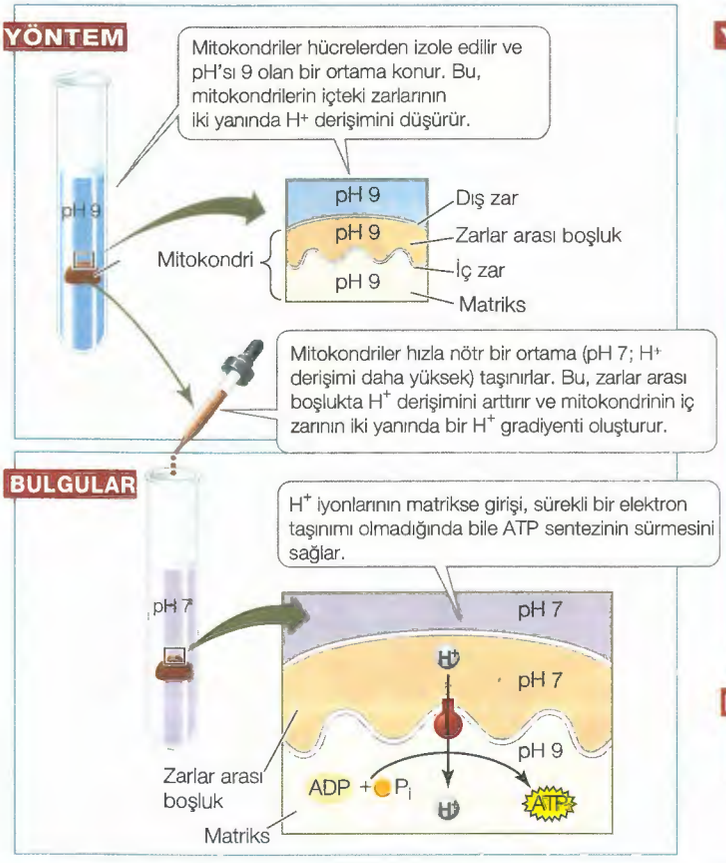
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 9.10 İki Deney Kemiozmotik Mekanizmanın Varlığını Göstermektedir

Kemiozmotik mekanizma, zamanın geleneksel bilimsel düşüncesinden büyük bir kopmadır. Bu mekanizma, bir zarla ayrılmış ve bütünlüğü bozulmamış bir bölmeye gereksinim duyar. Bir proton gradiyenti ATP sentezini sürükleyebilir mi? Ve bu kapasite tamamen ATP sentaz enziminin midir?

**HİPOTEZ** İzole mitokondrilerde oluşan bir $H^+$ gradiyenti, ATP sentezinin gerçekleşmesini sağlayabilir.

**YÖNTEM**



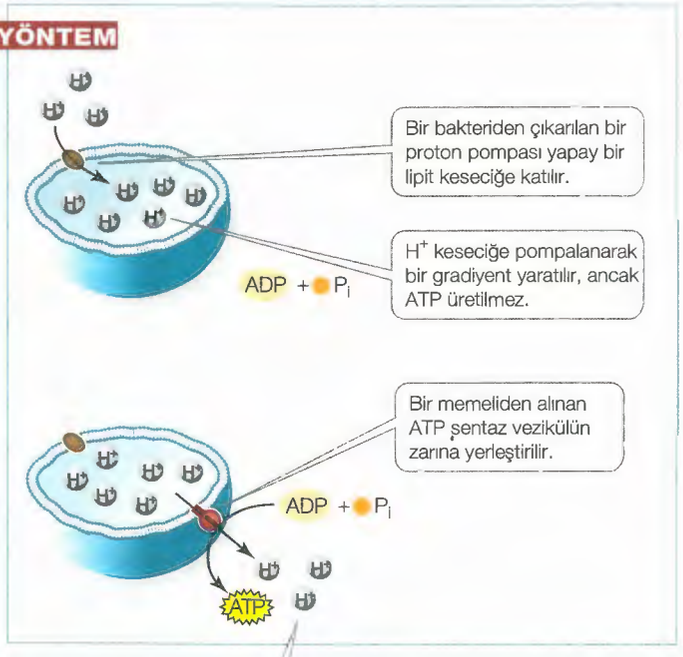

**BULGULAR**




**SONUÇ** Elektron taşınımı yokluğunda, yapay bir $H^+$ gradiyenti mitokondride ATP sentezi için yeterlidir.

**HİPOTEZ** ATP sentezi için ATP sentaz gereklidir.

**YÖNTEM**




**BULGULAR** $H^+$, vezikülün dışına difüzyonla çıkar ve ATP sentezlenir

**SONUÇ** ATP sentezi için bir $H^+$ kanalı olarak iş gören ATP sentaz gereklidir.

**EK ARAŞTIRMA:** Sağdaki deneyde, zarda doğal olarak konumlanmış olanın tersine yönelmiş ikinci bir ATP sentaz eklenirse, ne olmasını beklerdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

yon sola ilerlerse, $H^+$ iyonunun matrikse olan difüzyonundan gelen serbest enerji ATP yapımında kullanılır. ATP sentezinin tercih edilmesinin nedeni nedir? Bu sorunun iki yanıtı vardır:

- ATP üretilir üretilmez hücrenin başka bir yerinde kullanılmak üzere mitokondrinin matriksinden ayrılır. Bu, matriks içerisinde ATP derişiminin düşük kalmasını sağlar ve böylece reaksiyon sola doğru ilerler.
- $H^+$ gradiyenti, elektron taşınması ve proton pompalanmasıyla korunur.

Bir kişi günde yaklaşık $10^{25}$ ATP molekülünü ADP'ye hidroliz eder. Bu 9 kg'a karşılık gelir ve yaklaşık herkesin toplam vücut ağırlığının önemli bir kısmını oluşturur! Bu ADP'nin büyük bir kısmı, glukozun oksidasyonu sonucunda açığa çıkan serbest enerji kullanılarak "yeniden döngüye sokulur"- yani ATP'ye dönüştürülür.

**DENEYLER KEMİOZMOZUN OLDUĞUNU KANITLAMAKTADIR** İlk olarak yaklaşık yarım yüzyıl önce öne sürülen, proton gradiyentinin, elektron taşınımını ATP senteziyle eşleştiren bir enerji aracısı olduğu düşüncesi o yılların geleneksel düşüncesinden bir ayrılmayı beraberinde getirmiştir. Bilim insanları mitokondride ki substrat düzeyinde ATP üretimine benzer bir şekilde enerji taşıdığına inandıkları bir aracıyı araştırmaktaydılar. Bu aracının bulunmasına yönelik çabalar başarılı olamamıştır. Sonuçta, kemiozmozun oksidatif fosforilasyonun mekanizması olduğu düşüncesi ortaya atılmıştır. Bu hipotezi sınamak için deneysel kanıt gerekmiştir. Yapılan kilit iki deney (1) zarın iki yanında bir proton ($H^+$) gradiyentinin ATP sentezini sağladığını ve (2) bu reaksiyonu ATP sentaz enziminin katalizlediğini göstermiştir (**Şekil 9.10**)

İlk deneyde, mitokondri bir besin kaynağı olmaksızın, bulunduğu ortamda $H^+$ derişimi artırılarak ATP üretmesi için "kandırılmıştır". İkinci deneyde ise, yapay lipit keseciklere bakterilerden izole edilen ve ışığa bağlı çalışan bir proton pompası yerleştirilmiştir. Bu bir proton gradiyenti yaratmış, ancak ATP sentaz bulunmadığından ATP üretilememiştir. Daha sonra, keseciklere ATP sentaz yerleştirilmiş ve ATP üretilmiştir.

**PROTON DİFÜZYONI İLE ATP ÜRETİMİNİN EŞLEŞMEMESİ** $H^+$ iyonunun difüzyonu ve ATP oluşumu arasındaki sıkı eşleşme, kemiozmotik mekanizmayla ilgili fazladan kanıt sağlar. Eğer mitokondri zarında ikinci tip bir $H^+$ difüzyon kanalı (ATP sentezlemeyen) mevcut ise, $H^+$ derişimindeki farklılığın enerjisi ATP sentezinde kullanılmayıp ısı olarak yayılır. Aslında bazı organizmaların mitokondrilerinde ATP yerine ısı üretilmesini sağlayan bu tür eşleşmeyi engelleyen moleküller bulunur. Örneğin, doğal olarak eşleşme yapmayan bir protein olan termogenin kılları olmayan yeni doğmuş bebeklerin ve hibernasyona giren hayvanların vücut sıcaklıklarının düzenlenmesinde önemli rol oynar.

1930'larda, popüler bir kilo kaybettirici olan dinitrofenol, eşleşmeyi önleyen bir moleküldü. Bu ilaç obez hastalara verildiğinde dramatik kilo kayıplarının görüldüğü açıklandı. Ancak, açığa çıkan ısı öldürücü yüksek sıcaklılara neden oldu ve etkili doz ile öldürücü dozun birbirine yakın olduğu anlaşıldı. Bu nedenle ilacın kullanımı 1938'de yasaklandı. Ancak, kilo kaybı için, bu tür bir eşleşme önleyicinin kullanılmasına yönelik strateji edilmesi şu an bir araştırma konusudur.

**ATP SENTAZ NASIL ÇALIŞIR: BİR MOLEKÜLER MOTOR** ATP sentezi için bir $H^+$ iyonu gradiyentinin gerekli olduğunu öğrendikten sonra, geriye bir soru kalmaktadır: Enzim gerçekte ADP ve Pi'den ATP'yi nasıl oluşturmaktadır? Hücrelerin çoğunda enerjinin kazanılmasının altında bu sorun yattığı için, biyoloji için temeldir. Şekil 9.9'daki ATP sentazın yapısını inceleyin. ATP sentaz iki kısımdan oluşmuş moleküler bir motordur: $F_0$ birimi, $H^+$ iyonu kanalı olarak iş gören ve zarda boydan boya uzanan bir bölgedir. $F_1$ birimi ise ATP'nin sentezlenmesi için aktif bölgeleri içerir. Altı alt birimden oluşan $F_1$ (iki polipeptid zincirinin her birinden üç adet olmak üzere), merkezde yer alan bir polipeptidin çevresinde bir portakalın şeklinde düzenlenmiştir. ATP sentezi sırasında ATP sentaz enzimi bir biçim değişikliği geçirir. Bu değişiklikler protonların kompleksin içinden geçişini uyarır. İç zarın iki tarafında oluşan proton gradiyentinin oluşturduğu potansiyel enerji $F_0$ elemanını oluşturan polipeptid halkanın içinden protonların geçişini sağlar. Protonlar zarın içinden geçtikçe bu halka dönerek $F_1$ biriminin de dönmesini sağlar. ADP ve $P_i$, F1 birimi döndükçe, bu birimin üzerinde açığa çıkan aktif bölgelere bağlanır ve ATP üretilir. ATP sentazın yapı ve işlevi bakterilerden insanlara, çok çeşitli organizmalar tarafından paylaşılır. Bu moleküler motor saniyede 100 molekül ATP üretebilir.

## 9.3 ÖZET

**Solunum zincirinde indirgenmiş elektron taşıyıcılarının oksidasyonu, mitokondrinin iç zarından protonların aktif taşınmasını sağlar. Bunun sonucunda bir proton itici güç oluşur. Protonların elektrokimyasal gradiyentlerinin yüksek olduğu bölgeden düşük olduğu bölgeye ATP sentazın içinden difüzyonuna ATP sentezi eşlik eder.**

- Solunum zincirinde oksidasyon ve indirgenmenin rolü nedir? **Bakınız Şekil 9.8 ve 9.9**
- Proton itici kuvvet nedir ve kemiozmozu nasıl yürütür? **Bakınız ss. 179-180**
- Şekil 9.10'da açıklanan iki deney kemiozmotik mekanizmanın varlığını nasıl gösterir? **Bakınız s.181**

Oksidatif fosforilasyon sonucu büyük miktarda enerji ATP'de tutulur. Ancak $O_2$ yokluğunda oksidatif fosforilasyon oluşmaz. Şimdi anaerobik reaksiyonlarda glukoz metabolizmasını inceleyeceğiz.

## 9.4 Oksijen Yokluğunda Glukozdaki Enerji Nasıl Elde Edilir?

$O_2$ yokluğunda (anaerobik koşullar), glikoliz ve fermentasyonla az miktarda ATP üretilir. Glikoliz gibi, fermentasyon yolları da sitoplazmada bulunur. Fermentasyonun çok çeşitli tipleri vardır, ancak bunların hepsi $NAD^+$'yı yenilemek için çalışır. Böylece glikolizin $NADP^+$ isteyen reaksiyonları devam edebilir (bakınız Şekil 9,5'teki 6. reaksiyon). Kuşkusuz, reaksiyona girecek $NAD^+$ gibi gerekli bir madde bulunmadığında, reaksiyon gerçekleşmez. Fermentasyon reaksiyonlarında $NAD^+$ nasıl yenilenmekte ve ATP oluşumu nasıl sürmektedir?

## 9.4 ÖZET

**$O_2$ yokluğunda, fermentasyonda pirüvatı indirgemek ve $NAD^+$'ı yeniden üretmek için glikolizde oluşan NADH kullanılır. Fermentasyonun enerji üretimi düşüktür. Çünkü glukoz yalnızca kısmen oksitlenir. $O_2$ varlığında, hücresel solunumdaki elektron taşıyıcıları glukozun tamamen oksitlenmesini sağlar. Dolayısıyla glukozdan elde edilen enerji çok daha fazladır.**

- $NAD^+$'ın yenilenmesi hücresel metabolizma için neden yaşamsal önem taşır? **Bakınız ss. 182-183**
- $O_2$ yokluğu ve varlığında, insan hücrelerinde glukozdan toplam ne kadar enerji elde edilir? **Bakınız S. 183 ve Şekil 9.13**

Hücrelerin enerjiyi nasıl elde ettiklerini görmüş bulunuyorsunuz. Şimdi o enerjinin hücredeki diğer metabolik yollarda nasıl taşındığını görelim.

## 9.5 Metabolik Yollar Birbirleriyle Nasıl İlişkilidir ve Nasıl Düzenlenirler?

Glikoliz ve hücresel solunum yolları, birbirlerinden izole değildir. Moleküller bu yolların içine ve dışına alınıp verilirler. Ayrıca bu yollar ve amino asitler, nükleotidler, yağ asitlerinin ve canlıların diğer yapıtaşlarının sentezi ve parçalanması ile ilgili metabolik yollar arasında molekül alışverişi yapılır. Karbon iskeletleri, katabolik yollara girebilir ve içerdikleri enerjiyi serbest bırakmak için parçalanabilir ya da hücrenin ana bileşenlerini oluşturan makromoleküllerin oluşumunda kullanılmak üzere anabolik yollara girebilirler. Bu ilişkiler **Şekil 9.14**'te özetlenmiştir. Bu kısımda yolların, ara maddeleri paylaşarak birbirleriyle nasıl etkileştiklerini inceleyecek ve yollardaki kilit enzimlerin engelleyicileri tarafından nasıl düzenlendiklerini göreceğiz.

### Katabolizma ve anabolizma birbiriyle bağlantılıdır

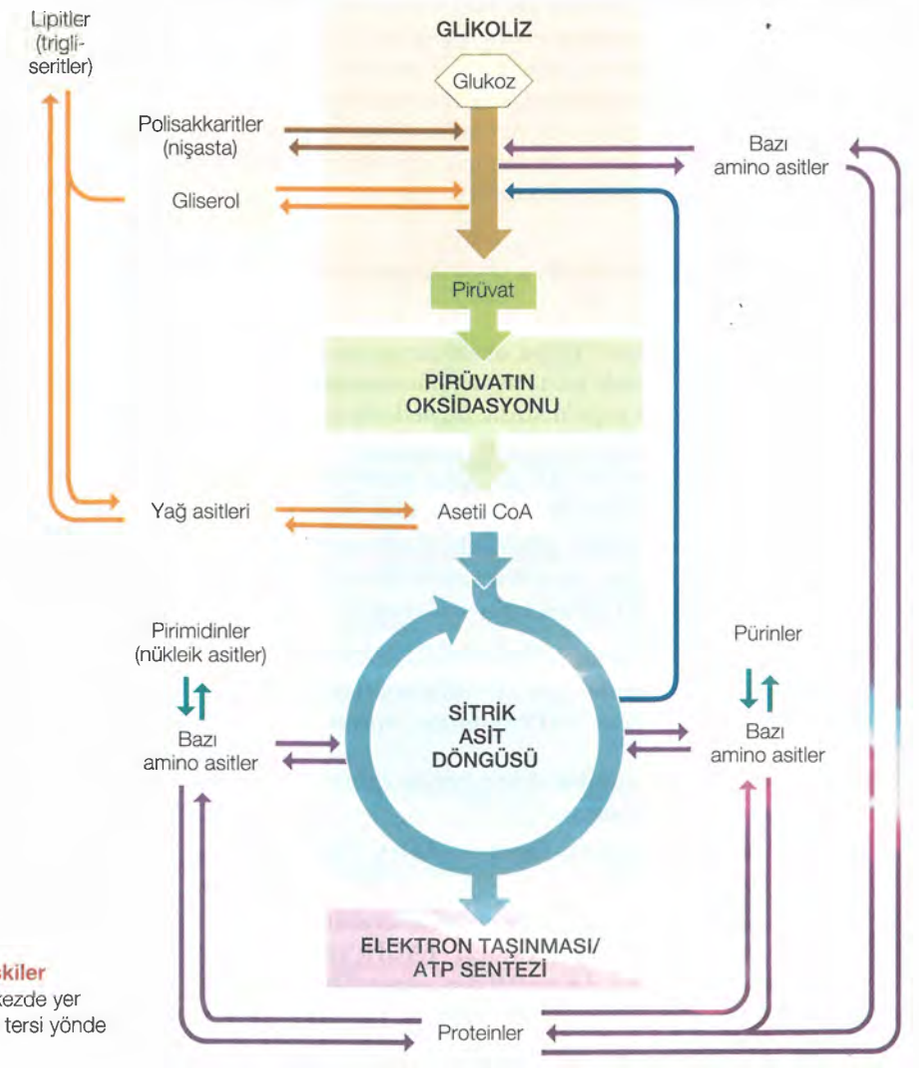
Bir hamburger ekmeğindeki hamburger ya da sebze, başlıca üç karbon kaynağı içerir: çoğunlukla nişasta (bir polisakkarit) formunda olan karbonhidratlar, çoğunlukla trigliserit formunda (gliserole bağlanmış üç yağ asidi) olan lipitler, ve proteinler (amino asit polimerleri). Bu üç tip makromolekülün her birinin nasıl hidroliz olduğu ve katabolizma ya da anabolizmada nasıl kullanıldıklarını görmek için Şekil 9.14'e bakınız.

**KATABOLİK DÖNÜŞÜMLER** Polisakkaritler, lipitler ve proteinlerin hepsi enerji sağlamak için parçalanabilir:

- *Polisakkaritler* glukoza hidroliz olurlar. Daha sonra glukoz, glikoliz ve hücresel solunumdan geçer. Bu sırada glukozdaki enerji ATP'nın yapımıda kullanılır.
- **Lipitler,** kendilerini oluşturan gliserol ve yağ asitlerine parçalanır. Gliserol, dihidroksiaseton fosfata (DHAP) dönüştürülür. Dihidroksiaseton fosfat glikolizde yer alan bir ara maddedir. Yağ asitleri bir hayli indirgenmiş moleküllerdir. Bunlar bir dizi oksidasyon enzimleri tarafından mitokondrinin iç kısmında asetil CoA'ya dönüştürülür. Bu işlem β-oksidasyon olarak bilinir. Örneğin bir $C_{16}$ yağ asidinin β–oksidasyonu, birkaç basamakta gerçekleşir:

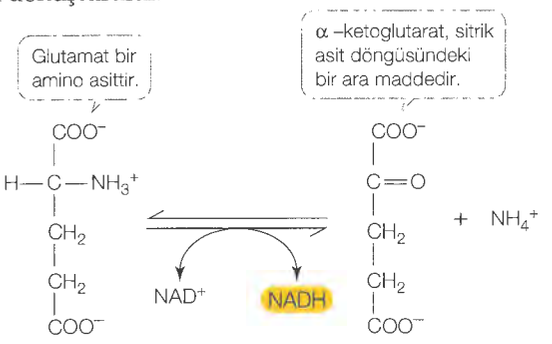
$$C_{16}\text{ yağ asiti} + CoA \rightarrow C_{16}\text{ yağ açil CoA}$$
$$C_{16}\text{ yağ açil CoA} + CoA \rightarrow C_{14}\text{ yağ açil CoA} + \text{asetil CoA}$$
$$6\text{ kez tekrarlanır} \rightarrow 8\text{ asetil CoA}$$

Daha sonra asetil CoA, sitrik asit döngüsüne girer ve $CO_2$'ye parçalanabilir.




**9.14 Hücredeki Başlıca Metabolik Yolları Arasındaki İlişkiler**
Metabolik yol ağlarında glikoliz ve sitrik asit döngüsünün merkezde yer aldıklarına dikkat ediniz. Ayrıca pekçok yolun aslında birbirinin tersi yönde işlediğini not ediniz.

- *Proteinler*, yapıtaşlarını oluşturan amino asitlere hidroliz olurlar. Glikoliz ve sitrik asit döngüsüne 20 farklı amino asit farklı noktalarda girer. Örneğin, bir amino asit olan glutamat, sitrik asit döngüsünün bir ara maddesi olan α -ketoglutarata dönüştürülür.




**ANABOLİK MADDE DÖNÜŞÜMLERİ** Pekçok katabolik yol, bazı değişikliklerle, aslında birbirinin tersi yönde işleyebilir. $CO_2$ oluşturmak üzere oksitlenmenin yerine, glikoliz ve sitrik asit döngüsündeki ara maddeler indirgenebilir ve **glukoneogenez** ("glukozun yeniden oluşturulması" anlamına gelir) olarak isimlendirilen olayda glukozun yapımında kullanılabilir. Bunun gibi, asetil CoA yağ asitlerini oluşturmak için kullanılabilir. En yaygın yağ asitlerinin karbon sayıları çifttir: 14, 16 ya da 18. Bunlar, zincir uygun bir uzunluğa ulaşıncaya kadar, her seferinde iki karbonlu asetil CoA "birimlerinin" eklenmesiyle oluşurlar. Asetil CoA aynı zamanda çeşitli pigmentler, bitki büyüme maddeleri, kauçuk, steroid hormonlar ve diğer moleküllerin yapıtaşıdır.

Sitrik asit döngüsündeki bazı ara maddeler nükleik asitlerin önemli bileşenlerini sentezleyen yollarda reaksiyona girer. Örneğin, α -ketoglutarat pürinlerin, okzaloasetat ise pirimidinlerin başlangıç noktasıdır. Ayrıca, α -ketoglutarat klorofil sentezinin (fotosentezde kullanılan; bakınız Bölüm 10) ve glutamat (protein sentezinde kullanılan) amino asidinin bir başlangıç noktasıdır.

### Katabolizma ve anabolizma bütünleşmiştir

Yediğiniz bir hamburgerin bir proteinindeki bir karbon atomu, diğer akıbetlerinin yanısıra, DNA, yağ ya da $CO_2$ ile son bulabilir. Bir organizma hangi hücrelerde hangi metabolik yolların izleneceğine nasıl "karar verilmektedir"? Birbirine dönüşümler sonucunda, çeşitli biyokimyasal moleküllerin hücredeki derişimlerinin çok fazla değişiklik göstermesi beklenebilir. Metabolik havuz –bir hücredeki bütün biyokimyasal moleküllerin toplamı– olarak isimlendirilen bu maddelerin düzeyleri büyük ölçüde sabittir. Organizmalar bir denge sağlamak için çeşitli hücrelerde katabolizma ve anabolizma enzimlerini düzenler. Bu metabolik homeostazis yalnızca olağandışı durumlarda ortadan kalkar. Bu tür alışılmadık bir örneği yakından inceleyelim: yetersiz beslenme.

Glukoz mükemmel bir enerji kaynağıdır. Ancak lipitler ve proteinler de parçalanabilir ve içerdikleri bileşenler enerji kaynakları olarak kullanılabilir. Bu tip moleküllerden herhangi biri ya da hepsi vücudunuzun enerji gereksinimini karşılamada kullanılabilir. Ancak normal olarak, bu maddeler enerji metabolizması ve ATP oluşumu için eşit değerde kullanışlı değildir. Örneğin, proteinler, destek ve hareket sağlayarak, enzim ve yapısal elementler olarak yaşamsal role sahiptirler; enerji amaçlı depolanmazlar. Enerji amaçlı kullanılmaları vücuttaki diğer yaşamsal işlevleri engelleyebilir.

Yağlar (trigliseritler) katalitik etki yapmazlar. Polar olmadıklarından suya bağlanamazlar ve bu nedenle akışkan bir ortamda polisakkaritlerden daha az yoğundurlar. Ayrıca, yağlar karbonhidratlardan daha az indirgenmişlerdir (daha fazla C-H bağları ve daha az C-OH bağlarına sahiptirler). Dolayısıyla bağlarında daha fazla depolanmış enerjiye sahiptirler (bakınız Şekil 9.2). Bu nedenle, yağların çok sayıda organizma tarafından enerji kaynağı olarak tercih edilmeleri şaşırtıcı değildir. İnsan vücudu yağları ve karbonhidratları depolar; yağlar yağ dokuda depolanırlar. Glukoz ise kaslarda ve karaciğerde bir polisakkarit olan glikojen olarak depolanır. Tipik bir insan, glikojen (bir polisakkarit) şeklinde depolanmış bir günlük besin enerjisine, şeklinde depolanmış bir ay yetebilecek besin enerjisine sahiptir.

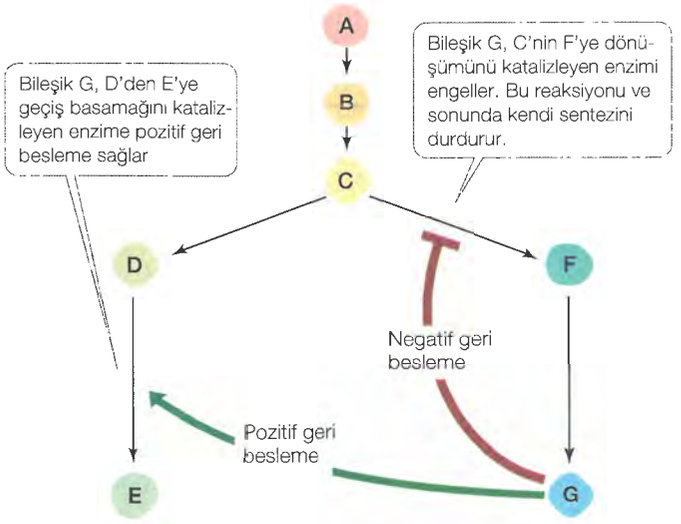
Bir insan, anabolizma ve biyolojik etkinliklerine yeterli miktarda ATP ve NADH sağlamak için yeterince beslenmezse ne olur? Böyle bir şey istenebilir (kilo vermek için), ancak pekçok insan yeterli besin bulamadığından buna zorlanmaktadır. Sonuçta yetersiz beslenme ve açlık oluşmaktadır. Başlangıçta, denge sürdürülebilir. İlk olarak kas ve karaciğer hücrelerindeki glikojen depoları kullanılır. Bu rezervler uzun sürmez ve daha sonra yağlara sıra gelir.

Yağ asitlerini alabilen hücrelerde, bunların parçalanması sonucu hücresel solunum için asetil CoA oluşur. Fakat bir sorun doğar: yağ asitleri kandan beyine geçemedikleri için, beyin enerji kaynağı olarak yalnız glukozu kullanır. Glikojen önceden tükendiğinde, vücudun beyine glukoz üretmesi için başka bir şeyi dönüştürmesi gerekir. Bunun için proteinler parçalanır ve beyindeki proteinlerin içerdiği amino asitler glukoneogenez ile glukoza dönüştürülür: Yeterli besin alınmazsa proteinler ve yağlar tamamen kullanılır. Birkaç hafta süren açlık sonrası, yağ depoları tükenir ve enerji kaynağı olarak yalnızca protein kalır. Bu noktada, yaşamsal özellikteki yapısal proteinler, enzimler ve antikorlar parçalanır. Proteinlerin bu şekilde kaybı ciddi hastalıklara ve sonuçta ölüme neden olabilir.

### Metabolik yollar düzenlenen sistemlerdir

Metabolik yolar arasındaki ilişkileri açıklamış ve hücre ve organizmada homeostazisi sağlamak için bu yolların birlikte çalıştıklarını öğrenmiş bulunuyoruz. Hücre sabit metabolik havuzları korumak için bu yollar arasındaki birbirine dönüşümleri nasıl düzenlemektedir? Bu, sistem biyolojisinin bir konusudur. Sistem biyolojisi biyokimyasal yolların birbirleriyle nasıl etkileştiklerini anlamaya çalışır (bakınız Şekil 8.15). Bu biraz, bir şehirdeki trafiğin nasıl olacağını öngörmeye benzer: eğer bir trafik kazası bir ana yoldaki trafiği tıkarsa sürücüler trafik yoğunluğunun değişeceği alternatif yolları kullanırlar.

Hamburgerinizdeki nişastanın başına ne geldiğini düşününüz. Nişasta sindirim sisteminde glukoza hidroliz olur. Glukoz, vücudun diğer kısımlarına dağıtılmak üzere kana girer. Ancak glukoz dağıtılmadan önce düzenleyici bir kontrol yapılması gerekir: eğer vücudun gereksinimini karşılamak için kanda yeterince glukoz bulunuyorsa fazla glukoz gliko-



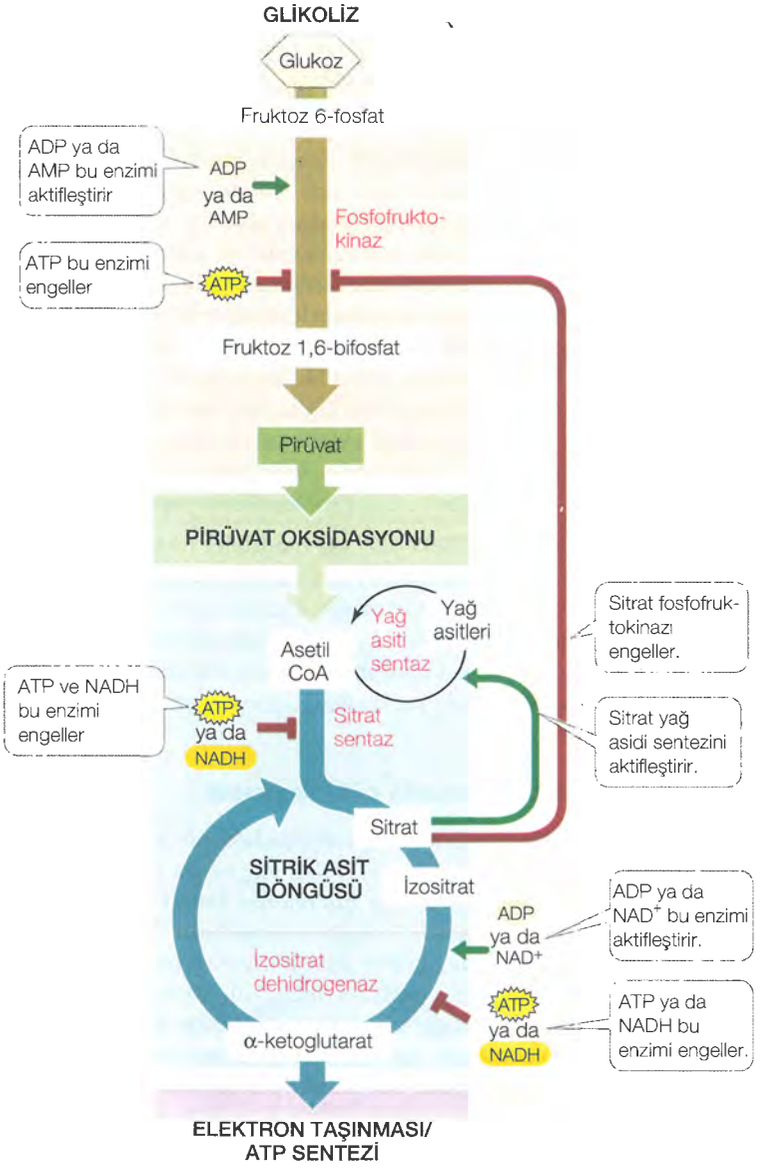

**9.15 Negatif ve Pozitif Geri Beslemenin Düzenlenmesi** Allosterik geri besleme düzenlenmesi metabolik yollarda önemli bir rol oynar. Bazı ürünlerin birikimi bu maddelerin sentezini durdurabilir ya da bazı ham maddelere gereksinim duyulan diğer yolları uyarabilir.

jene dönüştürülür ve karaciğerde depolanır. Eğer besin ile yeterli glukoz sağlanmamışsa, glikojen parçalanır ve glukoneogenez ile glukoz üretmek için diğer moleküller kullanılır.

Kandaki glukoz düzeyi önemli ölçüde sabittir. Vücut bunu nasıl başarmaktadır?

Glikoliz, sitrik asit döngüsü ve solunum zinciri, ilgili enzimler tarafından *allosterik* olarak düzenlenir (bakınız Kısım 8.5). Allosterik düzenlenmenin bir örneği Şekil 8.19'da gösterilmiştir. Bir metabolik yolda, son ürünün derişiminin yüksek oluşu daha önceki reaksiyonları katalizleyen enzimleri engelleyebilir. Diğer taraftan, bir yoldaki ürünün aşırı üretimi diğer yoldaki reaksiyonları hızlandırarak ilk ürünün sentezine katılan maddeleri uzaklaştırır (**Şekil 9.15**). Bu negatif ve pozitif geri besleme mekanizmaları, enerji kazanılan çok sayıdaki noktada kullanılır. Bu yollar, **Şekil 9.16**'da özetlenmiştir.

- Glikolizde ana kontrol noktası *fosforuktokinaz* enzimidir (Şekil 9.5'teki 3. reaksiyon). Bu enzim, ATP ya da sitrat tarafından allosterik olarak engellenirken, ADP ya da AMP tarafından aktifleştirilir. Anaerobik koşullar altında, fermentasyonda göreceli olarak az miktarda ATP oluşturulurken, fosfofruktokinaz yüksek bir hızda çalışır. Bununla birlikte, aerobik koşullarda solunum fermentasyona göre, 16 kata daha fazla ATP oluşturur. Bu bol miktardaki ATP fosfofruktokinazı allosterik olarak engeller. Bunu sonucunda, fruktoz 6-fosfatın fruktoz 1,6-bisfosfata dönüşümü ve buna bağlı olarak glukoz kullanımı da azalır.
- Sitrik asit döngüsünde ana kontrol noktası *izositrat dehidrogenaz* enzimidir. Bu enzim izositratı α -ketoglutarata dönüştürür (Şekil 9.7'de 3. reaksiyon). NADH ve ATP bu reaksiyonun geri besleme engelleyicileri iken, ADP ve $NAD^+$ ise aktifleştiricileridir. Eğer çok fazla ATP ya da NADH birikirse, izositratın dönüşümü yavaşlar ve sitrik asit döngüsü durur. Sitrik asit döngüsünün durması, eğer sitrat üretimi de yavaşlamamışsa, büyük miktarda izositrat ve sitrat birikimine neden olacaktır. Ancak, yukarıda belirtildiği gibi, aşırı sitrat fosfofruktokinazın bir geri besleme engelleyicisi olarak iş görür. Dolaysıyla, eğer, ATP (ve oksijen yokluğu nedeniyle değil) bolluğu nedeniyle sitrik




**9.16 Glikoliz ve Sitrik Asit Döngüsünün Allosterik Olarak Düzenlenmesi** Allosterik düzenlenme yaşamsal öneme sahip olan ilk evrelerde glikoliz ve sitrik asit döngüsünü kontrol eder. Bu, ilk basamakların verimliklerini artırır ve ara maddelerin aşırı birikimini önler.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web aktivitesi 9.6 • Enerji Yolarının Düzenlenmesi

asit döngüsü yavaşlamış ya da durmuşsa, glikoliz de yavaşlar. ATP düzeyleri düşünce ve gereksinim duyulunca, her iki işlem tekrar başlar. Allosterik düzenlenme bu işlemi dengede tutar.

- *Asetil CoA* diğer bir kontrol noktasıdır. ATP düzeyleri yüksek ve sitrik asit döngüsü durmuş ise, sitratın birikimi yağ asiti sentezini etkinleştirir. Böylece, asetil CoA depolanmak üzere yağ asidi sentezine yönlendirilir. Bu, fazla yemek yiyen insanların çok fazla yağ biriktirmelerinin bir nedenidir. Bu yağ asitleri, daha fazla asetil CoA üretmek için sonradan metabolize edilebilir.

## 9.5 ÖZET

**Glukoz, glikoliz ve sitrik asit döngüsündeki ara maddelerden üretilebilir. Bu işlem glukoneogenez olarak isimlendirilir. Lipitlerin ve amino asitlerin üretimi ve parçalanması ile ilgili metabolik yollar glukoz metabolizması ile bağlantılıdır. Reaksiyon ürünleri çeşitli yollarda yer alan kilit özellikteki enzimleri düzenler.**

- Bir lipit ve bir proteinin anabolik olarak birbirine dönüşümüne örnek veriniz. **Bakınız ss. 184-185 ve Şekil 9.14**
- Fosfofruktokinaz glikolizte bir kontrol noktası olarak nasıl iş görür? **Bakınız s. 186 ve Şekil 9.16**
- Asetil CoA düzeyinin düzenlenmesinde allosterik mekanizma olmasaydı ne oluşmasını beklerdiniz? Açıklayınız.

# BÖLÜM ÖZETİ

## 9.1 Glukozun Oksidasyonu Kimyasal Enerjinin Serbest Kalmasını Nasıl Sağlar?

- Bir madde **oksitlendikçe**, kaybettiği elektronlar başka bir maddeye aktarılır ve böylece o madde **indirgenir**. Bu tür **redoks reaksiyonları** ile büyük miktarda enerji aktarılır. **İnceleyiniz Şekil 9.2, WEB AKTİVİTELERİ 9.1 ve 9.2**
- **$NAD^+$** koenzimi biyolojik redoks reaksiyonlarında kilit bir elektron taşıyıcısıdır. Oksitlenmiş ($NAD^+$) ve indirgenmiş (NADH) olmak üzere iki formda bulunur.
- **Glikoliz** $O_2$ varlığında ve yokluğunda iş görür. **Aerobik** koşullar altında, **hücresel solunum** glukozu parçalama işlemine devam eder. **Anaerobik** koşullar altında ise **fermentasyon** oluşur. **İnceleyiniz Şekil 9.4**
- **Pirüvatın oksidasyonu**, **sitrik asit döngüsü** ve **elektron taşınımı/ATP sentezi**, hücresel solunumda glikolizden sonra ortaya çıkan yollardır.

## 9.2 Glukoz Metabolizmasının Aerobik Yolları Nelerdir?

- Glikoliz sitoplazmada oluşan ve 10 enzim tarafından katalizlenen reaksiyonlardan oluşur. Kısmen parçalanmış glukoz molekülünün her biri için iki **pirüvat** oluşur. Pirüvat hem hücresel solunum hem de fermentasyon için başlangıç maddesidir. **İnceleyiniz Şekil 9.5**
- Glikolizin ilk beş reaksiyonu enerji harcanmasını gerektirir; son beş reaksiyonda ise enerji üretirlir. Net kazanç 2 ATP molekülüdür. **İnceleyiniz Şekil 9.6**
- ATP azlar dışındaki enzimler tarafından fosfat gruplarının ADP'ye enzimlerin katalizlediği reaksiyonlarla aktarılması **substrat düzeyinde fosforilasyon** olarak isimlendirilir ve bunun sonucunda ATP üretilir.
- Pirüvat oksidasyonu glikolizden sonra gerçekleşir ve glikolizi sitrik asit döngüsüne bağlar. Bu yolda, pirüvat **asetil CoA**'ya dönüştürülür.
- Asetil CoA sitrik asit döngüsünün başlangıç maddesidir. Bu madde sitratı oluşturmak için okzaloasetat ile reaksiyona girer. Sekiz enzimin katalizlediği bir dizi reaksiyon sonucunda sitrat oksitlenir ve okzaloasetat yeniden üretilir. **İnceleyiniz Şekil 9.7, WEB AKTİVİTESİ 9.3**

## 9.3 Oksidatif Fosforilasyonda ATP Nasıl Oluşturulur?

- Elektron taşıyıcıları $O_2$ varlığında enerji açığa çıkarır. Bu enerji **oksidatif fosforilasyon** olarak isimlendirilen bir işlemle ATP üretiminde kullanılır.
- Glikoliz, pirüvatın oksidasyonu ve sitrik asit döngüsünde üretilen NADH ve $FADH_2$'lar solunum zinciri tarafından oksitlenerek $NAD^+$ ve FAD'ı oluşturur. Oksijen ($O_2$) elektronların ve protonların son alıcısı olup, suyu ($H_2O$) oluşturur. **İnceleyiniz Şekil 9.8, WEB AKTİVİTESİ 9.4**
- Solunum zinciri yalnızca elektron taşımaz. Aynı zamanda mitokondrinin iç zarından proton pompalayarak, bir **proton itici kuvvet (güç)** oluşturur.
- Proton hareket ettirici güç tarafından sürülen protonlar **ATP sentaz** tarafından mitokondrinin matriksine geri döndürülür. ATP sentaz, protonların bu hareketini ATP sentezi ile eşleştiren moleküler bir motordur. Bu süreç kemiozmoz olarak isimlendirilir. **İnceleyiniz Şekil 9.9 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 9.1 ve 9**

## 9.4 Oksijen Yokluğunda Glukozdaki Enerji Nasıl Elde Edilir?

- $O_2$ yokluğunda, glikolizden sonra fermentasyon oluşur. Bu iki metabolik yolda pirüvat kısmen oksitlenir ve son ürün olarak **laktik asit** ve **etanol** üretilir. Bu süreçte, NADH'tan NAD yeniden üretilir ve glikoliz sürer. Böylece, az miktarda ATP üretilir. **İnceleyiniz Şekil 9.11 ve 9.12**
- Fermentasyonda kullanılan her bir moleküle karşılık 2 molekül ATP üretilir. Buna karşılık, pirüvat oksidasyonu, sitrik asit döngüsü ve solunum zinciri/ATP sentaz ile çalışan glikoliz ile glukoz molekülü başına 32 ATP üretilir. **İnceleyiniz Şekil 9.13 ve WEB AKTİVİTESİ 9.5**

## 9.5 Metabolik Yollar Birbirleriyle Nasıl İlişkilidir ve Nasıl Düzenlenirler?

- Karbonhidratlar, yağlar ve proteinlerin parçalanmasını sağlayan **katabolik yollar** enerjinin kullanıldığı metabolik yolları besler. **İnceleyiniz Şekil 9.4**
- **Anabolik yollarda** yağlar, amino asitler ve diğer önemli yapıtaşlarının sentezlenmesi için enerji elde edilen yollardaki ara bileşenler kullanılır.
- Glikoliz ve sitrik asit döngüsünün ara maddelerinden glukozun oluşumu **glukoneogenez** olarak isimlendirilir.
- Glikoliz ve sitrik asit döngüsünün hızları **allosterik düzenlenme** ve asetil CoA'nın fazlasının yağ asiti sentezine yönlendirilmesiyle kontrol edilir. Fosfofruktokinaz, sitrat sentaz, izositrat sentaz, izositrat dehidrogenaz ve yağ asidi sentaz kilit enzimlerdir. **Bakınız Şekil 9.16, WEB AKTİVİTESİ 9.6**

## DENEME TESTİ

1. Hücrelerinde oksijen gazının rolü aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Glikoliz reaksiyonlarını katalizlemek.
   *b.* $CO_2$ üretmek.
   *c.* ATP üretmek.
   *d.* Solunum zincirinden elektronları almak.
   *e.* Suyu ayrıştırmak için glukoz ile reaksiyona girmek.
2. Oksidasyon (yükseltgenme) ve redüksiyon (indirgenme),
   *a.* proteinlerin kaybı ya da kazancıdır.
   *b.* elektronların kaybıdır.
   *c.* her ikisi de endergonik reaksiyonlardır.
   *d.* her zaman birlikte oluşurlar.
   *e.* yalnızca anaerobik koşullarda oluşur.
3. $NAD^+$,
   *a.* bir organel tipidir.
   *b.* bir proteindir.
   *c.* yalnızca mitokondride bulunur.
   *d.* ATP'nin bir bölümüdür.
   *e.* etanol üreten reaksiyonda oluşur.
4. Glikoliz,
   *a.* mitokondride gerçekleşir.
   *b.* ATP üretilmez.
   *c.* solunum zinciri ile bağlantısı yoktur.
   *d.* fermentasyonla aynı şeydir.
   *e.* işlenen her bir glukoz molekülüne karşılık iki molekül $NAD^+$'ı indirger.
5. Fermentasyon,
   *a.* mitokondride gerçekleşir.
   *b.* bütün hayvan hücrelerinde gerçekleşir.
   *c.* $O_2$'ye gereksinim göstermez.
   *d.* laktik aside gereksinim duyar.
   *e.* glikolizi önler.
6. Pirüvat ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru değildir?
   *a.* Glikolizin son ürünüdür.
   *b.* Fermentasyon sırasında indirgenir.
   *c.* Asetil CoA'nın bir öncülüdür.
   *d.* Bir proteindir.
   *e.* Üç karbon atomu içerir.
7. Sitrik asit döngüsünün,
   *a.* solunum zinciri ile bağlantısı yoktur.
   *b.* fermentasyonla aynı şeydir.
   *c.* işlenen her glukoz molekülüne karşın iki $NAD^+$'ı indirger.
   *d.* ATP üretmez.
   *e.* mitokondride gerçekleşir.
8. Solunum zinciri,
   *a.* mitokondrinin matriksinde yerleşmiştir.
   *b.* yalnızca periferal zar proteinlerinde yerleşmiştir.
   *c.* her zaman ATP üretir.
   *d.* indirgenmiş koenzimi yeniden oksitler.
   *e.* fermentasyon ile eş zamanlı çalışır.
9. Fermentasyonla karşılaştırılınca, glukoz metabolizmasının aerobik yolları,
   *a.* daha fazla ATP üretir.
   *b.* pirüvat üretir.
   *c.* mitokondride pompalanmak üzere daha az proton üretir.
   *d.* daha az $CO_2$ üretir.
   *e.* daha fazla oksitlenmiş koenzim üretir.
10. Oksidatif fosforilasyonla ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru değildir?
    *a.* Solunum zinciri/ATP sentezi ile ATP üretir.
    *b.* Kemiozmoz sonucu oluşur.
    *c.* Aerobik reaksiyonlara gereksinim duyar.
    *d.* Mitokondride gerçekleşir.
    *e.* Gördüğü işlev fermentasyonunki ile aynıdır.

## TARTIŞMA

1. Oksijen kaynağı kesildiğinde, memeli dokusunda sırasıyla oluşan kimyasal değişiklikler izleyiniz. İlk değişiklik, sitokrom *c* oksidaz sisteminin tamamen indirgenmesi olacaktır. Çünkü elektronlar sitokrom *c*'den akmaya devam edecek, ancak sitokrom *c* oksidazdan elektronları alacak oksijen bulunmayacaktır. Bundan sonraki basamakları nelerdir?
2. Glukoz metabolizmasının aerobik yollarını kullanan bazı hücreler de anaerobik koşullar altında fermentasyon yapar ve yaşamlarını sürdürebilir. Fermentasyonda da az ATP üretildiği (glukoz molekülü başına 2 ATP) dikkate alındığında, bu hücreler anaerobik koşullar altında çok etkili nasıl işlev görebilirler?
3. Antimisin A isimli ilaç mitokondride elektron taşınımını durdurur. Soldaki Şekil 9.10'daki deney bu ilacın varlığında tekrarlansa ne oluşmasını beklersiniz?
4. Polisakkaritleri, proteinleri ve lipidleri içeren bir hamburger yediğinizi düşünün. Biyokimyasal yolların nasıl etkileştikleri konusundaki bilgilerinizi kullanarak, proteinlerdeki amino asitlerin ve polisakkaritlerdeki glukozun yağlara nasıl dönüştürüleceğini açıklayınız.

## EK ARAŞTIRMA

Yeni doğanlardaki bir protein, elektron taşınımı ile ATP sentezi eşleşmesini bozarak, ATP yerine ısı üretilmesine neden olmaktadır. Bu eşleşmemiş proteinin, mitokondrinin zarına ikinci bir proton kanalı olarak eklendiği yönündeki bir hipotezi nasıl sınardınız?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (ZİYARET EDİNİZ yourBioPortal.com)

**İki Deney Kemiozmotik Mekanizmanın Varlığını Kanıtlar**

Gerçek yaşamdaki bu egzersizde, yapay olarak yaratılmış $H^+$ gradiyentinin ATP sentezini yürütebileceğini gösteren Jagendorf ve Uribe'nin orijinal araştırma makalesindeki temeli ve bulguları inceleyeceksiniz (Şekil 9.10). Bu araştırıcıların iki farklı yöntemle ATP'yi nasıl ölçtüklerini ve yorumlarını kanıtlamak için hangi kontrollü deneyi gerçekleştirdiklerini göreceksiniz.

# 10 Fotosentez: Güneşten Gelen Enerji

## Fotosentez ve küresel iklim değişikliği

Eğer bir yılda fotosentezle üretilen karbonhidratlar küp şekerler şeklinde olsaydı, 300 kuadrilyon olabilirdi. Bu küpler yan yana dizildiğinde, Dünya'dan Plüton'a ulaşacaktı- Çok fazla fotosentez! Daha önceki derslerden öğrenmiş olabileceğiniz gibi, fotosentez yapan organizmalar karbon dioksit ($CO_2$)'i karbonhidratları üretmek için kullanır. Basitleştirilmiş formül her şeyi ifade etmektedir.

$$CO_2 + H_2O \rightarrow O_2 + \text{karbonhidratlar}$$

$CO_2$'nin rolü bilindiğine göre, atmosferdeki $CO_2$ düzeyindeki artışa bağlı olarak fotosentezde ne tür bir değişiklik görülecektir. Atmosferdeki $CO_2$ son 200 yıldan bu yana, artmıştır -1800'de 280 ppm'den, 2008'te 386 ppm'e yükselmiştir. Bu artış sanayileşme, kömür ve petrol gibi fosil yakıtların kullanımı ile ilişkilidir. Fosil yakıtların yakılmasıyla $CO_2$ atmosfere verilmektedir. Birleşmiş Devletlerin sponsor olduğu Hükümetler arası İklim Değişimi Paneli, önümüzdeki yüzyılda atmosferdeki $CO_2$'i artışının süreceğini öngörmektedir.

Karbondioksit atmosferde ısı yakalayan bir "sera gazıdır". Bu nedenle, $CO_2$ düzeyindeki artışın küresel iklim değişimine neden olması beklenmektedir. İklim değişikliği ile ilgilenen siyasetçiler, bitki biyologlarından $CO_2$'nin yükselmesiyle ilgili iki soruyu yanıtlamalarını istemektedir: bu durum, fotosentezde artışa neden olacakmıdır ve eğer öyleyse, bitki büyümesi artacakmıdır? Bilim insanları bu sorulara yanıt vermek için yüksek derişimlerde $CO_2$ içeren seralarda yetiştirilen bitkilerde fotosentez hızını ölçmüşlerdir. Şaşırtıcı bulgular elde edilmiştir: ilk olarak, fotosentez hızı artmış, ancak bitkiler yüksek $CO_2$ düzeylerine uyum sağladıkça fotosentez normale dönmüştür.

Bilim insanları bitkilerin daha gerçekçi koşullarda verdikleri yanıtı belirlemek için, bitkileri tarla koşullarında yüksek düzeyde $CO_2$ uygulamışlardır. Serbest havada $CO_2$ konsantrasyonunu arttırmak için (FACE) halka şeklindeki borular kullanmaktadır. Bu borularla tarlada ve ormanlarda bitkilerin çevresindeki, havaya $CO_2$ verilmektedir, rüzgar hızı ve yönü bir bilgisayar tarafından izlenmektedir. Bilgisayar hangi borudan $CO_2$ verildiğini sabit olarak kontrol etmektedir. Bu deneylerden elde edilen veriler $CO_2$'nin derişimi arttıkça fotosentez hızlarının arttığını –her ne kadar artış, daha önce yapılan sera denemelerindeki kadar yüksek değil ise de– doğrulamıştır. Bununla birlikte, bu ölçümler, atmosferdeki $CO_2$ küresel olarak arttıkça, fotosentezde bir artış olacağını göstermektedir.

Fotosentezdeki bu artış, bitki büyümesinde bir artışa neden olacak mıdır? Diğer organizmalar gibi, bitkiler de enerji kaynağı olarak karbonhidratları kullanırlar. Bitkiler hücresel solunum yaparlar. Solunumun formülü aşağıda gösterilmiştir:

$$\text{Karbonhidratlar} + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O$$



**Birincil Üreticiler** Dünya yüzeyinin yüzde 2'sinden daha azını kaplayan yağmur ormanları fotosentezin dinamolarıdır. Yağmur ormanları artan atmosferik $CO_2$ için bir "havuz" olarak iş görebilir.



**FACE (Serbest havadaki karbondioksiti artırmak)**
Fotosentez ve bitki büyümesi üzerine atmosferdeki $CO_2$ artışının etkilerini öngörmek etmek amacıyla, bir tarladaki bitkilerin etrafına $CO_2$ bakımından zenginleştirilmiş havayı vermek için borular kullanılmaktadır.

Fotosentez ve solunum arasındaki dengenin belirlenmesi ve bu etkilerin bitki büyümesi üzerinde etkisine yönelik sorular bitki biyologlarını zorlamaktadır. FACE deneyleri kültür bitkilerinin verimliliklerinin yüksek $CO_2$ konsantrasyonlarında arttığını göstermektedir. Bu durum, fotosentezdeki toplam artışın solunumdaki artıştan fazla olduğunu göstermektedir. Ancak iklim değişikliği sıcaklığın yanı sıra yağış özelliklerini de değiştirmektedir. Bitkilerin nerede büyüyeceklerini etkileyen bu değişiklikler bitki büyümesi ve hücre solunumu arasındaki dengeyi değiştirebilir.

Bilimde çok görüldüğü gibi, önce ilk sorulara basit yanıtlar verilmesinin uygun olacağı gözükmektedir. Ancak, bilim insanları daha fazla soru sormuşlardır ve daha fazla veri gerekmektedir. Bu bölümde anlatılan fotosentez sürecinin anlaşılması iklim değişikliği ve dünya üzerindeki etkileri ile ilgili bu acil soruları sormamızı ve bu sorularımızı yanıtlayabilmek için bir temel sağlayacaktır.

**BU BÖLÜMDE** ilk olarak, ışık enerjisini açıkladıktan sonra ışık enerjisinin, indirgenmiş elektron taşıyıcıları ve ATP formunda kimyasal enerjiye fotosentezle nasıl dönüştürüldüğünü anlatacağız. Daha sonra, kimyasal enerjinin bu iki formunun $CO_2$'den karbonhidratların sentezlenmesinde nasıl kullanılacağını öğreneceksiniz. Son olarak, bu süreçleri bitkinin metabolizması ve büyümesi ile ilişkilendireceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


10.1 Fotosentez nedir?
10.2 Fotosentez Işık Enerjisini Kimyasal Enerjiye Nasıl Dönüştürür?
10.3 Kimyasal Enerji Karbonhidratların Sentezlenmesinde Nasıl Kullanılır?
10.4 Bitkiler Fotosentezdeki Yetersizliklere Nasıl Uyum Göstermişlerdir?
10.5 Fotosentez Diğer Yollarla Nasıl Etkileşmektedir?


# 10.1 Fotosentez Nedir?

Fotosentez ("ışıktan sentez" anlamına gelmektedir) bir metabolik süreçtir. Fotosentezde güneş ışığı, karbon dioksit ($CO_2$) ve suyun ($H_2O$) karbonhidratlar (altı karbonlu bir şeker, $C_6H_{12}O_6$ olarak belirtecek olduğumuz) ve oksijen gazına ($O_2$) dönüştürülmesinde kullanılır. Bilim insanları ondokuzuncu yüzyılın başlarında, fotosentezin taslağını aydınlatmışlar ve nasıl çalıştığına ilişkin hakkında bazı gerçekleri göstermişlerdir:

- Karasal bitkilerin fotosentezde kullandıkları su, esas olarak topraktan gelir. Bu suyun köklerden yapraklara taşınması gerekir.
- Bitkiler büyümek için karbondioksiti alarak karbonhidratları (şeker) üretir ve $O_2$ açığa çıkarır (**Şekil 10.1**).
- Oksijen ve şekerlerin üretimi için ışık kesinlikle gereklidir.

1804'e kadar, bilim insanları fotosentezi aşağıdaki gibi özetlemişlerdir:

Karbon dioksit + su + ışık enerjisi ⟶ şeker + oksijen

Bu eşitlik, moleküler anlamda, hücre solunumu denkleminin tam tersi gözükmektedir (Bakınız Kısım 9.1). Fotosentez daha kesin bir biçimde, aşağıdaki gibi yazılabilir:

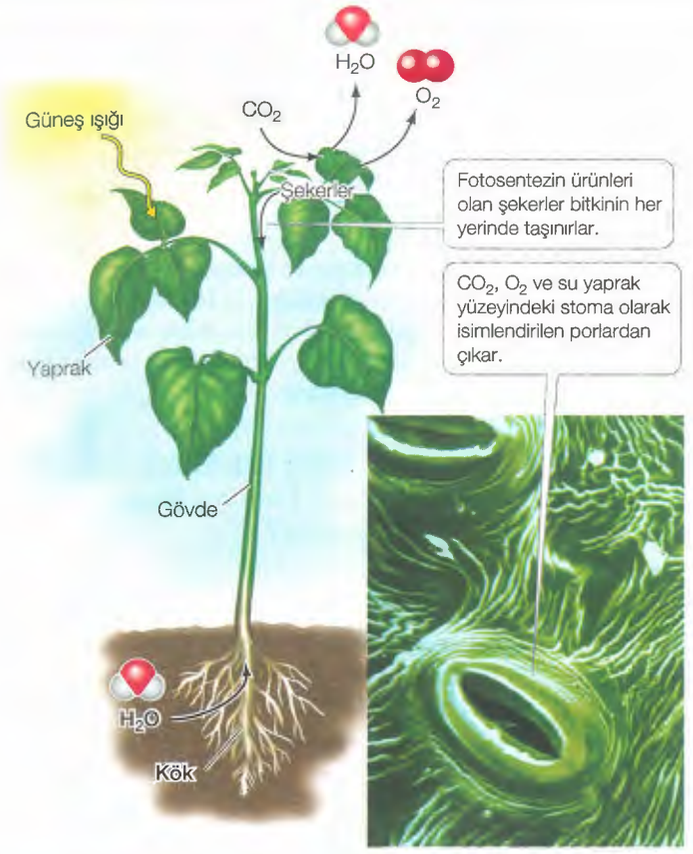
$$6CO_2 + 6H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Bu denklem ve hücre solunumunun denklemi (bölümün başlangıç hikayesinde verilen) büyük ölçüde doğru olmakla birlikte, ilgili süreçlerin anlaşılması açısından çok geneldir. Bir dizi soru ortadadır: Fotosentezin kimyasal reaksiyonları tam olarak nelerdir? Bu reaksiyonlarda ışığın rolü nedir? Karbonlar karbonhidratlara nasıl bağlanmaktadır? Hangi karbonhidratlar oluşmaktadır? Oksijen gazı nereden gelmektedir: $CO_2$ ya da $H_2O$?

### İzotoplarla yapılan deneyler fotosentezde çıkan $O_2$'nin sudan geldiğini göstermektedir

1941'de Kaliforniya Üniversitesi, Berkeley'den Samuel Ruben ve Martin Kamen fotosentez sırasında üretilen $O_2$'nin kaynağını belirlemek için $^{18}O$ ve $^{16}O$ izotoplarını kullanmışlardır (**Şekil 10.2**). Bu araştırıcılar fotosentez sırasında üretilen oksijenin tamamının sudan geldiğini göstermişlerdir. Bu durum, revize edilmiş ve aşağıdaki denklemde gösterilmiştir:

$$6CO_2 + 12H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$




**10.1 Fotosentezde Kullanılan Maddeler** Tipik bir karasal bitki fotosentezle organik bileşikleri üretmek için güneşten ışık, topraktan su, atmosferden ise karbondioksiti alarak kullanır.

Su, denklemin iki yanında da yer alır. Çünkü hem bir reaktant (soldaki oniki molekül) hem de bir üründür (sağdaki yeni altı adet). Bu yeniden düzenlenmiş denklem, üretilen bütün oksijen gazı için ne kadar su molekülü gerektiğini göstermektedir.

Suyun fotosentezde çıkan $O_2$'nin kaynağının olduğunun anlaşılması, fotosentezin *yükseltgenme ve indirgenme* olduğunun anlaşılmasını sağlamıştır. Bölüm 9'da açıkladığımız gibi, oksidasyon-redüksiyon (redoks) reaksiyonları eşleniktir: bir reaksiyonda bir molekül yükseltgendiğinde, diğeri indirgenir. Bu durumda, $H_2O$'da indirgenmiş haldeki oksijen atomları $O_2$ tarafından oksitlenir:

$$12H_2O \longrightarrow 24H^+ + 24e^- + 6O_2$$

Karbon atomları $CO_2$'de oksitlenmiş haldeyken eş zamanlı olarak suyun çıkışı ile, karbonhidratlara indirgenir.

$$6CO_2 + 24\,H^+ + 24e^- \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O$$

Bu iki denklemin toplanmasıyla (kimya öğrencileri bunları *yarım-hücre reaksiyonları* olarak hatırlayacaklardır) yukarıda gösterilen toplam reaksiyon elde edilir. Göreceğiniz gibi bu iki süreç arasında, $H^+$ ve elektronların bir ara taşıyıcısı bulunmaktadır -bir redoks koenzimi olan nikotinamid adenin dinükleotid fosfat ($NADP^+$).

### Fotosentezde iki yol bulunur

Yukarıdaki denklem, fotosentezin bütün sürecini özetlemekle birlikte, fotosentezin tamamlanmasını sağlayan evrelerin hepsini göstermez. Glikoliz ve hücrelerdeki enerjinin elde edildiği diğer metabolik yollar gibi, fotosentez de çok sayıda reaksiyondan oluşan bir süreçtir. Bu reaksiyonlar başlıca ikiye yola ayrılırlar:

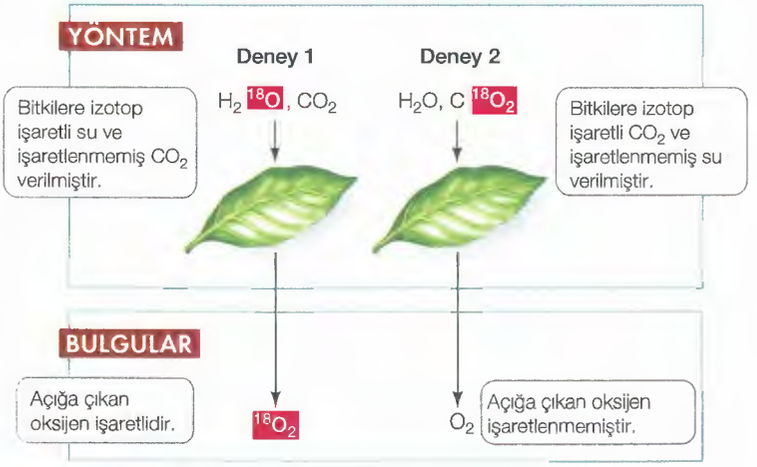
- **Işık reaksiyonlarında** ışık enerjisi ATP ve indirgenmiş bir elektron taşıyıcısı olan NADPH formunda kimyasal enerjiye dönüştürülür. Bu molekül NADH'a benzemekle birlikte (bakınız Kısım 9.1), adenozine fazladan bir fosfat grubu eklenmiştir. Genelde, NADPH fotosentez ve diğer anaerobik reaksiyonlarda indirgeyici bir ajan olarak iş görür.
- **Işıktan bağımsız reaksiyonlarda** (karbon fiksasyonu reaksiyonları) doğrudan ışık kullanılmaz. Bunun yerine, ATP, NADPH (ışık reaksiyonlarında üretilen) ve $CO_2$ karbonhidrat üretiminde kullanılır.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 10.2 Fotosentezle Üretilen Oksijenin Kaynağı

Her ne kadar, $O_2$'nin fotosentez sırasında yapıldığı açüretildiği net olsada, hangi molekülden kaynaklandığı bilinmemekteydi. Reaksiyona giren $CO_2$ ve $H_2O$ potansiyel oluşturmaktaydı. Samuel Ruben ve Martin Kamen, iki ayrı denemede $O^{18}$ izotopu ile bu moleküllerdeki oksijeni işaretlemiş ve daha sonra hangi molekülün oksijene katkı yaptığını bulmak için yeşil bir bitki tarafından üretilen $O_2$'i incelemiştir.

**HİPOTEZ** **Fotosentezde açığa çıkan oksijen $CO_2$'den değil sudan gelmiştir.**



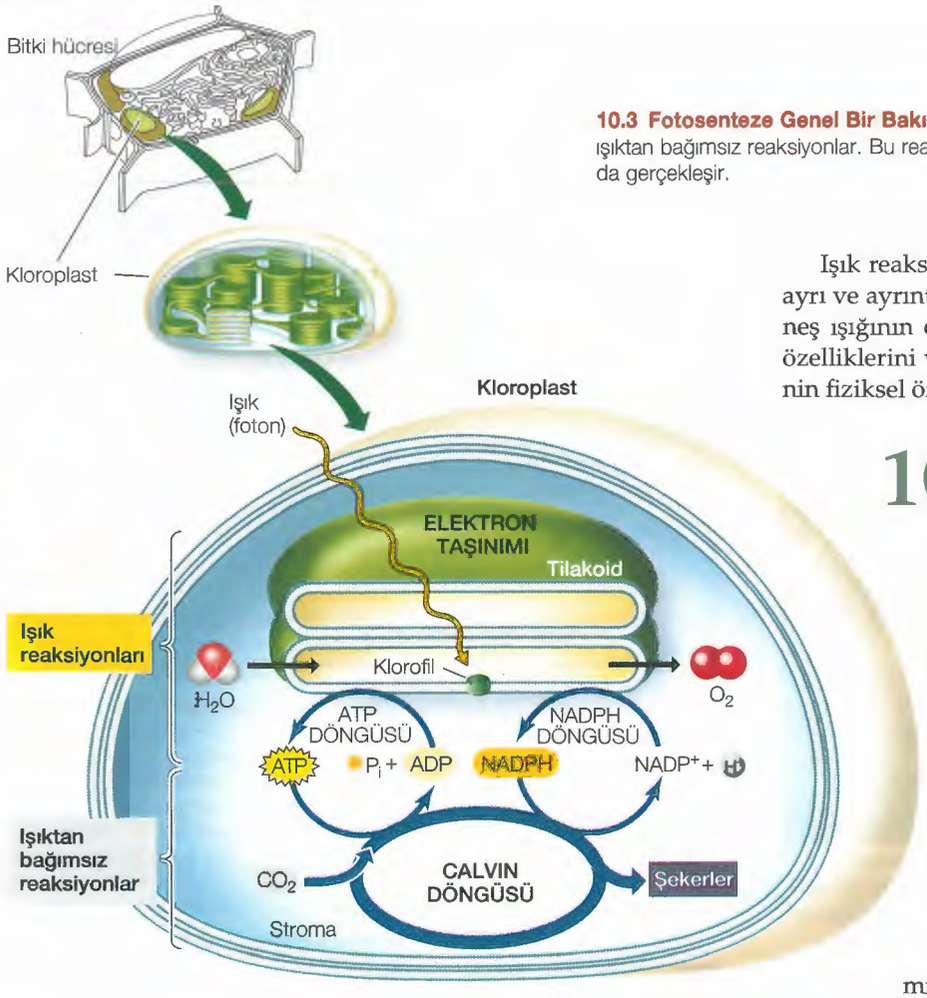

**SONUÇ** **Fotosentezde üretilen $O_2$'nin kaynağı sudur.**

**EK ARAŞTIRMA:** Fotosentezle üretilen karbonhidratlardaki oksijen atomlarının kaynağını nasıl incelersiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 10.1 • Fotosentezle Üretilen Oksijen Kaynağı




**10.3 Fotosenteze Genel Bir Bakış** Fotosentez iki aşamadan oluşur: Işık reaksiyonları ve ışıktan bağımsız reaksiyonlar. Bu reaksiyonlar sırasıyla, kloroplastların tilakoidleri ve stromasında gerçekleşir.

Işığa bağımlı reaksiyonlar bazen karanlık reaksiyonları olarak isimlendirilirler. Çünkü bu reaksiyonlar doğrudan ışık enerjisine gereksinim duymazlar. Bu reaksiyonlar aynı zamanda karbon fiksasyon reaksiyonları olarak da isimlendirilirler. Bununla birlikte, hem ışık reaksiyonları hem de ışıktan bağımsız reaksiyonlar karanlıkta durur. Çünkü ATP sentezi ve $NADP^+$'nin indirgenmesi için ışık gerekir. Her iki reaksiyonun yolları kloroplast içerisinde ilerler, ancak bu reaksiyonlar organelin farklı kısımlarında gerçekleşir (**Şekil 10.3**).

Bu iki reaksiyon serisini daha ayrıntılı anlatacağımız gibi, bu reaksiyonlar 8. ve 9. Bölümlerde tartıştığımız biyokimyanın ilkelerine uyar: enerji dönüşümleri, oksidasyon-redüksiyon, ve biyokimyasal yolların basamaklı özellikte oluşu.

## 10.1 ÖZET

**Fotosentezin ışık reaksiyonları, ışık enerjisini kimyasal enerjiye dönüştürür. Işığa bağımlı reaksiyonlar bu kimyasal enerjiyi $CO_2$'in karbonhidratlara indirgenmesinde kullanırlar.**

- Fotosentez sırasında üretilen $O_2$'nin kaynağının su olduğunu gösteren deneysel kanıt nedir? **Bakınız ss. 190-191 ve Şekil 10.2**
- Fotosentezin ışık reaksiyonları ve ışıktan bağımsız reaksiyonlar arasında ne tür bir ilişki vardır? **Bakınız ss. 191-192 ve Şekil 10.3**

Işık reaksiyonlarını ve ışıktan bağımsız reaksiyonları ayrı ayrı ve ayrıntılı ele alacağız. Ancak bu iki fotosentetik yol güneş ışığının enerjisiyle çalıştığından, öncelikle ışığın fiziksel özelliklerini ve bu enerjiyi tutan özel fotosentez moleküllerinin fiziksel özelliklerini inceleyeceğiz.

# 10.2 Fotosentez Işık Enerjisini Kimyasal Enerjiye Nasıl Dönüştürür?

Işık, enerjinin bir formu olup ısı ya da kimyasal enerji gibi diğer enerji kaynaklarına dönüştürülebilir. Burada ATP (ADP ve $P_i$'den) ve NADPH ($NADP^+$ ve $H^+$'den) oluşumunu yürüten enerji kaynağı olarak ışık üzerine odaklanacağız.

### Işık iki özelliğe sahip bir enerji formudur

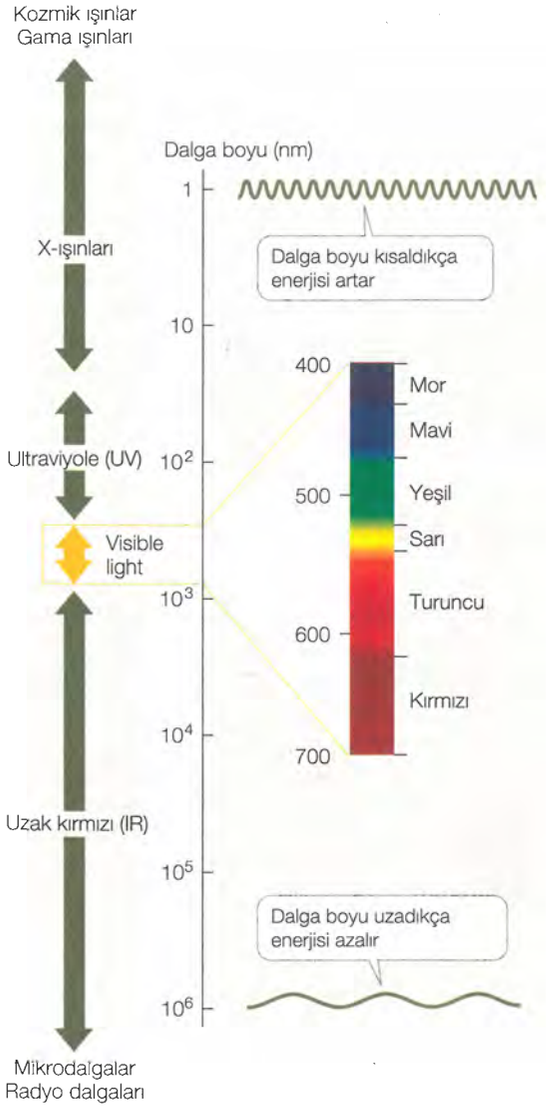
Işık, bir **elektromanyetik radyasyonun** bir şekli olup dalgalar halinde çoğalır. Işıktaki enerji miktarı **dalga boyu** ile ters orantılıdır- dalga boyu kısaldıkça enerji miktarı artar. Elektromanyetik spektrumun görünür kısmının (**Şekil 10.4**) dalga boyu ve enerji düzeyi çok geniştir. Işık, dalgalar halinde yayılmasının yanında, aynı zamanda parçacık şeklinde de davranır. Foton olarak isimlendirilen bu parçacıklarda kütle yoktur. Bitkilerde ve diğer organizmalardaki alıcı moleküller fotonları biyolojik işlemler için gerekli enerjiyi sağlamak için soğururlar. Bu alıcı moleküller ışığın yalnızca özel dalga boylarını soğurduklarından, fotonların uygun miktar enerji içermeleri gerekir- uygun dalga boylarında olmaları gerekir.

### Moleküller fotonları soğurduklarında uyarılırlar

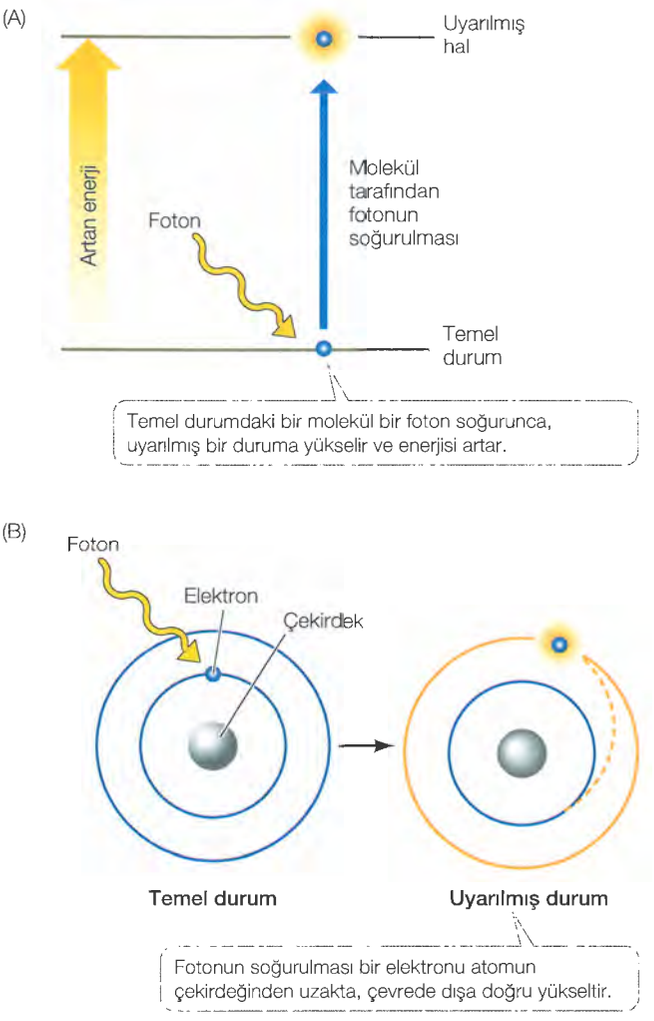
Bir foton bir molekül ile karşılaşınca üç olaydan biri gerçekleşir:

- Foton moleküle çarpar ve geri sıçrar - saçılabilir ya da yansıtılabilir.
- Foton molekülden geçebilir-geçirilebilir.
- Foton molekül tarafından soğurulur ve o molekülün enerjisini arttırır.

Bunlardan ilk ikisi ilgili molekülde herhangi bir değişikliğe neden olmaz. Ancak, soğurma geçerli olduğunda, foton yok olur ve fotonun enerjisi molekül tarafından soğurulur. Fotonun enerjisi yok edilemez. Çünkü termodinamiğin birinci yasasına göre enerji ne yoktan var edilebilir ne de yok edilebilir. Soğurma yapan molekül fotonun enerjisini kazandığında, bu enerji o molekülü temel durumdan (daha düşük enerjili) daha uyarılmış (yüksek enerjili) bir duruma çıkarır (**Şekil 10.5A**).




**10.4 Elektromanyetik Spektrum** Elektromanyetik spektrumun ışık olarak gözüken sağda ayrıntılı olarak gösterilmiştir.




**10.5 Bir Molekülün Uyarılması** (A) Bir molekül bir fotonun enerjisini soğurunca, temel durumundan uyarılmış bir duruma yükselir. (B) Uyarılmış durumdaki, bir elektron atomun çekirdeğinden uzakta, çevrede dışa doğru yükselir. Elektron bu noktada daha gevşek tutulur.

Molekülün uyarılmış ve temel durumu arasındaki serbest enerji farkı, soğurulan fotonun serbest enerjisine yaklaşık olarak eşittir (az miktardaki bir enerji entropi sonucu kaybolur). Enerji artışı, moleküldeki elektronlardan birini molekülün çekirdeğinden daha uzaktaki bir yere çıkarır; bu elektron artık çekirdekten uzaktadır ve daha gevşek yapılıdır (**Şekil 10.5B**). Bu gevşeklik molekülü kararsızlaştırır ve kimyasal olarak reaktifliğini arttırır.

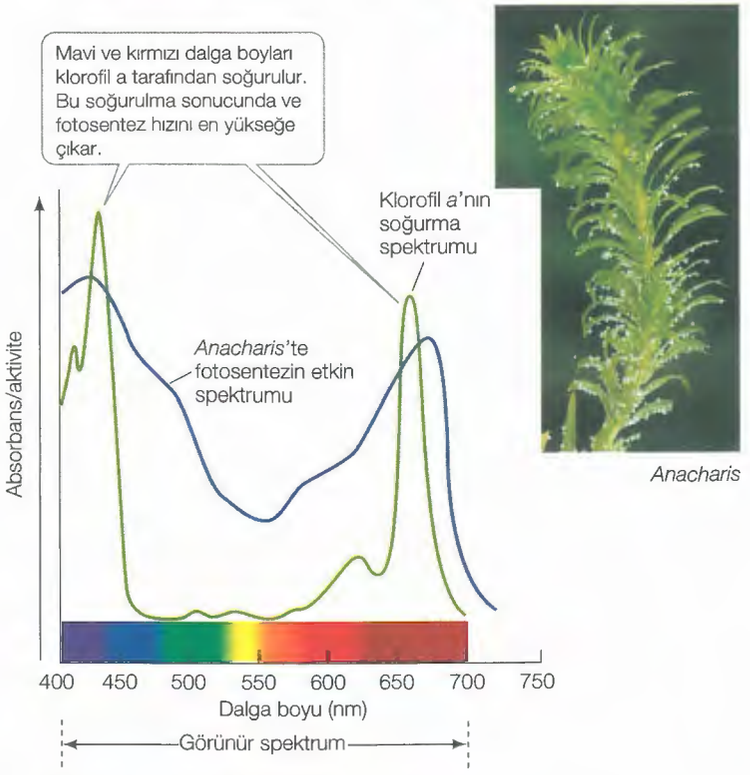
### Soğurulan dalga boyları ve biyolojik aktiviteleri arasında bir ilişkisi vardır

Belirli bir molekül tarafından soğurulan özel bir dalga boyu o tipteki molekülün bir özelliğidir. Görünür spektrumun dalga boylarını soğuran moleküller **pigment** olarak isimlendirilirler.

Bir pigmentin üzerine beyaz ışık (görünür ışığın bütün dalga boylarını içeren) düştüğünde, belirli dalga boyları soğurulur. Saçılan ya da geçirilen diğer dalga boyları pigmenti renkli görmemizi sağlar. Örneğin, bir pigment mavi ve kırmızı ışığı soğurursa (klorofil gibi), geri kalan ışığı yeşil olarak görürüz. Eğer bir grafikte, saflaştırılmış bir pigmentin soğurduğu ışığı dalga boyunun bir fonksiyonu olarak gösterirsek, sonuçta o pigmentin **soğurma spektrumunu** elde ederiz.

Soğurma spektrumunun aksine, **etki spektrumu**, o organizmanın maruz kaldığı ışığın dalga boyunun bir fonksiyonu olarak *biyolojik aktivitesinin* bir grafiğidir. Etki spektrumu deneysel olarak aşağıdaki gibi belirlenebilir:

1. Bir bitkiyi (ince yapraklı bir su bitkisi uygundur) kapalı bir tanka koyunuz.
2. Bitkiye belli bir süre belirli dalga boylarındaki ışık veriniz.
3. Açığa çıkan $O_2$ miktarına dayanarak fotosentezi ölçünüz.
4. İşlemleri diğer dalga boyları ile tekrarlayınız.




**10.6 Soğurma ve Etki Spektrumu** Sucul bir bitki olan *Anacharis*'ten izole edilen klorofil *a* pigmentinin soğurma spektrumu, ışığın farklı dalga boyları parçalara ayrılmamış bitkiye uygulanması ve fotosentez hızının ölçülmesiyle, elde edilen etki spektrumu ile benzerlik gösterir. Karasal bitkilerin daha kalın yapraklarında, etki spektrumu yeşil bölgede (500-650 nm) en düşüktür.

Şekil 10.6 da yaygın bir akvaryum bitkisi olan *Anacharis* yapraklarından izole edilen klorofile pigmentinin soğurma spektrumu gösterilmiştir. Bu şekilde aynı zamanda aynı bitkinin etki spektrumu da gösterilmiştir. İki spektrum karşılaştırıldığında fotosentez hızının en yüksek olduğu dalgaboylarının klorofil a'nın ışığı soğurduğu dalga boylarıyla aynı olduğu görülmektedir.

## Birkaç pigment fotosentez için enerji soğurur

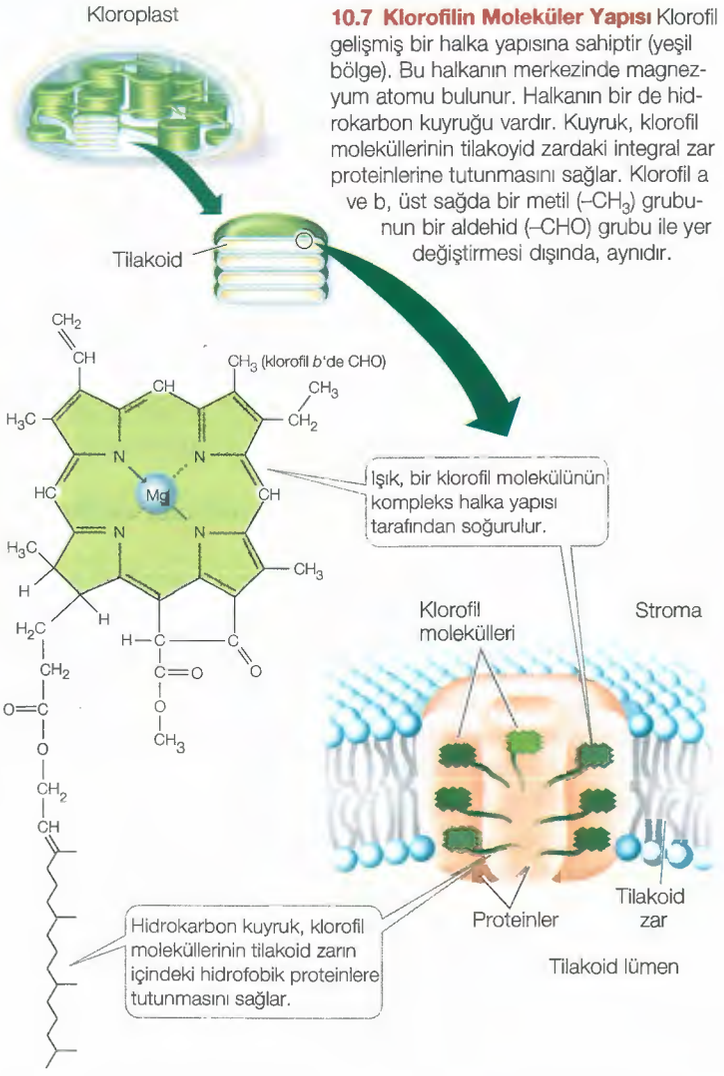
Fotosentezde kullanılan ışık enerjisi yalnızca tek tip pigment tarafından soğurulmaz. Fotosentezde kullanılacak olan ışık soğurma spektrumları farklı olan birkaç farklı pigment tarafından toplanır. Yeşil algler, protistler ve bakteriler gibi fotosentez yapan çeşitli organizmalarda, klorofiller, karotenoidler ve fikobilinler bu pigmentlerdendir.

**KLOROFİLLER** Bitkilerde, ışık reaksiyonlarında kullanılan ışık enerjisinin soğurulmasından iki klorofil sorumludur: **klorofil *a*** ve **klorofil *b***. Bu iki molekülün yapısı az bir farklılık gösterir. Her iki klorofil de kompleks bir halka yapısına sahiptir (**Şekil 10.7**). Bu halka yapısı hemoglobindeki hem grubuna benzer. Klorofildeki halkanın merkezinde magnezyum atomu bulunur. Halkanın çevresinde uzun bir hidrokarbon "kuyruk" mevcuttur. Bu kuyruk klorofil molekülünün kloroplastın tilakoid zarındaki integral protein moleküllerine tutunmasını sağlar. (Klorofilin anatomisini incelemek için Bakınız Şekil 5.13.)

**YARDIMCI PİGMENTLER** Şekil 10.6'da, klorofilin, görünür spektrumun iki ucunda yer alan mavi ve kırmızı ışığı soğurduğunu gördük. Dolayısıyla, eğer fotosentezde yalnızca klorofil aktif olsaydı, görünebilir spektrumun büyük bir kısmı kullanılamamış olacaktı. Bu yüksek bitkiler için geçerlidir. Fakat ilksel bitkiler (algler gibi) ve siyanobakteriler yardımcı pigmentlere sahiptirler. Bu yardımcı pigmentler mavi ve kırmızı dalga boyları arasında kalan orta düzeydeki enerjiyi soğurur ve bu enerjinin bir kısmını klorofile geçirirler. β-karoten gibi **karotenoidler** yardımcı pigmentlerdir (bakınız Şekil 3.21). Mavi ve mavi-yeşil dalga boylarını soğuran karotenoidler sarı renkli gözükürler. Kırmızı algler ve siyanobakterilerde bulunan **fikobilinler** ise sarı-yeşil, sarı ve turuncu dalga boylarını soğururlar.

## Işığın soğurulması fotokimyasal değişikliğe neden olur

Herhangi bir pigment molekülünün soğurma spektrumu, gelen fotonların enerjileri ile eşleştiğinde, o pigment molekülü uyarılır. Bir pigment molekülü bir fotonu soğurulduktan son-




**10.7 Klorofilin Moleküler Yapısı** Klorofil gelişmiş bir halka yapısına sahiptir (yeşil bölge). Bu halkanın merkezinde magnezyum atomu bulunur. Halkanın bir de hidrokarbon kuyruğu vardır. Kuyruk, klorofil moleküllerinin tilakoyid zardaki integral zar proteinlerine tutunmasını sağlar. Klorofil a ve b, üst sağda bir metil ($-CH_3$) grubunun bir aldehid ($-CHO$) grubu ile yer değiştirmesi dışında, aynıdır.

ra uyarılmış bir hal alır (bakınız Şekil 10.5). Soğurulan enerjinin birbirinin yerini alabilen birkaç akibeti vardır:

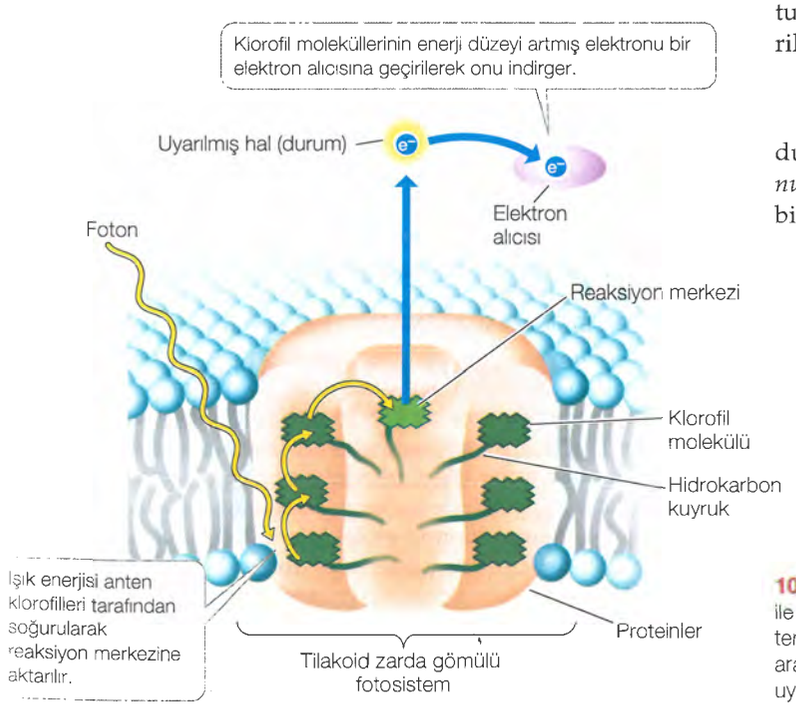
- Isı ve/veya ışık olarak yayılabilir.
- Hızla komşu pigment molekülüne geçirilebilir.
- Bir kimyasal reaksiyonun gerçekleşebilmesi için serbest enerji olarak kullanılabilir.

Uyarılmış molekül soğurduğu enerjiyi verdiğinde temel durumuna geri döner.

Bazen soğurulan enerji ısı ve ışık olarak geri verilir. Bu işlem *floresans* olarak isimlendirilir. Başlangıçta soğurulmuş fotonun enerjisinin bir kısmı ısı olarak kaybolduğundan, floresans yapan fotonun enerjisi azalır. Bu fotonun dalga boyu, soğurulan ışığınkinden daha uzundur. Floresans olması durumunda, kalıcı bir kimyasal değişiklik ya da bir biyolojik bir süreç oluşmaz -kimyasal iş yapılmaz.

Diğer taraftan, uyarılmış pigment molekülü soğurduğu enerjiyi başka bir moleküle geçirebilir- bunun için hedef molekülün çok yakın, doğru yönelimde ve enerjiyi alabilecek yapıda olması gerekir. Fotosentezde bu gerçekleşir.

Fotosentez yapan organizmalarda pigmentler enerji absorblayan **anten sistemleri** şeklinde düzenlenmiştir. Bu pigmentler aynı zamanda ışık hasat eden komplek*sler* olarak da isimlendirilirler. Bunlar **fotosistem** olarak isimlendirilen büyük bir çoklu protein sisteminin bir bölümünü oluştururlar. Fotosistem tilakoid zarda boydan boya uzanır ve birleşmiş pigment molekülleri ile birlikte, birden fazla anten sisteminden oluşur. Bunların hepsi, pigment molekülleri ile birlikte, bir reaksiyon merkezini kuşatırlar. Anten sistemlerindeki pigment molekülleri paket halinde düzenlenmiştir. Bu düzenlenme sonucu soğurulan bir fotonun uyarılma enerjisi bir pigment molekülünden diğerine geçirilir (**Şekil 10.8**). Uyarılma enerjisi kısa dalga boylarını (yüksek enerjili) soğuran pigmentlerden uzun dalga boylarını (daha az enerjili) soğuran pigmentlere geçirilir. Böylece, uyarılma en uzun dalga boylarını soğuran pigment moleküllerinde sonlanır. Bu pigment molekülleri fotosistemin reaksiyon merkezinde yerleşmiş olup, fotosistem proteinleri ile özel birliktelikler oluşturur (bakınız Şekil 10.8). Anten pigmentlerinin reaksiyon merkezinde yer alan pigmentlere oranı çok yüksek olabilir (300:1'den fazla).




**10.8 Enerji Transferi ve Elektron Taşınımı** Bir fotonun enerjisi, floresans ile yok olmaksızın, bir pigment molekülünden diğerine aktarılabilir. Bir fotosistemde, enerji reaksiyon merkezindeki bir veya birden fazla pigment molekülü arasında aktarılır. Reaksiyon merkezindeki bir molekül yeterince uyarıldığında, uyarılmış elektronu bir elektron alıcısına verir.

Reaksiyon merkezi soğurulan ışık enerjisini kimyasal enerjiye dönüştürür. Reaksiyon merkezindeki bir pigment molekülü yeterli enerjiyi soğurur. Aslında bu molekül uyarılmış elektronlarını vererek (kimyasal olarak oksitlenir) pozitif olarak yüklenir. Bitkilerde, reaksiyon merkezi bir çift klorofil *a* molekülü içerir. Anten sistemleri çok sayıda klorofil *a* molekülü içerir. Fakat, bu klorofil *a* molekülleri antendeki proteinlerle etkileştiklerinden, reaksiyon merkezinde yer alan klorofil a molekülü çiftinin soğurduğundan daha kısa dalga boylu ışığı soğurur.

### Reaksiyon merkezindeki uyarılmış klorofiller elektron vericileri olarak iş görür

Klorofilin fotosentezde yaşamsal bir rolü vardır:

- Işık enerjisini soğurur ve onu uyarılmış elektronlara dönüştürür.
- Elektronları diğer moleküllere geçirerek, kimyasal değişiklikler başlatır.

Klorofilin birinci rolünden söz etmiştik; şimdi ikincisini görelim.

Fotosentez kimyasal enerjiyi elde eder. Bu amaçla, kararlı bir elektron alıcısını indirgemek için elektron vericileri (indirgeyici ajanlar) olarak reaksiyon merkezindeki uyarılmış klorofil molekülerini kullanır. Temel durumdaki klorofil (Chl ile gösterilir) indirgeyici bir ajan değildir, ancak uyarılmış klorofil (Chl*) iyi bir indirgeyici ajandır. Bunun nedeni, uyarılmış molekülün elektronlarından birinin çekirdekten çıkmış olmasıdır. Bu elektron yeni yerinde normal halinden daha gevşek tutulur ve bir redoks reaksiyonu ile bir elektron alıcısına geçirilebilir (oksitleyici bir ajan):

$$Chl^* + \text{alıcı} \rightarrow Chl^+ + \text{alıcı}^-$$

Dolayısıyla, bu, klorofilin ışığı soğurmasının ilk sonucudur: *reaksiyon merkezindeki bir klorofil (Chl*) bir redoks reaksiyonunda uyarılmış elektronlarını kaybederek Chl⁺'ye dönüşür* (çünkü bir negatif yükü vererek oksitlenir.)

### İndirgenme elektron taşınımına neden olur

Chl*'nin indirgediği elektron alıcısı, tilakoid zardaki elektron taşıma zincirinin ilk halkasıdır. Bu alıcı, *elektron taşınımı* olarak isimlendirilen bir süreçte yer alır. Enerji düzeyinin giderek düştüğü, indirgenme ve yükseltgenmenin gerçekleştiği bu taşıma serileri, mitokondrinin solunum zincirinde oluşana benzerlik gösterir (bakınız Kısım 9.3).

Bu serilerin son alıcısı $NADP^+$ (nikotinamid adenin dinükleotid)'tir. $NADP^+$ bu sürecin sonunda indirgenir.

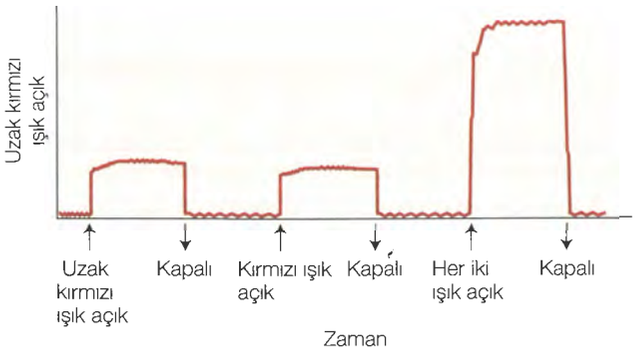
$$NADP^+ + H^+ + 2e^- \rightarrow NADPH$$

Enerjice zengin NADPH, indirgenmiş, kararlı bir koenzimdir.

Fotosentezde iki farklı elektron taşıma sistemi vardır:

- **Devirsel olmayan elektron taşınmasında** NADPH ve ATP üretilir. Esasen, klorofil uyarılmış elektronu kaybeder" ve taşınım işlemi indirgenmiş bir koenzim ile son bulur.
- **Devirsel elektron taşınmasında** yalnızca ATP üretilir. Aslında, taşınım işlemi klorofile geri dönen uyarılmış bir elektron ile son bulur. Bu sırada elektron içerdiği enerjiyi ATP yapımında kullanılmak üzere verir.

ADP ve Pi'den ATP'nin nasıl oluştuğunu incelemeden önce, bu iki sistemi inceleyeceğiz.




**10.9 İki Fotosistem** Klorofil ve fotosentezin absorbsiyon ve etkin spektrumu, fotosentez hızının kırmızı ışıkta arttığını göstermiştir. Robert Emerson birlikte etkiyi incelemek için alg hücrelerinin üstüne ayrı ayrı ve birlikte kırmızı (660 nm) ve uzak kırmızı (> 700 nm) ışık uygulamıştır.

## Devirsel olmayan elektron taşınımı sonucunda ATP ve NADPH üretilir

Devirsel olmayan elektron taşınımında, ışık enerjisi $O_2$, $H^+$ ve elektronları oluşturmak üzere suyun oksitlenmesinde kullanılır. Bu, sayısal anlamda aşağıda verilmiştir:

$$H_2O \rightarrow 2H^+ + 1/2O_2 + 2e^-$$

Yukarıda, fotosentezde kilit özelikteki bir reaksiyonun oluştuğunu görmüştük. Bu reaksiyon, ışığı soğurarak uyarılmış olan klorofilin uyarılmış elektronlarını verip, oksitlendiğinde oluşur:

$$Chl^* \rightarrow Chl^+ + e^-$$

Bir elektronu eksik olduğundan, $Chl^+$ çok karasızdır; kaybettiği elektronu yenilemek için diğer bir molekülden bir elektron "alma" eğilimi çok yüksektir.

$$Chl^+ + e^- \rightarrow Chl$$

Dolayısıyla, kimyasal anlamda, $Chl^+$ kuvvetli bir oksitleyici ajandır. Yenilenen elektronlar H-O-H bağlarının parçalanması sonucu sudan gelir.

$$H_2O \rightarrow 1/2O_2 + 2H^+ + 2e^-$$

$$2e + 2Chl^+ \rightarrow 2Chl$$

$$\text{Toplam: } 2\,Chl^* + H_2O \rightarrow 2\,Chl + 2H^+ + 1/2\,O_2$$

Bu tanımlamanın, fotosentezde açığa çıkan $O_2$'nin sudan kökenlendiğini bulan Ruben ve Kamen'inkinden daha kesin bir tanımlama olduğuna dikkat ediniz (bakınız Şekil 10.2).

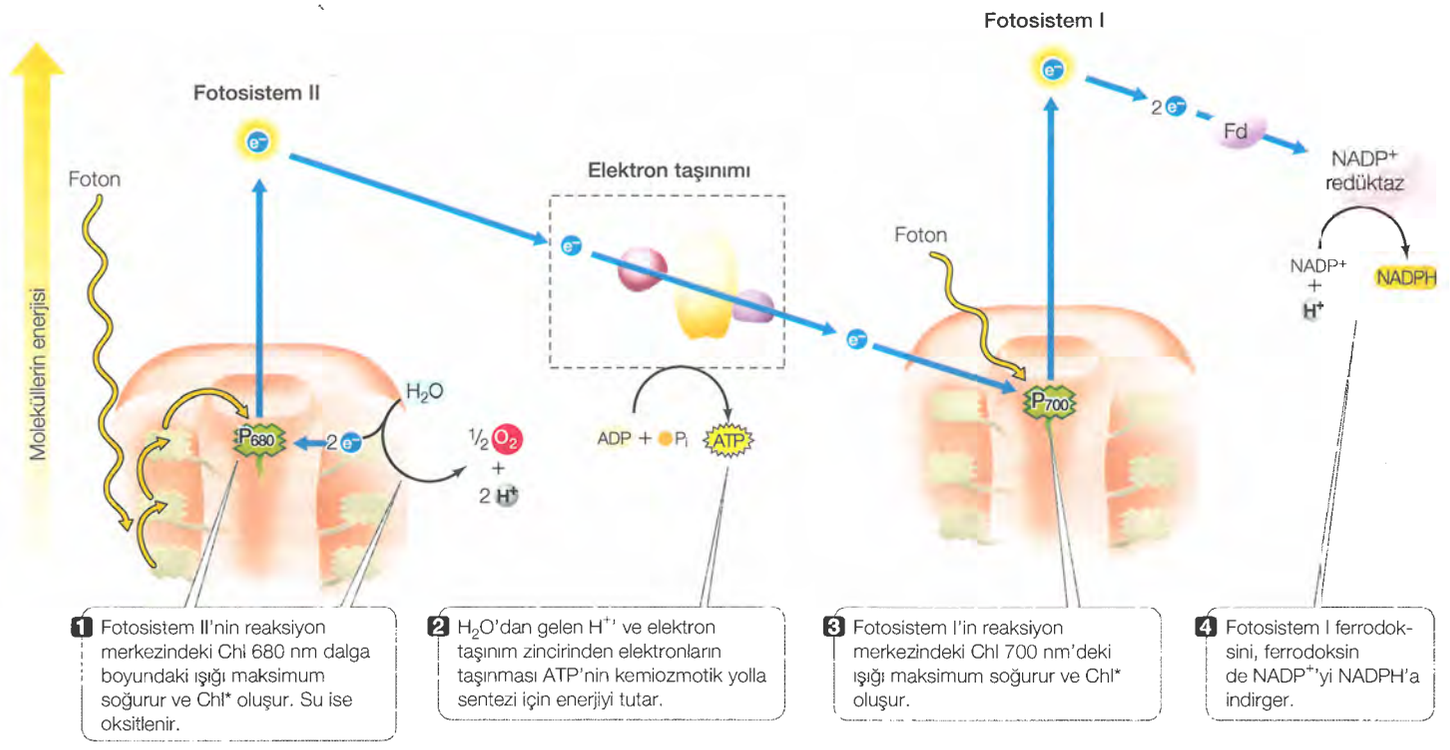
Elektronlar klorofilden $NADP^+$'ye tilakoid zarda yer alan bir elektron taşıma zincirinden geçirilir. Bu redoks reaksiyonları egzergonik olup, serbest kalan enerjinin bir kısmı sonuçta *kemizomoz* ile ATP yapımında kullanılır (bakınız s. 180).

**İKİ FOTOSİSTEM GEREKLİDİR** Devirsel olmayan elektron taşınımı tilakoid zarda yer alan iki farklı fotosistemin varlığını gerektirir. Bu iki fotosistemin varlığına ilişkin elimizde ne tür bir kanıt bulunmaktadır? 1957'de, Illinois Üniversitesi'nden Robert Emerson tatlı sularda yaşayan bir tekhücreli *Chlorella*'nın hücrelerini ışıklandırmıştır. Hem kırmızı ışık (680 nm dalga boylu) hem de uzak kırmızı ışık (700 nm), $O_2$ çıkışının ölçülmesiyle belirlenen fotosentez hızlarında orta derecede bir artışa neden olmuştur. Ancak iki ışık birlikte verildiğinde fotosentez hızı tek başına kırmızı ya da uzak kırmızının neden olduğundan çok daha fazla artmıştır. Gerçekten, fotosentez hızı ışığın toplamı etkisinden daha büyük bulunmuştur. Bu olay ışığın artırıcı etkisi olarak isimlendirilmiştir (**Şekil 10.9**). Birkaç yıl sonra, ışığın artırıcı etkisi *yalnızca bir değil, iki reaksiyon merkezinin* varlığına dayandırılmıştır. Bu iki reaksiyon merkezi fotosentez hızı artışında birlikte iş görür.

- **Fotosistem I** uyarılmış bir elektronu $NADP^+$'ye geçirerek onu NADPH'ye indirger.
- **Fotosistem II** ise, suyu oksitlemek için suyu kullanarak protonları ($H^+$) ve $O_2$'yi oluşturur.

Fotosistem I'in reaksiyon merkezi p700 olarak isimlendirilen bir çift klorofil *a* molekülü içerir. Çünkü bu klorofil a molekülü ışığı en iyi 700 nm dalga boyunda soğurur. Benzer şekilde, fotosistem II reaksiyon merkezindeki bir çift klorofil a molekülü ise p680 olarak isimlendirilir. Çünkü bu klorofiller ışığı maksimum 680 nm'de soğurur. Dolayısıyla, fotosistem II, fotosistem I'e göre, enerji düzeyi daha yüksek (yani daha kısa dalga boylu ışık) fotonlara gereksinim duyar. Devirsel olmayan elektron taşınımının gerçekleşebilmesi için her iki fotosistemin ışığı sürekli soğurması gerekir. Böylece, elektronları, özel elektron alıcıları tarafından yakalanabildikleri yörüngeden daha yüksek bir yörüngeye çıkarılırlar. Fotosistem I ve fotosistem II'nin etkileşerek birbirini tamamladıklarını gösteren model "Z şeması" olarak isimlendirilir. Çünkü enerji düzeyi giderek artan bir eksene yerleştirildiklerinde, elektronların izledikleri yol Z harfine benzer (**Şekil 10.10**).

**ELEKTRON TAŞINMASI: Z ŞEMASI** Elektronların sudan $NADP^+$'ye devirsel olmayan tanımını gösteren Z şeması modelinde, fotosistem II, fotosistem I'den önce gelir. Fotosistem II fotonları soğurduğunda, elektronlar P680'den birinci elektron alıcısına geçer ve $P_{680}{}^*$'i $P_{680}{}^+$ şeklinde oksitler. Daha sonra suyun oksitlenmesinden açığa çıkan bir elektron $P680^+$'e geçer ve onu bir kez daha $P_{680}$ şeklinde indirger. Dolayısıyla, P680 anten sistemlerindeki komşu klorofil moleküllerinden daha fazla enerji alabilir. Fotosistem II'den gelen elektronlar bir dizi reaksiyon dizisinden geçer. Bunlardan biri protonların tilakoid zarlardan geçerek stromadan (tilakoidlerin dışındaki matriks) lümene taşınmasından doğrudan sorumludur (bakınız Şekil 10.12). Bu protonların yanında, suyun ayrışmasından gelen protonlar tilakoid lümende birikirler. Ayrıca, başka, stromadaki protonlar




**10.10 Devirsel Olmayan Elektron Taşınmasında İki Fotosistem Kullanılır** Fotosistem I ve II'nin reaksiyon merkezlerindeki klorofil molekülleri tarafından ışık enerjisinin soğurulması, klorofil moleküllerinin, içerdikleri elektronlarını bir dizi redoks reaksiyonuna geçirmesini sağlar. "Z şeması" elektronların iki fotosistemden geçtikleri yolu (mavi oklar) göstermektedir. Bu şemada dikey konumlar elektron taşıma sisteminde moleküllerin enerji düzeylerini temsil etmektedir.

$NADP^+$'nin indirgenmesinde kullanılırlar. Bu reaksiyonlar, birlikte, tilakoid zarın iki yanında bir proton gradiyenti oluştururlar. Bu gradiyent ATP'nin üretilmesi için enerji sağlar.

Fotosistem I'de, reaksiyon merkezindeki $P_{700}$ $P_{700}$* şeklinde uyarılır. Bu uyarılma ferrodoksin (Fd) olarak isimlendirilen bir elektron taşıyıcısının indirgenmesine ve $P_{700}$+'ün oluşmasına neden olur. $P_{700}^+$ fotosistem II'den elektron taşıma sistemi aracılığıyla gelen elektronları alarak yeniden indirgenir. Fotosistem II tarafından üretilen elektronların rolünü öğrendikten sonra, şimdi "fotosistem I'den Fd'ye aktarılan elektronların ne tür bir rol oynadığı?" sorusunu sorabiliriz. Bu elektronlar devirsel olmayan elektron taşınımının son evresinde kullanılırlar. Bu evrede iki elektron ve bir proton bir molekül $NADP^+$'nin NADPH'ye indirgenmesinde kullanılır.

Özet olarak;

- Devirsel olmayan elektron taşınımında elektronlar sudan alınır ve NDPH'a aktarılır. Bu süreçte fotosistem I ve II tarafından soğurulan ışık kullanılarak, sonuçta ATP sentezlenir.
- Devirsel olmayan elektron taşınımında NADPH, ATP ve $O_2$ üretilir.

### Devirsel elektron taşınmasında ATP üretilir, NADPH ise üretilmez

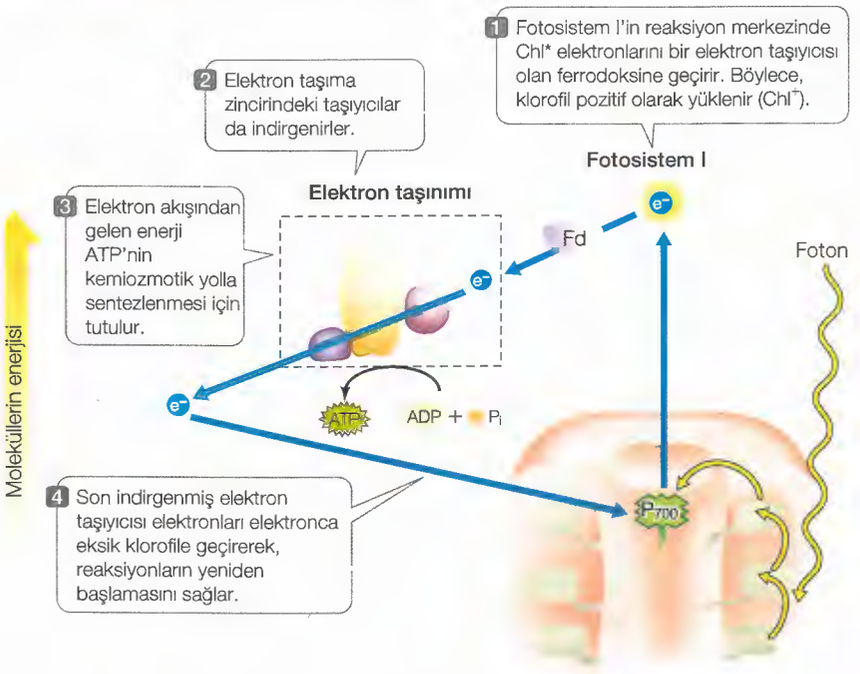
Devirsel olmayan elektron taşınımı ATP ve NADPH üretilmesini sağlar. Bununla birlikte, göreceğimiz gibi, fotosentezin ışığa bağımlı reaksiyonlarında, $NADPH+H^+$'a' a göre, ATP 'ye daha fazla gereksinim duyulur. Yalnızca devirsel olmayan yol çalışmış olsaydı, yeterli ATP üretilmesi mümkün olmayabilirdi. **Devirsel elektron taşınımı** bu dengesizliği giderir. Yalnızca ATP'nin üretildiği bu yol *devirsel* olarak isimlendirilir. Çünkü döngünün başında uyarılmış bir klorofil molekülünden ayrılan bir elektron reaksiyonların sonunda aynı klorofil molekülüne geri döner (**Şekil 10.11**).

Devirsel elektron taşınımı fotosistem I'de başlar ve onda biter. Reaksiyon merkezindeki bir $P_{700}$ klorofil molekülü bir foton soğurunca uyarılmış $P_{700}$* oluşur. Uyarılmış elektron $P_{700}$*'den primer alıcıya, daha sonra oksitlenmiş ferrodoksin ($Fd_{ox}$)'e geçer. Böylece, oksitlenmiş ferrodoksin indirgenir ($Fd_{red}$). $Fd_{red}$ aldığı elektronu diğer bir oksitleyici ajan olan plastokinona (PQ, küçük bir organik molekül) geçirir. Bunun sonucunda iki adet $H^+$ stromadan tilakoid lümene geçer. Elektron, elektron taşınımı sistemi aracılığıyla indirgenmiş PQ'den $P700^+$'e geri dönerek döngüsünü tamamlar. Böylece $P_{700}^+$'ü, yüksüz formuna, yani $P_{700}$'e dönüştürür. Bu elektron taşınımı plastosiyanin ve mitokondri solunum zincirindekilere benzeyen sitokromlar tarafından gerçekleştirilir.

$P_{700}$'den ayrılan elektron, elektron taşınım zincirindeki gezintisini tamamladıktan sonra, $P700^+$'ü indirgemek için geri gelinceye kadar, soğurulması fotondaki bütün enerji serbest kalır. Serbest kalan bu enerji bir proton gradiyenti şeklinde depolanır. Bu proton gradiyenti ATP üretiminde kullanılır.

### Kemiozmoz, fotofosforilasyonda üretilen ATP'nin kaynağıdır

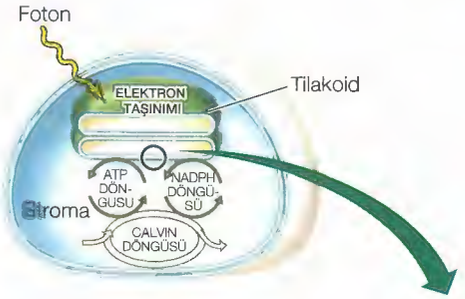
Bölüm 9'da mitokondride ATP'nin kemiozmotik mekanizma ile nasıl oluştuğu anlatılmıştı. **Fotofosforilasyon** olarak isimlendirilen benzer bir mekanizma kloroplastta da görülür. Kloroplastta elektron taşınımı, protonların ($H^+$) tilakoid zardan




**10.11 Devirsel Elektron Taşınımında Işık Enerjisi ATP Yapımında Kullanılır** Devirsel elektron taşınımında ATP üretilir, NADPH ise üretilmez.

taşınımı ile aynı anda gerçekleşir. Sonuçta zarın iki yanında bir proton gardiyenti oluşur (Şekil 10.12).

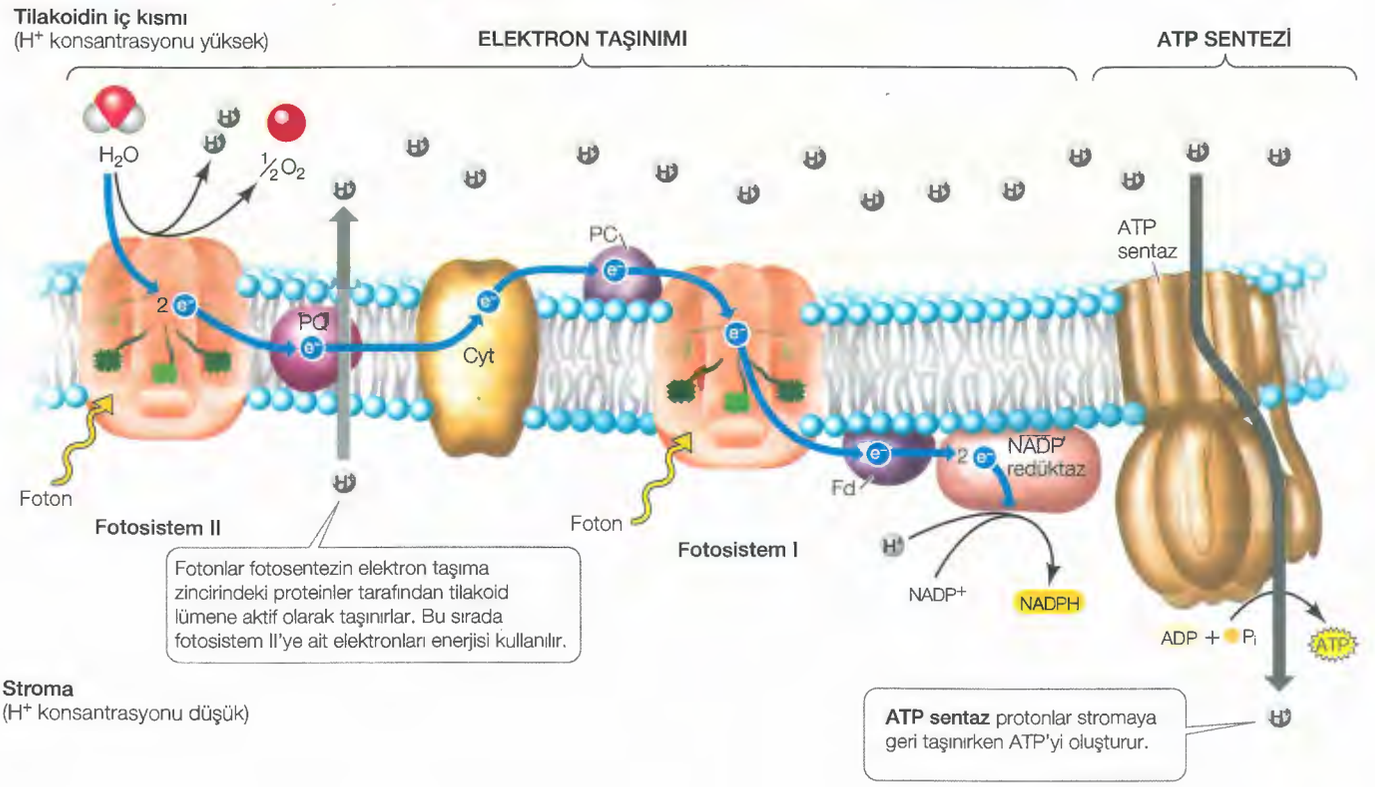
Tilakoid zardaki elektron taşıyıcıları protonların stromadan tilakoid lümene aktif olarak pompalanmasını sağlayacak şekilde konumlanmıştır. Dolayısıyla, lümen stromaya göre asidikleşir. Bunun sonucunda, çift lipid tabakanın $H^+$'e geçirimsiz olan tilakoid zarın iki yanında bir elektrokimyasal gradiyent oluşur. Suyun oksitlenmesi ve $NADP^+$'nin indirgenmesi de bu gradiyente katkı yapar. Oluşan gradiyent, protonların tilakoid zardaki özel protein kanallarından tilakoid lümenin dışına, geriye taşınmasını sağlar. Enzim yapısında olan bu kanallar –ATP sentaz (bakınız Şekil 9.9)– mitokondride yaptıkları gibi, protonların taşınımı sırasında ATP oluştururlar. Gerçekten, kloroplasttaki ATP sentaz ile insan mitokondrisindeki ATP sentaz yaklaşık %60 benzerlik gösterir- bitkiler ve




**10.12 Kloroplasttan Kemiozmotik Olarak ATP Sentezler** Bu şekil, benzer süreci mitokondride gösteren Şekil 9.9 ile karşılaştırınız.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 10.2 • Fotofosforilasyon



hayvanların bir milyardan daha uzun bir süre önce ortak ataya sahip olduğu düşünüldüğünde, bu büyük bir benzerlik olup, yaşamın evrimsel bütünlük gösterdiğinin bir kanıtıdır.

İki enzimin mekanizmaları birbirine benzemekle birlikte, iki enzim farklı yerleşmiştir. Kloroplastlarda, protonlar ATP sentazın içinden tilakoid lümenin dışına stromaya (ATP'nin sentezlendiği), mitokondride ise protonlar sitozolün dışına, yani mitokondrinin matriksine akarlar.

## 10.2 ÖZET

**Pigmentler fotonları soğurunca ışık enerjisi kimyasal enerjiye dönüşür. Işık enerjisi kloroplast tilakoid zarlarında çeşitli proteinlerle bağlantılı redoks reaksiyonlarının sürmesinde kullanılır.**

- Klorofil ışık enerjisini nasıl soğurur ve aktarır? **Bakınız ss. 194-195 ve Şekil 10.8**
- Fotosistem II'de elektronlar nasıl üretilirler ve fotosistem I'e nasıl akarlar? **Bakınız ss. 196-197 ve Şekil 10.10**
- Fotosistem I'deki, devirsel elektron taşıma zinciri ATP üretimini nasıl sağlar? **Bakınız s. 197 ve Şekil 10.11**

Işık enerjisinin kloroplastların stromasında ATP ve NADPH'ın sentezini nasıl sağladığını görmüş olduk. Şimdi fotosentezin ışıktan bağımsız reaksiyonlarına dönebiliriz. Bu reaksiyonlarda $CO_2$'den karbonhidratların oluşturulması için ATP ve NADPH kullanılır.

# 10.3 Kimyasal Enerji Karbonhidratların Sentezlenmesinde Nasıl Kullanılır?

$CO_2$ fiksasyonu ile ilgili reaksiyonları katalizleyen enzimlerin çoğu, bu reaksiyonların gerçekleştiği kloroplastın stromasında çözünürler. Bu enzimler $CO_2$'yi karbonhidratlara indirgemek için ATP enerjisini ve NADPH'ı kullanırlar. Bu nedenle, bazı istisnalar dışında, $CO_2$ yalnızca ATP ve NADPH'ın üretildiği ışıklı koşullarda fikse edilir.

### Radyoizotop etiketleme deneyleri Calvin döngüsündeki basamakların aydınlatılmasını sağlamıştır

Bilim insanları $CO_2$'nin karbonunu karbonhidratlarda sonlandıran reaksiyonları aydınlatmak için $CO_2$'i işaretlemeyi başarmışlardır. Böylece, fotosentez sırasında $CO_2$'den oluşan bileşikleri izole ederek tanımlayabilmişlerdir. Melvin Calvin, Andrew Benson ve arkadaşları 1950'lerde, radyoaktif etiketli $CO_2$'yi kullanmışlardır. Bu etiketli $CO_2$'in bazı karbon atomları normal $^{12}C$ değil, $^{14}C$ radyoizotop idi. Her ne kadar, $^{14}C$ radyasyon yaysa da, kimyasal olarak radyoaktif olmayan $^{12}C$'ninki ile büyük ölçüde aynı davranır.

Calvin ve arkadaşları, tek hücreli yeşil alg olan *Chlorella* 'yı değişen sürelerde $^{14}CO_2$'ye maruz bırakmışlardır. Daha sonra hızla hücreleri öldürerek ve organik bileşikleri elde etmişlerdir. Farklı bileşikleri kağıt kromotografisi kullanarak birbirinden ayırmışlar ve kromatografi kağıdı X ışını filmine maruz

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 10.13 $CO_2$'nin İzlediği Yolun Takip Edilmesi

Fotosentez sırasında $CO_2$ karbonhidratların yapısına hangi yolla katılmaktadır? $CO_2$'nin karbonu ile kovalent bağ oluşturan ilk kararlı bağ hangisidir? Kısa bir süre $^{14}CO_2$ verilmesi ile $CO_2$'den oluşan ilk bileşik tanımlanabilir.

**HİPOTEZ** **$CO_2$ fiksasyonunun ilk ürünü 3-karbonlu bir moleküldür.**

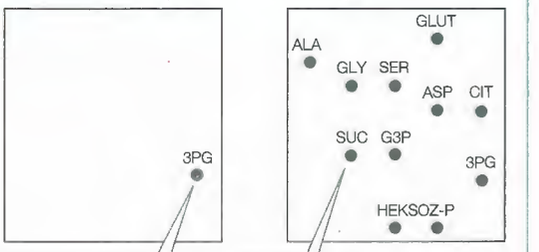
**YÖNTEM**







**BULGULAR**




**SONUÇ** **$CO_2$ fiksasyonunun ilk ürünü 3PG'dir. $CO_2$'deki karbon daha sonra pekçok molekülde ortaya çıkar.**

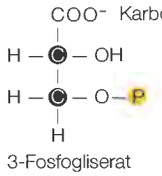
Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 10.3 • $CO_2$ Metabolik Yolunu İzleme

bırakmışlardır (**Şekil 10.13**). Film yıkanınca, koyu noktalar kağıt üzerinde $^{14}C$'yi içeren bileşiklerin yerlerini göstermiştir.

Calvin ve arkadaşları $CO_2$ fiksasyon yolundaki ilk bileşiği bulmak için, algleri giderek daha kısa sürelerde $^{14}CO_2$'ye maruz bırakmışlardır. 3 saniyelik bir uygulama sonunda yalnızca bir bileşik işaretlenmiştir- 3-fosfogliserat (3PG) ($^{14}C$ kırmızı gösterilmiştir) olarak isimlendirilen 3 karbonlu bir şekerli fosfat.



3-Fosfogliserat

Calvin ve arkadaşları, 3 saniyeden daha uzun süren ardışık uygulamalarda, $^{14}C$'nin, monosakkaritler ve amino asitler dahil, bir dizi bileşikten geçerken izledikleri yolu bulabilmişlerdir. $^{14}C$'nin bir döngü şeklinde taşındığı gösterilmiştir. Bu döngünün başında, $CO_2$ büyük bir beş karbonlu alıcı (akseptör) moleküle kovalent olarak bağlanmıştır. Bu bileşik daha sonra iki adet üç karbonlu moleküle ayrışmıştır. Döngü tekrarlandıkça bir karbonhidrat üretilmekte ve başlangıçtaki alıcı yenilenmektedir. Bu döngü, **Calvin döngüsü** olarak isimlendirilmiştir.

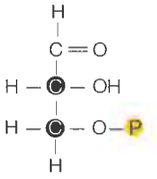
Calvin döngüsünün başlangıç reaksiyonunda 1-karbonlu $CO_2$ 5-karbonlu bileşik olan ribuloz 1,5-bisfosfat (RuBP) ile birleşir. $CO_2$'nin RuBP'ye katılmasıyla altı karbonlu bir ara bileşik oluşur. Bu altı karbonlu ara bileşik hızla parçalanarak iki molekül 3PG molekülünü oluşturur (**Şekil 10.14**). Altı karbonlu bileşik çok hızlı parçalandığından, Calvin bu bileşikteki radyoaktivite işaretini (etiketi) gözleyememiştir. Fakat bu bileşiğin oluşmasını sağlayan **ribuloz bifosfat karboksilaz/oksijenaz** (**rubisco**) **enzimi** dünyada en bol bulunan proteindir! Rubisco, bir bitkideki her bir yapraktaki proteinlerin yaklaşık yüzde 50'sini oluşturur.

## Calvin döngüsü üç farklı süreçten oluşur

Calvin döngüsünde $CO_2$'nin stromada karbonhidrata indirgenmesinde ışıkta üretilen ATP ve NADPH kullanılır. Bütün biyokimyasal yollarda olduğu gibi her bir reaksiyon özel bir enzim tarafından katalizlenir. Döngü birbirinden ayrı üç süreçten oluşur (**Şekil 10.15**):

- $CO_2$'nin *fiksasyonu*. Görmüş olduğumuz gibi, bu reaksiyon rubisko tarafından katalizlenir ve ilk kararlı ürün olarak 3PG oluşur.
- 3PG'nin gliseraldehit 3-fosfat (G3P)'oluşturmak üzere *indirgenmesi*. Bu reaksiyon dizileri bir fosforilasyon (ışık reaksiyonlarında üretilen ATP kullanılarak) ve bir indirgenmeyi (ışık reaksiyonlarında üretilen NADPH kullanılarak) içerir.
- $CO_2$'nin alıcısı olan RuBP'nin *rejenerasyonu (yenilenmesi)*. G3P'nin büyük bir bölümü ribulozmonofosfat (RuMP) olarak sonlanır. Bu bileşiğin RuBP'ye dönüştürülmesinde ATP kullanılır. Dolayısıyla, döngünün" her tekrarında, fikse edilen bir $CO_2$ ile $CO_2$ alıcısı yenilenir.

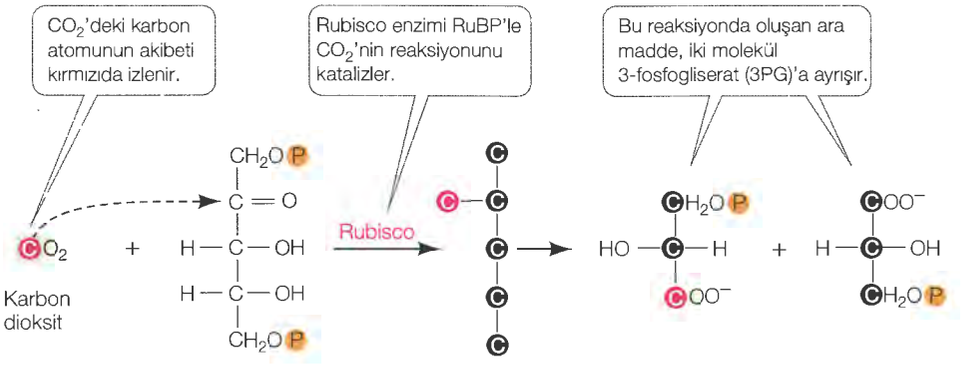
Bu döngünün ürünü **gliseraldehit 3-fosfat** (**G3P**)'tır. Bir 3 karbonlu şeker fosfatı olan G3P aynı zamanda trioz fosfat olarak da isimlendirilir:



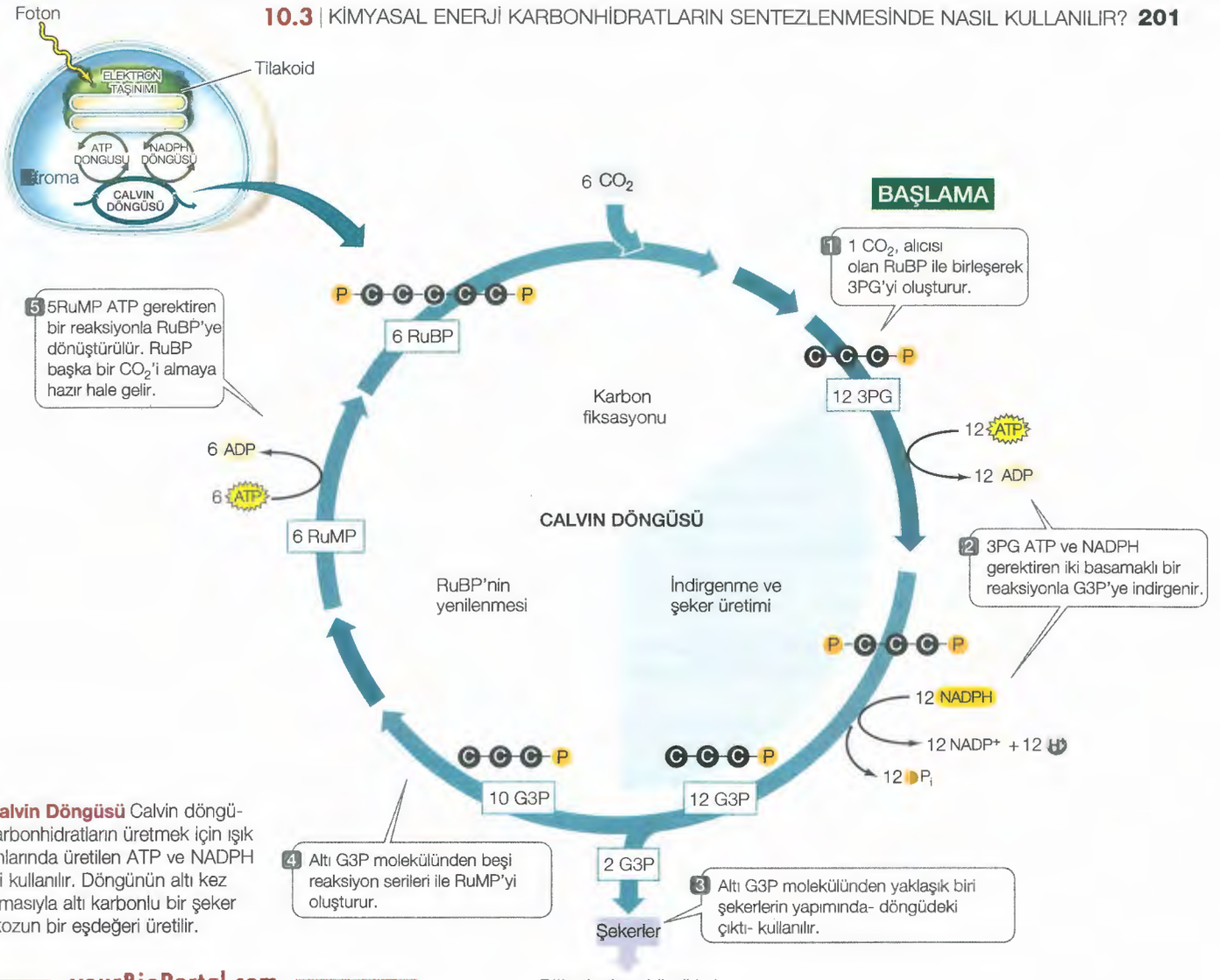
Gliseraldehit 3-fosfat (G3P)

Tipik bir yaprakta, altı G3P'nin beşi RuBP'nin yenilenmesini sağlar. Günün süresi ve bitkinin farklı kısımlarının gereksinimlerine göre geride kalan G3P'yi iki akibet bekler:

- Bir kısmı kloroplastın dışına, sitosole gönderilir. Sitosolde heksozlara (glukoz ve fruktoz) dönüştürülür. Bu moleküller fotosentez yapan hücrelere enerji sağlamak için glikoliz ve mitokondri solunumunda kullanılabilir (bakınız Bölüm 9) ya da bir disakkarit olan sakkaroza dönüştürülür. Sakkaroz, bitkide yaprağın dışındaki diğer organlara taşınır. Sakkaroz, taşındığı organlarda onu oluşturan monosakkaritlere dönüştürülür. Bu monosakkaritler enerji kaynağı ya da diğer moleküllerin yapı taşı olarak kullanılır.




**10.14 RuBP Karbon Dioksit Alıcısıdır** $CO_2$ 5-karbonlu bir bileşik olan RuBP'ye katılır. Oluşan 6-karbonlu bileşik ortasından hızla iki molekül 3PG'ye ayrışır.




**10.15 Calvin Döngüsü** Calvin döngüsünde karbonhidratların üretmek için ışık reaksiyonlarında üretilen ATP ve NADPH ile $CO_2$'yi kullanılır. Döngünün altı kez tekrarlanmasıyla altı karbonlu bir şeker olan glukozun bir eşdeğeri üretilir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ WEB Aktivitesi 10.1 • Calvin Döngüsü**

- Gün uzadıkça, glukoz kloroplastın içinde birikir ve bu glukoz birimleri bir polisakkarit olan nişastayı oluşturmak için birbirine bağlanır. Daha sonra birikmiş karbonhidrat gece boyunca çekilir. Böylece, fotosentez yapan dokular, fotosentez yapılmasa bile, bitkinin diğer kısımlarına sakkaroz göndermeye devam eder. Bunun yanında, nişasta kökler, yeraltı gövdeleri ve tohumlar gibi fotosentez yapmayan organlarda boldur. Nişasta bu organlarda bitki büyümesi dahil, hücresel aktiviteler için hazır bir enerji kaynağı oluşturur.

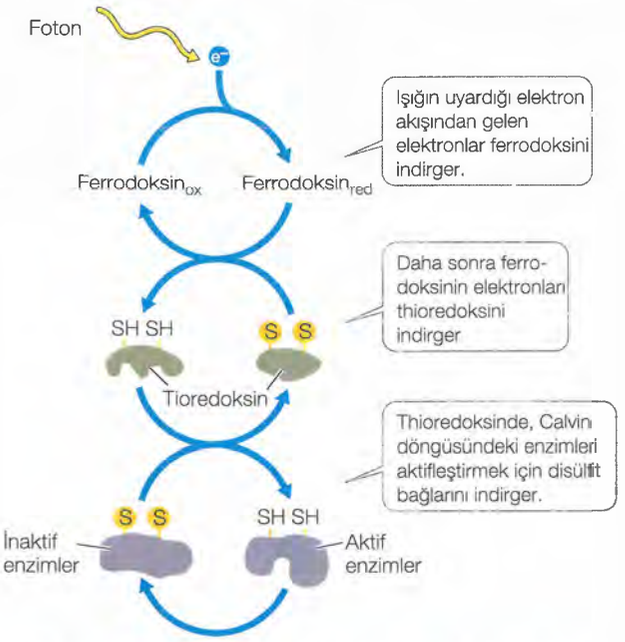
Fotosentezde üretilen karbonhidratlar bitki tarafından diğer bileşiklerin üretiminde kullanılır. Karbon molekülleri amino asitler, lipitler ve nükleik asitlerin yapı taşlarına – aslında bitkideki bütün organik moleküllere- katılır.

Calvin döngüsünün ürünleri bütün Dünya biyosferi için yaşamsal önemdedir. Döngü sırasında üretilen C–H kovalent bağları Dünya'da yaşayan canlıların büyük bir çoğunluğu için, gereken enerjinin neredeyse tamamını sağlar. **Ototroflar** olarak da isimlendirilen fotosentetik organizmalar ("kendi beslekler") bu enerjinin büyük bir kısmını glikoliz ve hücre solunumu sırasında açığa çıkararak, kendi büyüme, gelişim ve üremeleri için kullanırlar. Ancak bitkiler, diğer organizmalar için de enerji kaynaklarıdır. Bitkideki maddenin çoğu, sonuçta fotosentez yapamayan hayvanlar gibi **heterotroflar** ("diğerlerini yiyiciler") tarafından tüketilir. Heterotroflar hem hammadde hem de enerji için ototroflara bağımlıdırlar. Serbest enerji heterotrofların hücrelerinde glikoliz ve hücresel solunumla serbest bırakılır.

### Işık Calvin Döngüsünü Uyarır

Görmüş olduğumuz gibi, Calvin Döngüsünde NADPH ve ATP kullanılır. Bu iki madde ışık reaksiyonlarında üretilir. Diğer iki süreç, ışık reaksiyonları ile $CO_2$ fiksasyon yolunu birbirine bağlar. Her iki bağlantı dolaylı, ancak önemlidir:

- Stromada ışığın uyardığı pH değişimleri bazı Calvin döngüsü enzimlerini aktifleştirir. Stromadan tilakoid lümene proton pompalanması stromanın pH'sının 7'den 8'e çıkmasına ($H^+$ derişiminde on katlık bir artış) neden olur. Bu pH artışı rubiskoyu aktifleştirir.
- Işığın uyardığı elektron taşınımı, Calvin döngüsünde yer alan enzimlerin dördünde disülfit bağlarını indirgeyerek bu




**10.16 Fotokimyasal Reaksiyonlar Calvin Döngüsünü Uyarır** Işık reaksiyonlarının elektronları disülfit köprülerini indirgeyerek (koparark) $CO_2$ fiksasyonu enzimlerini aktifleştirir.

enzimleri aktifleştirir (**Şekil 10.16**). Ferrodoksin fotosistem I'de indirgendiğinde (bakınız Şekil 10.10), sahip olduğu bazı elektronları küçük ve çözünebilir bir proteine geçirir. Bu protein thioredoksin olarak isimlendirilir. Bu protein ise elektronları $CO_2$ fiksasyonnda iş gören dört enzime geçirir. Bu enzimlerin disülfit köprülerinde kükürtlerin indirgenmesi (bakınız Şekil 3.5) SH gruplarını oluşturur ve köprüleri kırar. Enzimlerin üç boyutlu yapılarında oluşan bu değişiklikler enzimleri aktifleştirir ve Calvin döngüsünü hızlandırır.

## 10.3 ÖZET

**Işık reaksiyonlarında üretilen ATP ve NADPH Calvin döngüsünde karbonhidratların sentezlenmesi için enerji sağlar. Bu döngüde $CO_2$ fikse edilir, $CO_2$ indirgenir ve daha sonraki fiksasyon için alıcı molekül, yani RuBP yeniden oluşturulur.**

- Fotosentezde ilk alıcı olarak RuBP'nin tanımlanmasını sağlayan deneyleri anlatınız. Bakınız ss. 199-200 ve Şekil 10.13
- Calvin döngüsünde yer alan üç süreç hangileridir? Bakınız ss. 200-201 ve Şekil 10.15
- Işık, Calvin döngüsünü hangi yolla uyarır? Bakınız ss. 201-202 ve Şekil 10.16

Yeşil bitkiler Calvin döngüsünü gerçekleştirmelerine karşın bazı bitkiler, bu döngüde bazı varyasyonlar ya da ışığa bağımlı reaksiyonlarda ek basamaklar geliştirmişlerdir. Bu varyasyonlar ve ilaveler bitkilerin belirli çevresel koşullara uyum göstermelerini ve yaşamlarını sürdürmelerini sağlamıştır. Bu çevresel koşulları ve bu koşulara uyum sağlamak için geliştirilen metabolik kısa devreleri inceleyelim.

# 10.4 Bitkiler Fotosentezdeki Yetersizliklere Nasıl Uyum Göstermişlerdir?

Rubisco, fotosentez sırasında $CO_2$ fikse etmesinin yanında $O_2$ ile de reaksiyona girebilir. Bunun sonucunda fotorespirasyon olarak isimlendirilen bir reaksiyon oluşur. Fotorespirasyon bazı bitkilerde toplam $CO_2$ fiksasyonunu azaltır. Bu süreci inceledikten sonra, bazı biyokimyasal yolları ve bitki anatomisinin rubiskonun sınırlandırıcı etkisini telafi edici özelliklerini inceleyeceğiz.

### Rubisko, $O_2$ veya $CO_2$ ile reaksiyonu katalizler

İsminden de anlaşılacağı gibi, rubisko bir **karboksilaz** olmasının yanında, aynı zamanda bir **oksijenazdır**- bir alıcı molekülün $CO_2$ yerine, $O_2$ ile birleşmesini sağlayabilir. Rubiskonun $CO_2$'ye olan ilgisi $O_2$'ye olan ilgisinden on kat daha fazladır. Bu, havadaki $CO_2$ derişimi $O_2$'ninkinden çok daha az olsa bile, dış ortam ile normal hava alışverişi yapan bir yaprağın iç kısmında, $CO_2$ fiksasyonuna avantaj sağlar. Ancak yaprakta $O_2$ derişimi yüksek olduğunda, $O_2$ rekabet eden bir engelleyici olarak iş görür ve RuBP $CO_2$'den çok, $O_2$ ile reaksiyona girer. Bu, karbonhidratlara dönüştürülen toplam $CO_2$ miktarını azaltır ve bitki büyümesini sınırlandırıcı bir rol oynayabilir.

$O_2$ RuBP ile birleşince, 2 karbonlu bir bileşik olan fosfoglikolat oluşur:

$$\text{RuBP} + O_2 \rightarrow \text{fosfoglikolat} + \text{3–fosfogliserat (3PG)}$$

Rubiskonun oksijenaz aktivitesi sonucunda oluşan 3PG Calvin döngüsüne girer, ancak fosfoglikolat girmez. Bitkiler fosfoglikolattaki karbonun kısmen geri kazanılmasını sağlayan bir metabolik yol geliştirmişlerdir. Fosfoglikolat glikolata hidrolize olur. Glikolat peroksizom olarak isimlendirilen zarla kuşatılmış organellere geçer (**Şekil 10.17**) ve burada bir dizi reaksiyon sonucunda bir amino asit olan glisine dönüştürülür:

$$\text{Glikolat} + O_2 \rightarrow \text{glisin}$$

Glisin daha sonra mitokondriye geçer. Mitokondride iki glisin molekülü bir dizi reaksiyonla başka bir amino asit olan serine dönüştürülür. Serin peroksizomlara geri döner ve gliserat (3-karbonlu bir molekül) ve $CO_2$'ye dönüştürülür.

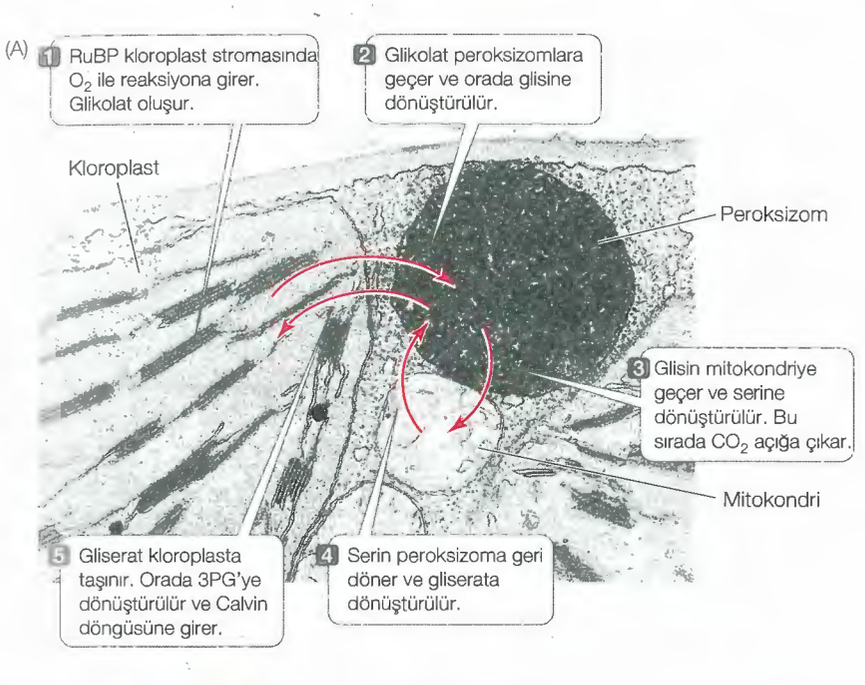
$$2 \text{ glisin} \rightarrow \rightarrow \text{gliserat} + CO_2$$

Gliserat, kloroplasta taşınır. Kloroplastta 3PG'yi oluşturmak için fosforlanır. 3PG Calvin döngüsüne girer. Dolayısıyla toplamda:

$$\text{Fosfoglikolat (4 karbon)} + O_2 \rightarrow \text{3PG (3 karbonlu)} + CO_2$$

Böylece, Calvin döngüsünde kullanılmak üzere, fosfoglikolattaki karbonların yüzde 75'i geri kazanılır. Başka bir deyişle, RuBP'nin, $CO_2$ yerine $O_2$ ile reaksiyona girmesi Calvin döngüsünde fikse edilen net karbonu yüzde 25 oranında azaltır. $O_2$ tüketilirken $CO_2$ açığa çıktığından, bu yol **fotorespirasyon** olarak isimlendirilir. Bu olay yalnızca ışıkta gerçekleşir (Calvin döngüsü ile ilgili, yukarıda değinilen aynı enzimin aktifleşmesine bağlı olarak).

Rubisko karboksilaz olarak etki göstermesinin yanında, neden oksijenaz olarak da iş görmektedir? Birkaç faktör etkilidir: aktif bölgelerin ilgisi, $CO_2$ ve $O_2$'nin derişimi ve sıcaklık.




**10.17 Fotorespirasyonda İş Gören Organeller** (A) Fotorespirasyon kloroplastlar, peroksizomlar ve mitokondrilerde oluşur. (B) Toplamda, fotorespirasyonda $O_2$ tüketilir ve $CO_2$ açığa çıkar.

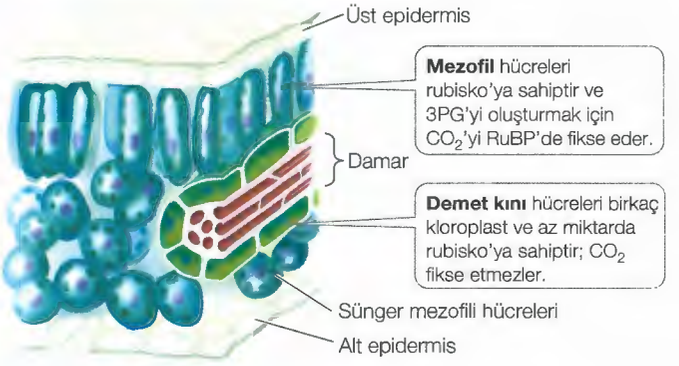
- Yukarıda belirtildiği gibi, rubiskonun $CO_2$'ye olan ilgisi $O_2$'ye olan ilgisinden on kata daha fazladır. Bu, $CO_2$ fiksasyonunu kolaylaştırır.
- Yaprakta, $CO_2$ ve $O_2$'nin göreli konsantrasyonları farklılık gösterir. $O_2$ göreli bol olduğunda, rubisko oksijenaz olarak iş görür ve fotorespirasyon yapılır. $CO_2$ baskın olduğunda ise rubisko $CO_2$'yi Calvin döngüsünde kullanılmak üzere fikse eder.
- Yüksek sıcaklıklarda fotorespirasyonun olasılığı artar. Sıcak ve kurak bir günde, yaprak yüzeyindeki **stoma** olarak isimlendirilen küçük porlar yapraktan evaporasyonla su çıkışını önlemek için kapanır (bakınız Şekil 10.1). Ancak bu, gazların yaprağa giriş ve çıkışını da önler. Fotosentez reaksiyonlarında $CO_2$ kullanıldıkça yapraktaki $CO_2$'nin konsantrasyonu düşer, $O_2$'nin konsantrasyonu ise artar. $CO_2$'nin $O_2$'ye oranı düştükçe, rubiskonun oksijenaz aktivitesi kolaylaşır ve fotorespirasyon oluşur.

## $C_3$ bitkileri fotorespirasyon yapar, $C_4$ bitkileri ise yapmaz

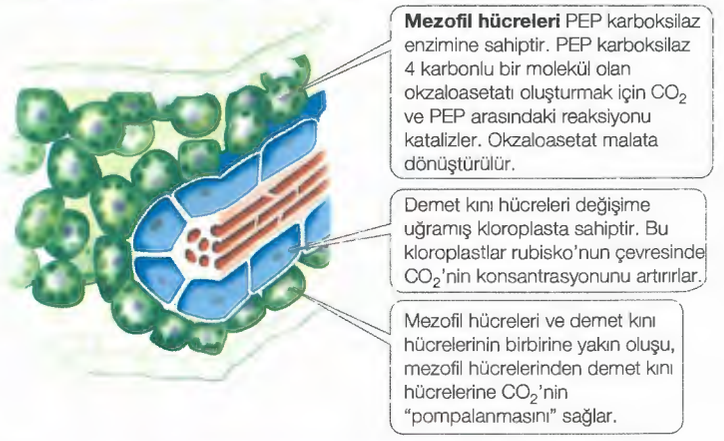
Bitkiler $CO_2$'i fikse etme yolları açısından farklılık gösterirler. $CO_2$ fiksasyonunun ilk ürününün 3-ya da 4- karbonlu olmasına bağlı olarak $C_3$ ve $C_4$ bitkileri olarak ikiye ayrılırlar. Güller, buğday ve çeltik gibi **$C_3$ bitkilerinde** ilk ürün 3 karbonlu bir molekül olan 3PG'dir -az önce Calvin döngünde sözünü ettiğimiz. Bu bitkilerde yaprağın başlıca yapısını oluşturan mezofil hücreleri rubisko içeren kloroplastlarla doludur (**Şekil 10.18A**). Bu yapraklar sıcak bir günde su kaybını önlemek için stomalarını kapatırlar ve bunun sonucunda rubisko karboksilaz kadar oksijenaz olarak ta iş görür ve fotorespirasyon oluşur.

Mısır, şekerkamışı ve tropik çimenleri içeren **$C_4$ bitkileri** ise $CO_2$ fiksasyonunun ilk ürünü olarak 4-karbonlu **okzaloasetat** üretir (**Şekil 10.18B**). Sıcak bir günde, bu bitkiler suyu korumak için stomalarını kısmen kapatırlar, ancak bu bitkilerde fotosentez hızı düşmediği gibi fotorespirasyon da oluşmaz. Öyleyse bu bitkileri farklı yapan nedir?

**(A) Bir $C_3$ yaprağında hücrelerin düzenlenişi**



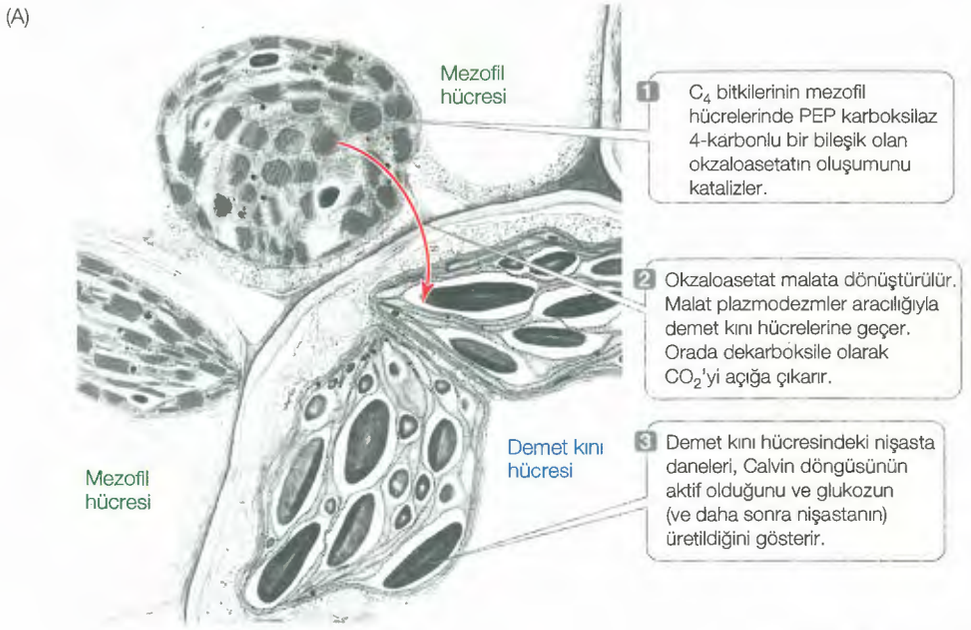

**(B) Bir $C_4$ yaprağında hücrelerin düzenlenişi**

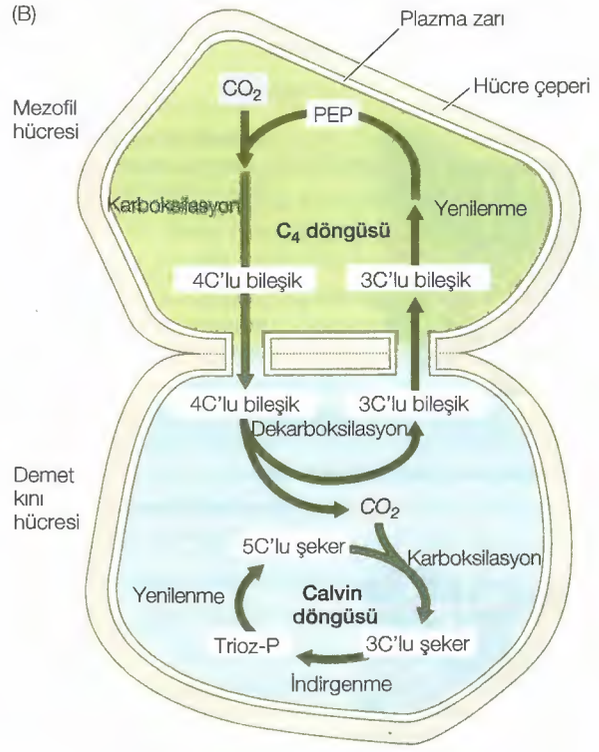



**10.18 $C_3$ ve $C_4$ Bitkilerinin Yaprak Anatomisi** Karbondioksit fiksasyonu $C_3$ bitkilerinin (A) ve $C_4$ bitkilerinin (B) farklı organelleri ve hücrelerinde fikse edilir. Mavi boyanmış hücreler rubisco'ya sahiptir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ WEB Aktivitesi 10.2 • $C_3$ ve $C_4$ Yaprak Anatomisi**




**10.19 $C_4$ Karbon Fiksasyonunun Anatomisi ve Biyokimyası** Karbondioksit başlangıçta mezofil hücrelerinde fikse edilir. Ancak demet kını hücrelerinde Calvin döngüsüne girer. (B) İki hücre tipi $CO_2$ özümlemesi için birbiriyle bağlantılı biyokimyasal yolu paylaşır.

$C_4$ bitkilerinde bildiğimiz Calvin döngüsü oluşur. Ancak ayrıca Calvin döngüsünden önce oluşan başka bir reaksiyon daha gerçekleştirirler. Bu reaksiyon ile $CO_2$'i fotorespirasyona bağlı karbon kaybı olmaksızın, fikse ederler. Bu ilk oluşan $CO_2$ fiksasyon basamağı $CO_2$ konsantrasyonu düşük, sıcaklık ise yüksek olduğunda bile iş görebilir. Bu nedenle, $C_4$ bitkileri $C_3$ bitkilerinde fotosentezi engelleyen koşullar altında etkili fotosentez yapabilir. $C_4$ bitkilerinde *$CO_2$ fiksasyonu yapabilen iki farklı enzim* bulunur. *Bu enzimler yaprağın farklı kısımlarında yerleşmiştir* (**Şekil 10.19**; ayrıca bakınız Şekil 10.18B). PEP karboksilaz olarak isimlendirilen birinci enzim yaprak yüzeyinin yakınında mezofil hücrelerinin sitosollerinde bulunur. PEP karboksilaz $CO_2$'i 3 karbonlu bir bileşik olan **fosfoenolpirüvatta** (**PEP**) fikse eder. Bu fiksasyon sonucunda 4 karbonlu okzaloasetat oluşur. PEP karboksilaz, rubiskoya göre, okzaloasetatın oluşturulmasında iki avantaja sahiptir:

- PEP karboksilaz oksijenaz aktivitesi göstermez.
- $CO_2$ çok düşük düzeylerde olsa bile onu fikse edebilir.

Dolayısıyla, PEP karboksilaz stomaların kısmen kapalı ve $O_2$'nin oranının $CO_2$'den yüksek olduğu sıcak bir günde bile $CO_2$ fikse etmeyi sürdürür.

Okzaloasetat malata dönüştürülür. Malat mezofil hücrelerinden çıkarak yaprağın iç kısmında bulunan **demet kını hücrelerine** girer (bakınız Şekil 10.18B). (Bazı $C_4$ bitkileri okzaloasetatı malat yerine aspartata dönüştürür, ancak biz yalnızca burada malat yolunu tartışacağız.) Demet kını hücreleri değişime uğramış kloroplastlara sahiptir. Bu kloroplastların şekli rubiskonun çevresinde $CO_2$ konsantrasyonunu artırmaya uygundur. Demet kını hücrelerinde, 4 karbonlu malat bir karbonunu kaybederek (dekarboksile olur), $CO_2$ ve pirüvatı oluşturur. Daha sonra pirüvat mezofil hücrelerine geri döner. Böylece, mezofil hücrelerinde 3 karbonlu alıcı bileşik olan PEP yeniden üretilir. Bu işlem için ATP harcanır. Dolayısıyla yaprakta PEP'in rolü havanın $CO_2$'ini bağlamaktır. Bağlanan $CO_2$ daha sonra demet kını hücrelerindeki rubiskoya gönderilir. Bu işlem rubiskonun çevresindeki $CO_2$ konsantrasyonunu "artırır". Bunun sonucunda, rubisko bir karboksilaz olarak iş görür ve Calvin döngüsü başlar.

$C_3$ bitkileri, $C_4$ bitkilerine göre, bir avantaja sahiptir. $C_3$ bitkileri rubiskonun çevresinde $CO_2$ konsantrasyonunu "artırmak" için fazladan ATP harcamazlar. Ancak bu avantaj sıcak mevsimler ve iklimler gibi fotorespirasyonu uygun hale getiren koşullar altında ortadan kalkmaya başlar. Bu koşullar altında $C_4$ bitkileri avantajlıdır. Örneğin, Kentucky çimeni bir $C_3$ bitkisidir. Bu bitki Nisan ve Mayıs'ta çimenliklerde yaşar. Ancak yaz sıcağında iyi büyüyemez ve bu bitkinin yerini bir $C_4$ bitkisi olan bermuda çimi alır. Küresel ölçekte kültür bitkileri için de aynısı geçerlidir: Soya fasülyesi, buğday ve arpa gibi $C_3$ bitkileri insan besin üretimi için ılıman iklimlere uyum sağlamıştır. Buna karşın, mısır ve şeker kamışı gibi $C_4$ bitkileri tropiklerden kökenlenmiş olup orada yetiştirilir.

**$CO_2$ FİKSASYON YOLLARININ EVRİMİ** $C_3$ bitkileri $C_4$ bitkilerinden kesinlikle daha eskidir. $C_3$ fotosentezinin 3.5 milyar yıl önce oluşmaya başladığı görünmesine karşın, $C_4$ bitkileri yaklaşık 12 milyon önce ortaya çıkmışlardır. Dünyada 100 milyon yıl önce dinazorlar baskın iken, atmosferdeki $CO_2$ derişiminin şimdikinin dört katı olduğu bulunmuştur. Daha sonra $CO_2$ derişimi düştükçe daha etkili olan $C_4$ bitkileri, $C_3$ bitkilerinden daha avantajlı hale gelmişlerdir.

## TABLO 10.1

### $C_3$, $C_4$ ve CAM Bitkilerinde Fotosentezin Karşılaştırılması

| | $C_3$ BİTKİLERİ | $C_4$ BİTKİLERİ | CAM BİTKİLERİ |
|---|---|---|---|
| Kullanılan Calvin döngüsü? | Evet | Evet | Evet |
| Primer $CO_2$ alıcısı | RuBP | PEP | PEP |
| $CO_2$-fikse eden enzim | Rubisko | PEP karboksilaz | PEP karboksilaz |
| $CO_2$ fiksasyonunun ilk ürünü | 3PG (3-karbon) | Okzaloasetat (4-karbonlu) | Okzalo asetat (4-karbon) |
| Karboksilazın $CO_2$'ye ilgisi | Orta derece | Yüksek | Yüksek |
| Yapraktaki fotosentetik hücreler | Mezofil | Mezofil ve demet kını | Büyük vakuollu mezofil |
| Fotorespirasyon | Şiddetli | En az | En az |

Bu bölümün açılış makalesinde açıkladığımız gibi, $CO_2$ konsantrasyonu son 200 yıldır artmaktadır. Mevcut $CO_2$ düzeyleri rubiskonun maksimum $CO_2$ fikse etmesi için yeterli yetersizdir. Bu durum $C_3$ bitkilerinin büyüme hızlarını azaltmaktadır. Sıcak koşular, $C_4$ bitkilerine yarar sağlamaktadır. Fakat eğer atmosferdeki $CO_2$ düzeyleri artmaya devam edersе, bunun tersi oluşacak ve $C_3$ bitkileri göreli bir avantaj sağlayacaktır. Çeltik ve buğday gibi kültür bitkilerinin büyüme hızlarının artması gerekir. İnsan kökenli $CO_2$ artışının diğer etkilerinin (küresel ısınma gibi) Dünya ekosistemini değiştireceği göz önüne alındığında, bu, besine dönüşebilir ya da dönüşmeyebilir.

### CAM bitkileri aynı zamanda PEP karboksilazı da kullanırlar

$C_4$ bitkilerinin yanı sıra diğer bazı bitkiler de $CO_2$'i fikse etmek ve biriktirmek için PEP karboksilazı kullanırlar. Crassulaceae üyelerinin su depolayan bazı bitkileri (sukkulentler olarak isimlendirilir), pekçok kaktüs, ananaslar ve diğer bazı çiçekli bitkiler bu bitkilerdendir. $CO_2$ metabolizması ilk kez bu bitkilerde bulunduğundan, **crassulacean asit metabolizması** ya da **CAM** olarak isimlendirilirler. CAM $C_4$ metabolizmasına çok benzer. Bu yolda $CO_2$ ilk olarak dört karbonlu bir bileşik şeklinde fikse edilir. Fakat CAM bitkilerinde $CO_2$'ın ilk fiksasyonu ve Calvin döngüsü birbirinden mekandan çok, zamansal olarak stomalar ayrılmıştır.

- Stomalar serin olan ve bu nedenle su kaybının en aza indiği geceleri açılır. $CO_2$ mezofil hücrelerinde fikse edilerek 4 karbonlu bir bileşik olan okzaloasetat oluşur. Okzaloasetat malata dönüştürülerek kofulda biriktirilir.
- Gündüzleri, stomalar su kaybını azaltmak için kapanınca, depolanmış malat kloroplastlara gönderilir. Malat kloroplastlarda dekarboksile oluşur. Oluşan $CO_2$ Calvin döngüsüne verilir. Bu sırada ışık reaksiyonları da ATP ve NADPH sağlar.

CAM, bitkilere gündüzleri stomalarını kapatabilme avantajı sağlar. Bölüm 35'te öğreneceğinizi gibi, bitkiler kökleriyle aldıkları suyun büyük bir bölümünü yapraklarından evaporasyonla (transpirasyon) kaybederler. Kurak iklimlerde kapanan stomalar suyun korunması ve yaşamlarını sürdürmeleri için kilit özelliktedir.

Tablo 10.1'de $C_3$, $C_4$ ve CAM bitkilerinin fotosentezleri karşılaştırılmıştır.

## 10.4 ÖZET

**Rubisko iki adet 3PG oluşturmak için RuBP'nin karboksilasyonu, bir 3PG ve bir fosfoglikolat oluşturmak için ise oksijenasyonunu katalizler. Rubiskonun oksijenaz rolünü oynaması net $CO_2$ fiksasyonunu azaltır. $C_4$ fotosentezi ve CAM, yaprağı içinde $CO_2$'yi sınırlandıran çevresel koşullara bitkilerin uyum göstermelerini sağlar.**

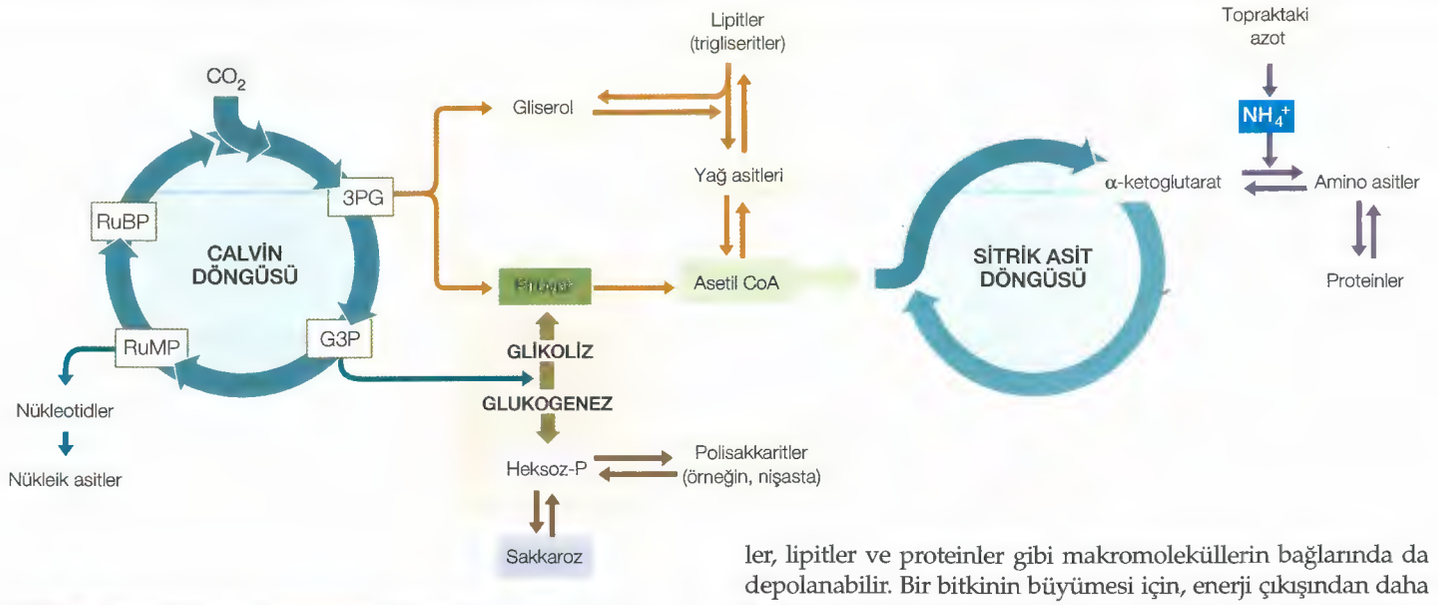
- Fotorespirasyonun, Calvin döngüsünde uzaklaştırılan karbonun bir kısmını nasıl yenilediğini açıklayınız. Bakınız ss. 202-203 ve Şekil 10.17
- $C_4$ bitkileri $CO_2$ derişiminin rubiskonun çevresinde yüksek kalmasını nasıl sağlar ve bunu niçin yapar? Bakınız ss. 203-204 ve Şekil 10.19
- CAM bitkilerinde $CO_2$ fiksasyonu yolu nasıl çalışır? Bakınız s. 205

Fotosentezde karbonhidratların nasıl üretildiğini öğrenmiş bulunuyoruz. Şimdi fotosentezin yollarının diğer metabolik yollarla nasıl bağlantılı olduklarını görelim.

## 10.5 Fotosentez Diğer Yollarla Nasıl Etkileşir?

Yeşil bitkiler ototrof olup, basit başlangıç maddelerinden gereksinim duydukları bütün molekülleri sentezleyebilirler: $CO_2$, $H_2O$, fosfat, sülfat, amonyum iyonları ($NH_4^+$) ve küçük miktarlarda diğer besin maddeleri. $NH_4^+$ amino asitlerin ve nükleotidlerin sentezlenmesi için gerekir. Ya toprak suyundaki azot içeren moleküllerin dönüşümünden ya da , 36. Bölüm'de göreceğimiz gibi, atmosferdeki $N_2$ gazının bakteriler tarafından dönüştürülmesinden sağlanır.

Bitkiler fotosentezde üretilen karbonhidratları aktif taşınım ve anabolizma gibi işlemler için enerji sağlamada kullanırlar. Bitkilerde, her ne kadar birincisi çok daha yaygın ise de, hem hücresel solunum hem de fermentasyon oluşabilir. Fotosentezin aksine, bitkide hücresel solunum hem ışık hem de karanlıkta oluşur.



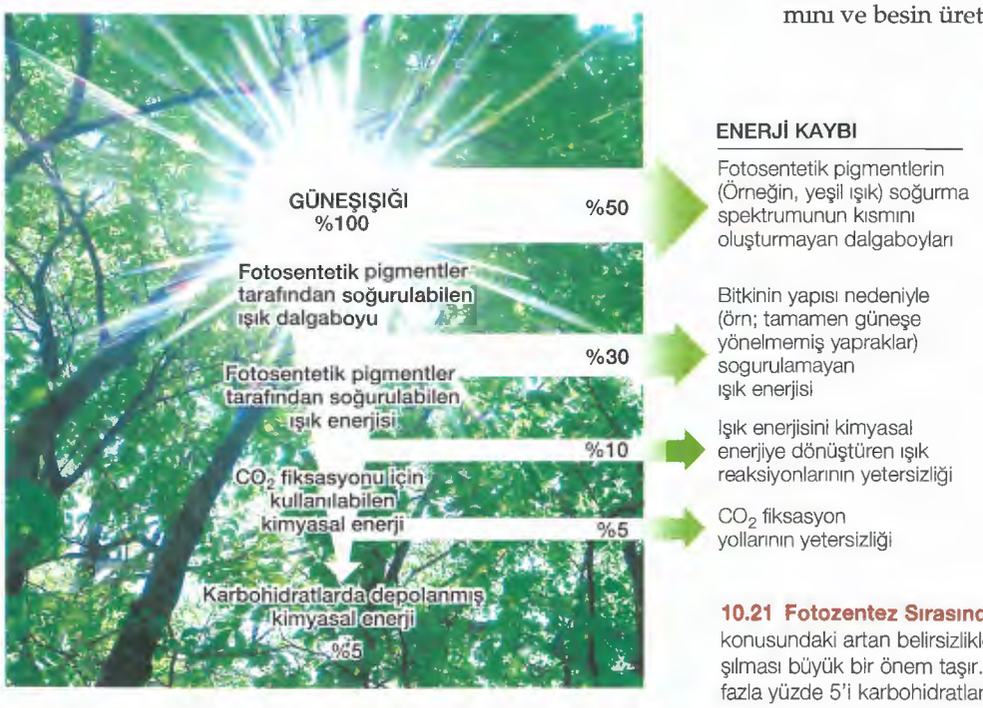

**10.20 Bir Bitki Hücresinde Metabolik İlişkiler** Calvin döngüsünün virüsleri hücresel solunum (glikoliz ve sitrik asit döngüsü) reaksiyonlarından kullanılır.

Calvin döngüsü fotosentez ve solunumu birbirine sıkı bir şekilde bağlar (**Şekil 10.20**). G3P'nin bölümlere ayrılması özellikle önemlidir:

- Calvin döngüsünden gelen G3P'nin bir kısmı glikolizisle sitosolde pirüvata dönüştürülür. Pirüvat, enerji ele etmek için hücresel solunumda ya da içerdiği karbon iskelet, lipidler, proteinler ve diğer karbonhidratların üretimi için anabolik reaksiyonlarda kullanılabilir (bakınız Şekil 9.14).
- G3P'nin bir kısmı glikolizin tersi olan bir yola (glukonegenez: bakınız Kısım 9.5) girebilir. Bu durumda, hekzofosfatlar ve daha sonra sakkaroz oluşur ve bitkinin fotosentetik olmayan dokularına (kök gibi) taşınır.

Güneş ışığındaki enerji indirgenmiş karbona ve daha sonrada solunumda ATP'ye akar. Enerji aynı zamanda polisakkarit-ler, lipitler ve proteinler gibi makromoleküllerin bağlarında da depolanabilir. Bir bitkinin büyümesi için, enerji çıkışından daha fazla enerjinin depolanması (vücudun yapıları olarak) gerekir; yani, fotosentezle yapılan toplam fotosentezin solunumdan fazla olması gerekir. Bu ilke, daha sonraki bölümlerde göreceğimiz gibi, ekolojik besin zincirinin temelini oluşturur.

Yaşam için gereksinim duyduğumuz enerjinin büyük bir bölümü fotosentezden sağlanır. Gelecekte fotosentezle ilgili belirsizlikler dikkate alındığında ($CO_2$ düzeylerindeki değişiklikler ve iklim değişikliğine bağlı olarak), fotosentezin verimliğini artırmanın yollarını aramak mantıklıdır. Şekil 10.21'de güneş enerjisinin bitkiler tarafından kullanıldığı ve kaybedildiği çeşitli yollar gösterilmiştir. Esasen, Dünya'ya ulaşan güneş ışığının yalnızca yaklaşık yüzde beşi bitkinin büyümesinde kullanılır. Fotosentezdeki yetersizlikler biyoloji kadar (bitki anatomisi ve yaprağın ışığa maruz kalması, fotorespirasyon ve metabolik yollardaki yetersizlikler), temel kimya ve fiziği (ışık enerjisinin bir bölümü fotosentetik pigmentler tarafından absorblanmamaktadır) de içermektedir. Kimya ve fiziği değiştirmenin zor olmasına karşın, biyologlar bitkilerle ilgili bilgilerini fotosentezin temel biyolojisinin geliştirilmesinde kullanabilirler. Bu, kaynakların daha iyi kullanımını ve besin üretiminde artış sağlayacaktır.




**10.21 Fotozentez Sırasında Enerji Kayıpları** Dünyada fotozentezin geleceği konusundaki artan belirsizlikle karşılaştıkça fotosentezdeki yetersizliklerin anlaşılması büyük bir önem taşır. Fotosentetik yollarda güneşten gelen enerjinin en fazla yüzde 5'i karbohidratlardaki kimyasal enerji olarak korunur.

## 10.5 ÖZET

**Fotosentez ürünleri lipitlerin, proteinlerin ve diğer büyük moleküllerin sentezi yanında, glikoliz ve sitrik asit döngüsünde de kullanılır.**

- Ortak ara maddeler glikoliz, sitrik asit döngüsü ve fotosentezi birbirine nasıl bağlar? **Bakınız s. 206 ve şekil 10.20**

# BÖLÜM ÖZETİ

## 10.1 Fotosentez nedir?

- **Fotosentez** sürecinde, bitkiler ve diğer organizmalar $CO_2$, su ve ışık enerjisini alır, $O_2$ ve karbonhidratları üretirler. BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 10.1
- Fotosentezin ışık reaksiyonlarında ışık enerjisi kimyasal enerjiye dönüştürülür. Işık reaksiyonlarında ATP üretilir, $NADP^+$ NADPH'a indirgenir. Şekil 10.3'ü inceleyiniz.
- **Işığa bağımlı olmayan reaksiyonlarda** ışık doğrudan kullanılmaz, $CO_2$'in indirgenmesinde ATP ve NADPH kullanılarak karbonhidratlar oluşturulur.

## 10.2 Fotosentez Işık Enerjisini Kimyasal Enerjiye Nasıl Dönüştürür?

- Işık elektromanyetik radyasyonun bir formudur. **Fotonlar** olarak isimlendirilen partikül paketleri halinde yayılır. Ancak, dalga benzeri bir özellik de gösterir.
- Görünür spektrumda ışığı soğuran moleküller **pigment** olarak isimlendirilir. Fotosentetik organizmalar birkaç pigmente sahiptir. **Klorofiller** bunlar arasında en belirgin olanlarıdır. Ancak karotenoidler ve fikobilinler gibi yardımcı pigmentlere de sahiptirler.
- Bir pigment molekülü bir fotonu soğurunca uyarılmış bir hale geçer. Molekül uyarılmış halde temel durumuna göre daha fazla enerjiye sahiptir. İnceleyiniz Şekil 10.5
- Her bir bileşik, ona özgü bir **soğurma (absobsiyon) spektrumuna** sahiptir. **Etki spektrumu** bir fotosentetik organizmanın belli bir ışık dalga boyundaki biyolojik aktivitesini gösterir. İnceleyiniz Şekil 10.6
- Fotosentez yapan organizmalarda pigmentler **anten sistemleri** şeklinde düzenlenmiştir. Anten sistemleri ışığı soğurduktan sonra bu enerjiyi **fotosistemin** reaksiyon merkezindeki bir çift klorofil *a* molekülüne aktarır. Klorofil uyarılmış elektronları diğer moleküllere aktararak, indirgeyici bir ajan olarak iş görür. İnceleyiniz Şekil 10.8
- **Devirsel olmayan elektron transferinde** ATP, NDPH ve $O_2$ üretmek için fotosistem I ve II kullanılır. **Devirsel elektron transferinde** ise yalnızca fotosistem I kullanılır ve ATP üretilir. İnceleyiniz Şekil 10.10 ve 10.11
- Kemiozmoz **fotofosforilasyondaki** ATP üretme mekanizmasıdır. Şekil 10.12, ANİMASYONLA ÖĞRENME 10.2

## 10.3 Kimyasal Enerji Karbonhidratların Sentezlenmesinde Nasıl Kullanılır?

- **Calvin döngüsünde** $CO_2$'den karbonhidratlar üretilir. Döngü üç süreçten oluşur: $CO_2$'nin fiksasyonu, indirgenme ve karbonhidrat üretimi ve RuBP'nin yenilenmesi. BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 10.3
- **RuBP** ilk $CO_2$ alıcısı, **3PG** ise $CO_2$ fiksasyonunun ilk kararlı ürünüdür. **Rubisko** enzimi 3PG oluşturmak için CO'nin RuBP ile reaksiyonunu katalizler. İnceleyiniz Şekil 10.14, WEB AKTİVİTESİ 10.1
- Işık reaksiyonlarında üretilen ATP ve NADPH **G3P**'yi oluşturmak için 3PG'nin indirgenmesinde kullanılır. İnceleyiniz Şekil 10.15
- Işık Calvin döngüsündeki enzimleri uyarır. Böylece, ışığa bağımlı ve ışıktan bağımsız yolları birleştirir.

## 10.4 Bitkiler Fotosentezdeki Yetersizliklere Nasıl Uyum Göstermişlerdir?

- Rubisko $CO_2$ ve RuBP arasındaki reaksiyonların yanında, $O_2$ ve RuBP arasındaki bir reaksiyonu da katalizleyebilir. Yüksek sıcaklıkta ve düşük $CO_2$ derişimlerinde, rubiskonun **oksijenaz** işlevi, **karboksilaz** işlevine göre daha avantajlı hale gelir.
- Rubisko bir oksijenaz olarak işlev gördüğünde, **fotorespirasyon** oluşur. Fotorespirasyon fotosentezi etkili bir şekilde azaltır.
- **$C_4$ bitkilerinde**, $CO_2$ mezofil hücrelerinde 4-karbonlu bir ara madde oluşturmak için **PEP** ile reaksiyona girer. 4-karbonlu bileşik $CO_2$'i yaprağın iç kısmındaki **demet kını hücrelerine** verir. İnceleyiniz Şekil 10.18, WEB AKTİVİTESİ 10.2
- **CAM** bitkileri daha çok $C_4$ bitkileri gibi iş görür. Ancak PEP karboksilaz tarafından $CO_2$'nin ilk fiksasyonu Calvin döngüsünden, $C_4$ bitkilerinde olduğu gibi mekansal değil, zamansal olarak ayrılmıştır.

## 10.5 Fotosentez Diğer Yollarla Nasıl Etkileşir?

- Fotosentez ve hücresel solunum **Calvin döngüsü, sitrik asit döngüsü** ve **glikoliz** ile birbirine bağlanmıştır. İnceleyiniz Şekil 10.20
- Bir bitki yaşamını sürdürebilmek için solunumdan daha fazla fotosentez yapmak zorundadır.
- Fotosentezde güneş enerjisinin yalnızca küçük bir kısmı kullanılır. İnceleyiniz Şekil 10.21

# DENEME TESTİ

1. Su, devirsel olmayan elektron transferinde aşağıdakilerden hangisi için kullanılır?
   *a.* Klorofilin uyarılmasında
   *b.* ATP'nin hidrolize uğratılmasında
   *c.* $P_i$'nin indirgenmesinde
   *d.* NADPH'ın oksitlenmesinde
   *e.* Klorofilin indirgenmesinde
2. Işık ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Soğurma (absorbsiyon) spektrumu, dalga boyuna karşı biyolojik etkinliğin bir grafiğidir.
   *b.* Absorbsiyon spektrumu bir pigmenti tanımlamanın iyi bir yolu olabilir.
   *c.* Bir biyolojik etki yaratması için ışığın soğurulması gerekir.
   *d.* Belirli tipteki bir molekül herhangi bir enerji düzeyinde bulunabilir.
   *e.* Bir pigment enerjiyi soğurunca enerji kaybeder.
3. Klorofil ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi söylenemez?
   *a.* Klorofiller görünür spektrumun her iki ucunun yakınındaki ışığı soğururlar.
   *b.* Klorofiller, karotenoid gibi diğer pigmentlerden enerji alabilir.
   *c.* Uyarılmış klorofil ya başka bir maddeyi indirgeyebilir ya da ışık enerjisini serbest bırakabilir.
   *d.* Uyarılmış klorofil oksitleyici bir ajan olarak iş göremez
   *e.* Klorofiller magnezyum içerirler.

4. Devirsel elektron transferinde,
   *a.* oksijen gazı açığa çıkar.
   *b.* ATP üretilir.
   *c.* su elektronlarını ve protonlarını verir.
   *d.* NADPH oluşur.
   *e.* $CO_2$ RuBP ile reaksiyona girer.
5. Devirsel olmayan elektron transferinde aşağıdakilerden hangisi *gerçekleşmez*?
   *a.* oksijen gazı açığa çıkar.
   *b.* ATP oluşur.
   *c.* Su elektronlarını ve protonlarını verir.
   *d.* NADPH oluşur.
   *e.* $CO_2$ RuBP ile reaksiyona girer.
6. Kloroplastlarda,
   *a.* Işık, protonların tilakoidlerin dışına akmasına neden olur.
   *b.* Protonlar tilakoidlerin lümenine akınca ATP oluşur.
   *c.* Işık, tilakoid lümenin stromadan daha az asidikleşmesine neden olur.
   *d.* Protonlar protein kanallarından stromaya pasif olarak geri döner.
   *e.* Proton pompalanması ATP gerektirir.
7. Calvin döngüsü ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi söylenemez?
   *a.* $CO_2$, 3PG'yi oluşturmak üzere RuBP ile reaksiyona girer.
   *b.* RuBP, 3PG'nin metabolizması ile oluşur.
   *c.* 3PG oksitlenince ATP ve NADPH oluşur.
   *d.* Eğer ışık kapatılırsa 3PG derişimi artar.
   *e.* Rubisko, $CO_2$ ve RuBP reaksiyonunu katalizler.
8. $C_4$ fotosentezinde,
   *a.* 3PG $CO_2$ fiksasyonunun ilk ürünüdür.
   *b.* yoldaki ilk basamak rubisko tarafından katalizlenir.
   *c.* 4 karbonlu asitler, PEP karboksilaz tarafından demet kını hücrelerinde üretilir.
   *d.* fotosentez, $C_3$ bitkilerine göre, daha düşük $CO_2$ düzeylerinde sürer.
   *e.* RuBPden serbest kalan $CO_2$ PEP'e aktarılır.
9. Yeşil bitkilerde fotosentez yalnızca gündüzleri oluşur. Bitkilerde solunum
   *a.* yalnızca geceleri olur
   *b.* yalnızca yeterli ATP bulunduğunda olur
   *c.* yalnızca gündüzleri olur
   *d.* her zaman olur
   *e.* fotosentezden sonra kloroplastlarda gerçekleşir
10. Fotorespirasyon,
    *a.* yalnızca $C_4$ bitkilerinde gerçekleşir.
    *b.* peroksizomlarda gerçekleşen reaksiyonları içerir.
    *c.* fotosentezin ürününü artırır.
    *d.* PEP karboksilaz tarafından katalizlenir.
    *e.* ışık şiddetinden bağımsızdır.

## TARTIŞMA

1. Hem fotosentetik elektron taşınımı hem de Calvin döngüsü karanlıkta durur. İlk olarak hangi özel reaksiyon durur? "Bundan sonra hangisi durur? Her iki yolun niçin durmuş olduğunu açıklayıncaya kadar "Hangisi daha sonra"? sorusunu sormaya devam ediniz.
2. Fotosentezde elektron taşınımı, Kısım 9.3'te tartışılmış olan oksidatif fosforilasyon reaksiyonlarına hangi temel yollar açısından benzerlik gösterir?
3. Oksitlenmiş klorofilin indirgenmesinde (1) ürünler, (2) elektronların kaynağı açısından devirsel ve devirsel olmayan elektron taşınımı arasındaki farkı açıklayınız.
4. $O^{18}$ etiketli su fotosentez yapan bir kloroplast çözeltisine katılırsa, aşağıdaki bileşiklerden hangisi ilk olarak $O^{18}$ ile işaretlenir: ATP, NADPH, $O_2$ ya da 3PG? Eğer $H_3$ ile işaretlenmiş su katılırsa aynı bileşiklerden hangisi radyoaktif olarak işaretlenir? Eğer $C^{14}$ ile işaretlenmiş $CO_2$ eklenirse hangisi ilk olarak işaretlenir?
5. Hayatın izlerini bulmak için Viking uzay aracı 1976'da Mars'a gönderilmiştir. Bu insansız uzay aracında gerçekleştirilen aşağıdaki deneyin ardındaki mantığı açıklayınız:
   *a.* Konteynıra bir parça kum-çakıl karışımı koyulduktan sonra $^{14}CO_2$ eklenmiştir. Daha sonra, bir Mars gününde $^{14}CO_2$ uzaklaştırılmış ve bu karışım yüksek sıcaklıkta ısıtılmıştır. Dünya'da denemeyi gözleyen bilim insanları hayatın bir sinyali olarak $^{14}CO_2$ çıkışını izlemişlerdir.
   *b.* Aynı deney, şu şekilde tekrarlanmıştır. Kum çakıl karışımı ilk olarak 30 dakika yüksek sıcaklıkta ısıtılmış ve ortama $^{14}CO_2$ katılmadan önce ve kürekle boşaltıldıktan hemen sonra Mars sıcaklığına kadar soğutulmuştur. Eğer canlılar mevcut olsaydı, deneyde, $^{14}CO_2$ serbest bırakılacaktı (a), ancak bu olmamıştır.

## EK ARAŞTIRMA

Calvin'in deneyleri (bakınız Şekil 10.13) $CO_2$ fiksasyon yolunun tamamen aydınlatılmasını sağlamıştır. Bitkilerde metabolik yollar arasındaki ilişkiler dikkate alındığında, fotosentezden proteinlere fikse edilen karbonun yolunu izlemek için nasıl bir deney düzenlerdiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Su, Fotosentezde Üretilen Oksijenin Kaynağıdır** 1932 yılında, fotosentezdeki $O_2$'nin kaynağının $CO_2$'den çok $H_2O$ olduğu öne sürülmüştür. Ancak bunun kanıtlanması izotop izlemenin keşfiyle on yıl almıştır. Bu deneyde, oksijen izotoplarını ve elde ettikleri verileri tanımlamak için Ruben ve Kamen'nin kullandıkları yöntemleri (Şekil 10.2) inceleyeceksiniz.

**$CO_2$ Yolunun İzlenmesi** Radyoakif izotoplar ile yapılan çalışmalar nükleer silahların geliştirilmesinin bir yan ürünü olarak II. Dünya Savaşı sırasında yoğunlaşmıştır. Bu, Calvin ve arkadaşlarının fotosentezdeki karbon yolunu izlemek için tasarladıkları deneyleri gerçekleştirmelerini sağlamıştır (Şekil 10.13). Bu el deneyinde, Calvin ve arkadaşlarının verilerini inceleyecek ve $CO_2$ fiksasyon yoluna götüren nedenleri göreceksiniz.

ÜNİTE DÖRT GENLER VE KALITIM

# 11 Hücre Döngüsü ve Hücre Bölünmesi

## Hücre çoğalma döngüsünün bir düşmanı

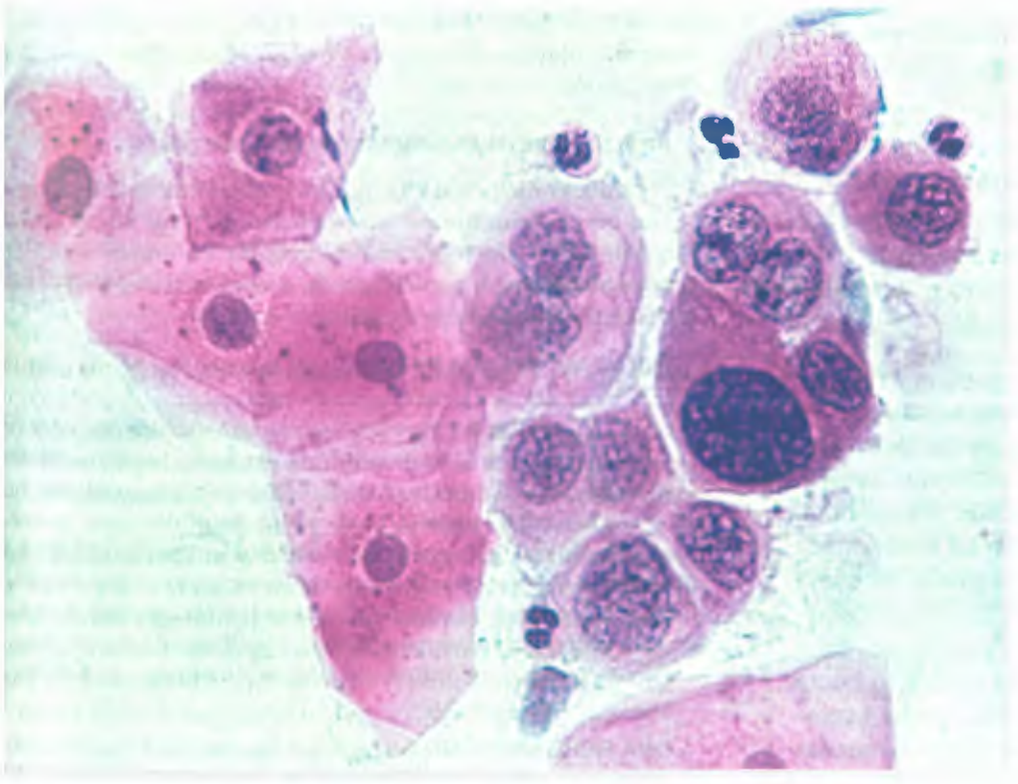
Kendisini oldukça sağlıklı hisseden Ruth, yıllık kontrolünden sonra onu geri çağıran doktorunun ofisine gittiğinde şaşkına döndü. Doktoru ona "laboratuvar sonuçlarınız sizin erken evrede rahim ağzı kanserine sahip olduğunuza işaret etmektedir" dedi. "Bir takip testi istedim ve sonucu pozitif geldi –bir noktada, HPV ile enfekte olmuşsunuz" diye ilave etti.

Ruth, "kanser" kelimesini duyar duymaz donakaldığını hisseti. Onun annesi, bir önceki yıl meme kanserinden ölmüştü. Doktorun HPV (human papillomavirüs) hakkındaki ifadesi, onun aklında yoktu. Doktor, Ruth'un üzüntüsünü hissederek, ona hemen, yakalanmış olduğu kanserin henüz çok erken evrede olduğunu ve basit bir ameliyat işlemiyle ortadan kaldırılacağı güvencesini verdi. İki hafta sonra kanser ameliyatla alındı ve Ruth kanserden kurtuldu. O şanslıydı; çünkü onun yıllık doktor muayenesi bir Papanicolau (Pap) testini içermekteydi. Bu testte, rahim ağzını astarlayan hücreler, anormallikler bakımından incelenmektedir. Bu testlerin Avrupa'da yaklaşık olarak 50 yıl önce kullanılmaya başlanmasından beri, Pap testleri kanserin erken tespit edilmesine ve erken evredeki milyonlarca rahim ağzı kanserinin ortadan kaldırılmasına böylece potansiyel olarak öldürücü olan bu hastalıktan ölüm oranının hızla düşmesine yol açmıştır.

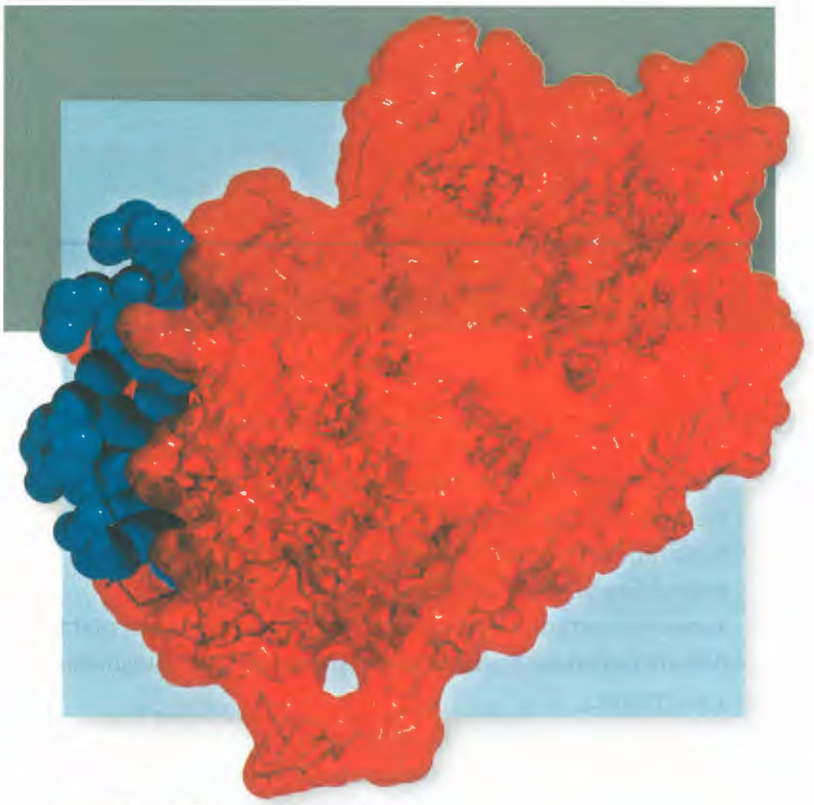
Ancak son zamanlarda, rahim ağzı kanserlerinin çoğunun nedeninin HPV olduğu bulunmuştur. Alman hekim Harald Zur-Hansen, bu keşfinden dolayı 2008 yılında Nobel Ödülüyle ödüllendirilmiştir ve bu buluş, gelecekteki enfeksiyonları önlemek için bir aşı geliştirilmesine yol açmıştır. HPV'nin birçok farklı tipi vardır; bunlardan insanları enfekte edenlerin birçoğu, siğil oluşumuna neden olur; bu siğiller, deri üzerinde büyüyen küçük kabartılardır. Rahim ağzındaki dokuları enfekte eden HPV tipleri, cinsel iletim yoluyla oraya yerleşir; ve bu, Batı toplumlarında yaygın olan bulaşma şeklidir.

HPV, rahim ağzını astarlayan dokuya ulaştığı zaman, iki durumdan birisi gelişir. Ekseriyetle virüsler hücrelere girerler ve bu hücreleri HPV üreten fabrikalara dönüştürürler; üretilen bol miktardaki HPV, mukus içerisinde rahimden dışarıya verilir. Bu virüsler, seksüel ilişki sırasında başka bir kişiye bulaşabilir. Ancak, bazı vakalardaki virüsler farklı ve –konak hücreler için- daha kötü bir yol izlerler. Virüs, rahim ağzı hücrelerini enfekte eder ve onların E7 adı verilen bir virüs proteini yapmasına yol açarlar; E7 proteini, insan hücrelerinin çoğalma düzenini ortadan kaldırabilir.

Sağlıklı insanlardaki hücre



**Anormal Hücreler** Bu Pap testinde sağ tarafta yer alan rahim ağzı kanser hücreleri, sol taraftaki normal hücrelerden farklıdır. Kanser hücreleri, daha büyük çekirdeklere sahiptirler.



**E7, RB ve Hücre Çoğalması** İnsan papillomavirüsü kaynaklı E7 proteini (mavi), RB proteinine (RB) bağlanarak RB'nin hücre bölünmesini engelleme yeteneğini inhibe eder. Bu durum, kanserle sonuçlanır.

çoğalması, sıkıca kontrol altındadır ve hücrenin bölünmesini önleyen en güçlü düzenleyicilerden birisi, bu bölümde daha sonra karşılaşacağınız retinoblastoma proteinidir (RB). Virüs geni ürünlerinden bir tanesi, protein E7'dir; bu proteinin üç boyutlu şekli, RB'nin protein-bağlama yerine tamtamına uyar ve böylece onu etkisiz hale getirir. Frenleme yapan aktif RB'nin olmayışı nedeniyle hücre bölünmesi devam eder. Bildiğiniz gibi, kontrolsüz hücre çoğalması, kanserin belirgin özelliğidir –ve böylece rahim ağzı kanseri oluşmaya başlar.

Hücre bölünme döngüsünü ve onun kontrolünü anlamak, kanseri anlamak için açıkça önemli bir konudur. Fakat hücre bölünmesi, sadece tıpta önemli değildir. Tüm canlıların büyüme, gelişme ve çoğalma olaylarının temelinde hücre bölünmesi yer almaktadır.

**BU BÖLÜMDE** Hücrelerin daha fazla sayıda hücreyi nasıl meydana getirdiğini göreceğiz. İlk olarak prokaryotik hücrelerin, yeni tek hücreli organizmaları üretmek üzere nasıl bölündüklerini tanımlayacağız. Daha sonra, ökaryotlardaki çekirdek bölünmesinin iki tipini –mitoz ve mayoz- ele alacağız ve onların eşeysiz ve eşeyli bölünmelerle olan ilişkisine değineceğiz. Hücre çoğalması, hücre ölümüyle bağlantılıdır; onun için biz, daha sonra, apoptozis olarak bilinen programlanmış hücre ölümü sürecini ele alacağız. Son olarak, kanser hücrelerinde hücre çoğalmasının kontrolünün kaybolmasıyla bu süreçler arasındaki bağıntıyı ilişkilendireceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


11.1 Prokaryotik ve Ökaryotik Hücreler Nasıl Bölünür?
11.2 Ökaryotik Hücre Bölünmesi Nasıl Kontrol Edilir?
11.3 Mitoz Boyunca Neler Olur?
11.4 Hücre Bölünmesi Eşeyli Yaşam Döngüsünde Ne Rol Oynar?
11.5 Mayoz Boyunca Neler Olur?
11.6 Bir Canlı Organizmada Hücreler Nasıl Ölür?
11.7 Kontrol Edilemeyen Hücre Bölünmesi Kansere Nasıl Yol Açar?


## 11.1 Prokaryotik ve Ökaryotik Hücreler Nasıl Bölünür?

Bir canlının yaşam döngüsü, doğumdan ölüme kadar, hücre bölünmesiyle çok yakından bağıntılıdır. Hücre bölünmesi, çok hücreli canlılardaki büyüme ve dokuların onarılması olaylarında ve ayrıca tüm canlıların çoğalmasında önemli roller oynar (**Şekil 11.1**). Herhangi bir hücrenin bölünmesi için, dört olay gerçekleşmelidir:

- Bir çoğalma sinyali olmalıdır. Bu sinyal, hücre bölünmesini başlatır ve böyle bir sinyal, hücre içerisinden ya da hücre dışından gelebilir.
- İki yeni hücrenin özdeş genlere sahip olabilmesi ve hücre fonksiyonlarını yerine getirmesi için DNA'nın (kalıtsal madde) **replikasyonu** gerçekleştirilmelidir.
- Hücre, replikasyon geçirmiş DNA'yı iki yeni hücrenin her birine bölüştürmelidir. Bu işleme **ayırma** (**segregasyon**) adı verilir.
- Gereksinim duyulan enzimlerin ve organellerin sentezlenmesine ilave olarak, hücreyi **sitokinez** adı verilen işlemle iki yeni hücreye ayırmak için plazma zarına (ve hücre duvarına sahip olan canlılarda hücre duvarına) yeni maddeler eklenmelidir.

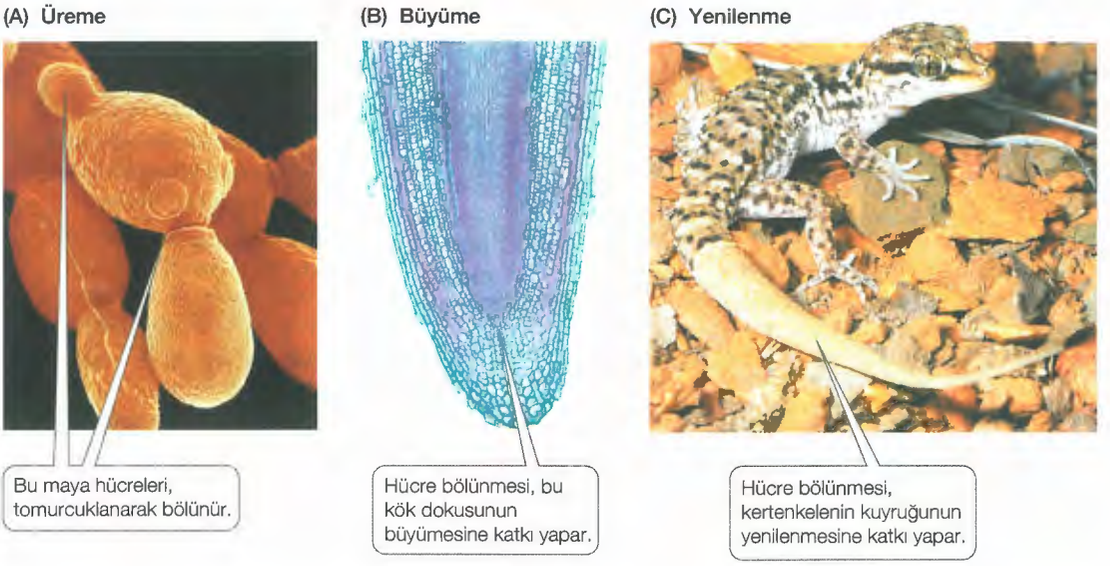
Bu dört olay, prokaryotlarda ve ökaryotlarda biraz farklı ilerler.

### Prokaryotlar ikiye bölünmeyle bölünür

Prokaryotlardaki hücre bölünmesi, tek bir hücreden oluşmuş tam bir canlının üremesiyle sonuçlanır. Hücre boyut olarak büyür, DNA'sını replikasyonla çoğaltır ve ondan sonra da **ikiye bölünme** adı verilen işlemle sitoplazmayı ve DNA'yı iki yeni hücre arasında paylaştırır.

**ÇOĞALMA SİNYALLERİ** Birçok prokaryotun çoğalma oranları, çevredeki koşullara cevaptır. Genetik çalışmalarında yaygın olarak kullanılan bir tür olan *Escherichia coli* bakterisi, eğer ortamda bol miktarda karbonhidrat ve mineral besin maddeleri mevcutsa, bir "hücre bölünmesi makinesidir"; genellikle her 20 dakikada bir olacak sıklıkla bölünebilir. Bir başka bakteri olan *Bacillus subtilis* türü, besin maddesi miktarı az olduğu zaman büyümesini yavaşlatmaz; fakat bölünmeyi durdurur ve koşullar elverişli duruma geldiğinde bölünmeye devam eder. Açıkça, çevresel koşullar ve besin maddesi konsantrasyonu gibi dış faktörler, prokaryotlardaki hücre bölünmesinin başlaması için işaretlerdir.

**DNA REPLİKASYONU** Kısım 5.3'de görmüş olduğumuz gibi, moleküler anlamda bir **kromozom**, kalıtsal bilgiyi içeren bir DNA molekülü olarak tanımlanabilir. Bir hücre bölündüğü




**11.1 Hücre Bölünmesinin Önemli Sonuçları** Hücre bölünmesi, (A) üreme için, (B) büyüme için ve (C) onarım ve dokuların yenilenmesi için temel teşkil eder.

zaman, onun kromozomlarının tümü kopyalanmalıdır ve her kromozomun bir kopyası, oluşan iki yeni hücrenin her birisinde bulunmalıdır.

Çoğu prokaryot, sadece bir tane kromozoma sahiptir –kendisine proteinlerin bağlı olduğu uzun tek bir DNA molekülü. *E. coli* bakterisinde DNA moleküllerinin uçları, dairesel bir kromozom meydana getirmek üzere birbiriyle birleşir. Dairesel kromozomlar, bazı virüslerin yanı sıra çoğu prokaryotun tipik özelliğidir; bu tip kromozomlar, aynı zamanda, ökaryotik hücrelerin kloroplastlarında ve mitokondrilerinde de bulunur.

Eğer *E. coli* bakterisinin DNA'sı gerçek bir daire şeklinde açılacak olursa, bu dairenin çapı 500 µm kadar olacaktır. Bakterinin kendisi, yaklaşık olarak sadece 2 µm uzunluğa ve 1 µm çapa sahiptir. Böylece eğer bakterinin DNA'sı tamamıyla genişletilmiş olsaydı, hücreden 200 kat daha geniş bir daire oluşacaktır! Bakteri DNA'sının hücre içerisine yerleştirilebilmesi için, sıkı hale getirilmesi gerekir. DNA kendi üzerinde katlanır ve pozitif yüklü (bazik) proteinlerin negatif yüklü (asidik) DNA'ya bağlanması, bu katlanmaya katkı sağlar.

Prokaryotik kromozomun iki bölgesi, hücre çoğalmasında işlevsel roller oynar:

- *ori*: dairesel kromozomun replikasyonunun başladığı yer (replikasyon *ori*jini)
- *ter*: replikasyonun sonlandığı yer (replikasyon *ter*minali)

Kromozom replikasyonu, hücrenin merkezinin yakınında konumlanmış olan protein "replikasyon kompleksi" sayesinde DNA açılıp iplik şeklinde uzatıldığında meydana gelir. (Bu proteinler, DNA polimeraz enzimini içerir; bu enzimin replikasyondaki önemi Kısım 13.3'de daha sonra tartışılacaktır.) Replikasyon *ori* kısmında başlar ve *ter* kısmına doğru ilerler. DNA kopyalanırken anabolik metabolizma aktiftir ve hücre büyür. Replikasyon tamamlandığı zaman, iki kardeş DNA molekülü ayrılır ve bunların birbirinden ayrılması hücrenin zıt uçlarında gerçekleşir. Hızlı bölünen prokaryotlarda hücre bölünmesi arasındaki tüm zamanı, DNA replikasyonu işgal eder.

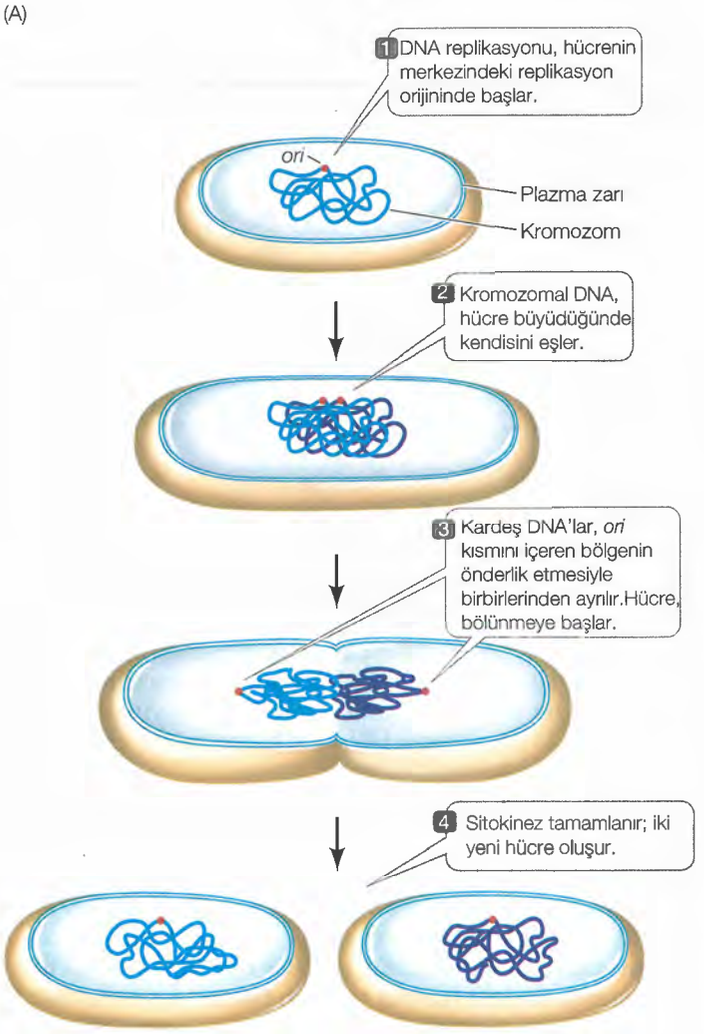
**DNA'LARIN AYRILMASI** Replikasyon, hücrenin ortasına yakın bir yerde başlar; ve replikasyon ilerlediğinde *ori* bölgeleri, hücrenin zıt uçlarına doğru hareket eder (**Şekil 11.2A**). *ori* bölgesine komşu olan DNA sekansları, bu ayrılma olayı için gerekli olan proteinleri bağlar. Bağlanan proteinler ATP'yi hidrolize ettiklerinden dolayı, bu aktif bir işlemdir. Prokaryotik iskelet (bakınız Kısım 5.2), DNA'nın ayrılmasında işe karışabilir; bunu ya DNA'yı aktif olarak kendi boyunca hareket ettirerek ya da pasif olarak DNA'nın hareket ettiği bir "demiryolu hattı" gibi davranarak yapar.

**SİTOKİNEZ** Tek bir hücrenin ve onun içeriğinin bilfiil bölünmesine sitokinez adı verilir; bu olay hızlı bir şekilde büyüyen hücrede kromozom replikasyonunun tamamlanmasından hemen sonra başlar. Sitokinezin ilk olayı, büzülen bir ipe benzer şekilde liflerden oluşmuş bir halkayı meydana getirmek üzere plazma zarında bir kısılmanın olmasıdır. Bu liflerin temel bileşeni, ökaryotlardaki tubulin (mikrotubülleri yapar) ile ilişkili olan bir proteindir. Zarda kısılma meydana geldiğinde, yeni hücre duvarının maddeleri biriktirilir ve hücre, sonunda iki hücreye ayrılır (**Şekil 11.2B**).

## Ökaryotik hücrelerde mitoz ve mayoz bölünme olaylarını sitokinez izler

Prokaryotlarda olduğu gibi, ökaryotlardaki hücre çoğalması, çoğalma sinyallerini, DNA replikasyonunu, kromozomların birbirinden ayrılmasını ve sitokinezi gerektirir. Ancak, bunların ayrıntıları oldukça farklıdır:

- *Sinyal.* Prokaryotların aksine ökaryotik hücreler, çevre koşullarının elverişli olduğu her zaman durmaksızın bölünmezler. Aslında, çoğu ökaryotik hücre, çok hücreli canlıların bir kısmını oluşturur ve nadiren bölünmeye özelleşmiştir. Bir ökaryotik canlıda hücre bölünmesi için sinyaller, tek bir hücrenin çevresiyle ilişkili olmaktan çok tüm bir organizmanın ihtiyaçlarıyla ilgilidir.
- *Replikasyon.* Çoğu prokaryot, tek bir ana kromozoma sahipken ökaryotlar genellikle birden fazla sayıda kromozoma sahiptir (insanların 46 kromozomu vardır). Sonuç olarak, kromozomların replikasyonu ve birbirlerinden ayrılma işlemleri, ökaryotlarda prokaryotlardakinden daha karmaşıktır. Ökaryotlardaki DNA replikasyonu, ekseriyetle, hücre bölünmeleri arasındaki sürenin belirli bir bölümüyle sınırlandırılmıştır.




**11.2 Prokaryotik Hücre Bölünmesi** (A) Bir bakterideki hücre bölünme süreci. (B) *Pseudomonas aeruginosa* adı verilen bakteri türünün iki hücresi, hemen hemen sitokinezi tamamlamıştır.

- *Kromozomların ayrılması.* Ökaryotlarda yeni kopyalanmış olan kromozomlar, birbiriyle çok yakından bağlıdır (böylece onlar, **kardeş kromatidler** olarak bilinirler); ve **mitoz** adı verilen bir mekanizma, onları birbirinden ayırarak iki yeni çekirdeğe paylaştırır.
- *Sitokinez.* Sitokinez, bitki hücrelerinde (hücre duvarına sahiptirler) hayvan hücrelerindekinden (hücre duvarları yoktur) farklı ilerler.

Mitoz sonucunda meydana gelen hücreler, içerdikleri DNA miktarı ve çeşidi bakımından ebeveyn hücreyle aynıdır. Bu durum, çekirdek bölünmesinin ikinci bir mekanizması olan mayoz bölünmedekine ters düşer.

**Mayoz**, eşeyli üremede yer alan hücrelerde meydana gelen çekirdek bölünmesi işlemidir. Mitozun iki ürünü, onları üreten hücreyle genetik olarak özdeşken –onların her ikisi de aynı DNA'ya sahiptir- mayozun ürünleri değil. Kısım 11.5'de göreceğimiz gibi, mayoz, genetik materyali kararak ve yeni gen kombinasyonları yaratarak çeşitlilik meydana getirir. Mayoz, eşeyli yaşam döngüsünde anahtar rol oynar.

## 11.1 ÖZET

**Hücre bölünmesi için dört olay gereklidir: çoğalma sinyali, kalıtsal maddenin (DNA) replikasyonu, kopyalanmış olan DNA'nın birbirinden ayrılması ve iki kardeş hücrenin birbirinden ayrılması (sitokinez). Prokaryotlardaki hücre bölünmesi, hızlı olabilir; ökaryotlardaki süreç, daha karmaşıktır ve kromozomlar hücre bölünmesi olmadan daha önce duplikasyon geçirmelidir.**

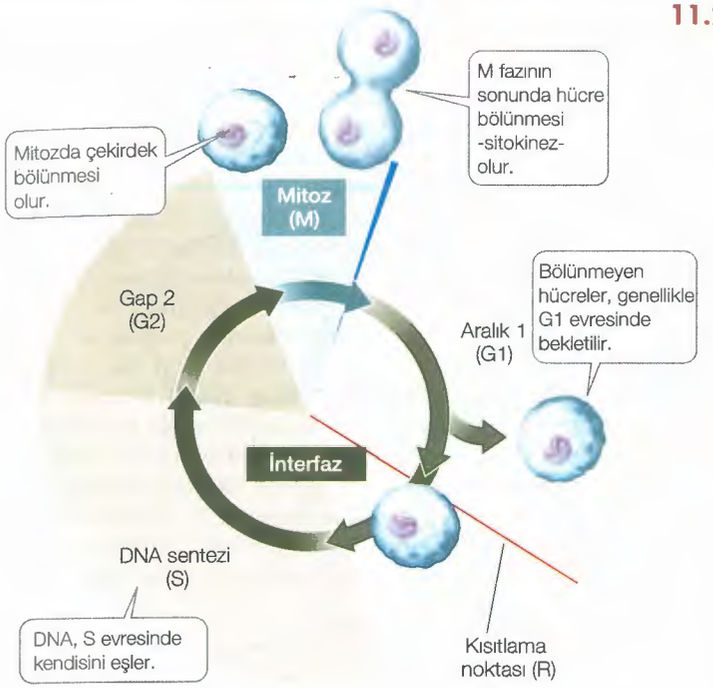
- Hangi çoğalma sinyali, *Bacillus subtilis* bakterisini bölünmeye sevk eder? Bakınız s. 210
- Bir hücre bölünmeden önce, niçin DNA'nın replikasyon geçirmesi ve birbirinden ayrılması gerektiğini açıklayınız. Bakınız s.210
- Prokaryotlardaki hücre bölünmesi (ikiye bölünme) ve ökaryotlardaki mitoz arasındaki farklılıklar nelerdir? Bakınız ss. 211-212

Bir hücrenin bölünüp bölünmeyeceğini ne belirler? Mitoz, sonuçta özdeş hücrelerin oluşmasına, mayoz ise çeşitliliğin ortaya çıkmasına nasıl yol açar? Ökaryotik canlıların çoğu, niçin eşeyli olarak ürer? Takip edeceğimiz kısımlarda mitozun ve mayozun ayrıntıları üzerinde durarak onların gelişimdeki ve evrimdeki rollerini tartışacağız.

## 11.1 Ökaryotik Hücre Bölünmesi Nasıl Kontrol Edilir?

Kitap boyunca göreceğiniz gibi, farklı hücreler farklı bölünme hızlarına sahiptir. Erken embriyoda yer alanlar, kemik iliğinde bulunan kök hücreler ya da bir bitki kökünün büyüyen ucundaki hücreler gibi bazı hücreler, hızlı ve devamlı olarak bölünürler. Beyindeki nöronlar ya da bitki gövdesindeki floem hücreleri gibi diğer hücreler, hiçbir şekilde bölünmezler. Açıkçası, hücrelerin bölünmesinden sorumlu olan haberleşme yolları, son derece kontrollüdür.

Hücre bölünmeleri arasındaki dönem, **hücre döngüsü** olarak adlandırılır. Hücre döngüsü, mitoz/sitokinez ve interfaz evrelerine bölünebilir. **İnterfaz** süresince, hücre çekirdeği gö-




**11.3 Ökaryotik Hücre Döngüsü** Bir hücre döngüsü, kendisi boyunca mitozun ve sitokinezin gerçekleştiği bir mitotik (M) faz ile interfaz olarak bilinen uzun bir büyüme periyodundan meydana gelir. Bölünen hücrelerdeki interfaz, üç alt evreye (G1, S ve G2) sahiptir.

rülebilir durumdadır ve DNA replikasyonu dahil tipik hücre işlevleri gerçekleşir. Hücre döngüsünün bu evresi, sitokinez tamamlandığı zaman başlar ve mitoz başladığında sonlanır (**Şekil 11.3**). Bu kısımda, özellikle mitozu tetikleyen interfaz olaylarını anlatacağız.

Hücreler, hızlı bölündüklerinde bile, zamanlarının en büyük kısmını interfazda harcarlar. Onun için eğer biz mikroskop altındaki bir hücre populasyonunun resmini çekecek olursak, bu hücrelerin çoğu interfaz evresinde olacaktır; herhangi bir anda bu hücrelerin sadece küçük bir yüzdesi mitozda ya da sitokinezde olacaktır.

İnterfazın G1, S ve G2 olmak üzere üç alt evresi vardır. Hücrenin DNA'sı, **S evresi** (S harfi, sentez kelimesinden gelmektedir) boyunca kendisini eşler (bakınız Şekil 11.3). Sitokinezin sonu ve S evresinin başlangıcı arasındaki döneme, **G1** ya da aralık 1 adı verilir. Bir diğer aralık evresi –**G2**- S evresinin sonunu ve mitozun başlamasını birbirinden ayırır. Mitoz ve sitokinez, hücre döngüsünün **M fazı** olarak isimlendirilir.

Şimdi, interfazın evrelerine daha ayrıntılı olarak bakalım:

- *G1 evresi.* Bir hücre, G1 boyunca, S evresi için hazırlanır; onun için bu evredeki her bir kromozom, kendisini eşlememiş tek bir yapı şeklindedir. Farklı hücre tiplerinde G1 evresinin uzunluğu önemli ölçüde değişkendir. Hızlı bölünen bazı embriyonik hücrelerde bu evre tamamıyla ortadan kalkarken diğer hücreler G1 evresinde haftalarca hatta yıllarca kalabilirler. Birçok durumda bu hücreler, G0 adı verilen bir dinlenme evresine girer. Bir hücrenin G0 evresinden çıkıp G1'deki hücre döngüsüne yeniden girmesini harekete geçirmek için iç ve dış kaynaklı özel sinyallere gereksinim vardır.
- *G1 evresinden S evresine geçiş.* **Kısıtlama noktası** (**R**) adı verilen G1 evresinden S evresine geçişte, DNA replikasyonu ve onu takip eden hücre bölünmesi konusunda (ve böylece başka bir hücre döngüsü için) mutabakat sağlanır.
- *S evresi.* S evresi boyunca DNA replikasyonu meydana gelir (ayrıntılı tanım için Kısım 13.3'e bakınız). Her kromozom, duplike edilir ve ondan sonra, her kromozom birbiriyle birleşmiş olan iki kardeş kromatidden oluşmuştur; bu kromozomlar birbirinden ayrılıp iki yeni hücreye gidinceye kadar böyle beklerler.
- *G2 evresi.* Hücre, G2 boyunca mitoz için hazırlık yapar –örneğin, kromatidleri bölünen hücrelerin zıt uçlarına hareket ettirecek olan mikrotubüllerin bileşenlerini sentezler.

Bu evrelerin başlaması, sonlandırılması ve işleyişi özel sinyaller tarafından düzenlenir.

### Özel sinyaller, hücre döngüsündeki olayları tetikler

Bir hücrenin S ya da M evrelerine girmesine hangi olaylar neden olur? İlk işaret, bu geçişleri kontrol eden maddelerin bulunduğudur; bu bilgiler, *hücre kaynaştırma* deneylerinden elde edilmiştir. Farklı hücreleri birbiriyle kaynaştırmak için polietilen glikol kullanılabilir. Zar lipitleri, bu polar olamayan çözücü içerisinde kısmen çözülme eğilimindedir; böylece bu madde mevcut olduğunda hücreler, plazma zarlarıyla kaynaşacaktır. Hücre döngüsünün farklı evrelerindeki memeli hücrelerinin kaynaştırıldığı deneyler, S evresindeki bir hücrenin DNA replikasyonunu aktive eden bir madde ürettiğini göstermiştir (**Şekil 11.4**).

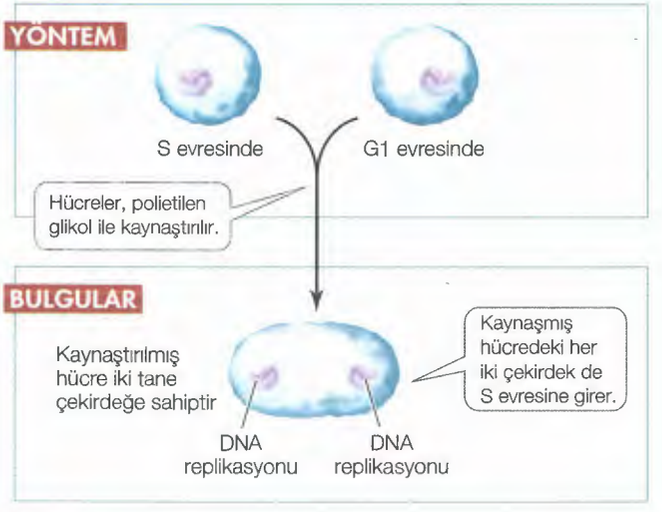
## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

**11.4 Hücre Döngüsünün Düzenlenmesi**

G1 evresindeki çekirdekler, DNA replikasyonu geçirmezler; fakat S evresindeki çekirdekler geçirir. S evresindeki hücrelerde, G1 evresindeki hücrelerin DNA'larının replikasyonunu uyaran bazı sinyaller eğe varsa, bunları tespit etmek için G1 ve S evrelerindeki hücreler kaynaştırılır ve böylece hem G1 ve hem de S özelliklerini içeren hücreler yaratılır.

**HİPOTEZ** **S evresindeki bir hücre, DNA replikasyonunun bir aktivatörünü içerir.**

**YÖNTEM**




**SONUÇ** **S evresindeki hücre, G1 evresindeki çekirdeğin içerisine yayılan ve DNA replikasyonunu aktifleştiren bir madde üretir.**

**EK ARAŞTIRMA:** M evresindeki bir hücrenin mitozu aktive eden bir aktivatör ürettiğini göstermek için bu yöntemi nasıl kullanırdınız?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Benzer deneyler, M evresine girmek için bir moleküler aktivatörün olduğuna işaret etmektedir. Daha sonra göreceğiniz gibi, hücre döngüsünün ilerleyişini kontrol eden sinyaller, protein kinazlar yoluyla etki ederler.

Hücre döngüsünün ilerlemesi, **siklin-bağımlı kinazların** ya da **Cdk'lerin** aktivitelerine bağımlıdır. Kısım 7.1'den *protein kinazın* ATP'den hedef proteine fosfat grubunun transferini katalizleyen bir enzim olduğunu hatırlayınız; bu fosfat transferine *fosforilasyon* adı verilir.

$$\text{protein} + \text{ATP} \xrightarrow{\text{Protein kinaz}} \text{protein-P} + \text{ADP}$$

Cdk'ler, belirli hedef proteinlerin fosforilasyonunu katalizleyerek, hücre döngüsünün çeşitli noktalarında önemli roller oynar. Cdk'lerin hücre bölünmesini teşvik ettiğinin keşfedilmesi, farklı canlılar ve farklı hücre tipleri üzerinde yapılan araştırmaların nasıl tek bir mekanizma üzerinde birleştiğinin güzel bir örneğidir. Colorado Üniversitesinden James Maller'in önderliğini yaptığı bir grup bilim insanı, olgun olmayan denizkestanesi yumurtaları üzerinde çalışarak onların bölünmeye nasıl teşvik edildiklerini ve sonunda olgun bir yumurta oluşturduklarını araştırmaya çalışmaktadır. *Olgunlaşmayı teşvik eden faktör* adı verilen bir protein, olgunlaşmış olan yumurtalardan saflaştırıldı; bu protein, olgunlaşmamış yumurta hücrelerini bölünmeye teşvik etmektedir.

Bu sırada, Washington Üniversitesinden Leland Hartwell, mayadaki (bir hücreli ökaryot, bakınız Şekil 11.1A) hücre döngüsünü çalışıyordu; ve Cdk olmadığından dolayı G1-S sınırında bekleyen bir suş buldu. Bu maya Cdk'sı ve denizkestanesi yumurtasındaki olgunlaşmayı teşvik edici faktörün benzer özelliklere sahip oldukları anlaşıldı; ve daha sonra gerçekleştirilen ileri çalışmalar, denizkestanesi proteininin aslında Cdk olduğu doğrulandı. Kısa bir süre sonra benzer Cdk'lerin, insan dahil pek çok organizmada, G1evresinden S evresine geçişi kontrol ettiği bulundu. Daha sonra, hücre döngüsünün diğer kısımlarını kontrol edenler bulundu.

Cdk'ler kendi kendine aktive edilmezler. İsimlerinin çağrıştırdığı gibi, siklin-bağımlı kinazlar, **siklin** adı verilen ikinci bir protein çeşidine bağlanarak aktive edilmeleri gerekir. Bu bağlanma –bir *allosterik düzenleme* örneği (bakınız Kısım 8.5)- Cdk'nin biçimini değiştirerek ve aktif bölgesini açığa çıkararak onu aktive eder (**Şekil 11.45**).

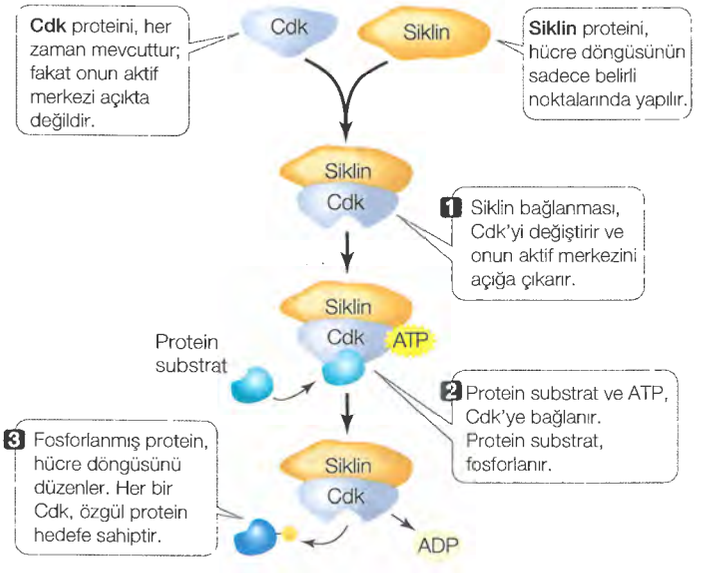
G1 evresinden S evresine geçişi kontrol eden siklin-Cdk, sadece, ökaryotik hücre döngüsündeki düzenlemede işlev gören bir kompleks değildir. Hücre döngüsünün farklı evrelerini etkileyen farklı siklin-Cdk'ler vardır (**Şekil 11.6**). Şimdi, ilk olarak keşfedilmiş olan G1-S siklin-Cdk'ye yakından göz atalım.

G1-S siklin-Cdk, *retinoblastoma proteini* (*RB*) adı verilen bir proteinin fosforilasyonunu katalizler. Birçok hücrede, RB ya da onun gibi bir protein, geç G1 evresindeki R ("kısıtlamadan" geliyor) noktasında hücre döngüsünün bir inhibitörü olarak davranır. Burası G1-S siklin-Cdk kompleksinin rol oynadığı yerdir: RB'ye bir fosfat eklenmesini katalizler. Bu, RB'nin üç boyutlu yapısında bir değişikliğe yol açarak onu inaktif hale getirir. Yolun RB'siz kalmasıyla hücre döngüsü ilerleyebilir. Özetle:

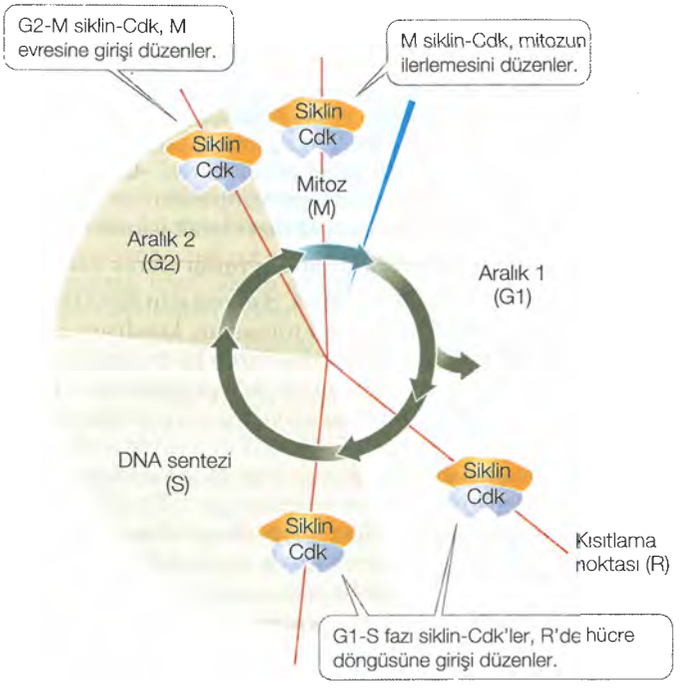
$$\underset{\text{(aktif –hücre döngüsü engellenir)}}{\text{RB}} \xrightarrow{\text{G1-S siklin-Cdk}} \underset{\text{(inaktif –hücre döngüsüne izin verilir)}}{\text{RB-P}}$$

Hücre döngüsünün ilerlemesi, Cdk'lerin aktiviteleriyle düzenlenir, ve *onların* düzenlenmesi, hücre bölünmesinin düzenlenmesinin anahtarıdır. Cdk'leri düzenlemek için bir etkili yol, siklinlerin varlığını ya da yokluğunu düzenlemektir (**Şekil 11.7**). Basitçe, eğer siklin mevcut değilse onun partneri olan Cdk aktif değildir. İsimlerinin çağrıştırdığı gibi, siklinlerin varlığı döngüseldir: onlar, hücre döngüsünde sadece belirli zamanlarda yapılırlar.

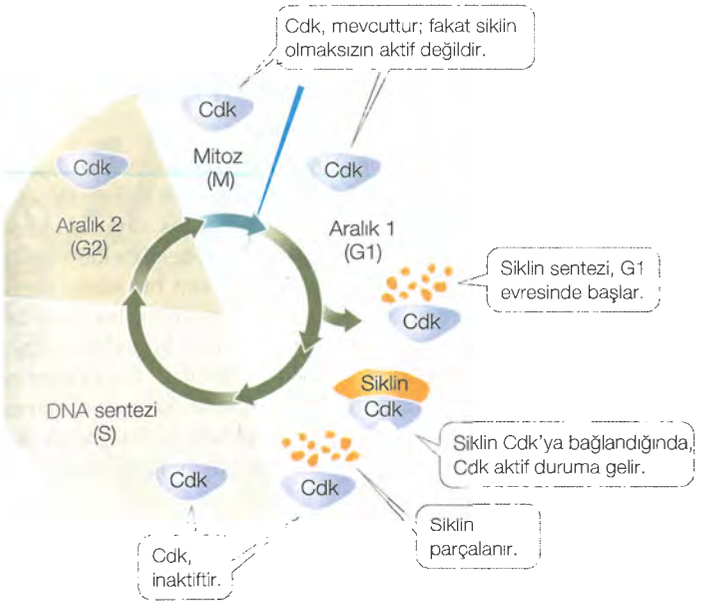
Farklı siklin-Cdk'ler, **hücre döngüsü kontrol noktalarında** etkili olurlar; bu noktalar, hücre döngüsündeki ilerleyişin düzenlendiği noktalardır. Örneğin eğer hücrenin DNA'sı radyasyon ya da zehirli kimyasallar nedeniyle önemli ölçüde tahrip edilmişse, hücrenin hücre döngüsünü tamamlaması önlenebi-




**11.5 Siklin Bağlanması, Cdk'yi Aktifleştirir** Siklin bağlanması, inaktif Cdk'nin üç boyutlu yapısını değiştirir ve onu aktif olan protein kinaza dönüştürür. Her siklin-Cdk kompleksi, hücre döngüsündeki bir özgül hedef proteini fosforlar.




**11.6 Siklin Bağımlı Kinazlar, Hücre Döngüsünün İlerleyişini Düzenler** Farklı siklin-Cdk kompleksleri, kontrol noktalarında (kırmızı çizgiler) etki ederek, hücre döngüsündeki olayların düzenli bir sırayla gerçekleşmesini düzenlerler.




**11.7 Siklinler, Hücre Döngüsünde Kısa Sürelidirler** Siklinler, hücre döngüsünde belirli zamanlarda yapılır ve daha sonra yıkılırlar. Bu durumda siklin, G1 boyunca vardır ve bulunduğu zaman boyunca Cdk'yi aktifleştirir.

lir. DNA hasarı için üç tane kontrol noktası vardır:

- G1 boyunca, hücre S evresine girmeden önce (kısıtlama noktası)
- S evresi boyunca
- S evresinden sonra, G2 boyunca

Şimdi G1 kontrol noktasını inceleyelim. Eğer DNA, G1 evresi sırasında radyasyon nedeniyle tahrip olmuşsa, p21 adı verilen bir protein yapılır. (*p*, "protein" kelimsinden ve 21, onun moleküler ağırlığından gelmektedir –moleküler ağırlığı 21.000 daltondur.) p21 proteininin G1- S Cdk'ye bağlanabilmesi, onun siklin tarafından aktivasyonunu önler. Böylece, DNA onarımı yapılırken hücre döngüsü durur (DNA onarımını Kısım 13.4'de daha ayrıntılı öğreneceksiniz). DNA onarımından sonra p21 proteini yıkılır ve hücre döngüsü ilerleyebilsin diye siklinin Cdk'ye bağlanmasına izin verilir. Eğer DNA hasarı ciddi boyuttaysa ve onarılamıyorsa, hücre programlanmış hücre ölümüne girecektir (apoptoz olayını Kısım 11.6'da tartışacağız).

Hücre döngüsü, bu iç sinyallere ilave olarak dış ortamdan gelen sinyallerden de etkilenir.

### Büyüme faktörleri, hücreleri bölünmeye teşvik edebilir

Siklin-Cdk'ler, hücrelere onların hücre döngülerinin ilerleyişinin iç kontrolünü sağlar. Bir canlıdaki hücrelerin tümü, düzenli olarak tekrarlanan bir hücre döngüsüne sahip değildir. Bazı hücreler, artık hücre döngüsüne girmezler ve G0 evresine girerler; ya da hücre döngüsünü yavaşlatırlar ve nadiren bölünürler. Eğer böyle hücreler bölünecekse, **büyüme faktörleri** adı verilen dış kimyasal sinyaller tarafından uyarılmalıdır. Bu proteinler, sonuçta hücresel cevaba yol açacak bir sinyal iletim yolunu aktive eder; bu sinyal iletim yolu, sıklıkla Cdk'lerin aktifleştirilmesiyle sonlanır (sinyal iletimi, Bölüm'de tartışılmıştır):

- Eğer bir yerinizi keserseniz ve kanama başlarsa, *trombosit* adı verilen özelleşmiş hücre parçacıkları, kanın pıhtılaşmasını başlatmak için yaralı bölgede bir araya toplanırlar. Trombositlerin üretip saldığı, *trombosit kaynaklı büyüme faktörü* adı verilen protein, derideki komşu hücrelere yayılarak onların bölünmesini uyarır ve yaranın iyileşmesini sağlar.
- Alyuvar ve akyuvarların ömür uzunlukları sınırlıdır; bu nedenle bu hücreler, kemik iliğinde yer alan olgun olmayan, özelleşmemiş kan hücresi öncüllerinin bölünmesiyle yenilenmelidir. *İnterlökinler* ve *eritropoietin* adı verilen iki çeşit büyüme faktörü, bu öncül hücrelerin bölünmelerini ve özelleşmelerini sırasıyla uyarır.

Büyüme faktörleri, bunlarda ve başka örneklerde, hedef hücre üzerindeki özgül reseptörlere bağlanarak siklin senteziyle sonlanan sinyal iletim yolunu aktifleştirir; dolayısıyla Cdk'leri ve hücre döngüsünü de aktifleştirir. Örneklerden görebileceğiniz gibi, iç ortamın kararlılığının korunmasında büyüme faktörleri önemlidir.

## 11.2 ÖZET

**Ökaryotik hücre döngüsü, hem dış ve hem de iç kontrol altındadır. Cdk'ler, ökaryotik hücre döngüsünü kontrol eder ve kendileri siklinler tarafından kontrol edilir. Büyüme faktörleri gibi dış faktörler, hücre döngüsünü başlatabilir.**

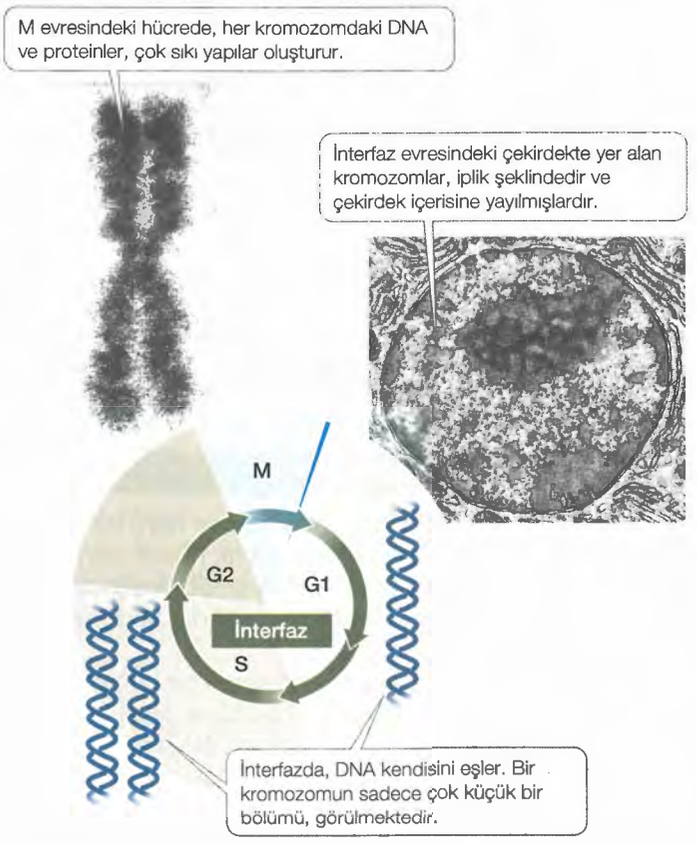
- İnterfazın değişik evrelerini gösteren bir hücre diyagramı çiziniz. Bakınız ss. 212-213 ve Şekil 11.3
  Bir hücre bölünmeden *önce*, niçin DNA'nın replikasyon geçirmesi ve birbirinden ayrılması gerektiğini Siklin-Cdk'ler, hücre döngüsünün ilerleyişini nasıl kontrol eder? Bakınız ss.214-215 ve Şekil 11.6
  Hücre döngüsünün dış ve iç kontrolleri arasındaki farklılıklar nelerdir? Bakınız s.215

## 11.3 Mitoz Boyunca Neler Olur?

Hücre bölünmesi sürecinde üçüncü elzem basamak –replikasyon geçirmiş DNA'nın birbirinden ayrılması- mitoz sırasında meydana gelir. Birbirinden ayrılmadan önce, her bir kromozomdaki kocaman DNA molekülleri ve onların yakından ilişki kurmuş olduğu proteinler, daha sıkı yapılar şeklinde yoğunlaşırlar. Mitoz sayesinde kromozomlar birbirinden ayrıldıktan sonra, sitokinez hücreyi iki hücreye ayırır. Şimdi bu basamaklara daha yakından bakalım.

### Ökaryotik DNA, mitoz öncesinde, çok sıkı kromozomlar içinde paketlenir

Bir ökaryotik kromozom, çok büyük bir ya da iki tane, doğrusal, çifte-iplikçikli DNA molekülü ve bu moleküle kompleks oluşturmuş çok sayıda proteinden oluşmuştur (DNA ve proteinlerden oluşmuş olan bu kompleks, **kromatin** olarak isimlendirilir). Her kromozom, S evresine girmeden önce, sadece bir tane çifte-iplikçikli DNA molekülü içerir. Bununla birlikte, DNA molekülü, S evresi boyunca replikasyon geçirdikten sonra, kardeş kromatidler olarak bilinen iki tane çifte-iplikçikli DNA molekülü vardır. Kardeş kromatidler, *kohezin* (*cohesin*) adı verilen protein kompleksi sayesinde uzunluklarının büyük bir kısmı boyunca bir arada tutulur. Onlar, mitoza girinceye kadar interfaz G2 boyunca bu şekilde bir arada kalırlar; mitozda, kohezinin büyük bir kısmı kromatidlerin bir arada tutulmaya devam ettiği kısım olan **sentromer** bölgesi dışında ortadan kaldırılır. *Kondensin* adı verilen ikinci bir protein grubu, G2 evresinin sonunda, DNA moleküllerini kaplar ve onları daha sıkı hale getirir (Şekil 11.8).




**11.8 Kromozomlar, Kromatidler ve Kromatin** İnterfaz evresinde çekirdekteki DNA, dağınık durumdadır ve mitoz başladığında yoğunlaşır.

Eğer tipik bir insan hücresindeki tüm DNA'lar uç uca eklenecek olursa yaklaşık olarak 2 metre uzunlukta olacaktır. Ancak, çekirdeğin çapı sadece 5 µm (0.000005 metre) kadardır. Böylece ökaryotik DNA, prokaryotlarda olduğu gibi, son derece organize olmuş kapsamlı bir şekilde paketlenir (Şekil 11.9). Bu paketlenme işi, büyük ölçüde, DNA ile yakından ilişki kurmuş olan proteinler sayesinde başarılır; bu proteinlere **histonlar** (*histos*, "ağ" ya da "sargı") adı verilir. Histon proteinleri, bazik özellikteki olan lizin ve arjinin amino asitlerini fazla miktarda içerdiklerinden hücresel pH düzeyinde pozitif yüklüdürler. Bu pozitif yükler, DNA üzerindeki negatif yüklü fosfat gruplarını çekerler. Bu DNA-histon etkileşimleri, histon-histon etkileşimleri ile birlikte **nükleozom** adı verilen boncuk şeklindeki birimlerin oluşmasıyla sonuçlanır.

İnterfaz boyunca, her bir kromozomu oluşturan kromatin, daha az yoğun paketlenmiş durumda olup tek bir DNA molekülü, bir ip üzerindeki boncukları andıran çok sayıda nükleozom etrafına dolanmıştır. DNA, hücre döngüsünün bu evresi boyunca, replikasyon ve transkripsiyonla meşgul olan proteinler için erişilebilirdir. Bir mitotik kromozom oluştuğunda, onun sıkı yapısı kendisini replikasyon ve transkripsiyon faktörlerine karşı erişilmez kılar; böylece bu işlemler meydana gelemez.

Mitozun ve mayozun her ikisinin de erken evreleri boyunca, nükleozomlar birlikte paketlendiğinde, kromatin her zamandakinden daha sıkı sarılmış ve yoğun hale gelmiş durumdadır. Kromatinin daha ileri düzeyde kıvrılması, kromatidlerin birbirinden uzaklaşamaya başladıkları zamana kadar devam eder.

## Genel bakış: Mitoz, genetik bilginin kopyalarını birbirinden ayırır

*Mitozda, tek bir çekirdek, genetik olarak hem birbiriyle ve hem de atasal çekirdekle aynı olan iki çekirdek meydana getirir.* Mitoz (hücre döngüsünün M evresi), ökaryotik hücrenin çok sayıdaki kromozomunun doğru şekilde ayrılarak yavru çekirdeklere geçmesini garantiler. Mitoz, devamlılık gösteren bir süreç olup buradaki her olay diğerinin ardından kesintisiz bir şekilde ilerler; onu bir seri evreye bölerek incelemek kolaylık sağlar: profaz, prometafaz, metafaz, anafaz ve telofaz. Bu evrelerin her birini incelemeden önce, mitoz boyunca kromozomların düzgün bir şekilde birbirinden ayrılmasına katkı yapan iki hücresel yapıyı tanımlayacağız –sentrozom ve iğ iplikleri.

## Sentrozomlar hücre bölünme düzlemini belirler

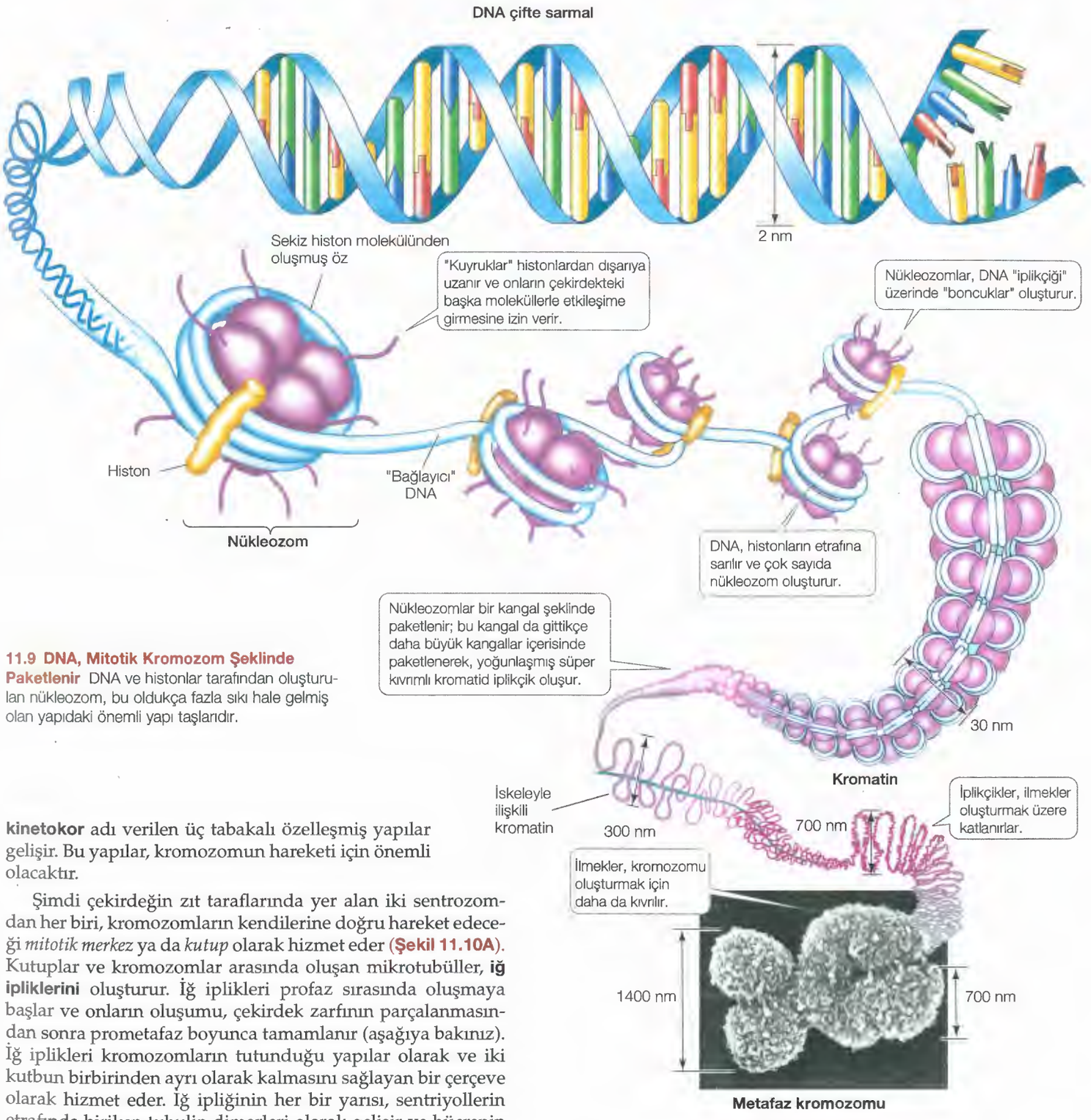
Kromozomların birbirinden ayrılması için iğ ipliği aygıtı oluşmadan önce, bu iğ ipliklerinin konumlanacakları yön belirlenir. Bu iş, sitoplazmada çekirdeğin yakınında yer alan bir organel olan **sentrozom** ("merkezi cisim") tarafından yerine getirilir. Birçok organizmada, her sentrozom bir çift **sentriyol**den meydana gelmiştir ve sentriyollerin her biri, dokuz tane mikrotubül üçlüsünden oluşmuş içi boş bir tüptür. İki tüp, birbirine dik açı oluşturacak şekilde konumlanmıştır.

Sentrozom, S evresi boyunca, bir çift sentrozom oluşturmak üzere kendisini iki katına çıkarır. G2 evresinden M evresine geçişte, iki sentrozom birbirinden ayrılır ve çekirdek zarfının zıt uçlarına doğru hareket eder. Bu uçlar, nihayetinde, kromozomların ayrılma sırasında hareket edecekleri "kutupları" belirleyecektir. Sentrozomların konumları, hücrenin bölüneceği düzlemi belirler; onun için onlar, iki yeni hücre arasındaki uzamsal ilişkiyi belirler. Bu ilişkinin önemi, mayalar gibi tek serbest yaşayan hücreler için çok küçük olabilir; fakat çok hücreli organizmalardaki hücreler için bu ilişki önemlidir. Örneğin, döllenmiş bir yumurtadan bir embriyonun gelişmesi sırasında, bazı bölünmelerden gelen kardeş hücrelerin, yeni dokuları oluşturmak üzere sinyalleri alabilmeleri için doğru pozisyonda olmaları gerekir.

Sentriyoller, yüksek konsantrasyonda tubulin dimerleriyle çevrelenmiştir; ve bu proteinler, kromozom hareketlerini düzenleyen mikrotubülleri oluşturmak üzere bir araya gelirler. (Bitki hücreleri sentrozomdan yoksundur; fakat hücrenin her bir ucunda yer alan belirgin mikrotubül organize edici merkezler, aynı rolü oynarlar.) Bu mikrotubüller, kromozomların düzgün bir şekilde birbirlerinden ayrılması için gerekli olan iğ ipliği yapısının ana kısmını oluşturur.

## İğ iplikleri profaz sırasında oluşmaya başlar

İnterfaz boyunca, ışık mikroskobu altında sadece çekirdek zarfı, çekirdekçikler (bakınız Kısım 5.3) ve zar zor ayırt edilebilen bir kromatin ağı görülebilir. Hücre mitozun başlangıç evresi olan **profaza** girdiğinde çekirdeğin görünüşü değişir. S evresinden beri DNA replikasyonunun iki ürününü bir arada tutan kohezinin çoğu ortadan kaldırılır; böylece bireysel kromatidler görülebilir duruma gelir. Kromatidler, sentromer kısmında yer alan az miktarda kohezin tarafından halen daha bir arada tutulurlar. Profazın sonlarına doğru, sentromer bölgesinde, her bir kromatid üzerinde bir tane olmak üzere




**11.9 DNA, Mitotik Kromozom Şeklinde Paketlenir** DNA ve histonlar tarafından oluşturulan nükleozom, bu oldukça fazla sıkı hale gelmiş olan yapıdaki önemli yapı taşlarıdır.

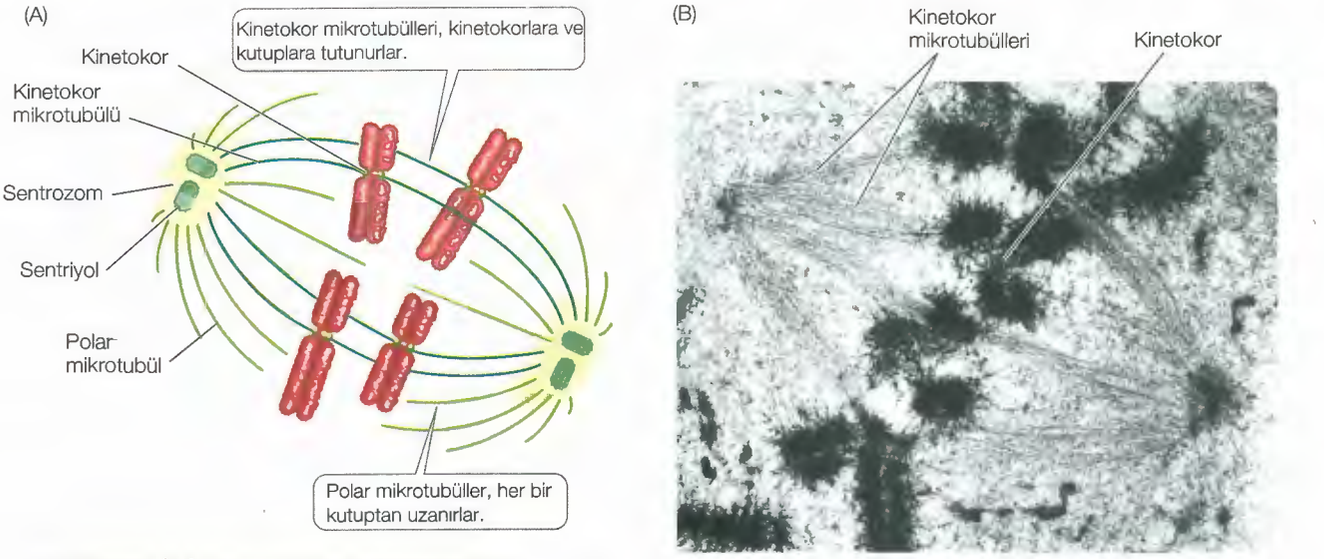
**kinetokor** adı verilen üç tabakalı özelleşmiş yapılar gelişir. Bu yapılar, kromozomun hareketi için önemli olacaktır.

Şimdi çekirdeğin zıt taraflarında yer alan iki sentrozomdan her biri, kromozomların kendilerine doğru hareket edeceği *mitotik merkez* ya da *kutup* olarak hizmet eder (**Şekil 11.10A**). Kutuplar ve kromozomlar arasında oluşan mikrotubüller, **iğ ipliklerini** oluşturur. İğ iplikleri profaz sırasında oluşmaya başlar ve onların oluşumu, çekirdek zarfının parçalanmasından sonra prometafaz boyunca tamamlanır (aşağıya bakınız). İğ iplikleri kromozomların tutunduğu yapılar olarak ve iki kutbun birbirinden ayrı olarak kalmasını sağlayan bir çerçeve olarak hizmet eder. Iğ ipliğinin her bir yarısı, sentriyollerin etrafında biriken tubulin dimerleri olarak gelişir ve hücrenin orta bölgesine uzanan uzun lifler oluşturur. Mikrotubüller, başlangıçta kararlı değildir; onlar kinetokorlarla ya da diğer yarı-iğ ipliklerinin mikrotubülleriyle temas kurup kararlı hale gelinceye kadar, sürekli olarak oluşur ve yıkılırlar.

İğ ipliklerindeki mikrotubüllerin iki tipi vardır:

- *Polar mikrotubüller*, iğ ipliklerinin çerçevesini oluşturur ve bir kutuptan diğerine uzanırlar.
- Daha sonra oluşan *kinetokor mikrotubülleri*, kromozomlar üzerindeki kinetokorlara tutunurlar. Her bir kromozom çiftindeki iki kardeş kromatid, iğ ipliğinin zıt yarılarındaki kinetokor mikrotubüllerine tutunur (**Şekil 11.10B**). Bu olay, iki kromatidin sonuçta zıt kutuplara hareket edeceğini garantiler.

Kromatidlerin hareketi, mitozun önemli özelliğidir. Bu, hücre bölünmesi için ve hücre döngüsünün tamamlanmasını için gerekli olan ayrılma olayını yerine getirir. Profaz, bu hareketi hazırlar ve gerçek ayrılma olayı, mitozun sonraki üç evresinde gerçekleşir.

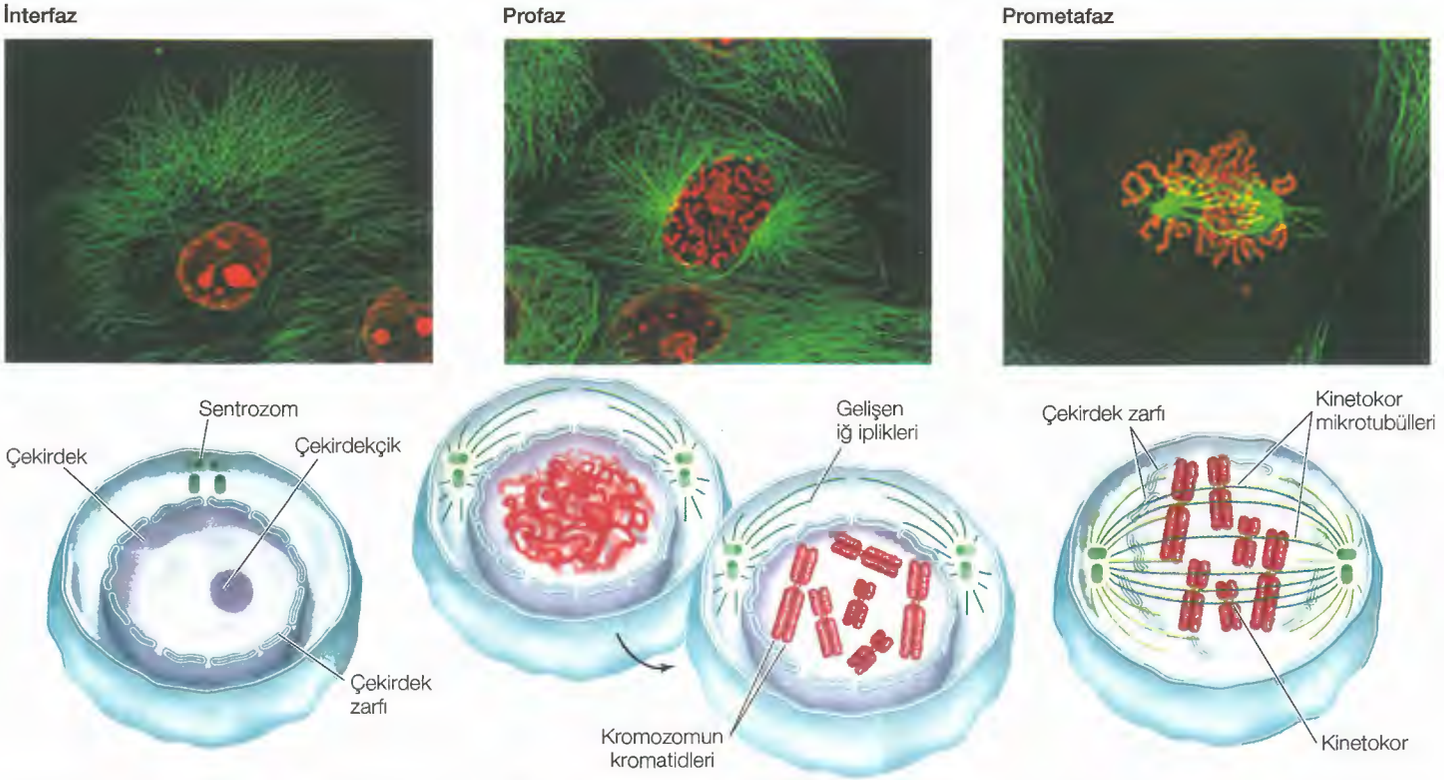



**11.10 Mitotik İğ İplikleri, Mikrotubüllerden Oluşur**
(A) Hayvan hücresinin metafaz evresinde iğ ipliği aygıtı. Bitki hücresinde, sentriyol bulunmaz. (B) Metafaz evresindeki kinetokor mikrotubüllerini vurgulayan bir elektron mikrografı.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 11.1 • Mitotik İğ İplikleri**

**11.11 Mitozun Evreleri** Mitozda, genetik olarak birbirlerine ve köken aldıkları çekirdeğe özdeş olan iki yeni çekirdek oluşur. Bu mikrografta, yeşil boya, mikro tubülleri (ve böylece iğ ipliklerini); kırmızı boya ise kromozomları boyamıştır. Çizim resimlerdeki kromozomlar, bireysel kromatidlerin geleceğini vurgulamak için biçimlendirilmiştir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 11.2 • Mitozun Görüntüleri**



### Kromozom ayrılması ve hareketi son derece düzenlidir

Sonraki üç evre olan prometafaz, metafaz ve anafaz boyunca hücre içerisinde ve kromozomlarda çarpıcı değişiklikler meydana gelir.

- **Prometafaz.** Çekirdek zarfı parçalanır ve iki kromatidden oluşmuş sıkı kromozomlar, kinetokor mikrotubüllerine tutunurlar.
- **Metafaz.** Kromozomlar, hücrenin orta çizgisinde (ekvatoriyal konumda) dizilirler.
- **Anafaz.** Kromatidler birbirinden ayrılır ve her biri diğer kutba doğru hareket ederek birbirinden uzaklaşır.

Bu olaylar, **Şekil 11.11**'de resmedilmiş ve tanımlanmıştır. Biz burada, iki anahtar süreci inceleyeceğiz: kromatidlerin birbirinden ayrılmasını ve onların kutuplara doğru olan gerçek hareketinin mekanizmasını.

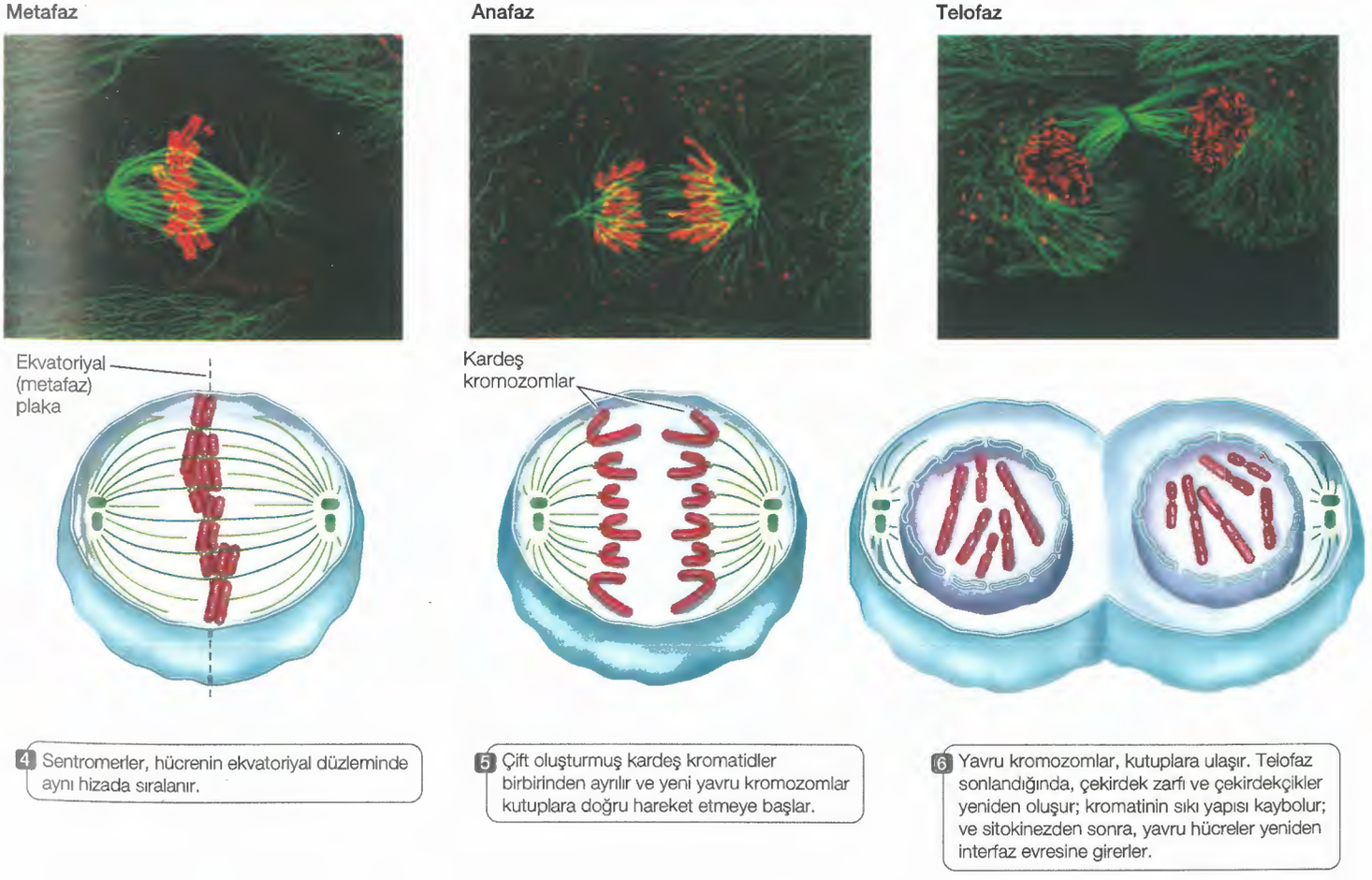
**KROMATİDLERİN AYRILMASI** Kromatidlerin birbirinden ayrılması, anafazın başlangıcında gerçekleşir. Bu, M evresi siklin-Cdk (bakınız Şekil 11.6) tarafından kontrol edilir; bu kompleks, *anafaz-teşvik edici kompleks* (APC) adı verilen başka bir protein kompleksi aktifleştirir. Kardeş kromatidleri bir arada tutan kohezin proteininin bir alt birimi, özgül bir proteaz olan *separaz* tarafından hidroliz edildiğinden ayrılma meydana gelir (**Şekil 11.12**). Kromatidler birbirinden ayrıldıktan sonra, onlara **kardeş kromozomlar** adı verilir.

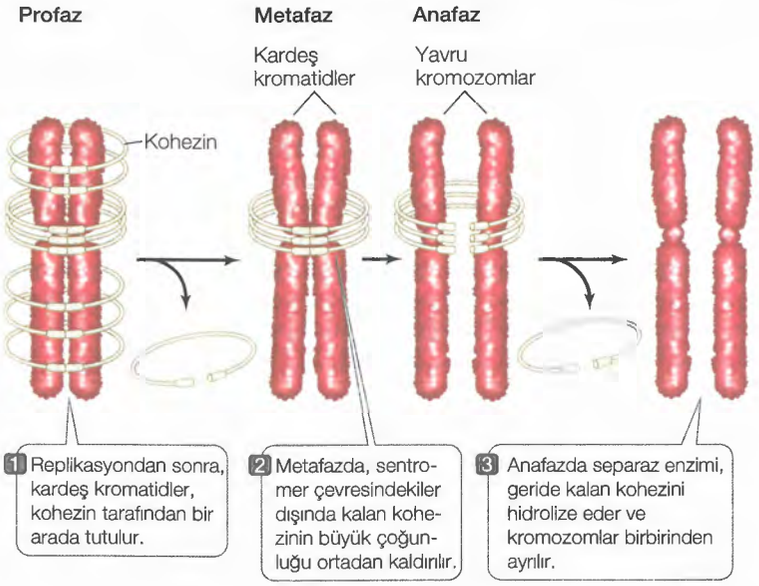
**KROMOZOM HAREKETİ** Kardeş kromozomların iki takımının, hücrenin kutuplarına göçü, oldukça organize ve aktif bir işlemdir. Kromozomları hareket ettirmek için iki mekanizma çalışmaktadır. Birincisi, kinetokorlar, bir "moleküler motor" olarak işlev yapan *sitoplazmik dinein* adı verilen bir protein içermektedir. Bu protein, ATP'yi ADP ve fosfata hidroliz eder ve böylece, kromozomları mikrotubüller boyunca kutuplara doğru hareket ettirebilecek enerjiyi salar. Bu olay, hareket kuvvetinin yaklaşık olarak yüzde 75'inden sorumludur. İkincisi, kinetokor mikrotübülleri kutuplardan kısalarak kromozomları kutuplara doğru çeker; bu olay ise hareket kuvvetinin yaklaşık yüzde 25'inden sorumludur.

- Kromozomlar birbirinden ayrıldıktan sonra **telofaz** meydana gelir; telofaz mitozun son evresidir. Bu evre boyunca, her bir kromozom takımının etrafında bir çekirdek zarfı oluşur, çekirdekçikler ortaya çıkar ve kromozomlar daha az kompakt hale gelir. Bu evrede iğ iplikleri de gözden kaybolur. Sonuç olarak, tek bir hücre içerisinde iki yeni çekirdek vardır.

### Sitokinez sitoplazmanın bölünmesidir

Mitoz, sadece çekirdeğin bölünmesini ifade eder. Mitozu izleyen hücre sitoplazmasının bölünmesi olayına, sitokinez adı verilir. Sitokinez, organizmanın çeşidine bağlı olarak çeşitli






**11.12 Kromatidlerin Tutunması ve Birbirlerinden Ayrılması** Kohezin protein kompleksi, kardeş kromatidleri sentromer kısmında bir arada tutar. Anafaz evresinde, separaz enzimi kohezini hidrolize uğratır ve kromatidlerin yavru kromozomlar şeklinde ayrılmasına izin verir.

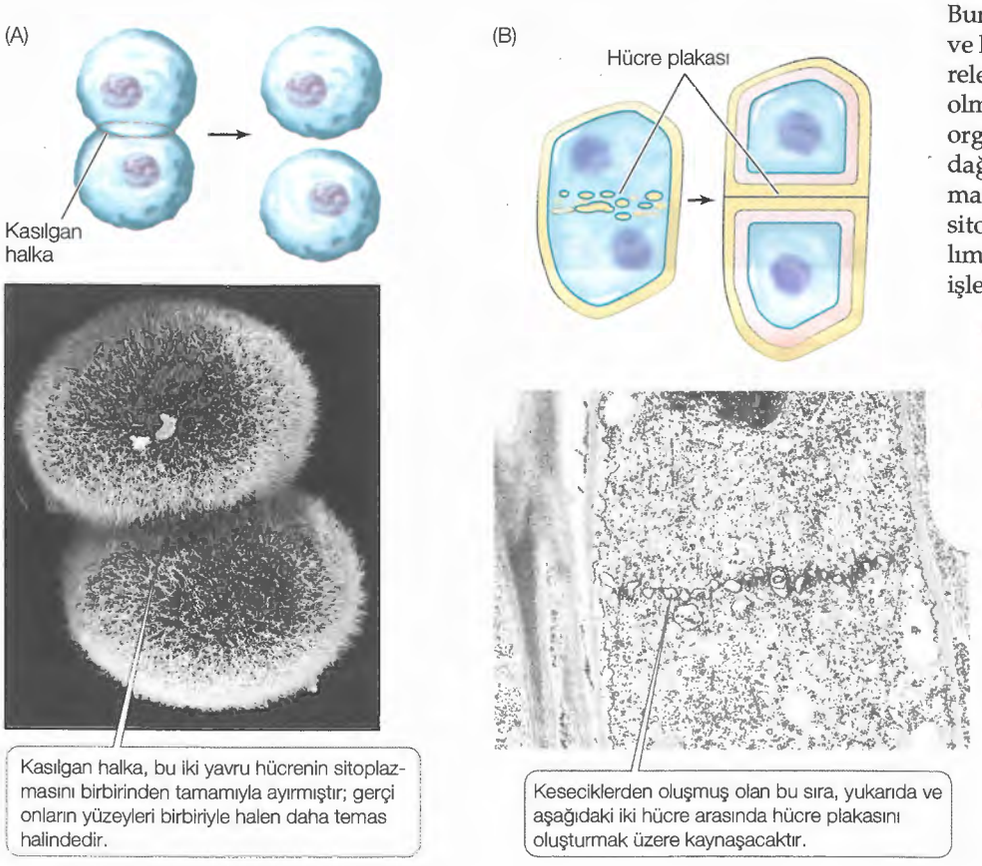
şekillerde gerçekleşir. Özellikle bitkilerde ve hayvanlarda gerçekleşen bu işlemler arasında önemli farklılıklar vardır.

Hayvan hücrelerindeki sitokinez, genellikle, plazma zarının üzerinde çizgi şeklinde bir girintinin oluşmasıyla başlar; sanki görünmeyen bir iplik, iki çekirdek arasındaki sitoplazmayı sıkmaktadır (Şekil 11.13A). Bu *kasılgan halka*, aktin ve miyozin mikrofilamentlerinden (bakınız Şekil 5.18) oluşmuştur; ve bu mikrofilamentler, plazma zarının sitoplazmik yüzeyinde bir halka meydana getirir. Bu iki protein, kas hücrelerinde olduğu gibi, birbiriyle etkileşerek bir kasılma yaratır ve böylece hücreyi sıkarak ikiye böler. Mikrofilamentler, interfaz evresindeki hücrenin hücre iskeletinde mevcut olan aktin monomerlerin bir araya getirilmesiyle hızlı bir şekilde yapılırlar. Onların birlikteliği, hücrenin merkezindeki depolama yerlerinden salınan kalsiyum iyonlarının kontrolü altındadır.

Bitkiler, sert ve esnemez hücre duvarlarına sahip olduklarından dolayı bitki hücresi sitoplazması, farklı şekilde bölünür. Bitki hücrelerinde, mitozdan sonra iğ iplikleri yıkıldığında, Golgi aygıtından türeyen zarsı kesecikler, hücrenin bölünme düzlemi boyunca, yani iki kardeş çekirdek arasındaki kabaca orta kısımda ortaya çıkmaktadır. Kesecikler, bir motor protein olan kinezin tarafından mikrotubüller boyunca itilirler ve yeni plazma zarını oluşturmak üzere kaynaşırlar. Onlar, aynı anda, kendi içerikleriyle *hücre plakasına* katkı yaparlar; hücre plakası, yeni bir hücre duvarının başlangıcıdır (Şekil 11.13B).

Her kardeş hücre, sitokinezin ardından, tam bir hücrenin tüm elemanlarını içerir. Kromozomların tamı tamına dağılımının sağlanması, mitozla garanti altına alınır. Buna zıt olarak, ribozomlar, mitokondriler ve kloroplastlar gibi organellerin yavru hücreler arasında paylaşımının tamı tamına eşit olmasına gerek yoktur. Bu nedenle, mitozun organelleri yavru hücrelere tamtamına eşit dağılımını sağlayan herhangi bir mekanizması yoktur. Bölüm 19'da göreceğimiz gibi, sitoplazmik elemanların eşit olmayan dağılımının gelişim sırasında, iki yeni hücre için işlevsel önemi olabilir.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 11.1 • Mitoz**




**11.13 Hayvan ve Bitki Hücrelerindeki Sitokinez Birbirinden Farklıdır** (A) Henüz sitokinezi tamamlamış olan deniz-kestanesi zigotu, bir embriyoya gelişimindeki ilk hücre bölünmesinin sonunda görülmektedir. (B) Bölünmekte olan bir bitki hücresi, geç telofaz evresinde görülmektedir. Bitki hücreleri hücre duvarına sahip olduğundan hayvan hücrelerinden farklı şekilde bölünürler.

## 11.3 ÖZET

**Mitoz, ökaryotik bir hücrenin çekirdeğinin birbirine ve atasal çekirdeğe özdeş olan iki çekirdeğe bölünmesidir. Mitoz olayı, devam ederken bir seri olay (profaz, prometafaz, metafaz, anafaz ve telofaz) gözlenebilir. Hücre, iki özdeş çekirdek oluştuğu zaman, sitokinezle iki hücreye bölünür.**

- Kromozom, kromatid ve kardeş kromozom arasındaki farklılık nedir? **Bakınız Şekil 11.8 ve 11.11**
- Profaz boyunca yoğunlaştırılan doğrusal DNA'nın içerdiği genetik bilginin "paketlenmesinin" değişik düzeyleri nelerdir? **Bakınız s.216 ve Şekil 11.9**
- Mitoz sırasında kromozomların nasıl hareket ettiklerini açıklayınız. **Bakınız s.219 ve Şekil 11.11**
- Bitki ve hayvan hücrelerinde görülen sitokinez olayları arasındaki farklılıklar nelerdir? **Bakınız s. 220 ve Şekil 11.13**

Mitozdaki karmaşık süreç, genetik açıdan birbirinin aynı olan iki hücrenin meydana gelmesiyle sonuçlanır. Fakat, daha öncede bahsedildiği gibi, mayoz adı verilen bir başka ökaryotik hücre bölünme süreci vardır; mayoz, genetik çeşitlilikle sonuçlanır. Bu sürecin rolü nedir?

## 11.4 Hücre Bölünmesi Eşeyli Yaşam Döngüsünde Ne Rol Oynar?

Mitotik hücre döngüsü, kendisini tekrarlar ve tek bir hücre, bu işlem sayesinde özdeş çekirdek DNA'sına sahip olan çok sayıda hücre meydana getirebilir. Diğer taraftan mayoz, sadece dört tane kardeş hücre üretir. Mitoz ve mayoz olaylarının her ikisi de üremede gereklidir; fakat onlar farklı rollere sahiptirler: eşeysiz üreme olayında sadece mitoz rol alırken eşeyli üremede hem mitoz ve hem de mayoz gereklidir.

### Mitoz tarafından sağlanan eşeysiz üreme, genetik değişmezlikle sonuçlanır

Bazen *vejetatif üreme* olarak da isimlendirilen **eşeysiz üreme**, çekirdeğin mitozla bölünmesi üzerine dayanır. Eşeysiz olarak üreyen bir organizma, mayalar gibi tek hücreli olabilir ve her hücre döngüsünde kendi kendini çoğaltabilir; ya da cholla kaktüsü gibi çok hücreli organizmalardan kopan bir parça, yeni çok hücreli bir organizma üretebilir (**Şekil 11.14**). Eşeysiz üreme, yeni bireyleri meydana getirme bakımından hızlı ve etkili bir yoldur ve doğada yaygındır. Eşeysiz üremede meydana gelen yavrular, ebeveyn organizmanın **klonlarıdır**; yani, yavrular, ebeveynleriyle *genetik olarak özdeştirler.* Yavrular arasındaki herhangi bir genetik varyasyon, büyük olasılıkla çevresel etkenlerin neden olduğu *mutasyon* adı verilen DNA'daki küçük değişikliklere bağlı olarak meydana gelir. Daha sonra göreceğiniz gibi, varyasyonun böyle küçük miktarda olması, eşeyli üreyen organizmalardaki olası kapsamlı varyasyonlarla tezat oluşturmaktadır.

### Mayoz sayesinde gerçekleştirilen eşeyli üreme, genetik çeşitlilikle sonuçlanır

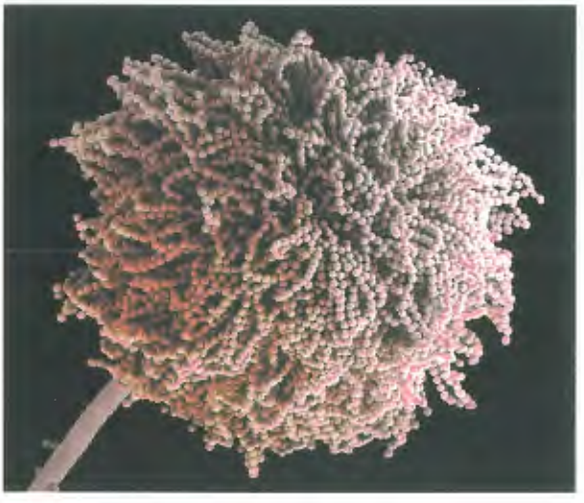
Eşeysiz üremenin aksine **eşeyli üreme**, ebeveynleriyle özdeş olamayan bir organizmanın üretilmesiyle sonuçlanır. Eşeyli üreme, mayozla üretilen **gametlere** gereksinim duyar; iki ebeveynin her biri, oluşturacakları yavruların her birisine birer gametle katkı yapar. Mayoz, genetik olarak hem birbirinden ve hem de ebeveynlerden farklı olan gametler –ve böylece yavrular- üretebilir. Bu genetik varyasyondan dolayı bazı

(A)



**11.14 Büyük ve Küçük Boyutta Eşeysiz Üreme** (A) Bu cholla kaktüsü gibi bazı kaktüsler, kolayca kırılan kırılgan gövdelere sahiptir. Zemine düşen parçalar, kök salar ve mitotik hücre bölünmesiyle yeni bitkilere gelişirler; bu bitkiler, genetik olarak, köken aldıkları bitkiyle özdeştirler. (B) Hücrelerden olan bu iplikçikler, mantar tarafından meydana getirilen eşeysiz sporlardır. Her spor, mitoz bölünmeyle oluşmuş bir çekirdek içerir ve bu çekirdek, onu üreten hücrenin çekirdeği ile genetik açıdan özdeştir. Spor, yeni bir mantar oluşturmak üzere bölünebilir.

(B)



yavrular, belirli bir ortamda yaşamak ve üremek için bu ortama diğerlerinden daha iyi uyum sağlayabilir. Böylece mayoz, doğal seçme ve evrim için ham madde olan genetik çeşitliliği yaratır.

Çoğu çok hücreli organizmada, üreme için *özelleşmemiş* olan vücut hücrelerine **somatik hücreler** adı verilir; bu hücrelerin her biri, çiftler halinde bulunan iki kromozom takımı içerir. Her kromozom çiftindeki kromozomlarından biri, canlının iki ebeveyninin birisinden gelir; örneğin insanlardaki 46 kromozomun 23 tanesi anneden 23 tanesi babadan gelir. Böyle bir **homolog çiftin** üyeleri, bazı türlerde bulunan eşey kromozomları dışında, büyüklük ve görünüş bakımından birbirine benzerdir (bakınız Kısım 12.4). Bir homolog çiftteki iki kromozom (**homologlar** denir), çoğunlukla genetik açıdan birbirinin aynısı olmamalarına karşın birbirleriyle ilgili genetik bilgiyi taşırlar. Örneğin, bir bitkideki homolog kromozom çifti, tohum biçimini kontrol eden bir genin farklı versiyonlarını (allellerini) taşıyabilir. Homolog kromozomlardan bir tanesi, buruşuk tohum oluşumuna yol açan alleli taşırken diğeri düz tohum oluşumundan sorumlu alleli taşıyabilir.

Diğer taraftan **gametler**, sadece tek bir takım kromozoma sahiptir –yani, her homolog çiftteki kromozomların birer tanesine sahiptir. Bir gametteki kromozomların sayısı, *n* ile gösterilir; ve bu hücrenin **haploid** olduğu ifade edilir. İki haploid gamet, **döllenme** adı verilen süreçte **zigotu** oluşturmak üzere birleşir. Böylece zigot, somatik hücrelerdeki gibi iki takım kromozoma sahiptir. Onun kromozom sayısı, $2n$ ile gösterilir ve zigotun **diploid** olduğu ifade edilir. Zigot, organizmalara bağlı olarak, ya mayozla ya da mitozla bölünebilir. Her halükarda, eşeyli üreme yeteneğine sahip olan yeni bir olgun organizma gelişir.

Tüm eşeyli yaşam döngüleri, gametleri ya da haploid hücreleri üreten mayoz bölünmeye gereksinim duyar. Sonuçta, haploid hücreler ya da gametler, bir zigot oluşturmak üzere kaynaşırlar; zigot, bu yaşam döngüsünün diploid evresinin başlangıcıdır. Evrim, eşeyli üremenin ortaya çıkmasından beri, eşeyli yaşam döngüsünün pek çok farklı versiyonunu yaratmıştır. **Şekil 11.15**, bunun üç örneğini göstermektedir.

- Aralarında çoğu protistin, mantarın ve bazı yeşil alglerin yer aldığı *haplontik* organizmalarda oldukça küçük olan zigot, yaşam döngüsündeki yegane diploid hücredir. Zigot oluştuktan sonra, hemen mayoz geçirerek daha fazla sayıda haploid hücre üretir. Bunlar, bitkilerin tohumları gibi ekseriyetle organizmaların yayılmalarını sağlayan birimler olan *sporlardır*. Spor, tek hücreli ya da çok hücreli olabilen yeni bir haploid organizma oluşturmak üzere çimlenir. Olgun bir haploid organizmanın hücreleri, diploid zigotu oluşturmak üzere kaynaşır.

**11.15 Döllenme ve Mayoz Eşeyli Üremede Birbirini İzler** Eşeyli üremede, haploid (*n*) hücreler ya da organizmalar, diploid (2*n*) hücreleri ya da organizmaları izler.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 11.3 • Eşeyli Yaşam Döngüsü**



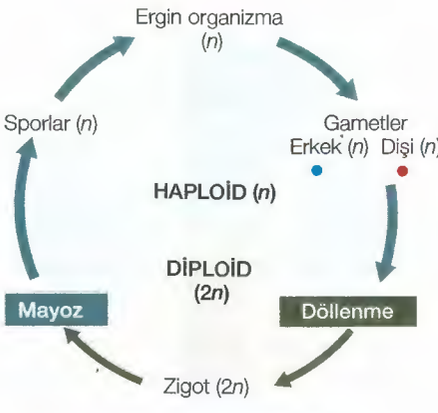
Mantar (*Rhizopus oligosporus*)
(haploid organizma)



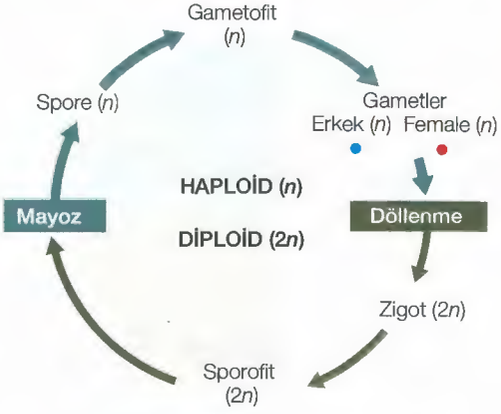
Eğreltiotu (*Humata tyermanii*)
(diploid sporofit)



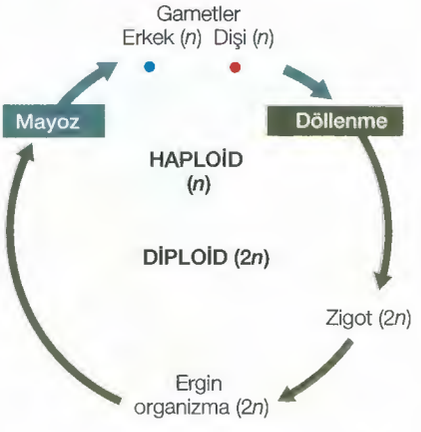
Fil (*Loxodonta africana*)
(diploid organizma)



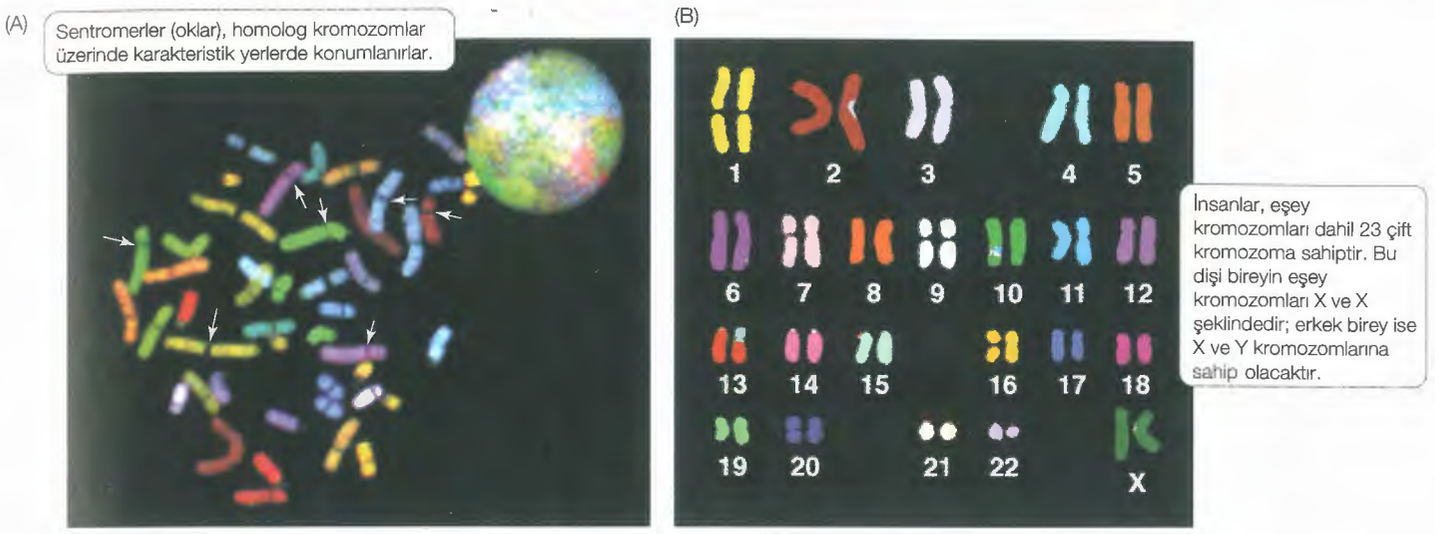

**Haplontik yaşam döngüsünde**, ergin organizma haploittir ve diploid evre, sadece zigottur.




**Döl almaşında**, organizma, her ikisi de çok hücreli olan haploid ve diploid evreleri geçirir.




**Diplontik yaşam döngüsünde**, organizma diploittir; sadece gametler haploid evredir.




**11.16 İnsan Karyotipi** (A) Bir insan hücresinin metafaz evresindeki kromozomları. Her kromozom çiftinin DNA'sı, belirli renklerle boyanan özgül nükleotid dizilerine sahiptir; böylece bir homolog çiftin kromozomları, ayırt edici farklı bir rengi paylaşır. Bu evredeki her kromozom, iki kromatidden oluşmuştur; fakat onlar ayırt edilemeyebilir. Yukarıda sağ tarafta bir interfaz çekirdeği görülmektedir. (B) Bilgisayarda çizilmiş olan soldaki görüntülere oluşturulan bu karyogram, birlikte sıralanmış ve numaralandırılmış olan homolog çiftleri göstermekte ve bir bireyin karyotipini açıkça ortaya koymaktadır.

- Çoğu bitkide ve bazı mantarlarda **döl almaşı** görülür. Birçok haplontik organizma için olduğu gibi, mayoz haploid sporları verir; sporlar, *gametofit* adı verilen haploid yaşam evresini oluşturmak üzere mitozla bölünürler. Gametofit, mitozla gametleri oluşturur ve gametler kaynaşarak diploid zigotu meydana getirir. Zigot, mitozla bölünmek suretiyle diploid *sporofiti* meydana getirir; sporofit de mayoz bölünmeyle gametleri üretir.
- Aralarında hayvanların, kahverengi alglerin ve bazı mantarların yer aldığı *diplontik* organizmalarda, yaşam döngüsündeki yegane haploid hücreler gametlerdir; olgun olan organizma diploittir.

Bu yaşam döngüleri, Kısım 7'de daha ayrıntılı olarak tanımlanmıştır. Şimdilik, eşeyli üremenin bireysel organizmalar arasında çeşitlilik yaratmadaki rolü üzerine odaklanacağız.

Eşeyli üremenin esası, bir haploid gamet oluşturulurken *diploid kromozom takımının yarısının şansa dayalı olarak seçilmesi* ve bunu, bir diploid hücre üretmek üzere iki haploid gametin kaynaşmasının takip etmesidir. Bu adımların her ikisi de populasyondaki genetik bilginin karılmasına katkı yapar; böylece hiçbir iki birey, birbiriyle tamtamına aynı olan genetik yapıya sahip olmaz. Eşeyli üreme tarafından sağlanan çeşitlilik, evrim için çok büyük fırsatlar açar.

### Metafaz kromozomlarının sayısı, biçimleri ve büyüklükleri karyotipi oluşturur

Hücreler mitozun metafaz evresinde olduklarında, onların bireysel kromozomlarının sayılması ve karakterize edilmesi genellikle olasıdır. Eğer kromozomların tüm takımının bir fotomikrografı hazırlanırsa, bireysel kromozomların görüntüleri maniple edilebilir ve birbirleriyle eşleştirilerek düzgün bir şekilde sıralanıp yerleştirilebilir. Böyle yeniden düzenlenmiş olan fotomikrograf, bir hücredeki kromozomların sayısını, biçimlerini ve büyüklüklerini ortaya koyar; bunlar birlikte o hücrenin **karyotipini** oluşturur (**Şekil 11.16**). Karyotipler, insanlardaki belirli hastalıkların teşhisine yardım edebilir; ve bu, tıbbın *sitogenetik* adı verilen dalının ortaya çıkmasına yol açmıştır. Ancak, Bölüm 15'de göreceğiniz gibi, kromozomların mikroskop altında incelenmesinin yerini DNA'nın doğrudan analizi almıştır.

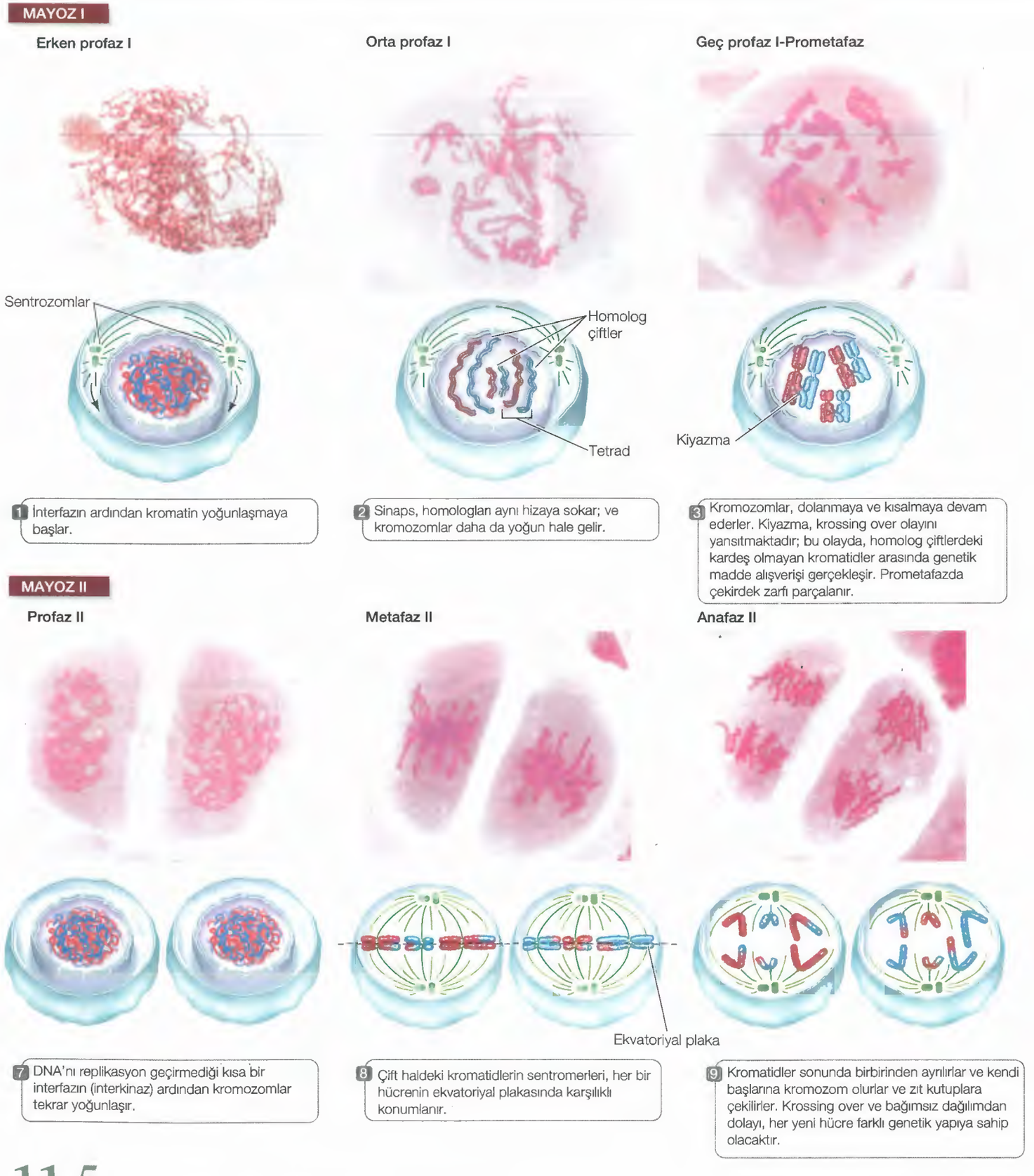
Bireysel kromozomlar, uzunluklarıyla, sentromerlerinin konumuyla ve boyanıp yüksek büyütmelerde gözlemlendiklerinde kendilerine özgü bantlanma şekilleriyle tanınabilirler. Karyotip, diploid hücrelerde, homolog kromozom çiftlerinden oluşur –örneğin, insanda toplam 46 kromozom ve 23 çift vardır. Bir canlının büyüklüğü ile onun kromozom sayısı arasında basit bir ilişki yoktur. Karasinek 5 çift kromozoma, atlar 32 çift kromozoma sahiptir; fakat daha küçük vücutlu olan sazan balığının 52 çift kromozomu vardır. Muhtemelen en fazla sayıda kromozomu olan canlı, bir eğrelti olan *Ophioglossum reticulatum* türüdür; bu eğrelti türü, 1260 (630 çift) tane kromozoma sahiptir!

## 11.4 ÖZET

**Mayoz eşeyli üreme için gereklidir; eşeyli üremede haploid gametler birleşerek bir diploid zigot meydana getirir. Eşeyli üreme, evrimin temeli olan genetik çeşitlilikle sonuçlanır.**

- Genetik açıdan eşeysiz ve eşeyli üreme arasındaki farklılık nedir? **Bakınız s. 221**
- Döllenme, bir diploid organizmayı nasıl oluşturur? **Bakınız s. 222**
- Hangi genel özellikler, eşeyli yaşam döngülerinin tümünde ortak olarak yer alır? **Bakınız s.222 ve Şekil 11.15**

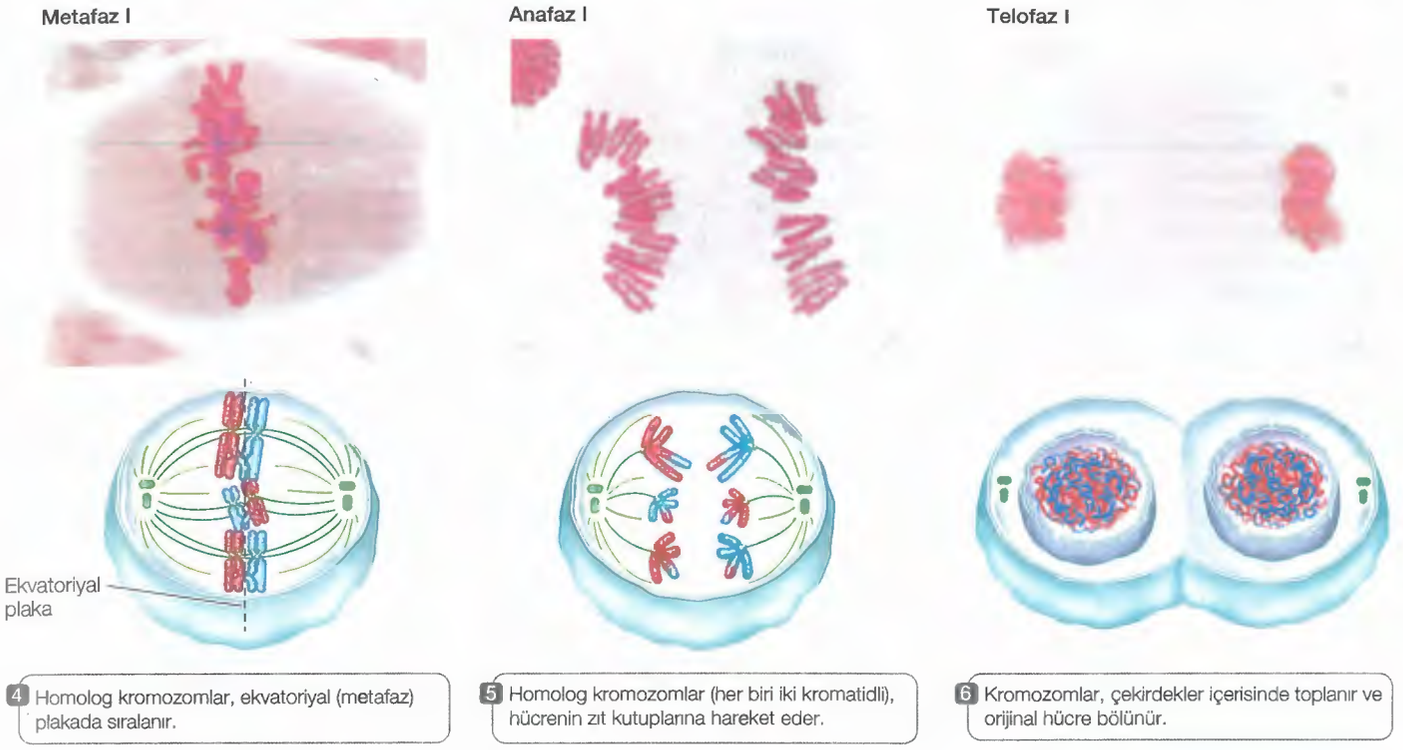
Mitozun aksine mayoz, atasal hücrenin içerdiğinin yarısı kadar kromozoma sahip olan yavru hücrelerin meydana gelmesine yol açar. Şimdi mayoz bölünme olayına göz atacağız.




## 11.5 Mayoz Boyunca Neler Olur?

Son kısımda, eşeyli üremede mayozun rolünü ve önemini anlattık. Şimdi, mayozun düzenli ve kusursuz haploid hücre kuşaklarını nasıl ürettiğini göreceğiz.

Mayoz, eşeyli üremeye hazırlık için, kromozom sayısını haploid sayıya indirgeyen *iki* çekirdek bölünmesinden oluşur. Mayoz boyunca *iki kez çekirdek bölünmesi* olmasına karşın DNA sadece *bir kez replikasyon geçirir*. Mitozun ürünlerinin aksine mayozun ürünleri, genetik olarak birbirinden ve atasal hücreninkinden farklıdır. Mayoz sürecini ve onun özgül ayrıntılarını anlamak için, mayozun tüm fonksiyonlarını akılda tutmak faydalı olacaktır.




**11.17 Mayoz: Haploid Hücrelerin Üretilmesi** Mayozda, kromozomların iki takımı, dört tane yavru çekirdeğe bölünür; sonuçta bu çekirdeklerin her biri, orijinal hücrenin sahip olduğunun yarısı kadar kromozoma sahip olur. Dört tane haploid hücre, birbirini izleyen iki çekirdek bölünmesinin sonucunda ortaya çıkar. Bu mikrograflar, bir zambağın erkek üreme organındaki mayozu göstermektedir; bu diyagramlar, bir hayvan hücresinde karşılık gelen evreleri göstermektedir. (Öğretim amaçlı olarak, bir ebeveynden gelen kromozomlar mavi renkli, diğer ebeveynden gelen kromozomlar kırmızı renkli gösterilmiştir.)

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 11.4 • Mayozun Görüntüleri

## Mayoz bölünme kromozom sayısını indirger

Yukarıda not edildiği gibi, mayoz bölünme *mayoz I* ve *mayoz II* olmak üzere iki çekirdek bölünmesinden oluşur. İki özgün özellik, **mayoz I**'i karakterize eder.

- *Homolog kromozomlar çift oluşturmak* üzere tüm uzunlukları boyunca bir araya gelirler. Böyle çiftler oluşturma mitozda görülmez.
- *Homolog kromozom çiftleri birbirinden ayrılır;* fakat her biri iki kardeş kromatidten oluşmuş olan bireysel kromozomlar bozulmadan kalır. (Kromatidler, mayoz II'de birbirinden ayrılacaktır.)

Mitozdaki gibi, mayoz I'den önce de her bir kromozomun replikasyon geçirdiği bir S evresinin olduğu interfaz yer alır. Sonuç olarak, her kromozom iki kardeş kromatidten oluşur ve bunlar, kohezin proteinleri sayesinde bir arada tutulur.

- Kromozom sayısını diploitten haploide indirgemek
- Haploid ürünlerin her birinin tam bir kromozom takımına sahip olmasını sağlamak
- Ürünler arasında genetik çeşitlilik meydana getirmek

Mayoz bölünmedeki olaylar, **Şekil 11.17**'de resimlerle açıklanmıştır. Bu kısımda, mayozu mitozdan ayrı kılan anahtar özelliklerin bazılarını tartışacağız.

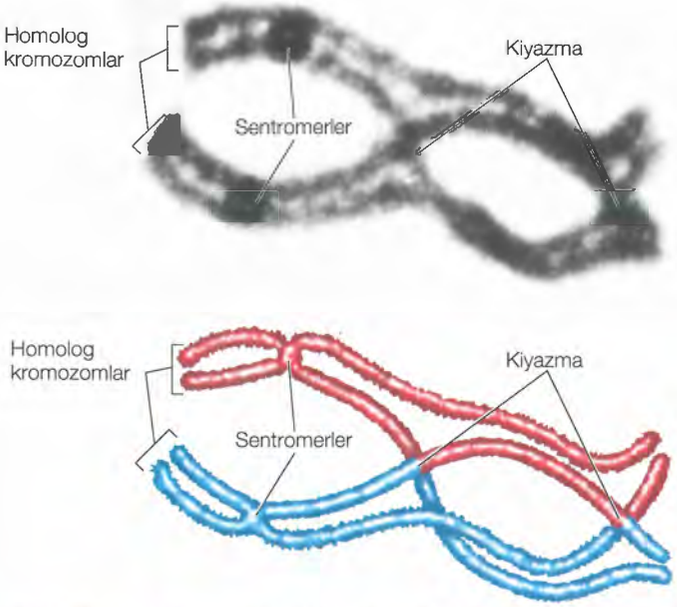
Mayoz I'in sonunda, her biri orijinal kromozomların yarısını (her homolog çiftin bir üyesini) içeren iki çekirdek oluşur. Sentromerler birbirinden ayrılmadığından, bu kromozomlar halen daha çiftedir –yani iki kardeş kromatidten oluşmuşlardır. DNA replikasyonunun *olmadığı* **Mayoz II** boyunca, kardeş kromatidler birbirinden ayrılır. Sonuç olarak mayoz I ve II'nin ürünleri, her biri haploid sayıda kromozoma sahip olan dört tane hücredir. Fakat bu dört hücre, genetik olarak birbiriyle özdeş (aynı) değildir.

### Mayoz I sırasında kromatid alışverişinin olması genetik çeşitlilik yaratır

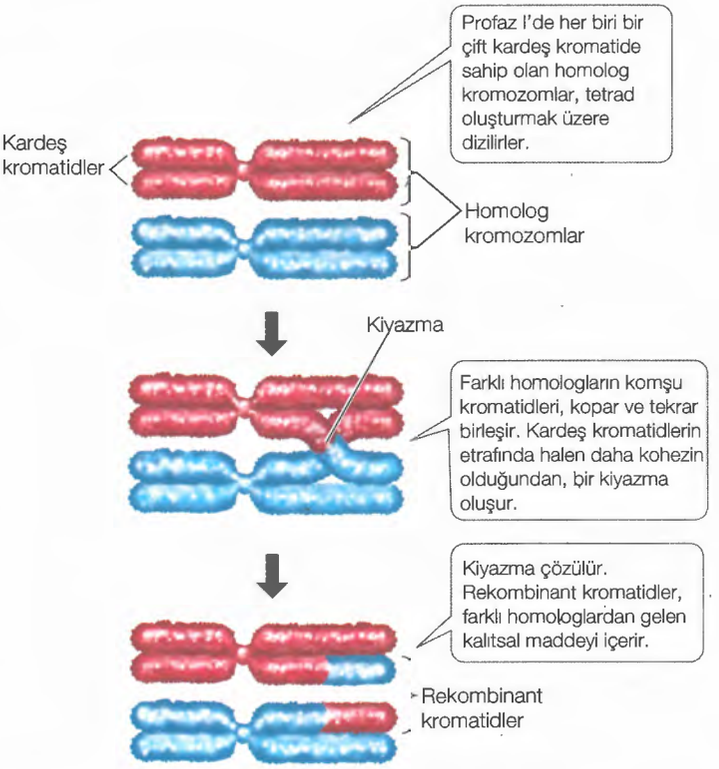
Mayoz I, uzun bir profaz I evresi ile başlar (Şekil 11.17'deki ilk üç panosu); bu evre boyunca kromozomlar belirgin biçimde değişiklik geçirir. Homolog kromozom çiftleri, uzunlukları boyunca, **sinapsis** adı verilen işlemle birbirlerine yapışırlar. (Bu olay, mitozda olmaz.) Bu eşleştirme işlemi, profaz I evresinden metafaz I evresinin sonuna kadar devam eder. Homolog kromozomların her bir çiftinin dört kromatidi, bir **tetrad** ya da *bivalent* oluşturur. Örneğin, bir insan hücresinde profaz I evresinin sonunda 23 tane tetrad vardır ve bunların her biri dört kromatidden oluşmuştur. Dört kromatid, kromozomların her bir homolog çiftindeki iki partnerden gelir.

Kromatin, profaz I ve metafaz I boyunca, sarılmaya ve sıkılanmaya devam eder; onun için kromozomlar daha kalın gözükür. Homolog kromozomlar, belli bir noktada diğerini iterek uzaklaştırdığı görülür; fakat onlar, kohezinlerin fiziksel tutunmaya aracılık etmesiyle, özellikle sentromerlerin yakınında birarada kalmayı sürdürürler. Profazın sonlarına doğru, bu şekilde tutunmaya sahip olan bölgeler, X-şeklinde görünüm alırlar (Şekil 11.18) ve bunlara **kiyazma** (çoğulu *chiasmata*, "çapraz") adı verilir.

Kiyazma, homolog kromozomlardaki kardeş olmayan kromatidler arasında *genetik madde alışverişinin* olduğunu – **krossing over** adı verilen olay- yansıtır (Şekil 11.19). Kromozomlar,




**11.18 Kiyazma: Kromatidler Arasındaki Genetik Alışverişin Kanıtı** Bu mikrograf, bir semenderde mayozun profaz I evresinde yer alan, her biri iki kromatide sahip homolog kromozom çiftini göstermektedir.

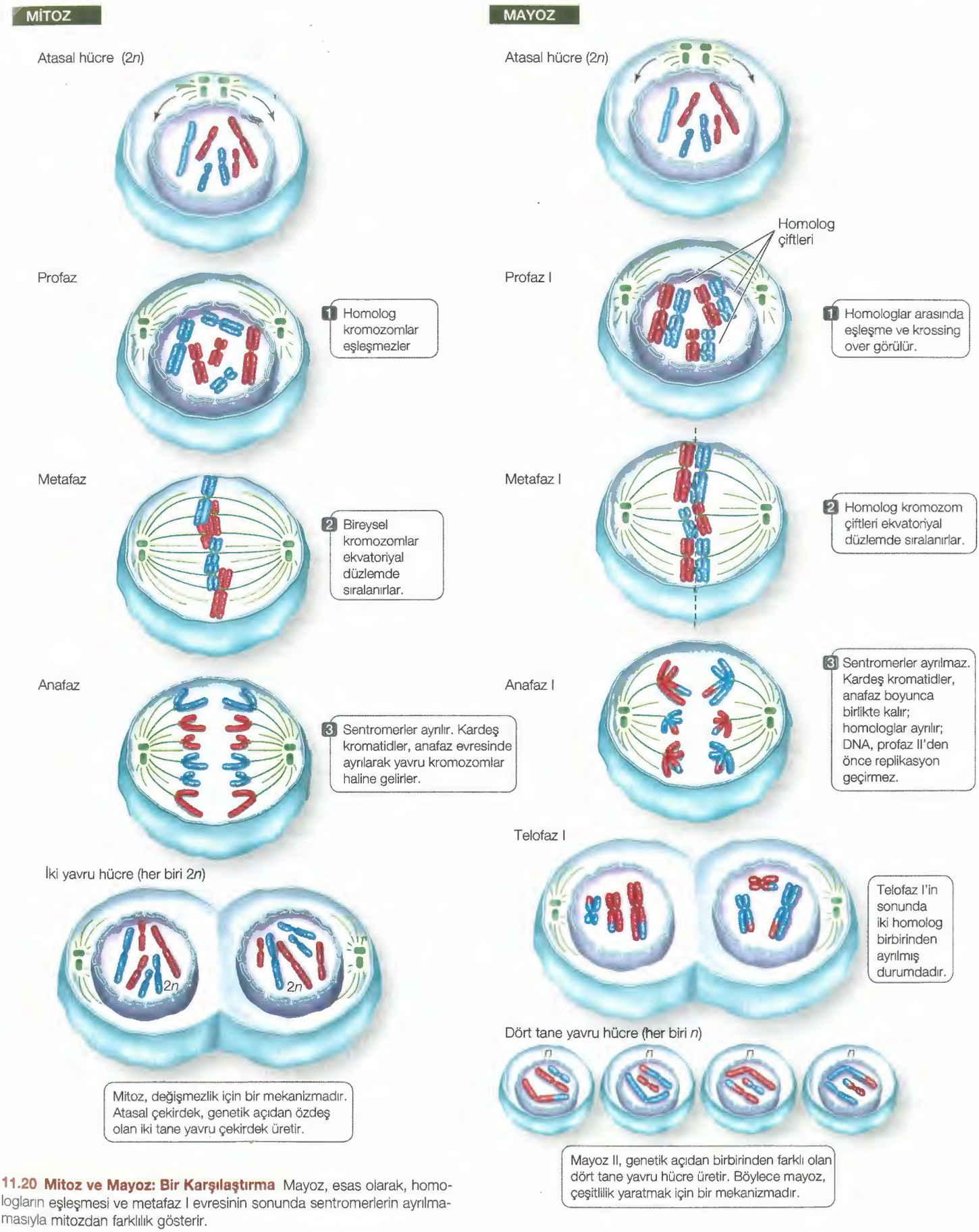



**11.19 Krossing Over, Genetik Olarak Çeşitlilik Gösteren Kromozomlar Oluşturur** Krossing over sayesinde gerçekleşen genetik madde alışverişi, rekombinant kromozomlar üzerindeki genetik bilginin yeni kombinasyonlarının oluşmasına yol açar. İki farklı renk, erkek ve dişi ebeveynlerin katkı yaptığı kromozomları ayırt ettirmektedir.

ekseriyetle sinaps başladıktan kısa bir süre sonra madde alış verişini gerçekleştirirler; fakat kiyazmalar, homolog kromozomların birbirini iterek uzaklaştırdığı daha sonraki zamana kadar görünebilir durumda değildirler. Krossing over, **rekombinant** kromatidlerin oluşmasıyla sonuçlanır; ve bu olay, homolog çiftler arasındaki genetik bilginin karılması suretiyle mayozun ürünleri arasındaki genetik varyasyonu artırır. Bölüm 12'de krossing overin genetik sonuçlarını daha ayrıntılı inceleyeceğiz. Mitoz, nadiren bir ya da iki saatten fazla zaman alır; fakat mayoz *daha* uzun sürebilir. İnsanların erkek bireylerinde, mayoz geçiren testis hücrelerinde profaz I evresi, yaklaşık bir hafta ve tüm mayotik döngü yaklaşık bir ay alır. Dişi bireylerde, profaz I evresi kadının doğumundan uzun süre önce başlar, dişi bireyin erken fetal gelişimi boyunca sürer ve aylık ovaryum döngüsünün sürdüğü yıllar sonrasında sonlanır.

### Mayoz sırasında homolog kromozomlar ayrılır ve birbirlerinden bağımsız olarak hücrelere giderler

Bir diploid organizma, iki kromozom takımına sahiptir ($2n$); bu takımlardan birisi onun erkek ebeveyninden diğeri dişi ebeveyninden gelmiştir. Organizma büyüyüp geliştiğinde, onun hücreleri mitoz bölünme geçirir. Mitoz bölünmede, her kromozom kendi homologundan bağımsız davranır ve onun iki kromatidi, anafaz sırasında zıt kutuplara gönderilir. Her bir kardeş çekirdek, nihayetinde $2n$ kromozoma sahip olur. Mayoz bölünmede, bu olaylar çok farklıdır. Şekil 11.20'de, bu süreçler karşılaştırılmıştır.




**11.20 Mitoz ve Mayoz: Bir Karşılaştırma** Mayoz, esas olarak, homologların eşleşmesi ve metafaz I evresinin sonunda sentromerlerin ayrılmamasıyla mitozdan farklılık gösterir.

Mayoz I'de, anneden gelmiş olan kromozomlar babadan gelmiş olan homologlarıyla sinapsis süresince çift oluştururlar. *Bu çift oluşturma olayı, mitozda olmaz.* Mayozun anafaz I evresi boyunca homologların birbiriden ayrılması (bakınız Şekil 11.17'deki 4-6 numaralı evreler), her bir kutba her homolog çiftin bir üyesinin gitmesini garantiler. Örneğin, insanlarda mayoz I evresinin sonunda her bir kardeş çekirdek, orijinal 46 kromozomun 23 tanesini içerir. Böylece, kromozom sayısı diploitten haploide indirgenir. Ayrıca mayoz I, her bir kardeş çekirdeğin tam bir kromozom takımına sahip olmasını garantiler.

Krossing over, mayoz bölünmenin ürünleri arasında genetik çeşitliliğin olmasının bir nedenidir. Çeşitliliğin diğer kaynağı, kromozomların birbirinden bağımsız olarak yavru hücrelere dağılmasıdır. Bir homolog çiftin hangi üyesinin anafaz I evresindeki hangi hücreye gideceği şansa bağlı bir olaydır. Örneğin, diploid olan ana çekirdekte iki çift homolog kromozomun var olduğunu düşünün. Belirli bir yavru çekirdek, baba kökenli 1. kromozomu ve ana kökenli 2. kromozomu alabilir. Ya da bu yavru çekirdek, ana kökenli 1.kromozomu ve baba kökenli 2. kromozomu alabilir veya bu kromozomların her ikisi de ana kökenli ya da baba kökenli olabilir. Bu olay, tamamıyla homolog kromozom çiftlerinin metafaz I evresindeki dizilimlerine bağlı olarak gerçekleşir. Bu olgu, kromozomların **bağımsız dağılması** olarak ifade edilir.

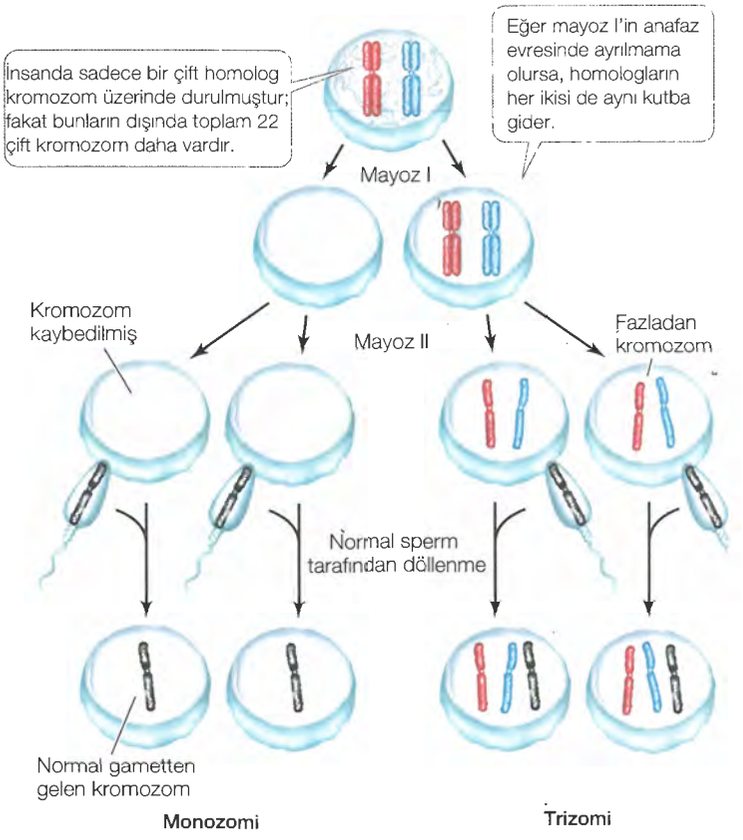
Az önce tanımlamış olduğumuz dört olası kromozom kombinasyonunda, üretilmiş olan iki yavru çekirdeğin tam bir kromozom takımı oluşturulurken, sadece, ya ana kaynaklı ya da baba kaynaklı kromozom takımlarının kullanıldığına dikkat ediniz (burada krossing over sayesinde madde alış verişi göz önünde bulundurulmamıştır). *Kromozom sayısı ne kadar fazla olacak olursa, orijinal ataya ait kombinasyonun yeniden tesis edilme olasılığı o kadar az olacaktır; ve genetik çeşitlilik için potansiyel daha büyük olacaktır.* Diploid organizmaların çoğu türü, iki çift kromozomdan daha fazla sayıda kromozoma sahiptir. 23 kromozom çiftine sahip olan insanda, kromozomların sadece birbirinden bağımsız dağılım mekanizması sayesinde $2^{23}$ (8.388.608) farklı kombinasyon üretilebilir. Bu hesabın üzerine krossing overin yarattığı ilave genetik karılma olayının da eklenmesiyle olası kombinasyon sayısı, nerdeyse sonsuz olmaktadır. Krossing over ve kromozomların bağımsız dağılması olayı, mutasyonlarla sonuçlanan süreçlerle birlikte, doğal seçme sayesinde evrimleşme için gereksinim duyulan genetik çeşitliği sağlar.

Mayoz I'in mitozdan esas olarak nasıl farklı olduğunu gördük. Diğer taraftan mayoz II, kromatidlerin birbirinden ayrılarak kardeş çekirdeklere gitmesi bakımından mitoza benzerlik gösterir (bakınız Şekil 11.17'deki 7-11 numaralı evreler). Mayoz I ve mayoz II'nin son ürünleri, her biri bir kromozom setine ($n$) sahip olan dört tane haploid hücredir.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 11.2 • Mayoz

### Mayoz bölünmedeki hatalar, anormal kromozom yapılarına ve sayılarına yol açar

Mayozun karmaşık sürecindeki işler, bazen yanlış gider. Homolog kromozomların bir çifti, mayoz I sırasında birbirinden ayrılmayabilir, ya da mayoz II'de kardeş kromatidler birbirinden ayrılmayabilir. Diğer taraftan, homolog kromozomlar




**11.21 Ayrılmama Anöploidiye Yol Açar** Eğer homolog kromozomlar mayoz I'de ayrılamazlarsa, ya da eğer kromatidler mayoz II'de birbirlerinden ayrılmazlarsa, ayrılmama olayı ortaya çıkar. Burada ilk örnek görülmektedir. Sonuç, anöploididir: bir tane ya da daha fazla sayıda kromozom, ya eksiktir ya da daha fazla sayıda bulunur. Anöploidi, gelişen embriyo için genellikle öldürücüdür.

bu iki kromozomun her ikisi de anafaz I evresinde aynı kutba göç edebilir. Bu olay, **ayrılmama** (**nondisjunction**) olarak isimlendirilir ve *anöploid* hücrelerin üretilmesiyle sonuçlanır. **Anöploidi**, hücrede bir ya da daha fazla kromozomun ya eksik olması ya da fazladan bulunması durumudur (Şekil 11.21).

Anöploidinin ortaya çıkmasının birçok nedeni vardır; fakat onlardan biri, kardeş kromatidlerin ve tetradların profaz I evresi boyunca birbirleriyle birleşmiş olan durumlarının sürdürülmesini sağlayan kohezinlerin yıkımı olabilir (bakınız Şekil 11.17). Bunlar ve diğer proteinler, kromozomlar ekvatoriyal düzlemde dizildiklerinde, bir homolog kromozomun yönünün bir kupta doğru ve diğerinin de diğer kutba doğru bakmasını sağlarlar. Eğer kohezin proteini yanlış zamanda yıkılacak olursa, homolog kromozomların her ikisi de bir kutba gidebilir. Örneğin, eğer bir insan yumurtasının oluşumu sırasında, 21. kromozom çiftinin her iki üyesi de anafaz I evresinde aynı kutba gidecek olursa, meydana gelecek olan yumurtalar ya bu kromozomların iki kopyasını içerecektir ya da hiçbirisini içermeyecektir. Eğer bu kromozomların ikisine sahip olan yumurta, normal bir sperm ile döllenecek olursa meydana gelen zigot, bu kromozomun üç kopyasına sahip olacaktır: yani zigot, 21. kromozom için **trizomik** olabilecektir. Bir tane fazladan 21. kromozoma sahip olan çocuk, *Down sendromu*

belirtilerine sahiptir: zeka geriliğinin olması; ellerde, dilde ve göz kapaklarında tipik anormalliklerin varlığı; ve kalp anormalliklerine ve lösemi gibi hastalıklara karşı duyarlılığın artması gibi. Eğer 21. kromozomu almamış olan yumurta normal bir sperm ile döllenecek olursa, zigot bu kromozomun sadece bir kopyasına sahip olacaktır: zigot, 21. kromozom için **monozomik** olacaktır ve bu durum öldürücüdür.

Trizomiler ve bunların karşılığı olan monozomiler, sürpriz bir şekilde insan zigotlarında yaygındırlar; anöploidi gösteren tüm gebelik vakalarının yüzde 10-30'nu oluştururlar. Fakat böyle zigotlardan gelişen embriyoların çoğu, doğuma kadar yaşamaz; ve bunu başaranlar da çoğunlukla 1 yaşından önce ölür (21. kromozom için trizomik olanların yaşayabilir olmaları istisnadır). Tanımlanmış olan tüm gebeliklerin en azından beşte biri, büyük ölçüde trizomik ve monozomik durumdan dolayı ilk 2 aylık süre içerisinde kendiliğinden sonlanmaktadır (çocuk düşürme olayı). Kendiliğinden sonlanmış gebeliklerin gerçek oranı, kesinlikle daha yüksektir; çünkü çok erken dönemde gerçekleşenler, çoğunlukla tanımlanmamıştır.

Kromozomlarla ilgili başka anormal olaylar da mevcuttur. **Translokasyon** adı verilen bir işlemde, bir kromozomun bir parçası koparak bir başka kromozoma bağlanabilir. Örneğin, 21. kromozomun belirli büyük bir kısmı, başka bir kromozoma bağlanabilir (transloke olur). İki tane normal 21. kromozomla birlikte kalıtım yoluyla bu translokasyon geçirmiş parçayı alan bireyler Down sendromuna sahip olacaktır.

### Poliploidler ikiden daha fazla sayıda tam kromozom setine sahiptir

Kısım 11.4'de bahsedildiği gibi, olgun organizmalar çoğunlukla ya dipolid (örneğin, çoğu hayvan) ya da haploittir (örneğin , çoğu mantar). Bazı koşullar altında triploid (*3n*), tetraploid (*4n*) ya da daha yüksek düzeyde **poliploid** çekirdekler oluşabilir. Bu *poliploidi düzeylerinin* her biri, mevcut olan tam kromozom setlerinin sayısında bir artışı temsil eder. Fazladan kromozom setlerine sahip olan organizmalar, yapay üretim yoluyla ya da doğal kazalar sonucunda bazen üretilebilir. Poliploidi, bazı hayvanlarda ve birçok bitkide doğal olarak meydana gelir; ve bazı durumlarda, muhtemelen türleşemeye (yeni bir türün evrimleşmesi) yol açar.

Bir diploid çekirdek, normal mayoz geçirebilir; çünkü anafaz I sırasında birbirinden ayrılan homolog kromozom çiftlerini oluşturan iki takım kromozom vardır. Benzer şekilde, bir tetraploid çekirdek, kromozomların her çeşidinden çift sayıda kromozoma sahiptir; böylece her kromozom, kendi homologu ile çift oluşturabilir. Ancak, bir triploid çekirdek, normal mayoz geçiremez, çünkü kromozomun üçüncüsü, partnerden yoksun olacaktır. Poliploidi olayının özellikle hibrit bitkilerin üretilmesinde tarımda önemi vardır. Örneğin, buğday üretilmesinde kromozom takımlarının sayısı hesaba katılmalıdır; çünkü diploid, tetraploid ve hekzaploid buğday varyeteleri vardır. Poliploidi, tahıllarda ve süs bitkilerinde istenen bir özellik olabilir, çünkü poliploidi, sıklıkla, daha büyük çiçekleri, meyveleri ve tohumları olan daha güçlü bitkilerin oluşmasına yol açar. Triploidi, bazı durumlarda faydalı olabilir. Örneğin, akarsular ve göller, triploid alabalıklar için stoklanma yeri olarak kullanılabilir, böylece kısır olan bu balıklar, doğal ekolojiyi bozabilme ihtimali olan yerlerde sulara kaçsa bile üreyip çoğalamayacaklardır.

## 11.5 ÖZET

**Mayoz, dört tane yavru hücre üretir; bu hücrelerdeki kromozom sayısı, dipolid durumdan haploide indirgenmiştir. Kromozomların bağımsız dağılımından ve homolog kromatidler arasındaki krossing overden dolayı mayozun dört ürünü, genetik olarak özdeş değildir. Homolog kromozom çiftlerinin ayrılamaması gibi mayotik hatalar, anormal kromozom sayılarına yol açabilir.**

- Krossing over ve kromozomların bağımsız dağılması, kendine özgü kardeş çekirdeklerin ortaya çıkmasına nasıl yol açmaktadır? Bakınız s. 226 ve Şekil 11.19
- Mayoz ve mitoz arasındaki farklılıklar nelerdir? Bakınız ss. 224-228 ve Şekil 11.20
- Anöploidi nedir, ve mayoz sırasındaki ayrılmama olayından nasıl ortaya çıkabilir? Bakınız s. 228 ve Şekil 11.21

Gelişmiş ökaryotlardaki hücre bölünmesinin ana rolü, ölen hücrelerin yerine yenisini koymaktır. Bu hücrelere ne olmaktadır?

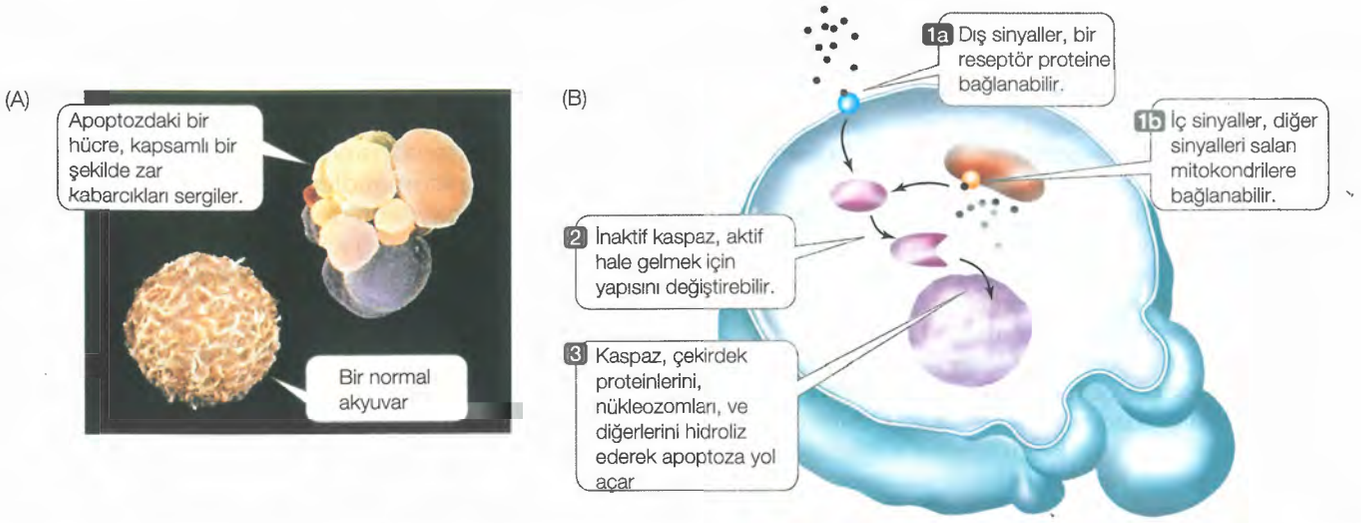
## 11.6 Bir Canlı Organizmada Hücreler Nasıl Ölür?

Hücreler, iki yoldan biriyle ölürler. Hücre ölümünün ilk tipi olan **nekroz**, hücreler mekanik olarak ya da zehirler ile tahrip edildiğinde; veya oksijenden ve besin maddelerinden yoksun bırakıldığında meydana gelir. Bu hücreler, ekseriyetle, şişip patlayarak içeriklerini hücre dışı ortama salarlar. Bu işlem, çoğunlukla, iltihaplanma ile sonuçlanır (bakınız Kısım 42.2).

Hücre ölümü, daha tipik olarak, **apoptoza** (Yunancada, "bitap düşmek") uygun olarak ortaya çıkar. Apoptoz, hücre ölümüyle sonuçlanan bir programlanmış olay serisidir. Aslında hücreyi öldürecek bir olay olan apoptozu, hücre niçin başlatır? Hayvanlarda, olası iki neden vardır:

- *Hücre, artık organizma için gerekli değildir.* Örneğin insan fetüsü, doğumdan önce parmaklar arasında bağ dokunun yer aldığı perdeli ellere sahiptir. Gelişim ilerlediğinde, gereksinim duyulmayan bu dokunun hücreleri özgül sinyallere cevap olarak apoptoz geçirince, perde gözden kaybolur.
- *Daha uzun yaşayan hücreler, kansere yol açabilen genetik hasarlara daha meyilli olabilir.* Bu, özellikle bir organizmanın yüzeyini örten ve hem radyasyonla hem de zehirli maddelerle karşı karşıya kalabilen epitel hücreleri için doğrudur. Böyle hücreler, normal olarak günler ya da haftalar sonra ölürler ve yeni hücrelerle değiştirilirler.

Apoptozun görünen olayları, birçok organizmada birbirine benzerdir. Hücreler, yakınındaki komşu hücrelerden ayrılırlar, kromatini nükleozom büyüklüğündeki parçalar şeklinde kesilir ve hücreyi parçalara ayıran zarsı loblar ya da "kabarcıklar" oluşur (Şekil 11.22A). Doğanın ekonomisinin dikkat çekici olan bu örneğinde, çevredeki canlı hücreler, ek-




**11.22 Apoptoz: Programlanmış Hücre Ölümü** (A) Bazı hücrelere artık gereksinim duyulmayınca ya da bu hücreler, organizma için zararlı olabilecek DNA hasarlarını biriktirmeye yetecek kadar uzunlukta yaşam sürerlerse "kendi kendilerini imha etmesi" için programlanır. (B) Dış ve iç sinyallerin her ikisi de kaspazları aktifleştirir; bu enzimler, özgül hücre bileşenlerini parçalayarak apoptozu gerçekleştirir.

seriyetle, ölü hücrenin kalıntılarını fagositozla yerler. Komşu hücreler, apoptoz geçiren hücrelerin içeriklerini lizozomlarında sindirirler ve sindirilen elemanlar tekrar döngüye katılır.

Apoptoz, *aşırı duyarlılık cevabı* adı verilen önemli bir savunma mekanizması olarak, bitki hücreleri tarafından da kullanılır. Bitkiler, bir mantar ya da bakteri tarafından enfekte olmuş kısmında, apoptoz uygulayarak kendilerini hastalıklardan koruyabilirler. İstilacı organizma, içinde gelişeceği canlı doku olmadığında, bitkinin diğer kısımlarına yayılamaz. Bitki hücreleri sert hücre duvarlarına sahip olduğundan dolayı, onlar hayvan hücrelerindeki gibi kabarcık oluşturmazlar. Onun yerine, kendi hücre içeriklerini koful içerisinde sindirirler ve sonrada, sindirilen elemanları damar sistemine salarlar.

Bitki ve hayvan hücreleri arasındaki bu farklılıklara rağmen onlar, apoptoza giden birçok sinyal iletim yollarını paylaşırlar. Hücre bölünme döngüsü gibi, programlanmış hücre ölümü, hücre dışından ya da içinden gelebilen sinyallerle kontrol edilir (Şekil 11.22B). İçerideki sinyaller, mitozun yokluğuyla ya da hasarlı DNA'nın tanınmasıyla bağlantılı olabilir. Dış sinyaller (ya da onların yokluğu), plazma zarı üzerindeki bir reseptör proteinin biçiminin değişmesine yol açabilir ve bu biçim değişikliği, sinyal iletim yolunu aktive eder. Dış ve iç sinyallerin her ikisi de, **kaspazlar** adı verilen bir enzim sınıfının aktivasyonuna sebep olabilir. Bu enzimler, seri olarak cereyan eden olaylarda hedef molekülleri hidrolize uğratan proteazlardır. Sonuç olarak, kaspazlar çekirdek zarfının proteinlerini, nükleozomları ve plazma zarını hidrolize ettiğinde hücre ölür.

## 11.6 ÖZET

**Hücre ölümü, ya nekroz ya da apoptoz olayıyla meydana gelebilir. Apoptoz, çok hassas moleküler kontroller sayesinde idare edilir.**

- Apoptoz ve nekroz arasındaki farklılıklar nelerdir? Bakınız s. 229
- Hangi durumda apoptoz gereklidir? Bakınız s. 229
- Apoptoz nasıl düzenlenir? Bakınız Şekil 11.22

# 11.7 Kontrol Edilemeyen Hücre Bölünmesi Kansere Nasıl Yol Açar?

Endüstrileşmiş dünyada, insanları etkilerken kanserden daha fazla korku sallan bir illet belki de yoktur; ve çoğu insan, kanser hastalığının oluşması için hücre sayısında uygun olmayan bir artışın olması gerektiğini anlamıştır. Üç Amerikalıdan bir tanesi, yaşamı boyunca bir kanser çeşidine sahip olacaktır; ve onların dörtte biri, bu hastalıktan ölecektir. Birleşik Devletlerde, yıllık 1.5 milyon yeni vaka ve yarım milyon ölüm olayı ile kanser, ölüm nedeni olarak kalp rahatsızlıklarının ardından ikinci sıraya oturmuştur.

## Kanser hücreleri normal hücrelerden farklılaşır

Normal hücrelerden farklılaşan kanser hücreleri, iki şekilde ortaya çıkarlar:

- Kanser hücreleri, hücre bölünmesi üzerindeki kontrolü kaybederler.
- Kanser hücreleri, vücuttaki başka yerlere göç edebilirler.

Vücuttaki çoğu hücre, eğer bu hücreler büyüme faktörleri gibi hücre dışı sinyallerle karşı karşıya kalırlarsa bölünür. Kanser hücreleri, bu kontrole cevap vermez ve hemen hemen sürekli olarak bölünerek sonunda **tümörleri** (büyük hücre kitleleri) meydana getirir. Bir hekimin bu tümörü hissedebileceği ya da röntgen filminde veya CAT taramasında göreceği zamana kadar, bu tümör milyonlarca hücre içerir. Tümörler, iyi huylu (benign) ya da kötü huylu (malignant) olabilir.

**Bening** (iyi huylu) tümörler, köken aldıkları dokuya benzerlik gösterirler, yavaş büyürler ve geliştikleri yerde kalmaya devam ederler. Örneğin, yağ hücrelerinin iyi huylu bir tümörü olan lipom, koltuk altında ortaya çıkabilir ve orada kalmaya devam eder. İyi huylu tümörler, kanser değildir; fakat bu tümörler, eğer bir organı etkilemiş ve onun işlevlerini engelliyorsa ortadan kaldırılmaları gerekir.

**Malignant** (kötü huylu) tümörler, köken aldıkları ana dokuya hiçbir benzerlik göstermez. Akciğerin duvarındaki özelleşmiş bir yassı epitel hücresi, hiçbir özelliği olmayan, yuvarlak, malignant kanser hücresine dönüşebilir (**Şekil 11.23**). Malignant hücreler, genellikle, değişebilir çekirdek büyüklükleri ve biçimleri gibi düzensiz yapılara sahiptir. Bu bölümün açılış sayfasındaki öyküde, rahim ağzı kanserinin hücre yapısı sayesinde teşhis edildiğini hatırlayınız.

Kanser hücrelerinin ikinci ve en korkutucu özelliği, bu hücrelerin çevrelerindeki dokulara saldırması ve vücudun diğer kısımlarına kan dolaşımıyla ya da lenf kanallarıyla yayılma yeteneklerinin olmasıdır. Malignant hücreler, vücudun uzak kısımlarına giderek oraya yerleştiklerinde, orada bölünüp gelişmeye devam ederler ve bu yeni yerleşim yerinde bir tümör oluştururlar. **Metastaz** adı verilen bu yayılma olayı, organların normal işlevlerini yerine getirememesine yol açar ve kanserin tedavisini çok zorlaştırır.

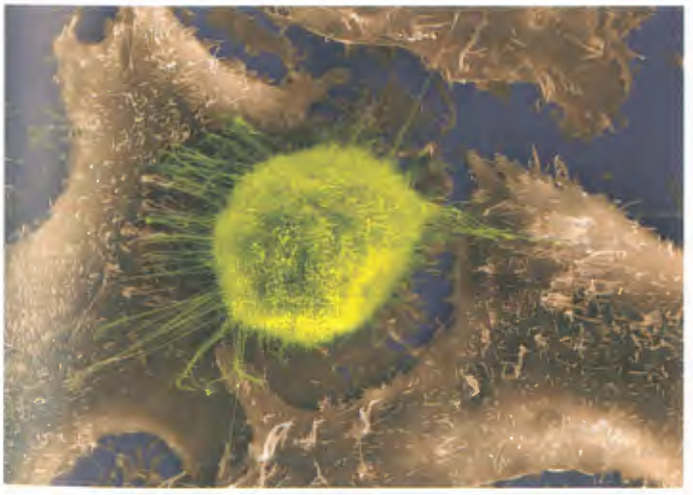
### Kanser hücreleri hücre döngüsü ve apoptoz üzerindeki kontrolünü kaybeder

Bu bölümde daha önce, ökaryotik bir hücrende hücre döngüsünün ilerlemesini düzenleyen proteinler hakkında bazı şeyleri öğrendiniz:

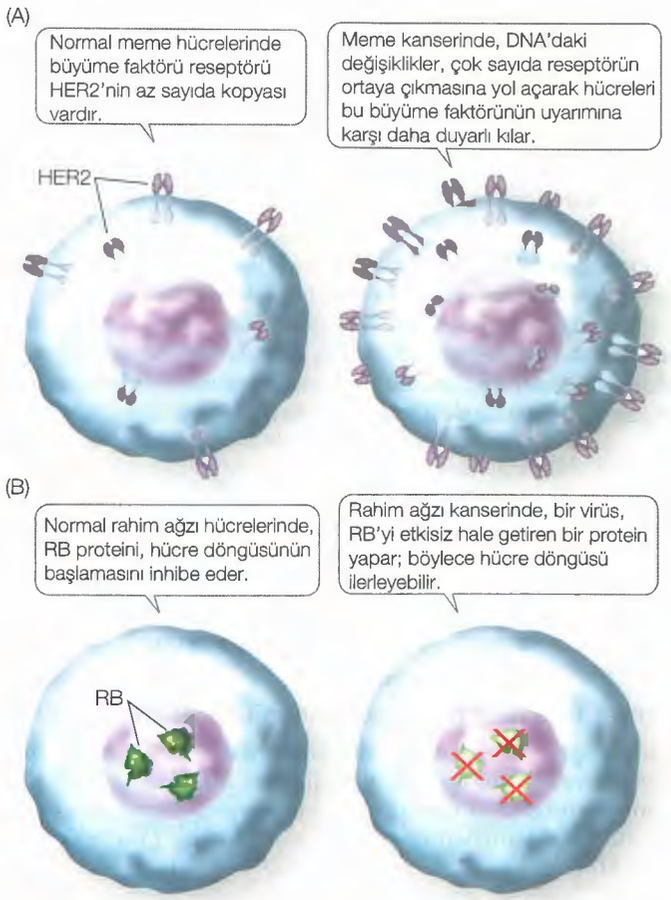
- Büyüme faktörleri gibi pozitif düzenleyiciler, hücre döngüsünü uyarır: onlar bir arabanın "gaz pedalı" gibidirler.
- RB gibi negatif düzenleyiciler, hücre döngüsünü inhibe eder: onlar bir arabanın "frenleri" gibidirler.

Tıpkı bir arabayı sürerken nasıl ki gaz pedalına basmak *ve* frenleri salmak gerekiyorsa, hücrede de sadece pozitif düzenleyiciler aktif ve negatif düzenleyiciler inaktif olduğunda bölünme döngüsü devam edecektir.

Çoğu hücrede, iki düzenleyici sistem, hücrelerin sadece gereksinim duyulduğunda bölünmesini garanti altına alır. Kanser hücrelerinde, bu iki süreç anormaldir.



**11.23 Bir Kanser Hücresi ve Onun Normal Komşuları** Bu akciğer kanseri hücresi (sarı renkli), onun çevresindeki normal akciğer hücrelerinden oldukça farklıdır. Kanser hücresi, onun normal partnerinden daha hızlı bölünebilir ve başka organlara yayılabilir. Küçük-hücre kanserinin bu tipi, öldürücü olup 5 yıl yaşam sürenlerin oranı yüzde 10'dur. Çoğu vakanın nedeni, sigara içmektir.




**11.24 Kanser Hücrelerinde Moleküler Değişiklikler** Kanserde, onkogen proteinleri aktif hale gelirken (A) tümör baskılayıcı proteinler inaktif olur (B).

- **Onkogen** proteinler, kanser hücrelerinde pozitif düzenleyicilerdir. Onlar, normal olan pozitif düzenleyicilerin mutasyon geçirmesiyle türemiş olup aşırı aktiftirler ya da aşırı miktarda bulunurlar; bu proteinler, kanser hücrelerini daha sık bölünmeleri için uyarırlar. Onkogen ürünleri, büyüme faktörleri, onların reseptörleri, ya da sinyal iletim yolundaki diğer elemanlar olabilir. Bir onkogen protein örneği, meme kanser hücresindeki büyüme faktörü reseptörüdür (**Şekil 11.24A**). Normal meme hücreleri, normal olarak nispeten az sayıda HER2 büyüme reseptörüne sahiptir. Onun için bu faktör yapıldığı zaman, meme hücresinde bağlanacağı ve hücre bölünmesini başlatacağı fazla sayıda reseptör bulamaz. Meme kanserlerinin yaklaşık olarak yüzde 25'inde, bir DNA değişikliği, HER2 reseptörünün üretiminde artışa yol açar. Bu olay, hücre döngüsünün pozitif uyarılmasıyla sonuçlanır ve DNA değişikliği geçirmiş hücreler hızla çoğalırlar.
- **Tümör baskılayıcılar** (**supressörler**), kanser hücrelerinin ve normal hücrelerin her ikisinde de negatif düzenleyicilerdir; fakat onlar, kanser hücrelerinde inaktiftir. Bir örnek, G1 evresindeki kısıtlama noktasında (R) (bakınız Şekil 11.6) işlev gören RB proteinidir. RB aktif olduğu zaman, hücre döngüsü ilerlemez; fakat RB, kanser hücre-

lerinde inaktiftir ve hücre döngüsünün devam etmesine izin verir. Bazı virüs proteinleri, tümör baskılayıcılarını inaktif duruma getirebilir. Örneğin, bu bölümün giriş kısmında yer alan öyküde, HPV'nin rahim ağzı hücrelerini nasıl enfekte ettiğini ve E7 adı verilen proteini ürettiğini gördük. E7, RB proteinine bağlanır ve onun hücre döngüsünü inhibe etmesini önler (Şekil 11.24B).

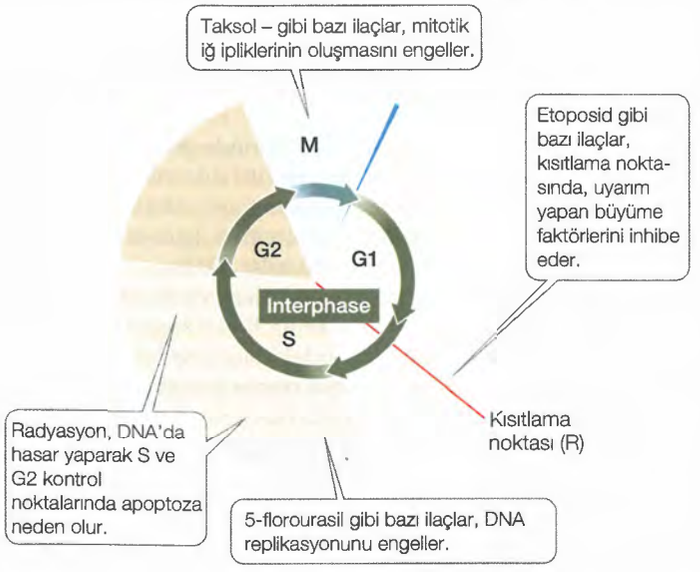
Apoptozun ve onun öneminin keşfi (bakınız Kısım 11.6), biyologların kanser konusundaki düşüme tarzını değiştirdi. Bir organizma populasyonundaki birey sayısının zaman içerisindeki net artışı (büyüme hızı), bireylerin ilave edilmesinin (doğum oranı) ve kaybının (ölüm oranı) bir fonksiyonudur. Hücre populasyonu da aynı şekilde davranır:

$$\begin{matrix}\text{hücre}\\ \text{populasyonunun}\\ \text{büyüme hızı}\end{matrix} = \begin{matrix}\text{hücre bölünme hızı}\\ (\text{"doğumlar"})\end{matrix} - \begin{matrix}\text{apoptoz hızı}\\ (\text{"ölümler"})\end{matrix}$$

Kanser hücreleri, apoptoz olayındaki pozitif düzenleyicilere cevap verme yeteneklerini yitirebilirler (bakınız Şekil 11.22). Bu, hücre "ölüm oranını" azaltır ve böylece tüm hücre populasyonu hızla büyür.

### Kanser tedavileri hücre döngüsünü hedef alır

Kanser için en başarılı ve en yaygın olarak kullanılan tedavi işlemi ameliyattır. Bir tümörün fiziksel olarak ortadan kaldırılması, en iyi durumdur; fakat bir cerrahın tümör hücrelerinin tümünü temizlemesi sıklıkla zor bir iştir. (Yaklaşık 1 cm büyüklüğe sahip olan bir tümör bile, bir milyar hücreye sahiptir!) Tümörler, genellikle normal dokular içerisine gömülü olurlar. Buna, tümör hücrelerinin ayrılarak diğer organlara yayılmış olabilme olasılığı da eklenir. Bu durumlar, lokal olarak yapılan bir ameliyattan tedavi edici bir sonucun beklenmesini mümkün kılmamaktadır. Onun için, kanseri tedavi etmek için başka yaklaşım tarzlarına baş vurulur; ve bunlar, genellikle hücre döngüsünü hedef alır (Şekil 11.25).




**11.25 Kanser Tedavisi ve Hücre Döngüsü** Hekimler, kanser hücrelerinin bölünmesini engellemek için, hücre döngüsünün farklı noktalarına saldıran tedavi kombinasyonlarını kullanırlar.

Hücre döngüsünü hedef alan bir kanser ilacı örneği, 5-*florourasil*'dir; bu ilaç, DNA'nın dört bazından bir tanesi olan timinin sentezini engeller. *Taksol* adı verilen ilaç, mitotik iği ipliklerindeki mikrotubüllerin işlevini önler. Her iki ilaç da hücre döngüsünü inhibe eder; ve apoptoz, tümörün küçülmesine neden olur. Daha etkileyici olan, ışın tedavisidir; bu işlem sırasında, yüksek enerjili ışınlar, tümör üzerine odaklanır. DNA hasarı, yoğundur ve DNA onarımı için hücre döngüsü kontrol noktası baskı altına alınır. Sonuç olarak, hücre apoptoz geçirir. Bu tedavi şeklindeki ana problem, bu işlemin tümör hücreleri kadar normal hücreleri de hedef almasıdır. Bu işlemler, bağırsakta, deride ve kemik iliğinde (kan hücrelerini üreten) bulunan normal olarak bölünen hücrelerin büyük populasyonlarına sahip olan dokular için toksiktir.

Bir kanser araştırmasındaki ana çaba, sadece kanser hücrelerini hedef alan tedavi şekillerini keşfetmektir. Yakın zamanda ümit verici bir örnek, *Herceptin* adı verilen ilaçtır; bu ilaç, bazı meme kanser hücrelerinin yüzeyinde yüksek seviyelerde ifade edilmiş olan HER2 büyüme faktörünü hedef seçmektedir (bakınız Şekil 11.24A). Herceptin, özgül olarak HER2 reseptörüne bağlanır fakat onu uyarmaz. Bu, normal büyüme faktörünün bağlanmasını önler; ve böylece hücreler bölünmek için uyarılmazlar. Sonuç olarak, apoptoz hızı aynı kaldığından tümör küçülür. Bu türde daha fazla tedavi şekilleri, yoldadır.

## 11.7 ÖZET

**Kanser hücreleri, bölünme hızlarının yüksek olması ve yayılma yeteneklerine sahip olmalarıyla (metastaz) normal hücrelerden farklılık gösterirler. Birçok protein, hücre döngüsünü ya pozitif olarak ya da negatif olarak düzenler. Karıserde, bu proteinlerin birinin ya da diğerinin bir şekilde değişiklik geçirmesi onların aktivitesinin anormal olmasına yol açar. Işın tedavisi ve birçok kanser ilacı, hücre döngüsünde işlev gören proteinleri hedef alır.**

- Onkogen proteinleri ve tümör baskılayıcı proteinlerin, normal ve kanser hücrelerindeki hücre döngüsü kontrolüyle nasıl alakalıdır? Bakınız s. 231 ve Şekil 11.24
- Kanser tedavisi, hücre döngüsünü nasıl hedef alır? Bakınız s.232 ve Şekil 11.25

Şimdi, hücre döngüsünü ve ikiye bölünme, mitoz ve mayoz sayesinde gerçekleşen hücre bölünmesi olaylarını incelemiş durumdayız. Normal hücre bölünmesi olayını ve kanserde bu olayın nasıl bozulduğunu tanımladık. Mayozun eşeyli yaşam döngülerinde haploid hücreleri nasıl ürettiğini gördük. Bir sonraki bölümde, kalıtımı, genleri ve DNA'yı inceleyeceğiz. Bölüm 12'de, Gregor Mendel'in ondokuzuncu yüzyılda kalıtım konusunu nasıl çalıştığını ve onun keşiflerinin muazzam gücünün, genetik bilimini nasıl kurduğunu ve biyoloji bilimi üzerinde nasıl değişiklikler yarattığını göreceğiz.

# BÖLÜM ÖZETİ

## 11.1 Prokaryotik ve Ökaryotik Hücreler Nasıl Bölünür?

- Hücre bölünmesi, canlıların çoğalması, büyümesi ve onarım olayları için gereklidir.
- Hücre bölünmesi, bir çoğalma sinyali ile başlatılmalıdır. Hücre bölünmeden önce, kalıtsal materyal (DNA) kendisini **eşlemeli** ve hücrenin birbirinden ayrılan kısımlarına **dağıtılmalıdır. Sitokinez,** ondan sonra, sitoplazmayı iki hücreye böler.
- Prokaryotlarda çoğu hücresel DNA, tek bir molekül şeklindedir ve ekseriyetle dairesel bir **kromozom** şeklindedir. Prokaryotlar, **ikiye bölünerek** çoğalırlar. İnceleyiniz Şekil 11.2
- Ökaryotlardaki hücreler, ya **mitozla** ya da **mayozla** bölünürler. Ökaryotlardaki hücre bölünmesi, ikiye bölünme olayındaki gibi aynı genel tarzı izler; fakat önemli farklılıklar vardır. Örneğin, bir ökaryotik hücrenin sahip olduğu çekirdek, iki yavru hücreye ayrılmadan önce kendisini kopyalamak zorundadır.
- Gamet üreten hücreler, mayoz adı verilen özel bir çekirdek bölünmesi geçirir; mayoz bölünme sonucunda üretilen dört yavru hücre, genetik olarak birbirinin aynısı değildir.

## 11.2 Ökaryotik Hücre Bölünmesi Nasıl Kontrol Edilir?

- Ökaryotik hücre döngüsü, iki ana evreye sahiptir: Hücrelerin bölünmediği fakat DNA'nın kendisini eşlediği **interfaz evresi**; ve hücrelerin bölündüğü mitoz ya da **M evresi**
- Ökaryotik hücre döngüsünün büyük bir bölümünü teşkil eden interfaz evresi üç alt evreye ayrılır: **S,** G1 ve G2. DNA, S evresi boyunca kendisini kopyalar. Mitoz (M evresi) ve sitokinez onu izler. İnceleyiniz Şekil 11.3
- **Siklin-Cdk kompleksi,** hücre döngüsündeki kontrol noktalarında hücredeki geçişleri düzenler. Baskılayıcı protein **RB,** hücre döngüsünü inhibe eder. G1-S siklin-Cdk, RB'yi inaktif hale getirerek hücre döngüsünün **kısıtlama noktasından** ileriye doğru ilerlemesine izin verir. İnceleyiniz Şekil 11.5 ve 11.6
- **Büyüme faktörleri** gibi dış kontroller de hücrenin bir bölünme döngüsüne başlamasını uyarabilir.

## 11.3 Mitoz Boyunca Neler Olur?

BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 11.1

- Mitozda, tek bir çekirdek, genetik olarak birbirine ve ana çekirdeğe özdeş olan iki çekirdek verir.
- DNA, **histon** adı verilen proteinlerin etrafına sarılarak **nükleozom** adı verilen boncuk şeklindeki birimleri meydana getirir. Bir ökaryotik kromozom, DNA'nın proteinlere sarılmasıyla oluşan nükleozomların dizili olduğu **kromatin** adı verilen iplikçikleri içerir. İnceleyiniz Şekil 11.9
- Kendisini eşlemiş olan mitozdaki kromozomlara, **kardeş kromatidler** adı verilir ve bunlar **sentromer** kısmında bir arada tutulurlar. Her kromatid, bir tane çifte iplikçikli DNA molekülünden oluşmuştur. İnceleyiniz Şekil 11.10, WEB AKTİVİTESİ 11.1
- Mitoz, **profaz, prometafaz, metafaz, anafaz** ve **telofaz** adı verilen birkaç evreye bölünebilir.
- Mitoz sırasında **kohezin** tarafından bir arada tutulan kardeş kromatidler, ekvatoriyal düzlem üzerinde sıralanırlar ve **iğ ipliklerine** tutunurlar. Kromatidler, birbirinden ayrılır (**kardeş kromozomlar** haline gelirler) ve hücrenin zıt uçlarına göç ederler. İnceleyiniz Şekil 11.11, WEB AKTİVİTESİ 11.2
- Çekirdek bölünmesini, genellikle, sitokinez izler. Hayvan hücresi sitoplazması, aktin mikrofilamentlerinden meydana gelmiş olan kasılgan halka sayesinde bölünür. Bitki hücrelerindeki sitokinez, bir hücre plakası oluşturmak üzere kaynaşan kesecikler sayesinde gerçekleştirilir. İnceleyiniz Şekil 11.13

## 11.4 Hücre Bölünmesi Eşeyli Yaşam Döngüsünde Ne Rol Oynar?

- **Eşeysiz üreme,** genetik olarak ana birey ile özdeş olan yeni organizmalar ya da klonlar üretir. Bu bireyler arasındaki herhangi bir genetik farklılık, mutasyon sonucunda ortaya çıkar.
- **Eşeyli üremede,** iki **haploid** gamet –her biri bir ebeveynden gelir- **döllenme olayında** birleşerek genetik yapısı kendisine özgün olan **diploid zigotu** meydana getirir. **Haplontik, diplontik** olabilen ya da **döl almaşının** yer aldığı, birbirinden farklı birçok eşeyli yaşam döngüsü vardır. İnceleyiniz Şekil 11.15, WEB AKTİVİTESİ 11.3
- Eşeyli üreyen organizmalarda, ergin bireydeki belirli hücreler mayoz geçirir; bu süreçte, bir diploid hücre haploid gametleri üretir.
- Her gamet, ebeveynin **homolog kromozomlarının** her bir çiftinin sadece bir tanesini içerir.
- Kromozomların sayıları, biçimleri ve büyüklükleri bir canlının **karyotipini** oluşturur.

## 11.5 Mayoz Boyunca Neler Olur?

BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 11.2

- Mayoz bölünme, **mayoz I** ve **mayoz II** olmak üzere iki tane çekirdek bölünmesinden oluşur; bu bölünmeler sonunda kromozom sayısı haploid durumdan diploide indirgenir. Mayoz, her bir haploid hücrenin, her bir kromozom çiftinin bir üyesini almasını garantiler; ve sonuç, ekseriyetle gamet olan ve aralarında genetik çeşitliliğin görüldüğü dört tane haploid hücrenin meydana gelmesidir. İnceleyiniz Şekil 11.17, WEB AKTİVİTESİ 11.4
- Mayoz I'de her biri iki kromatidli olan kromozomlar kutuplara doğru göç ederler. Mayoz II'de kardeş kromatidler birbirinden ayrılır.
- Profaz I evresinde, homolog kromozom çiftleri **tetrad** oluşturur ve **sinapsis** olayı gerçekleşir. Kromatidler, **kiyazma** adı verilen birleşmeler oluşturabilir ve iki homolog kromozom arasında **krossing over** olayı sayesinde genetik madde alışverişi gerçekleştirilebilir. İnceleyiniz Şekil 11.18
- Profaz I evresindeki krossing over ve anafaz I evresinde görülen homologların **bağımsız dağılması** olaylarının her ikisi de gametlerin birbirinden genetik bakımdan çeşitlilik göstermesini garantiler.
- **Ayrılmama** olayında, kromozomların bir homolog çiftinin iki üyesi de mayoz I evresinde aynı kutba gider; ya da mayoz II'de iki kromatid, aynı kutba gider. Bu, bir gametin fazladan bir kromozoma sahip olmasına ve diğer gamette ise bu kromozomun eksik olmasına yol açar. İnceleyiniz Şekil 11.21
- Anormal kromozom sayısına sahip bir gamet ile normal haploid bir gamet arasında birleşme gerçekleştiğinde **anöploidi** meydana gelir. Böyle genetik anormallikler, canlı için zararlı ya da öldürücüdür.

## 11.6 Bir Canlı Organizmada Hücreler Nasıl Ölür?

- Bir hücre, **nekroz** nedeniyle ölebilir, ya da **apoptoz** adı verilen olayla kendi kendisini parçalayabilir. Apoptoz, hücrenin çekirdek DNA'sının parçalanmasını içeren genetik olarak programlanmış olaylar serisidir.

- Apoptoz, dış ve iç sinyaller tarafından düzenlenir. Bu sinyaller, hücredeki proteinleri hidrolize eden **kaspazlar** adı verilen enzim sınıfının aktivasyonuna yol açarlar. İnceleyiniz Şekil 11.22

### 11.7 Kontrol Edilemeyen Hücre Bölünmesi Kansere Nasıl Yol Açar?

- Kanser hücreleri, normal hücrelerden daha hızlı bölünürler ve vücutta uzakta yer alan organlara yayılarak **metastaz** yapabilirler.
- Kanser, hücre döngüsünü düzenleyen iki protein tipinin birisindeki değişiklikten ortaya çıkabilir. **Onkogen** proteinleri, hücre bölünmesini uyarır ve kanserde aktif hale getirilirler. **Tümör baskılayıcı** proteinler, normal olarak hücre döngüsünü inhibe eder; fakat bu proteinler, kanser durumunda inaktiftirdirler. İnceleyiniz Şekil 11.24
- Kanser tedavileri, çoğunlukla, tümör hücrelerindeki hücre döngüsünü hedef alır. İnceleyiniz Şekil 11.25

## DENEME TESTİ

1. Ökaryotik bir kromozom hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğru değildir*?
   *a.* Onlar, bazen iki kromatidlidir.
   *b.* Onlar, bazen tek kromatidden oluşmuştur.
   *c.* Onlar, normal olarak tek bir sentromere sahiptir.
   *d.* Onlar, sadece proteinden oluşmuştur.
   *e.* Onlar metafaz sırasında ışık mikroskobu altında görülebilirler.
2. Nükleozomlar,
   *a.* kromozomlardan yapılmıştır.
   *b.* tamamıyla DNA'dan oluşmuşlardır.
   *c.* histon bir öz etrafına sarılmış DNA'dan oluşmuşlardır.
   *d.* sadece mitoz sırasında mevcutturlar.
   *e.* sadece profaz evresinde mevcutturlar.
3. Hücre döngüsü ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
   *a.* Hücre döngüsü, interfaz, mitoz ve sitokinez evrelerinden oluşur.
   *b.* Hücre DNA'sı kendini G1 evresinde eşler.
   *c.* Bir hücre, G1 evresinde haftalarca ya da daha uzun süre bekleyebilir.
   *d.* G2 sırasında DNA replikasyonu gerçekleşmez.
   *e.* Hücre, dış ve iç sinyallerin sonucunda, hücre döngüsüne girer.
4. Mitoz ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
   *a.* Tek bir çekirdek, birbiriyle genetik olarak özdeş iki çekirdek verir.
   *b.* Kardeş çekirdekler, ana çekirdek ile genetik olarak özdeştir.
   *c.* Anafaz evresinde sentromerler birbirinden ayrılır.
   *d.* Homolog kromozomlar, profaz evresinde sinaps yapar.
   *e.* Sentrozomlar, iğ ipliklerinin mikrotubüllerini organize eder.
5. Sitokinez ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Hayvan hücrelerinde, hücre plağı oluşur.
   *b.* Bitki hücrelerinde, hücre zarında boğumlanma ortaya çıkar.
   *c.* Sitokinez, mitozu takip eder.
   *d.* Bitki hücrelerinde aktin ve miyozin, önemli rol oynar.
   *e.* Sitokinez, çekirdeğin bölünmesidir.
6. Apoptoz,
   *a.* tüm hücrelerde olur.
   *b.* plazma zarının oluşumunu gerektirir.
   *c.* embriyoda meydana gelmez.
   *d.* hücre ölümüyle sonuçlanan programlanmış olaylar serisidir.
   *e.* nekroz ile aynıdır.
7. Mayoz bölünmede,
   *a.* mayoz II, kromozom sayısını diploid durumdan haploide indirger.
   *b.* mayoz I ve mayoz II arasında DNA replikasyonu gerçekleşir.
   *c.* mayoz II'deki bir kromozomu oluşturan kromatidler birbirine özdeştir.
   *d.* profaz I evresindeki her kromozom, dört kromatidden oluşmuştur.
   *e.* homolog kromozomlar anafaz I evresinde birbirlerinden ayrılırlar.
8. Mayoz bölünmede,
   *a.* tek bir çekirdek, iki kardeş çekirdek verir.
   *b.* kardeş çekirdekler, genetik olarak ana çekirdekle özdeştirler.
   *c.* anafaz I evresinde sentromerler ayrılır.
   *d.* homolog kromozomlar profaz I evresinde sinaps yaparlar.
   *e.* iğ iplikleri oluşmaz.
9. Bir hayvanın sahip olduğu diploid kromozom sayısı 12'dir. Bu hayvanın bir yumurta hücresi, 5 tane kromozoma sahiptir. Bu durum için en olası açıklama, aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Normal mitoz.
   *b.* Normal mayoz.
   *c.* Mayoz I evresinde ayrılmama olayı.
   *d.* Mayoz I ya da II'de ayrılmama olayı.
   *e.* Mitozda ayrılmama olayı.
10. Mayozun anafaz II evresinde olan bir insan hücresinin (diploid sayı 46) kardeş kromozomlarının sayısı kaçtır?
    *a.* 2.
    *b.* 23.
    *c.* 46.
    *d.* 69.
    *e.* 92.

## TARTIŞMA

1. Kohezin proteinlerinin mitoz, mayoz I ve mayoz II bölünmelerindeki rollerini karşılaştırınız.
2. Hayvan ve bitkilerde hücre bölünmesini karşılaştırarak benzerlik ve farklılıkları ortaya koyunuz.
3. Mayozun profaz I evresi ile mitozun profaz evresini karşılaştırınız. Mayozun anafaz I evresi ile mitozun anafaz evresini karşılaştırınız
4. Mitotik hücre döngüsündeki olayların sırasını apoptozdaki olayların sırasıyla karşılaştırınız.
5. Kanserle mücadele eden ilaçlar, nadiren tek başına kullanılırlar. Ekseriyetle, hücre döngüsünün farklı evrelerini hedef alan birkaç ilaçtan oluşmuş bir kombinasyon vardır. Niçin bu uygulama, tek ilaç kullanımından daha iyi bir yaklaşım olabilir.

## EK ARAŞTIRMA

1. Birisinin mikroskop kullanarak, mitozun değişik evrelerinin sürelerini saptayabilmesi için iki yol öneriniz.
2. Hücre döngüsünün olaylarının ve kontrolünün çalışılması, eğer çalışılan hücreler, eş zamanlı olsalar -yani bu hücrelerin hepsi hücre döngüsünün aynı evresinde olsalar- çok daha kolay olur. Bu, çeşitli kimyasallar ile başarılabilir. Fakat, hücrelerin bazı populasyonları, doğal olarak eş zamanlıdır. Bir zambak bitkisinin başçığı (erkek üreme organı), polen (erkek gametler) olacak hücreleri içerir. Çiçekte başçıklar (anter) geliştiği zaman, onların uzunlukları, bu hücrelerdeki mayotik döngünün evresiyle tamtamına eşleniktir. Bu evrelerin her biri, birkaç gün alabilir; böylece örneğin 1.5 milimetre uzunluktaki bir başçık, erken profaz I evresindeki hücreleri içerir. Siklinlerin ve Cdk'lerin mayotik hücre döngüsündeki rollerini incelemek için zambakların başçıklarını nasıl kullanırsınız?

# 12 Kalıtım, Genler ve Kromozomlar

## Genetik korsanlık

Naziler, İkinci Dünya Savaşı sırasında Avrupa'nın sanat koleksiyonlarını yağmalama ile ilgili kötü şöhrete sahipti; fakat onlar niçin aynı zamanda tohum koleksiyonlarını da kaçırmıştı? Bunun yanıtı, *kalıtım bilimi* olan genetiğin sunduğu güç ve vaatlerin altında yatmaktadır.

İnsan medeniyetlerinin yükselmesindeki anahtar adım, tarımın gelişmesiydi –yani, insanların yiyecek ve diğer ihtiyaçları için bitkilerin ve hayvanların yetiştirilmesi olayı. Günümüzden 10.000 yıl önce, erken dönemdeki çiftçiler, belirli özelliklere sahip olan (örneğin, kuraklık durumunda yaşamayı daha iyi sürdürebilen) bitkileri tercih ederek yetiştirmeye başladı. Zamanla, yetiştirilen türler (*çeşitler*), onların yabanıl akrabalarından oldukça farklı hale geldi; bu, seçilimle evrimleşmenin bir örneğidir. Bu durumda, bu olay, bir doğal seçmenin sonucu değil (bakınız Bölüm 21) eski çiftçiler tarafından uygulanan yapay seçilimin sonucudur.



**Genetiğin Öncüsü** Dünyanın çeşitli yerlerinden, ekilen binlerce bitki çeşidini toplayan Nikolai Vavilov, günümüzde ziraatta kullanılan bitkilerin genetik kökenleri hakkındaki teorilerin temellerini attı.

Yirminci yüzyılın başlarında Rus bilim adamı Nikolai Vavilov, binlerce bitki çeşidinden ve onların yabanıl akrabalarından düzenli olarak tohum toplamaya başladı. O, yeni komünist rejiminin lideri olan Lenin'i, kendisinin bitki koleksiyonunun, Rusya'nın zor iklim koşullarında daha verimli olacak bitkilerin yetiştirilmesinde kullanışlı olacağına ikna etti. Lenin, Vavilov'u büyük bir araştırma enstitüsünün sorumlusu olarak atadı. Fakat Lenin 1929 yılında öldüğünde, onun arkasından gelen Josef Stalin'in bilime olan ilgisi azdı.

Vavilov'un politik olarak hırslı bir öğrencisi olan Trofim Lysenko, Stalin'e bitkilerdeki elverişli özelliklerin, atasal bitkinin *fenotipi* (fiziksel durumu) üzerinde oynanarak kalıtılabilir hale getirilebileceğini önerdi. Kalıtım ve evrim hakkında bilgi sahibi olan bilim insanları, bu fikrin tuhaf olduğunu bilir; fakat bu görüş, Stalin'in siyasi düşüncesine çekici geldi. Stalin, Vavilov'un enstitüsünün sorumluluğuna Lysenko'yu getirdi ve Vavilov'u bir cezaevi kampına gönderdi; Vavilov, 1943'de orada öldü. Vavilov'un özgün tohum koleksiyonu –*gen bankası*- göz ardı edildi.

Bu sıralarda, Almanya'daki Nazi lider Heinrich Himmer, bu koleksiyonun varlığını öğrendi ve Vavilov'un tohumlarının, genişleyen Alman imparatorluğu için daha iyi ürün sağlamanın kıymetli anahtarı olabileceğine inandı. Himmer, botanikte doktora yapmış genç bir SS subayı olan Heinz Brücher'i tohumları elde etmek için görevlendirdi. Alman silahlı kuvvetleri Rusya'ya girdiğinde Brücher'in ekibi, binlerce tohumu oradan alarak Brücher'in Tibet'ten getirmiş olduğu tohum koleksiyonunun da bulunduğu Avusturya'daki şatoya getirdi.

Brücher'in amacı, Tibet'ten gelen bitkilerle Rusya'dan gelen bitkiler arasında çaprazlama yaparak daha yüksek rakımlarda ve soğuk iklimlerde gelişebilen yeni bitkiler üretmekti; bu plan İkinci Dünya Savaşının sonunda sekteye uğradı. Bununla birlikte, Brücher, şatoyu havaya uçurmak



**Dayanıklı Tahıl** Eski genetikçiler, şiddetli iklimlere uyum sağlamış olan tahıl çeşitlerini (Tibet'te yaşayanlar gibi), istenilen özelliklere sahip olan diğer çeşitlerle çaprazlamak suretiyle ürün üretimini artırmayı ümit etti.

için amirlerden gelen emirleri göz ardı ederek Vavilov'un tohum bankasının büyük ölçüde korunmasını sağladı. Bu koleksiyon, tekrar Rusya'ya geri götürüldü ve koleksiyonun yetiştirme programlarında kullanımına orada devam edildi.

Vavilov'un fikirleri ve Brücher'in bitki ıslah planları, 1860'lı yıllarda bir Avusturya manastırında doğmuş bir bilim olan *genetiğin* prensiplerine bağlıdır; Groger Mendel, bu manastırda bezelye bitkileri üzerinde deneyler gerçekleştirerek sonuçları hakkında önemli ve doğru yorumlar yapmıştır. Bilimsel toplumun, Mendel'in çalışmasının önemini kabul etmesinden önce hemen hemen 50 yıl geçmişti; fakat bu tanınma bir kez kabul edildikten sonra, bilim ve tıp, hızlı bir şekilde ileriye fırladı.

**BU BÖLÜMDE** Kalıtım birimleri olan genlerin, kuşaktan kuşağa nasıl aktarıldığını tartışacağız. Kalıtımı kontrol eden birçok kuralın, mayoz sırasındaki kromozomların davranışıyla açıklanabileceğini göstereceğiz. Genlerin birbirleriyle ve çevreyle etkileşimlerini tanımlayacağız; ve kromozomlar üzerindeki genlerin özgül pozisyonlarının çeşitliliği nasıl etkilediğini göreceğiz.

## BÖLÜM ANABAŞLIKLARI


12.1 Kalıtımın Mendel Yasaları Nelerdir?
12.2 Aleller Birbirleriyle Nasıl Etkileşir?
12.3 Genler Birbirleriyle Nasıl Etkileşir?
12.4 Genler ve Kromozomlar Arasındaki İlişki Nedir?
12.5 Çekirdek Dışındaki Genlerin Etkileri Nelerdir?
12.6 Prokaryotlar Genleri Nasıl Aktarır?


# 12.1 Kalıtımın Mendel Yasaları Nelerdir?

Biyolojik kalıtım ile ilgili ilk çalışmaların çoğu, ekonomik öneme sahip bitkiler ve hayvanlar ile yapılmıştır. Kayıtlar, 5.000 yıl kadar önce, hurma ağaçları ve atlar üzerinde tasarlanarak çaprazlama çalışmaları yapılmış olduğunu göstermektedir. Bitki ıslah çalışmaları, on dokuzuncu yüzyılın başlarında özellikle lale gibi süs bitkileri için yaygın olarak yapılmaktaydı. O dönemin bitki yetiştiricileri, kalıtımın nasıl çalıştığı konusunda iki anahtar varsayımı benimseyip işlem yapmaktaydılar. Bu varsayımlardan sadece bir tanesi, deneysel kanıtlar tarafından desteklenmiştir.

- *Her ebeveyn, yavrulara eşit olarak katkı yapar* (deneyler tarafından desteklenmiştir). Alman botanikçi Josef Gottlieb Kölreuter, 1770'li yıllarda, **karşılıklı** (**resiprokal**) **çaprazlamaların** yavrularını çalıştı; bu çaprazlama şeklinde, bitkiler her iki yönde de birbirleriyle çaprazlanır. Örneğin çaprazlamanın bir tanesinde beyaz çiçekli bitkiler, kırmızı çiçekli bitkileri döllemede erkek olarak kullanılırken; bunu tamamlayan diğer çaprazlamada kırmızı çiçekli bitkiler, beyaz çiçekli bitkileri döllemede erkek olarak kullanılır. Kölreuter'in çalışmalarındaki böyle karşılıklı çaprazlamalar, yavrulara her iki ebeveynin de eşit oranda katkı yaptığını göstermiştir.
- *Kalıtımdan sorumlu belirleyiciler (determinantlar) yavrularda birbiriyle karışmaktadır* (deneyler tarafından desteklenmemiştir). Kölreuter ve diğerleri, yumurta ve sperm hücrelerinde kalıtımla ilgili determinantların bulunduğunu önerdi. Çiftleşmeden sonra bu belirleyiciler, tek bir hücre içerisinde bir araya geldiği zaman, onların birbiriyle karıştığına inanılıyordu. Yani eğer bir karakterin belirli bir formuna (diyelim ki kırmızı çiçeklere) sahip olan bir bitki, o karakterin farklı bir formuna (mavi çiçeklere) sahip olan başka bir bitkiyle çaprazlanacak olursa, yavrular bu iki ebeveyn karakterinin bileşimine (mor çiçeklere) sahip olacaktı. Bu karışım teorisine göre, kalıtılabilir elemanlar bir kere birleştiklerinde tekrar birbirlerinden ayrılamazdı (farklı renkte mürekkep boyalarının birbirleriyle karıştırılması gibi). Kırmızı ve maviden sorumlu kalıtsal belirleyicilerin, yeni mor rengi oluşturmak üzere ilelebet karışmış olduğu sanılıyordu.

Groger Mendel'in 1860'lı yıllarda gerçekleştirmiş olduğu deneyler, bu iki varsayımdan birincisini doğruladı; fakat ikincisini reddetti.

### Mendel, kalıtımla ilgili deneylere yeni yöntemler getirdi

Groger Mendel, bir akademik bilim insanı değil Avusturyalı bir papazdı (**Şekil 12.1**). Ancak, bilimsel araştırmaları yürüte-



**12.1 Gregor Mendel ve Onun Bahçesi** Avusturyalı rahip Gregor Mendel (solda), şimdi Çek Cumhuriyeti sınırları içerisinde kalan Brno'daki manastırın bahçesinde kendisinin çığır açan genetik deneylerini gerçekleştirdi.

bilmek için iyi yetişmişti. Mendel, 1850'de doğa bilimlerinde öğretmenlik sertifikası almak için girdiği sınavda başarısız oldu; böylece O, Viyana Üniversitesinde fizik, kimya, matematik ve biyolojinin çeşitli konularında yoğun çalışmalar üstlendi. Mendel'in ünlü fizikçi Christian Doppler'in idaresinde gerçekleştirdiği fizik ve matematikteki çalışmaları, kalıtım ile ilgili kendisinin yaptığı çalışmalarda deneysel ve sayısal yöntemleri kullanmasını son derece etkiledi; ve bu sayısal deneyler, onun başarılı çıkarımlarının anahtarıydı.

Mendel, bitkilerdeki kalıtımın bazı prensiplerini ortaya koymak için yedi yılını harcadı; bu süre içerisinde, yüzlerce bitkiyle çaprazlama yaptı ve elde ettiği 24.034 tane bitkinin meydana gelen özelliklerini kaydetti. Onun titizlikle topladığı verilerin analizleri, kendisine kalıtımın nasıl işleyebileceğine ilişkin yeni bir teori önerdi. O, bu teoriyi 1865'te bir konferansta sundu ve 1866'da ayrıntılı yazılmış bir makale yayınladı. Mendel'in makalesi, 120 tane kütüphane tarafından alınan bir dergide yayınlandı; ve Mendel, makalesinin fazla baskılarını (kendisine verilmiş olan 40 tane kopya), aralarında Charles Darwin'in de yer aldığı bazı seçkin bilim insanlarına gönderdi. Ancak, onun teorisi kolayca kabul edilmedi. Aslında, çoğunlukla göz ardı edildi.

Mendel'in makalesinin böylesine az ilgi görmesinin bir nedeni, Mendel basit matematiksel terimler kullanmış olsa bile, zamanının en önemli biyologlarının matematiksel terimler bakımından düşünme alışkanlığına sahip olmamalarıydı. Hatta Charles Darwin bile, kendisinin doğal seçme yoluyla evrimleşme teorisi, bireyler arasındaki kalıtılabilir varyasyonlar üzerine kurulmuş olmasına karşın, Mendel'in bulgularının önemini anlamamıştır. Aslında Darwin, aslanağzı bitkileri üzerinde Mendel'in bezelyelerle çalışmasına benzer şekilde üretim deneyleri gerçekleştirmiştir. Darwin'in verileri, Mendel'in verilerine benzer olmasına karşın, Darwin, ebeveyn katkılarının döllerde karışıma uğradığı varsayımını sorgulamada başarısız oldu.

1900 yılına gelindiğinde, mayoz bölünmedeki olaylar gözlemlenip tanımlanmıştı; Hugo DeVries, Carl Correns ve Erich von Tschemark isimli üç bitki genetikçisi tarafından birbirinden bağımsız olarak gerçekleştirilen deneylerin sonucunda, Mendel'in keşiflerinin önemi, birdenbire arttı. Bu bilim insanlarının her biri, çaprazlama deneyleri gerçekleştirdi ve kendilerinin belli başlı bulgularını 1900 yılında yayınladı; onların her biri Mendel'in 1866 yılında yayınladığı makaleye atıf yaptı. Bu üç adam, kromozomların ve mayoz olayının, Mendel'in kendi çaprazlamalarından elde ettiği verileri açıklamak için önermiş olduğu teoriye, bir fiziksel açıklama sağladığını fark etti.

Büyük ölçüde Mendel'in deneysel yöntemlerine göre genlerin ve mayozun keşfedilmesinden önce, Mendel, kendisinin olağanüstü görüşünü oluşturmayı başarmıştı. Onun çalışması, kapsamlı bir hazırlığın, titiz yürütmenin ve yaratıcı fakat mantıklı yorumlamanın bir tanımlayıcı örneğidir. O, aynı zamanda, deneklerin seçiminde de şanslıydı. Şimdi, bu deneylere, onlardan ortaya çıkmış sonuçlara ve hipotezlere yakından göz atalım.

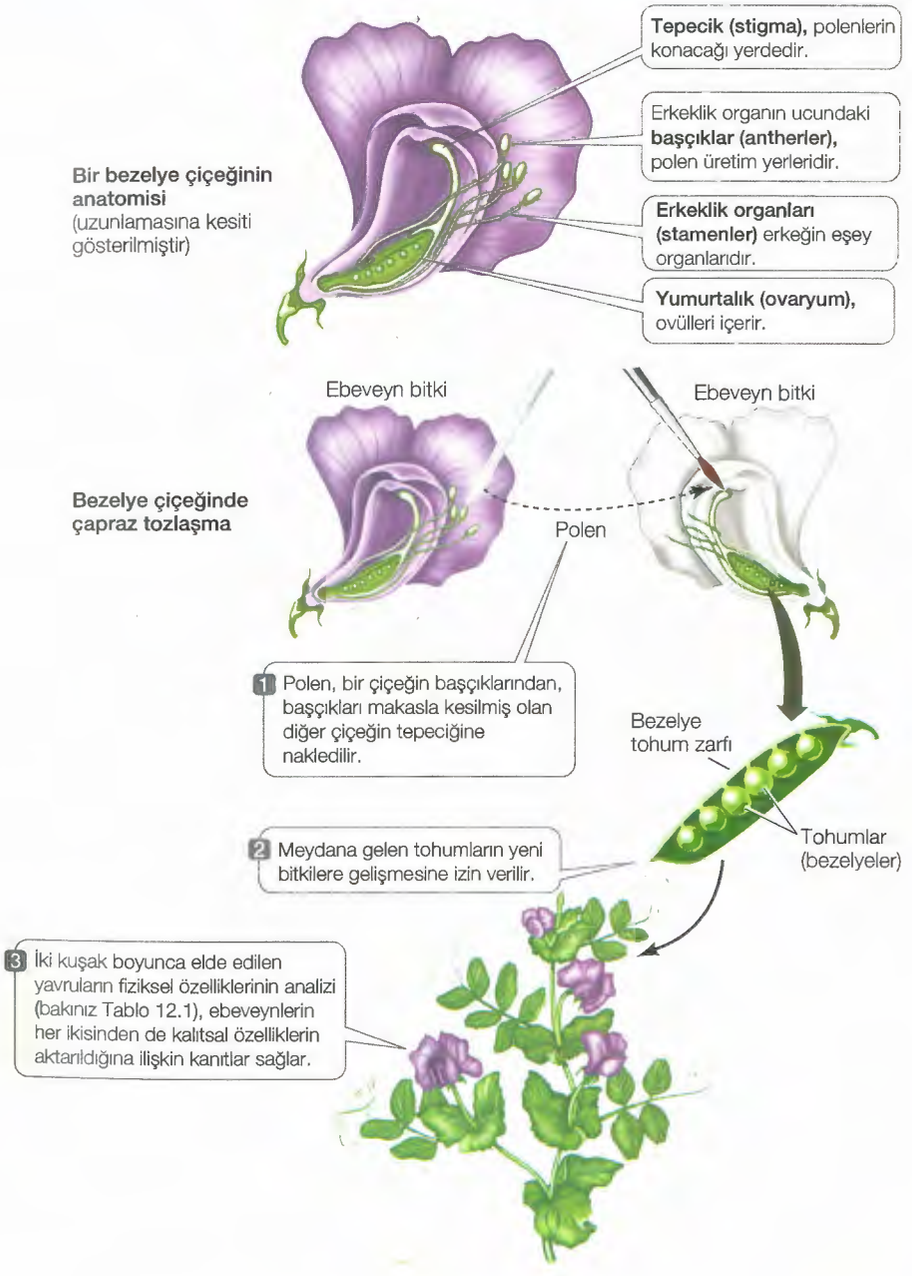
### Mendel dikkatli bir araştırma planı planladı

Mendel denek organizma olarak, kolay yetiştirilmesi, tozlaşmanın kontrollü olarak uygulanabilmesi ve birbirine zıt özellikleri olan çeşitlerinin olması nedeniyle bezelyeyi seçti. O, kendisinin kullandığı ebeveyn bitkilerin birisinden diğerine el ile polenleri aktarmak suretiyle tozlaşmayı ve böylece

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 12.2 İki Bitki Arasında Bir Kontrollü Çapraz

Bitkiler, bireyler arasındaki eşleştirmeyi kontrol etmek daha kolay olduğu için, ilk genetik çalışmalarda yaygın olarak kullanılmıştır. Mendel, birçok deneyinde bahçe bezelyesini (*Pisum sativum*) kullanmıştır.




döllenmeyi kontrol etti (**Şekil 12.2**). Böylece Mendel, kendi deneylerindeki yavruların ebeveynlerini biliyordu. Mendel'in çalışmalarını sürdürdüğü bezelye bitkileri, aynı çiçekte erkek ve dişi eşey organlarını ve gametleri –yumurta ve sperm gibi eşey hücreleri- üretirler. Eğer bu bitkilere müdahale edilmezse, onlar doğal olarak kendi kendine tozlaşırlar –yani, her bir çiçeğin dişi organı, aynı çiçeğin erkek organlarından polen kabul eder. Mendel, bu doğal olayı bazı deneylerinde kullandı.

Mendel araştırmasına, farklı bezelye çeşitlerini gözden geçirerek, çalışmak için elverişli kalıtılabilir karakterleri ve özellikleri seçerek başladı:

- **Karakter**, çiçek rengi gibi gözlemlenebilir fiziksel bir özelliktir.
- **Özellik**, bir karakterin belirli bir formudur; örneğin mor çiçekler ya da beyaz çiçekler gibi.
- **Kalıtsal özellik**, ebeveynden yavruya geçirilen bir özelliktir.

Mendel, mor çiçeklere karşı beyaz çiçeklerin var olması gibi birbirine alternatif zıt özelliklerin olduğu çok iyi tanımlanmış karakterleri bulmaya çalıştı. Ayrıca, bu özelliklerin **arıdöl** olması gerekirdi; yani, gözlenen özellik, birçok kuşak boyunca sadece tek bir form olarak varlığını sürdürmeliydi. Başka bir değişle, eğer beyaz çiçekli bezelyeler arı dölseler, bu bitkiler kendi kendileriyle tozlaştırıldıklarında ya da kendilerinden oluşan kuşaklarla çaprazlandıklarında sadece beyaz çiçekli yavrular vereceklerdir. Benzer şekilde, uzun boylu bitkiler diğer uzun boylu bitkilerle çaprazlandıklarında, sadece uzun boylu döller üreteceklerdir.

Mendel, bitkiler arasında tekrar tekrar soy içi üremenin olmasını sağlayarak (görünüş olarak özdeş olan kardeş bitkiler arasında çaprazlamalar yaparak ya da bireylerin kendi kendini döllemesini sağlayarak) ve seçilim yaparak kullanacağı arı soyların her birini elde etti. Mendel, çalışmasının büyük bir kısmında, **Tablo 12.1**'de (sol taraf) gösterilmiş olan birbirine zıt yedi çift özellik üzerinde yoğunlaştı. Onun deneysel çaprazlamalar için arı dölleri kullanması, kendi çalışmasının önemli bir özelliğiydi.

Mendel, ondan sonra, çaprazlamalarını aşağıdaki gibi gerçekleştirdi:

- O, bir ebeveynin kendi kendine tozlaşmasını engellemek için, çiçeklerinden başçıkları keserek uzaklaştırdı. Ondan sonra, diğer ebeveyn bitkiden polen toplayarak bu polenleri başçıkları uzaklaştırılmış olan bitkinin çiçeklerinin tepecikleri üzerine yerleştirdi. Polenleri veren ve onları kabul eden bitkiler, **atasal kuşaktı** (**parental kuşak**) ve **P** harfi ile gösterildi.
- Zamanla tohumlar oluştu ve oluşan tohumlar ekildi. Tohumlar ve meydana gelen yeni bitkiler, **ilk yavru kuşağı** (**first filial generation**) ya da **$F_1$**'oluşturdu. ("filial" kelimesi, yavru ve ebeveynler arasındaki akrabalık ilişkisine işaret etmektedir; Latincede *filius*, "erkek çocuk" demektir.) Mendel ve yardımcıları, her bir $F_1$ bitkisinin hangi özellikleri taşıdığını inceledi ve ondan sonra her bir özelliği gösteren $F_1$ bitkilerinin sayısını kaydetti.

## TABLO 12.1

### Mendel'in Monohibrid Çaprazlamalardan Elde Ettiği Sonuçlar

| ATASAL KUŞAK FENOTİPLERİ | | $F_2$ KUŞAĞI FENOTİPLERİ | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| BAŞAT | ÇEKİNİK | BAŞAT | ÇEKİNİK | TOPLAM | ORAN |
| Küresel tohum × Buruşuk tohum | | 5,474 | 1,850 | 7,324 | 2.96:1 |
| Sarı tohum × Yeşil tohum | | 6,022 | 2,001 | 8,023 | 3.01:1 |
| Mor çiçek × Beyaz çiçek | | 705 | 224 | 929 | 3.15:1 |
| Şişkin tohum zarfı × Boğumlu tohum zarfı | | 882 | 299 | 1,181 | 2.95:1 |
| Yeşil tohum zarfı × Sarı tohum zarfı | | 428 | 152 | 580 | 2.82:1 |
| Aksiyal çiçekler × Terminal çiçekler | | 651 | 207 | 858 | 3.14:1 |
| Uzun gövde (1 m) × Cüce gövde (0.3 m) | | 787 | 277 | 1,064 | 2.84:1 |

- Bazı deneylerde $F_1$ bitkilerinin, kendi kendileriyle tozlaşıp **ikinci yavru kuşağı** yani **$F_2$**'yi üretmelerine izin verildi. Tekrar, her bir $F_2$ bitkisi, karakterize edildi ve sayıldı.

### Mendel'in ilk deneyleri monohibrid çaprazlamaları içeriyordu

*Hibrid* terimi, bir ya da daha fazla özellik bakımından farklılık gösteren organizmalar arasında yapılan çaprazlamalardan elde edilen yavruyu ifade eder. Mendel'in ilk deneyinde, sadece bir özellik bakımından farklı olan iki arı döl ebeveyn soyu (P) çaprazladı. O, ondan sonra, $F_1$ tohumlarını ekti ve meydana gelen bitkilerin kendi aralarında tozlaşmalarına izin vererek $F_2$ kuşağının oluşmasını sağladı. Bu örnekte, esas itibariyle monohibrid bitkiler çaprazlanmamış olup onların kendi kendilerine tozlaşmalarına izin verilmiş olmasına karşın, bu teknik **monohibrid çaprazlama** olarak ifade edilir.

Mendel, aynı deneyi, yedi bezelye özelliğinin hepsi için gerçekleştirdi. Onun yöntemi, tohum biçimi özelliği örnek olarak kullanılarak **Şekil 12.3**'de resimlerle anlatılmıştır. O, arı döl buruşuk tohumlu bezelye bitkilerinden polenleri almış ve arı döl küresel tohumlu bezelyelerin çiçeklerinin tepeciklerine koyınuştur. Mendel, aynı zamanda, her bir özelliğin atasal kaynaklarının birbirinin tersi olduğu resiprokal çaprazlamayı da yapmıştır: yani, küresel tohumlu bezelyelerden almış olduğu polenleri, buruşuk tohumlu bezelyenin çiçeklerinin tepeciğine yerleştirmiştir. Her durumda, $F_1$ tohumları küreseldi –sanki buruşuk tohum özelliği, tamamıyla gözden kaybolmuştu.

Mendel, takip eden ilkbaharda, bu küresel tohumlardan 253 tane $F_1$ bitkisi yetiştirdi. $F_1$ bitkilerinin her birinin, $F_2$ tohumlarını üretmek üzere kendi aralarında tozlaşmasına izin verildi. Elde edilen toplam 7.324 $F_2$ tohumunun 5.474 tanesi küresel ve 1.850 tanesi buruşuk özelliğe sahipti (bakınız Şekil 12.3 ve Tablo 12.1).

Mendel, buruşuk tohum özelliği $F_1$ kuşağında hiçbir şekilde ifade edilmemiş olmasına karşın $F_2$ kuşağında tekrar ortaya çıktığını gözlemledi. Bu durum Mendel'i, küresel tohum özelliğinin buruşuk tohum özelliğine karşı **baskın** (**dominant**) olduğu sonucuna ulaştırdı; buruşuk tohum özelliğini ise **çekinik** (**resesif**) olarak nitelendirdi. Mendel'in üzerinde çalıştığı diğer altı özellik çiftinden her birindeki bir özelliğin diğer özellik üzerinde baskın olduğunu kanıtladı. Arı döl çaprazlamasının $F_1$ kuşağında gözden kaybolan özellik, her zaman, çekinik özellikti.

Mendel, aynı zamanda, $F_2$ kuşağındaki iki özelliğin oranlarının daima aynı olduğunu –yaklaşık olarak 3:1- gözlemledi; ve bu oran, üzerinde çalıştığı bezelye bitkisinin yedi özelliği için de aynıydı. Yani, $F_2$ kuşağının dörtte üçü başat özellik, dörtte biri çekinik özellik göstermekteydi (bakınız Tablo 12.1). Örneğin, Mendel'in tohum biçim için monohibrid çaprazlamasına ilişkin üretim sonucunun oranı, 5474:1850 =2.96:1 şeklindeydi. Atasal kuşakla yapılan iki resiprokal çaprazlama, $F_2$'de benzer sonuçlar verdi; zaten Kölreuter tarafından daha önce gösterilmiş olduğu gibi poleni hangi ebeveynin verdiği önemli değildi.

**KARIŞIM TEORİSİNİN REDDEDİLMESİ** Mendel'in monohibrid çaprazlama deneyleri, kalıtımın bir karışım olayının sonucu olmadığını gösterdi. Karışım teorisine göre, Mendel'in F1 tohumlarının, iki ebeveynin özelliklerinin arasında bir ara değere sahip olması gerekiyordu –örneğin, buruşuk tohumlu bitkiler ile küresel tohumlu bitkiler arasında yapılan çaprazlamalardan elde edilen $F_1$ tohumlarının, hafif buruşuk olması gerekirdi. Ayrıca, karışım teorisi, çekinik özellikler $F_1$ kuşağında ortadan kaybolduktan sonra $F_2$ tohumlarında yeniden ortaya çıkmasıyla ilgili herhangi bir açıklama sunamıyordu.

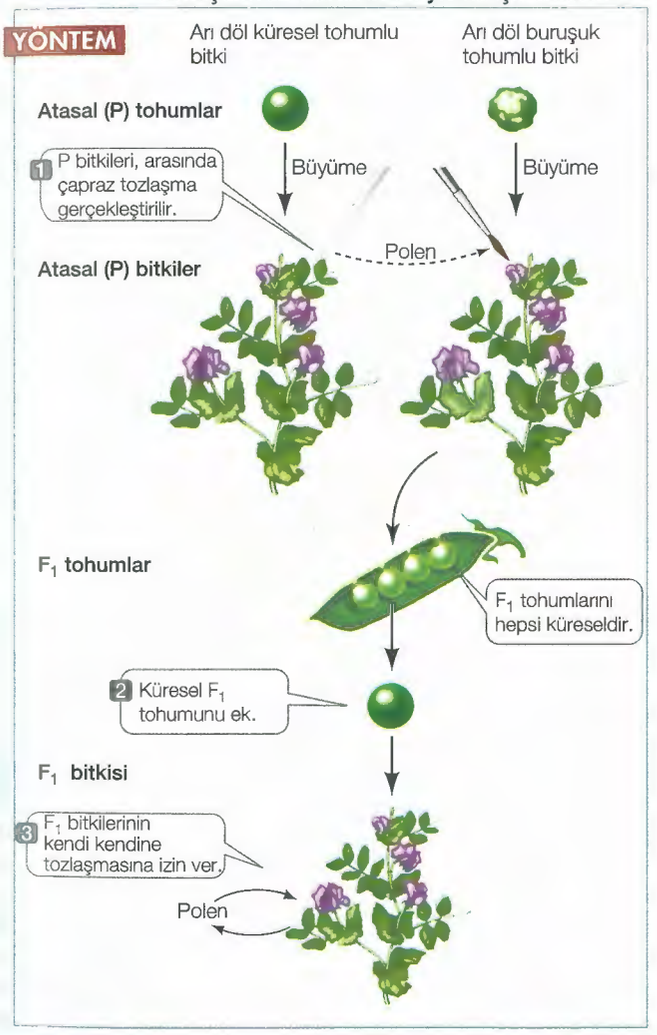
## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 12.3 Mendel'in Monohibrit Deneyleri

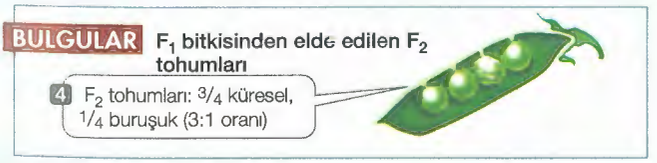
Mendel, bezelye bitkileri arasında çaprazlamalar gerçekleştirdi ve genetik belirleyicilerin parçacıklar olduğunu göstermek için sonuçları dikkatlice analiz etti.

**HİPOTEZ** **Bezelye bitkisinin birbirine zıt özelliklere sahip olan iki soyu arasında çaprazlama yapıldığında, onların özellikleri, birbirini izleyen kuşaklarda dönüşümsüz olarak birbiriyle karışmaktadır.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR** $F_1$ bitkisinden elde edilen $F_2$ tohumları




**SONUÇ** **Hipotez, reddedilir. Özelliklerin geri dönüşümsüz olarak birbiriyle karışımı söz konusu değildir; bir çekinik özellik, takip eden kuşaklarda tekrar ortaya çıkabilir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

**PARÇACIK TEORİSİ İÇİN DESTEK** Monohibrit çaprazlama deneylerinin $F_2$ kuşağında özelliklerde bir karışımın olmaması ve çekinik tohum özelliğinin tekrar ortaya çıkması üzerine, Mendel, özgül özelliklerin kalıtımından sorumlu olan birimlerin çift olarak yer alan birbirinden ayrı parçacıklar olduğu ve bunların gamet oluşumu sırasında birbirinden ayrıldığını ileri sürdü. Mendel'in **parçacık teorisine** göre, kalıtım birimleri, diğer birimlerin varlığında bütünlüklerini korumayı sürdürürler. Mendel, her bezelye bitkisinin her bir karakterin kalıtımından sorumlu iki birime (parçacığın) sahip olduğu ve her ebeveynden bir birimin alındığı sonucuna vardı. Biz, şimdi, bir canlıdaki kalıtılabilir her bir birimin iki kopyasını ifade etmek **diploid** terimini kullanmaktayız. Mendel, gametlerin üretimi sırasında, her bir gamete bu çift haldeki birimlerden sadece bir tanesinin verildiğini ileri sürdü. Biz, şimdi, kalıtılabilir birimlerin tek bir setini ifade etmek için **haploid** terimini kullanmaktayız. Mendel, her gamet sadece bir birim içerirken meydana gelen zigotun iki birim içerdiğini; çünkü zigotun iki gametin birleşmesiyle üretildiği sonucuna vardı. Bu sonuç, Mendel'in kalıtım modelinin özünü oluşturur. Mendel'in kalıtım birimlerine, şimdi, **gen** diyoruz. Bir canlının genlerinin tümü, o canlının **genomunu** oluşturur.

Mendel, deneylerindeki arı döl iki atasal bitkinin, tohum biçimi gibi belirli bir karakteri etkileyen genin farklı formlarına sahip olduğunu anladı (gerçi o, "gen" terimini kullanmadı). Arı döl küresel tohumlu atasal bitki, aynı formda olan iki gene sahipti; biz bunu *S* ile ifade edeceğiz. Buruşuk tohumlu atasal bitki ise, bu genin başka bir formunun iki kopyasına sahipti; biz bunu *s* ile ifade edeceğiz. *SS* genotipindeki bir atasal bitki, sadece *S* genine sahip gametler üretirken *ss* genotipindeki bir atasal bitki, sadece *s* genine sahip gametler üretecektir. $F_1$ kuşağını üretmek için yapılan çaprazlamada, bir ebeveynden *S* ve diğer ebeveynden *s* gelecek; böylece $F_1$ yavruları *Ss* olacaktır. Biz *S*'in *s* üzerine baskın olduğunu söyleriz; çünkü *s* tarafından belirlenen özellik, genin her iki formu birlikte bulunduğu zaman kendisini gösterememiştir –ifade edilmemiştir.

### Aleller bir genin farklı formlarıdır

Bir genin farklı formlarına (bu örnekteki *S* ve *s*), **alel** adı verilir. Bir özellik için arı döl olan bireyler, aynı alelin iki kopyasına sahiptirler. Örneğin, buruşuk tohumlara sahip olan arı döl bezelye bitkilerinin oluşturduğu populasyondaki bitkilerin tümü, sadece *ss* alel çiftine sahip olmalıdır; eğer başat *S* aleli mevcut olsaydı, bitkilerin bazıları küresel tohum üretecekti.

Biz, buruşuk tohum üreten bireylerin, *s* aleli bakımından **homozigot** olduklarını söyleriz; yani onlar, aynı alelin iki kopyasına (*ss*) sahiptirler. Küresel tohumlu bazı bitkiler de –genotipi *SS* olanlar- homozigottur. Ancak, küresel tohumlu bitkilerin hepsi *SS* genotipine sahip değildir. Mendel'in F1 kuşağında olduğu gibi, küresel tohumlu bitkilerin bazıları, **heterozigottur**: bu bitkiler, söz konusu genin iki farklı aleline (bu örnekte *Ss*) sahiptir. Bir karakter için homozigot olan bir birey, **homozigot**; bir karakter bakımın heterozigot olan birey **heterozigot** olarak ifade edilir.

Kalıtımın biraz daha karmaşık bir örneği olarak, üç gen çiftini düşünelim. Üç tane gene ve *AABbcc* alelerine sahip bir birey, *A* ve *C* genleri bakımından homozigottur; çünkü bu birey iki tane *A* aleline ve iki tane *c* aleline sahiptir. Fakat aynı birey *B* geni bakımından heterozigottur; çünkü *B* ve *b* allelerini içermektedir.

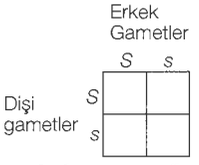
Bir canlının fiziksel görünüşü, onun **fenotipidir**. Mendel, fenotipin o fenotipi gösteren canlının genetik yapısının ya da **genotipinin** sonucu olarak ortaya çıktığını, doğru olarak tahmin etmişti. Küresel tohumlar ve buruşuk tohumlar, üç ayrı genotip tarafından ortaya çıkarılan iki ayrı fenotiptir: buruşuk tohum fenotipi, *ss* genotipi tarafından meydana getirilir; küresel tohum fenotipi ise *Ss* veya *SS* genotipi tarafından meydana getirilir.

## Mendel'in ilk ilkesi, bir genin iki kopyasının birbirinden ayrıldığını söyler

Mendel'in kalıtım modeli, $F_1$ ve $F_2$ kuşaklarında görülen özelliklerin oranlarını nasıl açıklar? İlk olarak, F1'deki tüm yavruların küresel tohum fenotipine sahip olduğunu göz önüne alalım. Mendel'in modeline göre, *herhangi bir birey gamet ürettiği zaman, bir genin iki kopyası birbirinden ayrılır, böylece her gamet sadece bir kopya alır*. Bu, **ayrılma ilkesi** olarak bilinen Mendel'in ilk kuralıdır. Böylece P kuşağındaki ebeveynler arasında gerçekleştirilen bir çaprazlama sonucunda ortaya çıkan yavrulardaki her bir birey, her bir ebeveynden katlım yoluyla bir kopya gen alır; ve *Ss* genotipine sahip olur (Şekil 12.4).

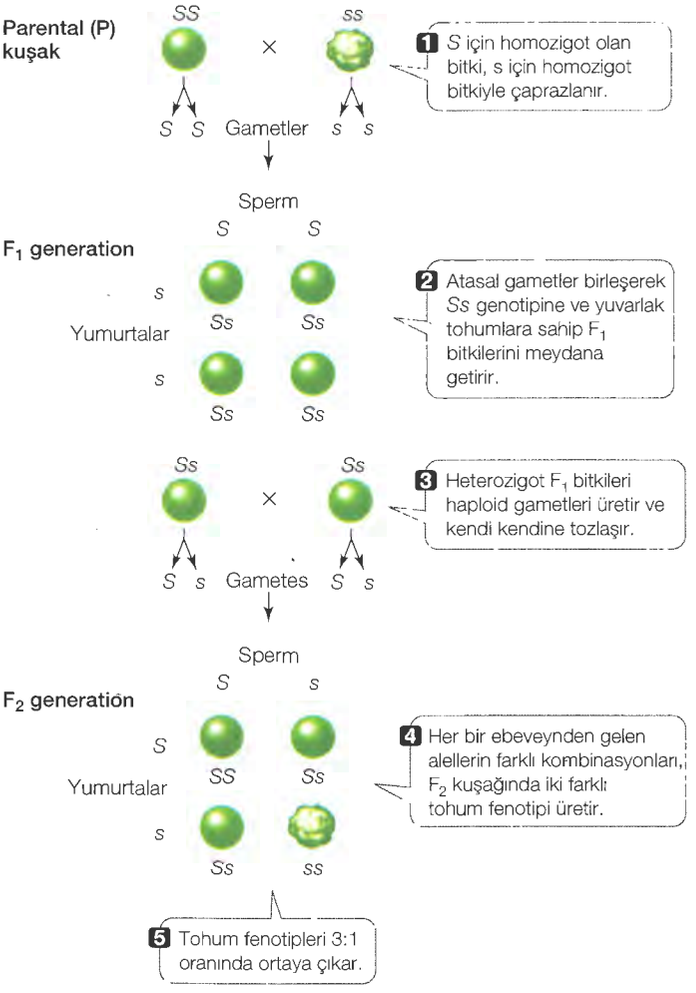
Şimdi, $F_2$ kuşağının bileşimini düşünelim. $F_1$ kuşağı tarafından üretilen gametlerin yarısı, S aleline ve diğer yarısı s aleline sahiptir. *SS* ve *Ss* genotipine sahip bitkilerin her ikisi de küresel tohum üretirken *ss* genotipine sahip bitkiler, buruşuk tohum üreteceğinden, $F_2$ kuşağında küresel tohumlu bitki üretmek için üç yol mevcuttur (*SS*, *Ss* veya *sS*); fakat buruşuk tohumlu bitki üretmek için sadece bir yol (*ss*) vardır. Onun için, Mendel'in karşılaştırmış olduğu yedi özellik için (bakınız Tablo 12.1) deneysel olarak saptadığı değerlere oldukça yakın olan 3:1 oranını tahmin edebiliriz.

Bir çaprazlamadan ortaya çıkacak olan alel kombinasyonları, İngiliz genetikçi Reginald Crundall Punnett tarafından 1905 yılında ortaya konmuş olan **Punnett karesi** yöntemi kullanılarak tahmin edilebilir. Bu yöntem, beklenen genotip frekanslarını hesaplamak için olası tüm gamet kombinasyonlarını göz önünde bulundurmamızı garantiler. Bir Punnett karesi aşağıdaki gibidir:




Bu basit grid, olası tüm erkek gamet (haploid sperm) genotiplerini üst tarafta ve olası tüm dişi gamet (haploid yumurta) genotiplerini sol tarafta göstermektedir. Bu griddeki her bir kare, gametlerin her bir kombinasyonuyla meydana getirilebilen diploid genotiple doldurulabilir (bakınız Şekil 12.4). Bu örnekte, üstte sağ taraftaki kareyi doldurmak için, yumurtadan (dişi gamet) gelen *S* ile polenden (erkek gamet) gelen *s* alelini bir araya getirerek *Ss* genotipini oluştururuz.

Mendel, kendi teorisinin kromozomların ve DNA'nın keşfedilmesiyle fiziksel bir temele oturtulduğunu görünceye kadar yaşamadı. Günümüzde, genlerin, kromozomlardaki DNA moleküllerinin bölgeleri oldukları bilinmektedir. Daha özgül olarak, gen, bir kromozom üzerinde **lokus** (çoğulu **loci**) adı verilen belirli bir yeri işgal eden DNA'nın sekansı-

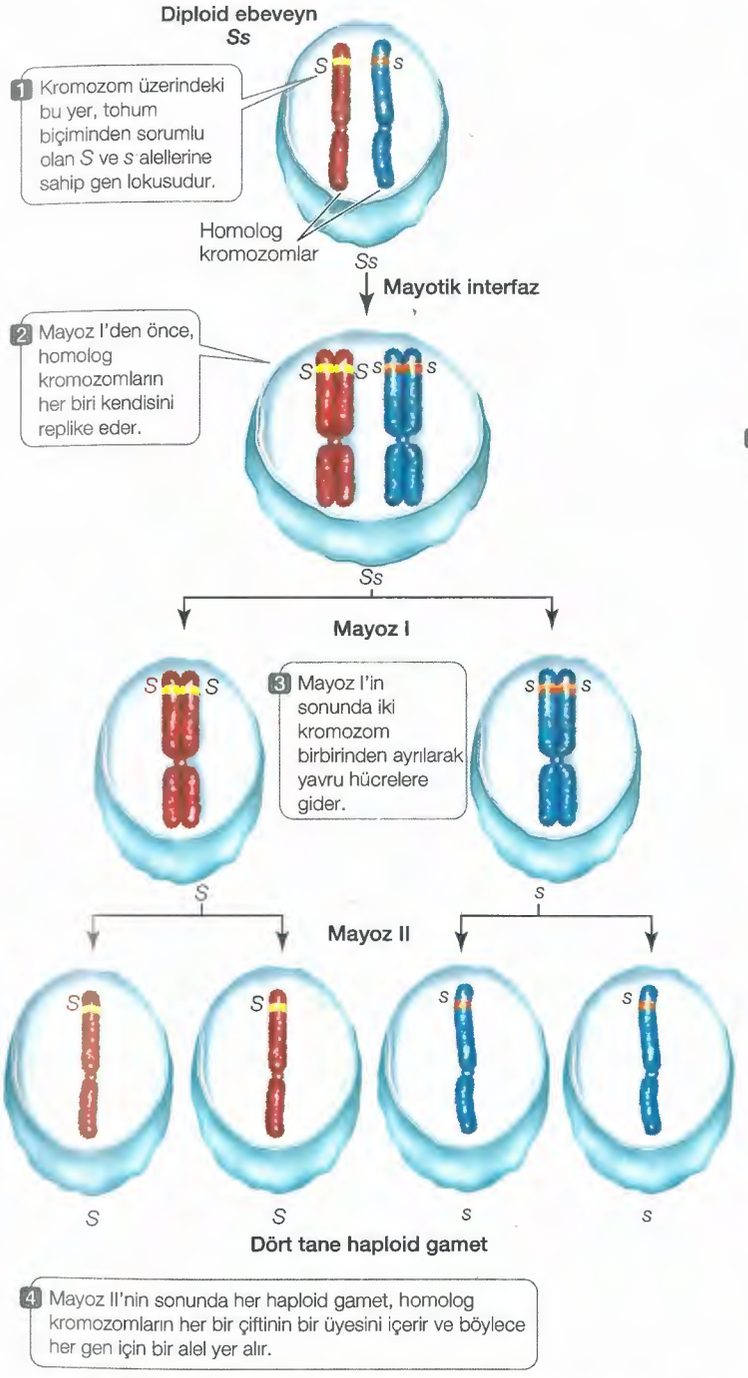



**12.4 Mendel'in Kalıtım Açıklaması** Mendel, kalıtımın her bir ebeveynden gelen ve yavrularda birbirine karışmayan ayrı faktörlere bağlı olduğu sonucuna vardı.

dır. Genler, fenotipte, çoğunlukla enzimler gibi belirli işlevleri olan proteinler olarak ifade edilirler. Onun için, bir başat gen çoğu durumda, işlevsel bir protein olarak ifade edilen DNA bölgesi olarak düşünülebilir; oysa çekinik gen, tipik olarak, işlevsel olmayan bir protein olarak ya da işlevi başat formu tarafından gölgelenen bir protein olarak ifade edilir. Mendel, ayrılma ilkesine, kromozomlar ya da mayoz hakkında hiçbir bilgiye sahip olmadan ulaştı; fakat bugün, mayoz I sırasında kromozomlar birbirinden ayrılırken bir genin farklı alellerinin birbirinden ayrıldığını resmedebiliyoruz (Şekil 12.5).

## Mendel test çaprazı yaparak kendi hipotezini doğruladı

Mendel, küresel tohumlu $F_1$ kuşağındaki olası iki alel kombinasyonunu (*SS* ve *Ss*) test etmek için işe koyuldu. O, bir **test çaprazı** yaptı; test çaprazı, başat özelliği gösteren bir bireyin homozigot mu yoksa heterozigot mu olduğunu araştırmak için bir yoldur. Test çaprazında, söz konusu olan birey, çekinik özellik için homozigot olduğu bilinen bir birey ile çaprazlanır –çekinik özelliğe sahip bireyleri belirlemek kolaydır, çünkü çekinik fenotipli bireylerin tümü, çekinik özellik bakımından homozigotturlar.




**12.5 Allelerin Ayrılmasından Mayoz Sorumludur** Mendel, mayoz ya da kromozomlar hakkında hiçbir şey bilmemesine rağmen, biz, şimdi, alel çiftinin homolog kromozomlar üzerinde yer aldığını ve bu allelerin mayoz sırasında birbirinden ayrıldığını biliyoruz.

Bizim göz önünde bulundurmuş olduğumuz tohum biçimi geni için, test çaprazında kullanılan çekinik homozigot, *ss*'dir. İkinci alelin kimliğinin henüz ne olduğunu bilmediğimizden dolayı, test edilen birey, başlangıçta *S_* olarak tanımlanabilir. İki olası sonuç öngörebiliriz:

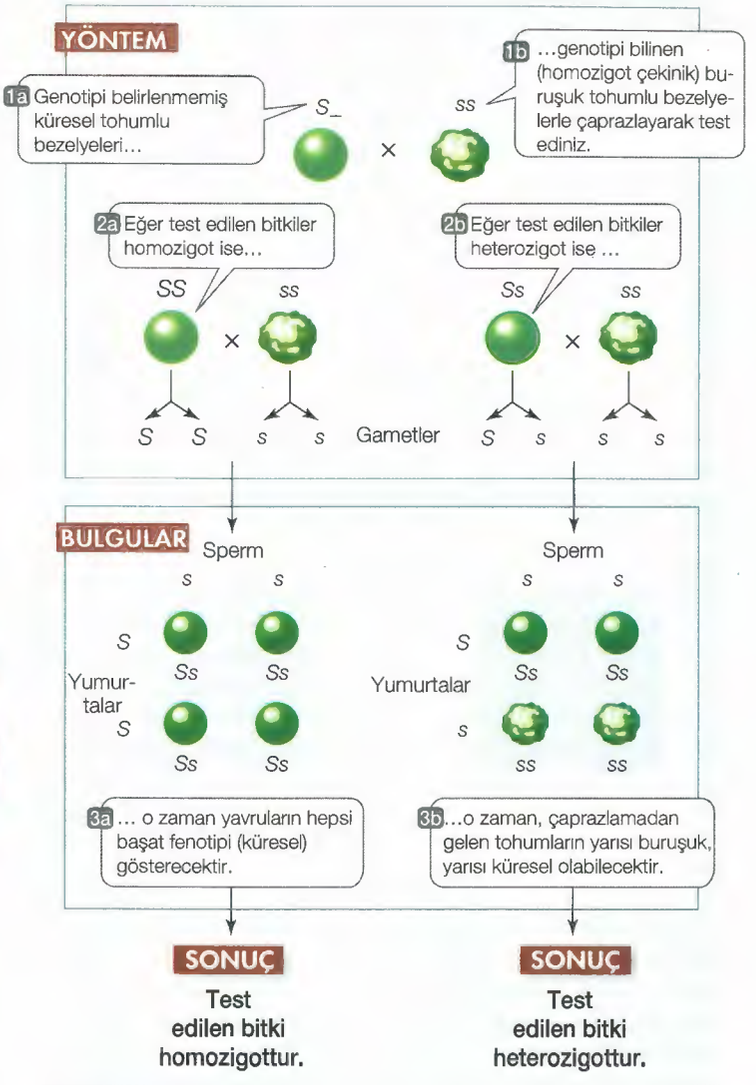
- Eğer test edilen birey, homozigot başat (*SS*) ise, test çaprazı sonucunda elde edilen yavruların tümü *Ss* olacak ve başat özelliği (küresel tohum) gösterecektir (**Şekil 12.6, sol taraf**).

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 12.6 Homozigot ya da Heterozigot?

Başat fenotipe sahip bir birey, homozigot veya heterozigot genotipe sahip olabilir. Test çaprazı, hangisi olduğunu belirler.

**HİPOTEZ** **Bir test çaprazından elde edilen döl, bir organizmanın homozigot ya da heterozigot olup olmadığını ortaya çıkarabilir.**




**EK ARAŞTIRMA:** Eğer "test edici" bitki, buruşuk tohumlu olmak yerine homozigot küresel tohumlu olsaydı, sonuç ne olacaktı?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 12.1 • Homozigot ya da Heterozigot?

- Eğer test edilen birey heterozigot (*Ss*) ise, o zaman test çaprazı sonucunda elde edilen yavruların yaklaşık olarak yarısı heterozigot olacak ve başat özelliği (*Ss*) gösterecektir; fakat diğer yarısı homozigot olacak ve çekinik özelliği (*ss*) gösterecektir **(Şekil 12.6, sağ taraf)**.

Mendel'in elde ettiği sonuçlar, bu iki öngörünün her ikisiyle de uyuşmaktadır; böylece Mendel'in hipotezi, kendi test çaprazlarının sonuçlarını büyük bir doğrulukla tahmin etmiştir.

Mendel, kendisinin ilk hipotezinin doğrulanmasının ardından başka bir soruyu sormayı sürdürdü: Farklı gen çiftleri birlikte düşünüldüğünde çaprazlamalarda nasıl davranırlar?

## Mendel'in ikinci ilkesi, farklı genlerin kopyalarının birbirinden bağımsız olarak ayrıldığını söyler

İki gen bakımından heterozigot olan (*SsYy*) bir canlıyı göz önüne alalım; bu canlı, *S* ve *Y* alellerini ansından ve *s* ve *y* alellerini babasından almış olsun. Bu canlı gamet üreteceği zaman, ana kökenli aleller (*S* ve*Y*) bir gamete ve baba kökenli aleller (*s* ve *y*) başka bir gamete mi gidecektir? Ya da tek bir gamet, bir tane ana kökenli ve bir tane baba kökenli alel, yani *S* ve *y* (ya da *s* ve *Y*) alellerini mi alacaktır?

Mendel, bu sorulara cevap vermek için, bir seri deney gerçekleştirdi. O, tohum biçimi ve tohum rengi gibi iki tohum karakteri bakımından farklılık gösteren bezelyeler ile işe başladı. Atasal arı döllerden bir tanesi, sadece küresel-sarı tohumlar (*SSYY*) üretirken diğeri sadece buruşuk-yeşil tohumlar (*ssyy*) üretmekteydi. Bu iki soy arasında yapılan bir çaprazlamadan $F_1$ kuşağı elde edildi, bu bitkilerin hepsi *SsYy* genotipindeydi. *S* ve *Y* alelleri başat olduğundan, $F_1$ tohumlarının hepsi küresel ve sarıydı.

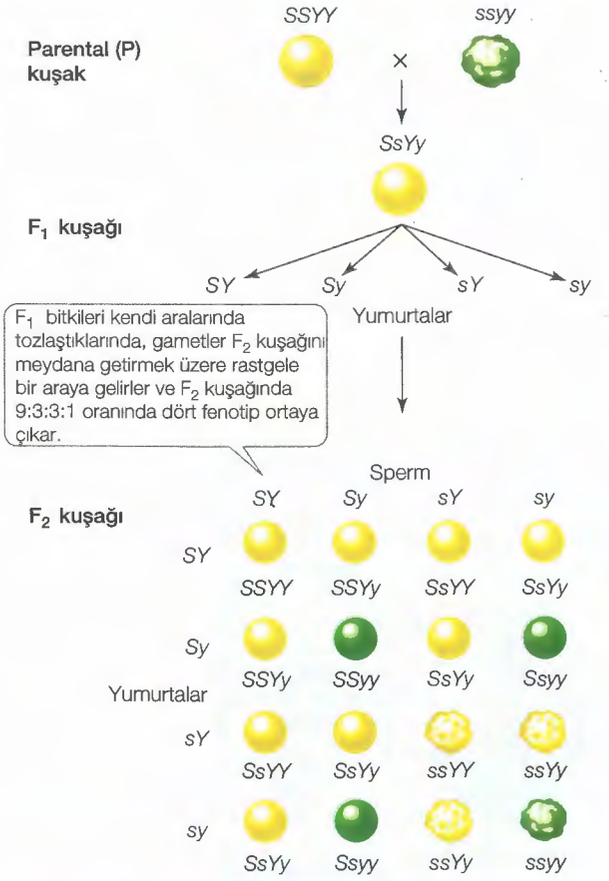
Mendel bu deneyini, $F_1$ bitkileriyle **dihibrit çaprazlama** (özdeş çifte heterozigot bireyler arasında yapılan çaprazlama) yapmak suretiyle $F_2$ kuşağına kadar sürdürdü (gerçi bu deneydeki çaprazlama, $F_1$ bitkilerinin kendi kendine tozlaşmalarına izin verilerek yapılmıştır). Mendel'in fark ettiği gibi, böyle çifte heterozigot olan bitkilerin gamet üretebileceği iki olası yol vardır (Mendel'in ne kromozomlar ne de mayoz hakkında hiçbir şey duymamış olduğunu hatırlayınız):

1. *Aleller, atasal kuşakta oldukları gibi birlikteliklerini sürdürebilirlerdi (yani, onlar bağlı olabilirdi).*

Bu durumda, $F_1$ bitkileri iki çeşit gamet (*SY* ve *sy*) üretecekti; ve $F_1$ bitkilerinin kendi kendine tozlaşmasından elde edilen $F_2$ dölündeki bitkiler incelendiğinde küresel-sarı tohumlu bitkilerin miktarı, buruşuk-yeşil tohumlu bitkilerin üç katı kadar olacaktı. Eğer böyle sonuçlar elde edilseydi, iki genin tohum biçimini ve tohum rengini düzenlediğini var saymak için her hangi bir neden olmayabilirdi; çünkü küresel tohumlar, her zaman sarı ve buruşuk olanlar her zaman yeşil olacaktı.

2. *S'nin s'den ayrılması, Y'nin y'den ayrılmasından bağımsız olabilirdi (yani, iki gen birbiriyle bağlı olmayabilirdi).*

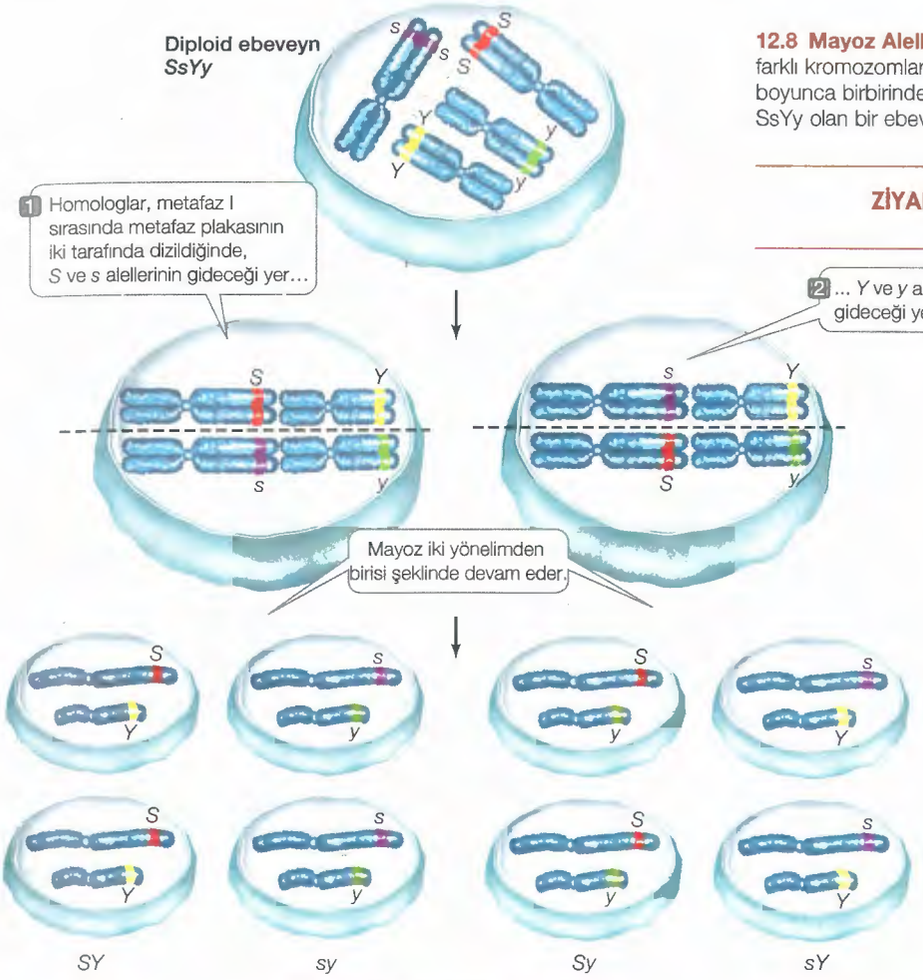
Bu durumda, $F_1$ bitkileri tarafından eşit sayıda dört çeşit gamet üretilecektir: *SY*, *Sy*, *sY* ve *sy*. Bu gametler şansa bağlı olarak birleştirildiği zaman, onların üreteceği $F_2$ kuşağı, dokuz farklı genotipe sahip olacaktır. $F_2$ dölündeki bireyler, tohum biçimi için üç olası genotipten (*SS*, *Ss* ya da *ss*) bir tanesine ve tohum rengi için üç olası genotipten (*YY*, *Yy* ya da *yy*) birisine sahip olabilir. Toplam dokuz genotip, dört tane fenotip (küresel-sarı, küresel-yeşil, buruşuk-sarı, buruşuk-yeşil) üretmelidir. Bu olasılıkları bir Punnett karesine koymak suretiyle, bu dört fenotipin 9:3:3:1 oranlarında meydana geleceğini tahmin edebiliriz **(Şekil 12.7)**.




**12.7 Bağımsız Dağılım** Dihibrid çaprazlamadaki olası 16 gamet kombinasyonu, dokuz farklı genotiple sonuçlanır. S ve Y alelleri sırasıyla s ve y alellerine baskın olduğundan bu dokuz genotip, 9:3:3:1 oranlarında dört fenotipin ortaya çıkmasına yol açar. Bu sonuçlar, iki genin birbirinden bağımsız olarak ayrıldığını göstermektedir.

Mendel'in dihibrit çaprazlamaları, ikinci öngörüyü destekledi: $F_1$ kuşağında dört farklı fenotip ortaya çıktı ve onların oranları 9:3:3:1 şeklindeydi. Ebeveyn özellikleri, bazı yavru bireylerde yeni kombinasyonlar şeklinde (küresel-yeşil ve buruşuk-sarı) ortaya çıktı. Böyle yeni kombinasyonlar, **rekombinant** fenotipler olarak isimlendirilir.

Bu sonuçlar Mendel'in, günümüzde Mendel'in ikinci ilkesi olarak bilinen kuralı formüle etmesine yol açtı: *farklı genlerin alelleri, gamet oluşumu sırasında birbirinden bağımsız olarak ayrılırlar.* Yani, A geninin alelinin ayrılması, B geninin alelinin ayrılmasından bağımsızdır. Biz, şimdi, bu **birbirinden bağımsız olarak ayrılma ilkesinin** evrensel olmadığını bilmekteyiz; çünkü bu ilke, birbirinden ayrı kromozomlar üzerinde yer alan genlere uygulanır. Fakat Kısım 12.4'de göreceğimiz gibi aynı kromozom üzerinde birbirine yakın olarak konumlanmış olan genler için bu ilke uygulanmaz. Bununla birlikte, gametlerin oluşumu sırasında kromozomların birbirinden bağımsız olarak ayrıldığını söylemek doğrudur; böylece, birbirinden ayrı homolog kromozom çiftleri üzerinde yer alan her hangi iki gen için de bu ayrılma olayı geçerlidir **(Şekil 12.8)**.




**Dört haploid gametin genotipleri**
*SY, sy, Sy, sY*

**12.8 Mayoz Alellerin Bağımsız Dağılımından Sorumludur** Biz, şimdi, farklı kromozomlar üzerindeki genlerin kopyalarının, mayozun metafaz I evresi boyunca birbirinden bağımsız olarak ayrıldıklarını biliyoruz. Böylece genotipi SsYy olan bir ebeveyn, dört farklı genotipte gamet üretebilir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 12.1
• Alellerin Bağımsız Dağılımı

Mendel'in genetik bilimine yapmış olduğu ana katkılardan birisi, binlerce yavru bitkinin oluşmasıyla sonuçlanan yüzlerce çaprazlamadan elde edilen çok miktardaki verinin analizinde istatistik ve olasılık kurallarını kullanmasıydı. Onun matematiksel analizleri, kendi hipotezini formüle etmesine izin veren verilerdeki açık örüntüyü ortaya çıkardı. Genetikçiler, Mendel'in çalışmasının yaygın bir şekilde kabul edilmesinden itibaren, onun yaptığına benzer şekilde basit matematiği kullanmışlardır.

## Punnett kareleri ya da olasılık hesaplamaları: yöntemlerden birisinin tercihi

Punnett kareleri, genetikte problem çözmenin bir yolunu ve olasılık hesaplamaları da başka bir yolunu sağlar. Birçok insan, bazıları sezgiye dayalı ve aşina olunan olasılık kurallarını kullanmayı kolay bulur. Örneğin, yazı-tura oynadığımız zaman, olasılık kuralını ifade ederken "yazı" ya da "tura" gelme olasılığının eşit olduğunu söyleriz. Her hangi bir metal para havaya atıldığında, yazı gelme olasılığı, daha önce gerçekleştirilmiş olan para atma olaylarının tümünde ortaya çıkmış olanlardan bağımsızdır. Para atma olayında daha önceden on kez yazı gelmiş olması, bir sonraki atışın sonucu için herhangi bir şey ifade etmez. Hiçbir "ortalama kuralı", bir sonraki atışın tura gelme olasılığını artırmaz; ve hiçbir "ivme", herhangi bir daha büyük olasılıkla yazının onbirinci kez meydana gelmesine yol açmaz. Onbirinci atışta yazı gelme olasılığı, halen daha yüzde ellidir.

Olasılığın ana kuralları basittir:

- Eğer bir olayın gerçekleşmesi kesin ise, onun olasılığı 1'dir.
- Eğer bir olayın gerçekleşmesi mümkün değilse, onun olasılığı 0'dır.
- Diğer tüm olaylar, 0 ile 1 arasında bir olasılığa sahiptir.

Para atma olayı, yaklaşık olarak atışların yarısında yazı gelmesiyle sonuçlanır, onun için yazı gelme olasılığı ½'dir -böylece tura gelme olasılığı da aynıdır.

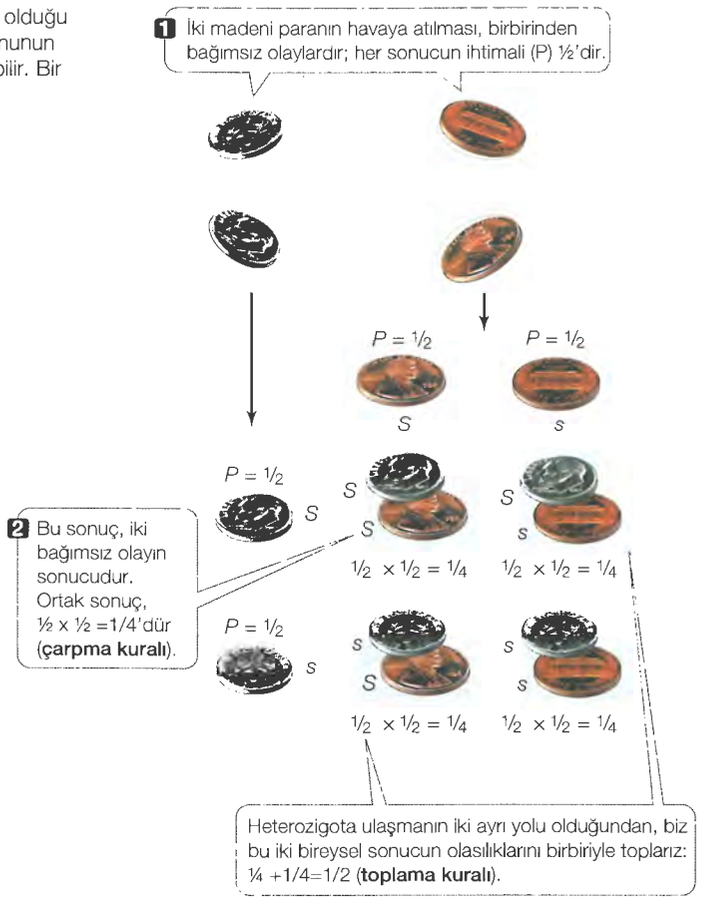
**OLASILIKLARIN ÇARPILMASI** Birbirinden bağımsız iki olayın birlikte meydana gelen olasılığını nasıl belirleyebiliriz? Eğer iki metal para (diyelim ki 50 kuruş ve 1 lira) havaya atılacak olursa, her biri diğerinden bağımsız davranacaktır. Her iki para atışının sonucunun yazı olma olasılığı nedir? Elli kuruş ile yapılan atışların yarısında, yazı gelmektedir; aynı şekilde 1 lira ile yapılan atışların yarısında da yazı gelmektedir. Onun için her iki para atışında da yazı gelmesi için ortak olasılık, bir yarımın yarısıdır, ya da ½ x ½ = ¼'dür. Böylece, birbirinden bağımsız olayların birlikte meydana gelme olasılığını bulmak için, bireysel olayların meydana gelme olasılıklarını birbiriyle çarparız (**Şekil 12.9**). Bu yöntem, genetiğe nasıl uygulanır?

Genetik problemlerinde ortak olasılığın nasıl hesaplandığını görmek için, monohibrid çaprazlamayı göz önüne alalım. İki olayın olasılıkları, söz konudur: gamet oluşumu ve rastgele döllenme.

Gamet oluşumunda yer alan olasılıkları hesaplamak, kolaydır. Bir homozigot, sadece tek tipte gamet üretebilir; böylece örneğin, *SS* genotipindeki bir bireyin *S* genotipine sahip gametler üretme olasılığı 1'dir. *Ss* genotipindeki bir heterozigot bireyin *S* genotipine sahip bir gamet üretme olasılığı 1/2 ve *s* genotipine sahip bir gamet üretme olasılığı 1/2'dir.

Şimdi, olasılık kurallarının, Şekil 12.4'de gösterilmiş olan çaprazlamadaki $F_2$ dölünün oranlarını nasıl tahmin edebildiğini bakalım. Bu bitkiler, genotipi *Ss* olan $F_1$ bitkilerinin kendi kendilerini döllemeleriyle elde edilmiştir. $F_2$ kuşağındaki bir bitkinin *SS* genotipine sahip olma olasılığı, ½ x ½= ¼ olmalı-

**12.9 Genetikte Olasılık Hesaplamalarının Kullanılması** Para atışı sonuçlarında olduğu gibi, bir çaprazlama sonucunda elde edilen yavrularda herhangi bir alel kombinasyonunun ortaya çıkma olasılığı, her bir olayın ortaya çıkma olasılığının çarpılmasıyla elde edilebilir. Bir heterozigot, iki şekilde elde edilebildiğinden, bu iki olasılık birbiriyle toplanır.




dır; çünkü bir spermin *S* genotipine sahip olma olasılığı yüzde elli ve bir yumurtanın *S* genotipine sahip olma olasılığı yüzde ellidir. Benzer şekilde, bir yavrunun *ss* genotipine sahip olma olasılığı da ½ x ½= ¼ olacaktır.

**OLASILIKLARIN TOPLANMASI** Bir olay farklı şekillerde meydana gelebiliyorsa, bu olayın meydana gelme olasılığı nasıl hesaplanır? Bir $F_2$ bitkisinin, spermden *S* allelini ve yumurtadan *s* allelini alma olasılığı 1/4'dür. Ayrıca, bu $F_2$ bitkisinin spermden *s* allelini ve yumurtadan *S* allelini alma olasılığı ¼'dür ve yine aynı *Ss* genotipi ortaya çıkacaktır. İki ya da daha fazla farklı yollarla meydana gelebilen bir olayın olasılığı, bu yolların bireysel olasılıkların toplamıdır. Böylece, bir $F_2$ bitkisinin heterozigot olma olasılığı, bir heterozigot oluşturmanın iki yolunun olasılıklarının toplamına eşit olacaktır: ¼ + ¼= ½ (bakınız Şekil 12.9). Onun için üç genotipin ¼ *SS* : ½ *Ss* : ¼ *ss* oranlarında ya da 1:2:1 genotip oranlarında ve meydana gelmesi beklenen fenotip oranlarının Şekil 12.4'de görüldüğü gibi 3:1 oranında olması beklenir.

**OLASILIK VE DİHİBRİD ÇAPRAZ** Eğer birbirinden bağımsız iki karakter bakımından heterozigot olan F1 bitkileri, kendi kendine tozlaşırlarsa, meydana gelen $F_2$ bitkilerinde dört farklı fenotip ifade edilir. Bu fenotiplerin oranları, olasılık hesaplamalarıyla kolayca saptanır. Şimdi, bunun Şekil 12.7'de gösterilmiş olan deney için nasıl çalıştığına bakalım.

Yukarıda tanımlanan prensipleri kullanarak, bir $F_2$ tohumunun küresel olma olasılığının ¾ olduğunu hesaplayabiliriz. Bu, *Ss* heterozigot olma olasılığı (1/2) ve *SS* homozigot olma olasılığının (1/4) toplamına, yani 3/4'e eşittir. Aynı nedenlerden dolayı, bir tohumun sarı olma olasılığı da ¾ olacaktır. Bu iki karakter, ayrı genler tarafından saptanır ve birbirlerinden bağımsızdır; böylece bir tohumun hem küresel biçimli ve hem de sarı renkli olması için toplam olasılık ¾ × ¾ = 9/16'dır. $F_2$ tohumlarının hem buruşuk ve hem de sarı renkli olma olasılığı kaçtır? Sarı renkli olma olasılığı, yine ¾'tür ve buruşuk olma olasılığı, ½ × 1/2 = 1/4'tür. Bir tohumun hem buruşuk ve hem de sarı renkli olma olasılığı ¼ × ¾= 3/16'dır.

Aynı olasılık, benzer nedenlerle, küresel-yeşil $F_2$ tohumları için de uygulanır. Sonuç olarak, $F_2$ tohumlarının hem buruşuk ve hem de yeşil olma olasılığı ¼ × ¼ =1/16 olacaktır. Mevcut olan toplam dört fenotipe bakarak, bu fenotiplerin 9:3:3:1 oranlarında meydana gelmelerinin beklendiğini görürüz.

Olasılık hesaplamaları ve Punnett kareleri, aynı sonuçları verir. Genetik problemlerini çözmenin iki yolunu da öğrenin ve ondan sonra hangi yöntemi tercih edeceğinize karar verin.

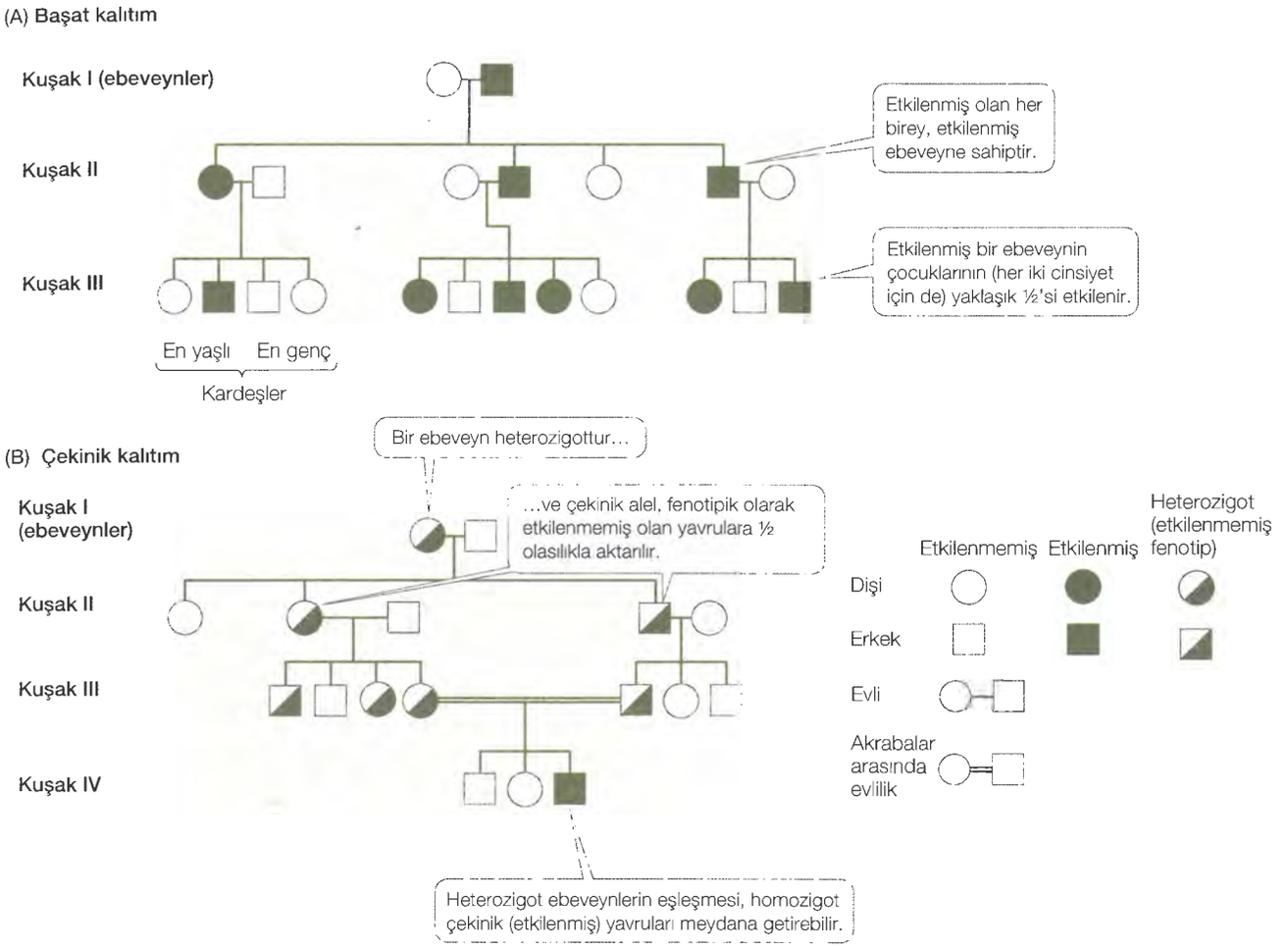
## Mendel'in ilkeleri insan soyağaçlarında da gözlemlenebilir

Mendel'in kalıtımla ilgili ilkeleri, insanlara nasıl uygulanır? Mendel, çok sayıda planlı çaprazlama yaparak ve çok sayıda yavru sayarak kendi ilkelerini tasarladı. Bu yaklaşımların hiç birisi, insanlar için olası değildir; böylece insan genetikçileri **soyağaçlarına (pedigri)** güvenirler. Pedigriler, akraba bireylerin birkaç kuşağında fenotiplerin (ve aleller) varlığını gösteren soyağaçlarıdır.

İnsanlar az sayıda yavru meydana getirdiğinden dolayı, insanların soyağaçları, Mendel'in kendi bezelye bitkilerinde gördüğü yavru fenotiplerinin net oranlarını göstermezler. Örneğin bir erkek ve bir kadının her ikisi de bir özellik için heterozigot ise (diyelim ki *Aa*), bunların sahip olacakları çocukların her biri, yüzde 25 olasılıkla çekinik homozigot (*aa*) olacaktır. Böylece eğer bu çiftin, on tane çocuğu olsaydı, onların dörtte biri çekinik homozigot olacaktı. Fakat tek bir çiftin çocuklarının, dörtte bir oranını tam olarak göstermesi çok düşük bir olasılıktır. Örneğin sadece iki çocuklu bir aile için, her iki çocuk da kolaylıkla *aa* (ya da *Aa* veya *AA*) olabilir.

Bir çekinik alelin hem anne ve hem de baba tarafından taşınıp taşınmadığını bilmek ister miyiz? İnsan genetikçileri, anormal fenotipe (genetik bir hastalık gibi) neden olan herhangi bir alelin, insan populasyonunda nadir olduğunu varsayar. Bu demektir ki, eğer bir ailenin bazı üyeleri bir nadir alele sahipse, akraba dışından yapılacak evliliklerle o aileye aynı nadir alelin gelme olasılığı son derece düşüktür.

İnsan genetikçileri, bir anormal fenotipe neden olan ender rastlanan belirli bir alelin başat ya da çekinik olup olmadığını bilmek isteyebilir. **Şekil 12.10A**, ender olarak rastlanan başat bir alelin kalıtım tarzını gösteren soyağacıdır. Aşağıda veri-




**12.10 Soy Ağacı Analizleri ve Kalıtım** (A) Bu soy ağacı, ender rastlanan bir başat alel ile kalıtılan Huntington hastalığından etkilenmiş bir aileyi göstermektedir. Bu aleli alan her birey, hastalıktan etkilenir. (B) Bu soy ağacındaki aile, çekinik bir özellik olan albinoluk için alel taşımaktadır. Bu özellik çekinik olduğundan, heterozigotlar albino fenotipe sahip olmazlar; fakat onlar, bu aleli yavrularına aktarabilirler. Albino olan birisinin, aleli heterozigot olan iki ebeveyninden alması gerekir, ya da (nadiren) bir homozigot çekinik ve bir heterozigot ebeveynden almalıdır veya (çok ender) iki homozigot çekinik ebeveynden almalıdır. Bu ailede, ikinci kuşaktaki heterozigot ebeveynler, kuzen dir; ancak, eğer ebeveynler akraba değil fakat heterozigot ise, aynı sonuç yine meydana gelebilir.

lenler, böyle bir soyağacında sorgulama yapmanın anahtar özellikleridir:

- Etkilenmiş olan her birey, etkilenmiş bir ebeveyne sahiptir.
- Etkilenmiş bir ebeveynin yavrularının yaklaşık olarak yarısı, etkilenmiştir.
- Fenotip, her iki eşeyde de eşit olarak ortaya çıkar.

Bu kalıtım tarzını, **Şekil 12.10B**'de gösterilmiş olanla karşılaştırınız; bu şekil, ender rastlanan çekinik bir alelin tipik kalıtımını göstermektedir.

- Etkilenmiş olan bireyler, ekseriyetle, etkilenmemiş olan iki ebeveyne sahiptir.
- Etkilenen ailelerde yer alan etkilenmemiş anne- babanın çocuklarının yaklaşık olarak dörtte biri etkilenmiştir.
- Bu fenotip, her iki eşeyde de eşit oranda meydana gelir.

Çekinik bir fenotipin kalıtılmasını gösteren soyağaçlarında, akraba evliliklerini bulmak sıra dışı bir şey değildir. Bu gözlem, anormal fenotiplerin ortaya çıkmasına yol açan çekinik alellerin ender rastlanmasının bir sonucudur. Fenotipik olarak normal olan iki ebeveynin etkilenmiş bir çocuğa (*aa*) sahip olması için, anne-babanın her ikisinin de heterozigot (*Aa*) olması gerekir. Eğer belirli bir çekinik alel, genel populasyonda çok nadir olarak bulunuyorsa, o alel için her ikisi de taşıyıcı durumda olan iki kişinin evlenme şansı oldukça düşüktür. Diğer taraftan, o alel eğer bir ailede mevcutsa, iki kuzen o aleli paylaşabilir (bakınız Şekil 12.10B). Bu nedenle, ya kültürel olarak (Birleşik Devletlerdeki Amishler de olduğu gibi dinsel nedenlerle) ya da coğrafik olarak yalıtılmış olan (adalarda yaşayanlarda olduğu gibi) populasyonlar üzerindeki çalışmalar, insan genetikçileri için son derece kıymetli olmuştur. Bu gruplardaki insanların, ender rastlanan aynı çekinik alelleri taşıyabilen akrabalarla evlenme olasılıkları daha büyüktür.

Klinik değerlendirmede ve ailelerinde kalıtsal anormalliklerin olduğu hastalara tavsiyelerde bulunmada, soyağacı analizlerinin kullanımı önemli olduğundan, tek bir çift allel, genellikle takip edilir. Bununla birlikte, soyağacı analizleri, eğer iki alel çifti göz önünde bulundurulursa bağımsız dağılımı da gösterebilir.

## 12.1 ÖZET

**Mendel genetik determinantların, parçacık olduğunu ve iki gametten gelen genler bir araya geldiklerinde birbirleriyle "karışmadığını" ya da ortadan kaybolmadıklarını gösterdi. Mendel'in kalıtımla ilgili birinci ilkesi, gamet oluşumu sırasında bir genin iki kopyasının birbirinden ayrıldığını ifade eder. Onun ikinci ilkesi, genlerin gamet oluşumu sırasında birbirinden bağımsız olarak dağılım gösterdiğini ifade eder. Döllerde ifade edilecek olan farklı alel kombinasyonlarının frekansları, Punnett karesi ya da olasılık teorisi kullanılarak hesaplanabilir.**

- Mendel'in monohibrid çaprazlama deneylerinin $F_1$ ve $F_2$ kuşaklarında görülen hangi sonuçlar, kalıtımın karışım teorisini çürüttü? Bakınız s. 240, Şekiller 12.3 ve 12.4, ve Tablo 12.1
- Mayoz bölünmedeki olaylar, Mendel'in monohibrid çaprazlama sonuçlarını nasıl açıklar? Bakınız ss.242-244 ve Şekil 12.5
- Mayoz bölünmedeki olaylar, Mendel'in dihibrid çaprazlama deneylerindeki alellerin bağımsız dağılımını nasıl açıklar? Bakınız s.244 ve Şekiller 12.7 ve 12.8
- Başat ve çekinik kalıtım için insan soyağaçları çiziniz. Bakınız ss. 246-247 ve Şekil 12.10

Mendel tarafından açıkça belirlenmiş olan kalıtım ilkeleri, günümüzde de geçerliliğini korumaktadır; onun keşifleri, genetikte yapılacak olan tüm çalışmalar için zemin hazırlamıştır. Ancak, biz, beklendiği gibi daha karmaşık şeyler öğrenmiş durumdayız. Farklı lokuslarda yer alan aleller arasındaki etkileşimlerle başlayarak bu karmaşıklıkların bazılarına göz atalım.

# 12.2 Aleller Birbirleriyle Nasıl Etkileşir?

Mevcut aleller, değişime tabidir ve böylece, yeni alellerin ortaya çıkmasına neden olurlar. Bu yüzden, tek bir karakterin kalıtımından sorumlu birçok allel olabilir. Ayrıca aleller, her zaman, basit bir şekilde başatlık çekiniklik ilişkisi sergilemez. Dahası, tek bir alel, birden fazla sayıda fenotipik etkiye sahip olabilir.

### Yeni aleller, mutasyonla ortaya çıkar

Genler, **mutasyon** geçirirler; mutasyonlar, genetik maddede nadiren meydana gelen, kalıtılabilir kararlı değişikliklerdir. Başka bir değişle, bir alel, mutasyonla farklı bir alel haline gelebilir. Örneğin siz, zamanında tüm bezelye bitkilerin uzun boylu olduğunu ve bu bitkilerin uzun boylu olmayı sağlayan *T* aleline sahip olduğunu düşünebilirsiniz. O allelde meydana gelen bir mutasyon, kısa boylu olmayı sağlayan yeni bir alelin (*t*) oluşmasına yol açtı. Eğer bu mutasyon, gametleri oluşturmak üzere mayoz geçiren bir hücrede olmuşsa, meydana gelen gametlerin bazıları *t* alelini taşıyacak ve bu bezelye bitkisinin bazı yavruları da *t* alelini taşıyacaktır. Mutasyon, Bölüm 15'de tartışılacaktır. Mutasyonlar, çeşitlilik yaratmak suretiyle evrimin ham maddesini oluştururlar.

Genetikçiler, genellikle, bir genin belirli bir alelini **yabanıl tip** olarak tanımlarlar; bu alel, doğadaki ("yabanıl") çoğu bireyde bulunan aleldir ve beklendik bir özelliğin ya da fenotipin ortaya çıkmasına yol açabilir. O genin diğer alelleri, ya da çoğunlukla mutant aleller olarak bilinenler, farklı fenotipler üretebilir. Yabanıl tip ve mutant aleller, aynı lokusları işgal ederler ve Mendel tarafından öngörülen kurallara göre kalıtılırlar. Yabanıl tip bir alelin işgal ettiği genetik lokusun frekansı, yüzde 99'dan daha az olduğunda (bu, alellerin geri kalanlarının mutant olması demektir), **polimorfik** olduğu söylenir (Yunancada , *poly* "çok"; *morph* "şekil" demek).

### Birçok gen çok sayıda alele sahiptir

Rastgele meydana gelen mutasyonlardan dolayı, bireylerden oluşmuş bir grup içerisinde herhangi bir genin ikiden daha fazla sayıda aleli bulunabilir. (Herhangi bir birey, sadece iki alelle sahiptir –bu alellerin birisi anneden diğeri babadan gelir. Fakat farklı bireyler, birkaç farklı aleli taşıyabilir.) Gerçektende, böyle çok alellilik durumunun birçok örneği vardır; ve bu aleller arasında, sıklıkla, başatlık hiyerarşisi görülür.

Örneğin tavşanlardaki kürk rengi, dört alelli bir gen tarafından belirlenir:

- *C*, koyu gri rengi belirler
- *c*, albinoyu belirler
- $c^{ch}$, şinşilayı belirler
- $c^{h}$, açık gri rengi belirler

**12.11 Tavşanlarda Kürk Renginin Kalıtımı** Bu Hollanda cüce tavşanlarında kürk renginden sorumlu genin dört aleli vardır. İki alelin farklı kombinasyonları, farklı kürk renkleri verir. Baskınlık sıralaması, $C > c^{ch} > c^{h} > c$ şeklindedir.

| Olası genotipler | $CC$, $Cc^{ch}$, $Cc^{h}$, $Cc$ | $c^{ch}c^{ch}$ | $c^{ch}c^{h}$, $c^{ch}c$ | $c^{h}c^{h}$, $c^{h}c$ | $cc$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Fenotip | Koyu gri | Çinçilla | Açık gri | Kısıtlı noktalı | Albino |



*C* aleline (dört alelin herhangi biriyle eşleşebilir) sahip olan herhangi bir tavşan, koyu gri renklidir ve *cc* genotipli tavşan ise albinodur. Farklı alel kombinasyonlarından ortay çıkan ara renkler, Şekil 12.11'de gösterilmiştir.

Çoklu aleller, olası fenotiplerin sayısını artırır. Mendel'in monohibrit çaprazlamalarının her birinde, sadece bir çift alel (Örneğin *S* ve *s*) yer alır ve iki olası fenotip ortaya çıkar (bu fenotipler, *SS* ya da *Ss* ve *ss* genotiplerinden ortaya çıkar). Tavşan kürk rengi geninin dört aleli, beş farklı fenotip üretir.

### Başatlık her zaman tam değildir

Mendel'in çalışmış olduğu alel çiftlerindeki başatlık, bir birey heterozigot olduğu zaman tamdı. Yani, *Ss* genotipine sahip bir birey, her zaman *S* fenotipini sergilemekteydi. Bununla birlikte, birçok gen, bir diğerine karşı başat ya da çekinik olmayan alellere sahiptir. Böylece, heterozigotlar, arada kalan bir fenotip gösterirler –bu, ilk bakışta kalıtımla ilgili olarak eskiden karışım teorisinin ileriye sürdüğü durum gibidir. Örneğin, eğer kırmızı çiçekli arı döl aslanağzı bitkisi, beyaz çiçekli arı döl aslanağzı bitkisiyle çaprazlanırsa $F_1$ bitkilerinin tümü pembe çiçekli olur. Ancak daha sonraki çaprazlamalar, ortaya çıkan bu karışım olayının yine de Mendel genetiğinin kurallarıyla açıklanabileceğine işaret etmektedir (Şekil 12.12). Kırmızı ve beyaz aleller, ortadan kalkmamıştır; $F_1$ bitkileri çaprazlandığı zaman bu renkler tekrar görülmeye başlar.

Biz, bu sonuçların meydana gelmesini kalıtımın Mendel kuralları açısından anlayabiliriz. Heterozigotlar, bu iki homozigotun fenotipleri arasında bir fenotip gösterdiği zaman, genin **eksik baskın** olduğu söylenir. Başka bir değişle, bu iki alelin hiçbirisi başat değildir. Eksik baskınlık, doğada yaygındır ve eksik baskınlığın çoğu örneği, biyokimyasal düzeyde incelenecek olursa aslında kodominanslıktır (aşağıya bakınız). Gerçi Mendel'in bezelye bitkisi üzerinde çalışmış olduğu yedi özellik, ender bir durumu sergilemektedir; çünkü bu yedi özelliğin tümünün meydana gelmesini kontrol eden aleller arasında tam baskınlık vardı.

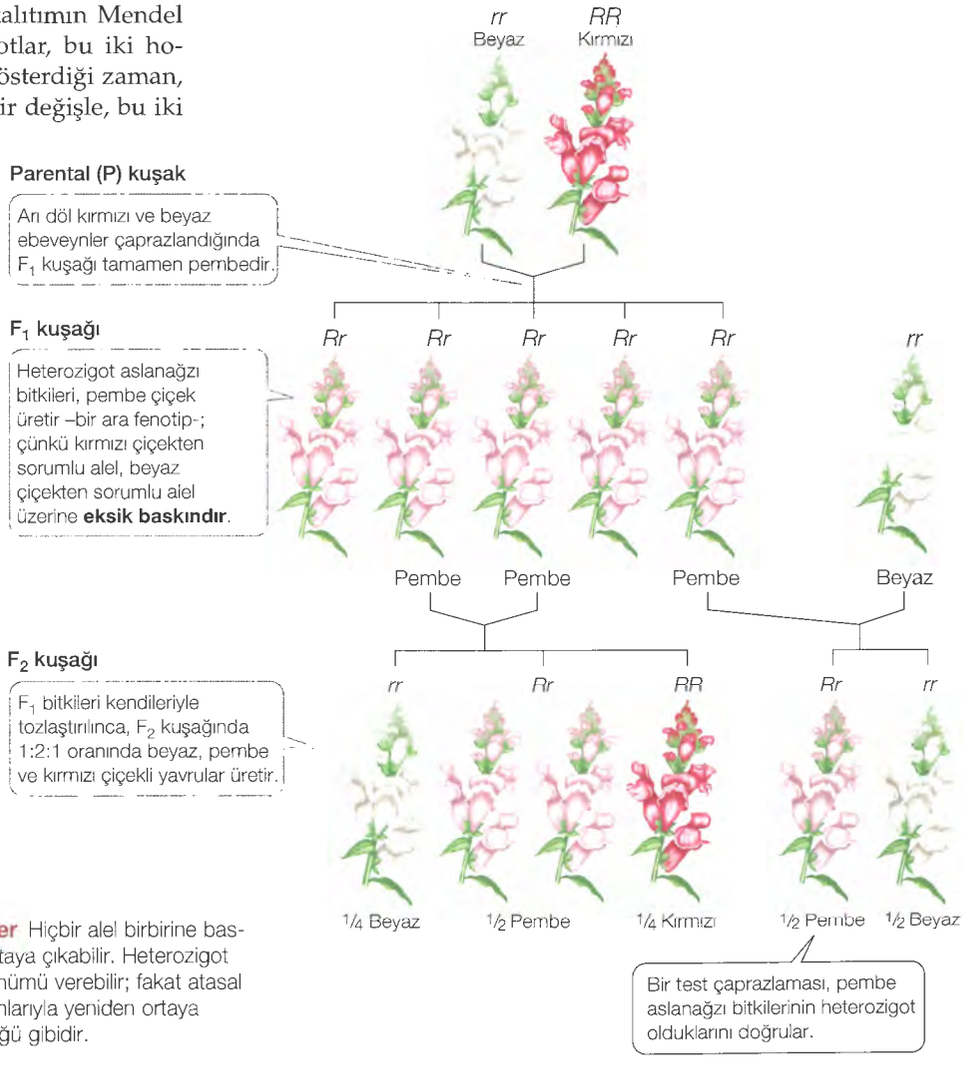
### Kodominanslık durumunda, bir lokusun her iki aleli de ifade edilir

Bazen bir lokustaki iki alel, iki farklı fenotip üretir ve bu fenotiplerin *her ikisi* de heterozigot bireylerde gözlenir; bu olaya, **kodominanslık** (**birlikte başatlık**) adı verilir. Bu durumun, eksik baskınlıktan farklı olduğuna dikkat ediniz; zira eksik baskınlıkta, heterozigot bir bireyin fenotipi, ebeveynlerinin fenotiplerinin bir karşımıdır. Kodominanslığın çok güzel bir örneği, insanlardaki ABO kan grubunda gözlenir.

Kırmızı kan hücrelerinin yüzeylerinde çok sayıda glikoprotein vardır ve bunların hepsi genler tarafından şifrelenir. ABO lokusu adı verilen bir genetik lokus, $I^A$, $I^B$ ve $I^O$ olmak üzere üç farklı alele sahiptir; bu aleller, A, B ve O olarak gösterilen ("ABO sistemi") hücre yüzeyindeki glikoprotein çeşitlerini kodlarlar. Bireyler, her bir ebeveynden kalıtım yoluyla bir allel aldığından, bu alellerin değişik kombinasyonlarına sahip olabilirler: $I^AI^B$, $I^AI^O$, $I^AI^A$ vb. Gen ifade edilmesi bakımından bir kodominant sistemde, bir heterozigottaki tüm allellerin ifade edildiğini not etmek gerekir. Böylece, $I^AI^B$ genotipine sahip bireylerin kırmızı kan hücrelerinin yüzeyinde hem $I^A$ ve hem de $I^B$ alelleri ifade edilir.

Kan nakliyle ilgili olarak çok önceleri yapılan girişimler, çok sıklıkla hastaların ölümüyle sonuçlanmıştır. Bir Avusturyalı bilim insanı Karl Landsteiner, 1900'lü yıllarda, kan hücrelerini farklı bireylerden alınan serum (hücreler uzaklaştırıldıktan sonra geride kalan kan) ile karıştırdı. O, kan ve serumun sadece belirli kombinasyonlarının uyuştuğunu saptadı. Diğer kombinasyonlarda, bir bireyden gelen kırmızı kan hücreleri, başka bir bireyden gelen serumun varlığında kümelenmekteydi. Bu buluş, kan alıcısını öldürmeyen birbiriyle uyumlu olan kan nakillerini uygulayabilmemize yol açmıştır.

Uyumsuz kan nakilleri, ABO lokusu gibi genetik sistemlerden dolayı, kümelenmelerin oluşmasıyla sonuçlanır. İnsanların serumlarında bulunan sentezledikleri antikor adı verilen özgül proteinler, antijen adı verilen yabancı ya da "kendisinden olmayan" moleküllerle reaksiyona girer. Eğer




**12.12 Eksik Baskınlık, Mendel İlkelerini Takip Eder** Hiçbir alel birbirine baskın olmadığı zaman, heterozigotlarda bir ara fenotip ortaya çıkabilir. Heterozigot fenotip (burada, pembe çiçekler), karışmış özellik görünümü verebilir; fakat atasal kuşağın özellikleri, izleyen kuşaklarda kendi orijinal formlarıyla yeniden ortaya çıkar; bu durum, Mendel'in kalıtım yasalarının öngördüğü gibidir.

vericinin kanındaki kırmızı kan hücrelerinin yüzeyinde A ve B glikoproteinleri mevcutsa, onlar antijen olarak davranabilir. Eğer kanı alan kişiler, $I^A$ ve $I^B$ alellerini taşımıyorsa, onların antikorları, yabancı glikoproteinler ile reaksiyona girecek ve kırmızı kan hücreleri kümeleşecektir. O glikoproteini, bir antijen olarak davranmaz. Bu ilişkileri, Şekil 12.13'de görebilirsiniz. Bölüm 42'de antikorların ve antijenlerin fonksiyonları hakkında daha çok şey öğreneceksiniz.

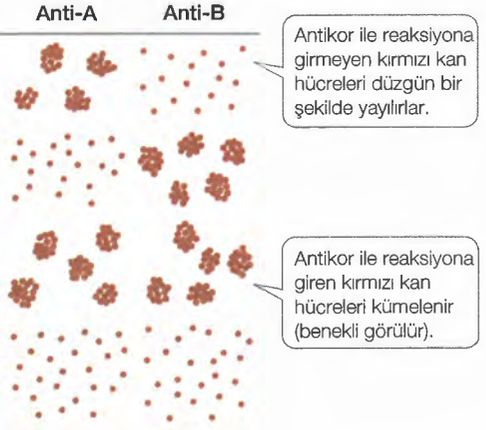
Enteresan bir şekilde, yakın zamanlardaki bir gelişme, ABO sistemi ile ilgili kan uyuşmazlığının engellemesini olası kılabilmiştir. Bakterilerden elde edilmiş olan enzimler, A ve B glikoproteinlerini O glikoproteinine dönüştürebilmektedir. Böylece, ABO sistemindeki herhangi bir genotipten gelen kan, herhangi bir antijenik özelliği olmayan O grubundan kan yapmak için bu enzimlerle muamele edilebilmektedir. $I^O$, çoğu insan populasyonunda yaygın bir alel olmadığından, bu teknoloji, kan nakilleri için genetik olarak uygun kanın bulunamamasındaki güçlükleri çözmede önemli olabilir.

### Bazı aleller birden fazla fenotipik etkiye sahiptir

Tek bir alelin birden fazla fenotipi etkileyebildiği keşfedildiğinde Mendel'in prensiplerinin kapsamı daha da genişletildi. Bir alel, birden daha fazla sayıda fark edilebilir fenotipik etkiye sahipse, o alelin **pleiotropik** olduğunu söyleriz. Pleiotropinin çok bilindik bir örneği, Siyam kedilerinin renk deseninden (açık renkli gövde, daha koyu renkli bacaklar) sorumlu aleldir. Aynı alel, Siyam kedilerinin karakteristik şaşı gözlerinden de sorumludur. Bu etkiler ilişkisiz gibi görünmesine karşın, her ikisine de bu alel tarafından şifrelenen protein neden olmaktadır.

**12.13 ABO Kan Reaksiyonları, Kan Nakillerinde Önemlidir** Bu tablo, A, B, AB ve O tipindeki kırmızı kan hücrelerinin, anti-A ya da anti-B antikorlarını içeren serum ile karıştırma sonuçlarını göstermektedir. Aşağıdaki sütunlarda göreceğiniz gibi, ayrı ayrı anti-A ve anti-B ile karıştırıldığında kan grubu tiplerinin her birinin, özgün çiftler oluşturduğu görülmektedir; bu, kan grubu tipinin belirlenmesinin ana metodudur. O kan grubuna sahip bir kişi, iyi bir vericidir, çünkü O tipi hücreler, ne anti-A ve ne de anti-B antikorlarıyla etkileşmez. AB kan grubuna sahip kişiler, iyi birer alıcıdırlar; çünkü kanlarında ürettikleri hiçbir antikor yoktur. Kan nakilleri uyumsuz olduğu zaman, meydana gelen reaksiyon (kırmızı kan hücrelerinin bir araya kümeleşerek çökelmesi), alıcı için çok ciddi olumsuz sonuçlar doğurabilir.

| Kan grubu tipi | Genotipler | Vücutta yapılan antikorlar | Eklenen antikorlara karşı verilen reaksiyon | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Anti-A | Anti-B |
| A | $I^AI^A$ ya da $I^Ai^O$ | Anti-B | | |
| B | $I^BI^B$ ya da $I^Bi^O$ | Anti-A | | |
| AB | $I^AI^B$ | Ne anti-A ne de anti-B | | |
| O | $i^Oi^O$ | Hem anti-A hem de Anti-B | | |




## 12.2 ÖZET

**Genler, yeni alellerin oluşmasına yol açan rastgele mutasyonlara tabidir; böylece birçok gen, populasyon içerisinde ikiden daha fazla sayıda alele sahiptir. Başatlık, bir olmazsa olmaz ya hep-ya hiç olayı değildir.**

- Şekil 12.12'deki deney, eksik baskınlığı nasıl ispatlar Bakınız s. 249
- AB kan grubu tipinin kodominanslık sayesinde nasıl ortaya çıktığını açıklayınız. Bakınız ss.249-250 ve Şekil 12.13

Şimdiye dek, verilen bir karakter için bir organizmanın fenotipinin ortaya çıkmasını, tek bir genin alellerinin gerçekleştirdiği basit bir sonuç olarak ele aldık. Bununla birlikte, birçok durumda bir fenotipi belirlemek için birçok gen birbiriyle etkileşir. Fenotipin belirlenmesinde bir bireyin genetik yapısı ile fiziksel çevre etkileşebilir ve olayı daha da karmaşık hale getirir.

## 12.3 Genler Birbirleriyle Nasıl Etkileşir?

Bir fenotipi meydana getirmek için aynı genin iki alelinin birbiriyle nasıl etkileşebildiğini az önce gördük. İnsanın boyu gibi daha kompleks fenotipleri düşündüğünüzde, onların birçok genin ürünü tarafından etkilendiğini anlayacaksınız. Şimdi, bu tür gen etkileşimlerinin genetiğini incelemeye koyulacağız.

Bir genin fenotipik olarak ifade edilmesi, başka bir gen tarafından etkilendiği zaman **epistasi** ortaya çıkar. Örneğin Labrador cinsi av köpeklerindeki kürk rengini, iki gen (*B* ve *E*) belirler:

- *B* aleli (siyah pigment), *b* aleline (kahverengi) baskındır.
- *E* aleli (kılın bünyesinde pigment depolanır ), *e* aleline (pigment depolama yok, böylece kıl sarı renkli olur) baskındır.

Böylece *EE* ya da *Ee* genotipli bir köpek aynı zamanda *BB* ya da *Bb* genotipine de sahipse, siyah renklidir; *ee* genotipine sahip bir köpek, *Bb* alellerinin mevcut olup olmadığına bakmaksızın sarı renklidir. Açıkçası *E* geni, *Bb*'nin ifade edilmesini belirlemektedir (Şekil 12.14).

### Hibrid gücü, yeni gen kombinasyonlarından ve etkileşimlerinden ortaya çıkar

Charles Darwin, 1876 yılında, mısır bitkisinin iki farklı homozigot arı dölünü birbiriyle çaprazladığında elde ettiği yavruların yüzde 25'nin atasal soyların her birinden daha uzun boylu olduğunu kaydetti. Darwin'in bu gözlemi, takip eden 30 yıl boyunca büyük ölçüde göz ardı edildi. George Shull, 1908 yılında, bu fikri "yeniden keşfetti"; ve bitkilerin sadece boylarının değil aynı zamanda üretilmiş olan mısır danelerinin ağırlığının, yavru dölde önemli ölçüde daha fazla olduğunu kaydetti. Tarımla uğraşan bilim insanları, bunu not etti ve Shull'un makalesi, uygulamalı genetik alanında kalıcı bir etkiye sahip oldu (Şekil 12.15).

Çiftçiler, yakın akrabalar arasında yapılan çiftleştirmelerden (**soy içi üreme** olarak bilinir) elde edilen döllerin akraba olmayan bireyler arasındaki çiftleş-




(A) Siyah labrador (*B_E_*) (B) Çikolata labrador (*bbE_*) (C) Sarı labrador (*_ _ee*)




**12.14 Genler Epistatik Olarak Etkileşebilir** Bir gen bir başka genin fenotipik etkisini değiştirirse, epistasi meydana gelir. Labrador köpeklerinde, *Ee* geni, *Bb* geninin ifade edilmesini belirler.

tirmelerden elde edilenlerden daha düşük kalitede olduklarını yüzyıllardır bilmektedir. Tarımla uğraşan bilim insanları, bunu *soy içi üreme çöküntüsü* olarak ifade ederler. Yakın akrabalar, zararlı olabilen aynı çekinik alellere sahip olma eğiliminde olmaları nedeniyle soy içi üreme problemleri ortaya çıkar. Kendileştirilmiş hatların çaprazlamasından sonraki "hibrid gücü", **heterozis** (heterozigozisin kısaltılmışı) olarak ifade edilir. Hibrid mısırın ekilmesi, Birleşik Devletlerde ve dünya genelinde hızlı bir şekilde yayılarak mısır üretimi dört kat arttı. Bu bölümün açılış sayfasındaki öyküde de gördüğümüz gibi, bu bilimsel ilerleme, maalesef evrensel olarak uygulanmadı; ve Rusya imparatorluğu gibi bölgeler, mısır üretiminde geriye düştü. Melezleme uygulamaları, tarımda kullanılan birçok bitkiye ve hayvanda uygulanmak üzere yaygınlaştı. Örneğin, et sığırları, kendi genetik soyu içerisindeki sığırlardan daha iri olan ve daha uzun yaşayan sığırlar ile çaprazlandı.

Heterozis olayının çalışma mekanizması, bilinmemektedir. Yaygın olarak kabul edilmiş olan hipotez, aşırı dominantlıktır; aşırı dominantlık durumunda önemli bazı genlerin ürünlerinin heterozigot durumdayken birbirleriyle olan etkileme şeklinin, birisinin ya da her iki genin de homozigot olma durumuna karşı üstün olduğudur. Başka bir hipotez, homozigotların sahip olduğu alellerin büyümeyi inhibe ettiği; ve bunların, heterozigotlarda daha az aktif olduğu ya da mevcut olmadığı şeklindedir.

## Çevre, gen faaliyetini etkiler

Bir bireyin fenotipi, sadece onun genotipi sayesinde ortaya çıkmaz. *Genotip ve çevre, bir canlının fenotipini belirlemek için etkileşir*. Genom sekanslama çağında, bunu anımsamak özellikle önemlidir (bakınız Bölüm 17). İnsan genomunun sekansı, 2003 yılında tamamlandığı zaman, o, "yaşamın kitabı" olarak selamlandı; ve halkın bu bilgiden edinilecek kazançlar hakkındaki beklentileri yüksekti (halen daha yüksektir). Fakat "genetik determinizmin" bu türü, yanlıştır. Bilinen gerçekler bize, ışık, sıcaklık ve beslenme gibi çevresel değişkenlerin bir genotipin fenotipik olarak ifade edilmesini etkileyebildiğini söyler.



*B73* Hibrid *Mo17*

**12.15 Mısır Bitkisinde Melez Gücü** Mısır bitkisinin homozigot iki ebeveyn hattı (koçanlar görülüyor) olan B73 (solda) ve Mo17 (sağda), daha dayanıklı olan hibrid hattını (merkezde) oluşturmak üzere çaprazlandı.




**12.16 Çevre, Gen İfadesini Etkiler** Bu tavşan, "çikolata noktalı" olarak bilinen kürk desenini ifade etmektedir. Onun genotipi, koyu kürk rengi için özelleşmiştir; fakat koyu renkli kürk oluşumundan sorumlu gen, normal vücut sıcaklığında inaktiftir; onun için tavşanın sadece üyelerinde, bu fenotip ifade edilir –çünkü üyeler, vücudun en soğuk bölgeleridir.

Bu olgunun bilinen bir örneği, Siyam kedilerinde ve bazı tavşan ırklarında bulunan "nokta kısıtlamalı" kürk desenlerinde görülür (**Şekil 12.16**). Bu hayvanlar, tüm vücutta siyah renkli kürkün gelişmesini kontrol eden bir genin mutant alelini taşır. Bu mutasyonun sonucu olarak, bu gen tarafından şifrelenen enzim, belirli bir noktanın (genellikle 35°C civarında) yukarısındaki sıcaklıkta inaktiftir. Hayvanlar, vücut sıcaklığını bu noktanın üzerinde korurlar ve onun için de kürkleri çoğunlukla açık renklidir. Bununla birlikte, üyeler – yani ayaklar, kulaklar, burun ve kuyruk- yaklaşık olarak 25°C gibi daha düşük sıcaklığa sahiptir; böylece bu bölgelerin üzerindeki kürk koyu renklidir. Bu hayvanlar doğduklarında, tamamen beyaz renklidirler; çünkü bu üyeler ana rahminde sıcak olarak tutulurlar.

Basit bir deney, koyu renkli kürkün sıcaklığa bağımlı olarak ortaya çıktığını gösterir. Eğer tavşanın sırtındaki sınırlı bir alanda derinin üzerindeki beyaz kürk yama şeklinde kaldırılıp buraya bir buz paketi bağlanacak olursa, yeniden gelişecek olan kürk koyu renkli olacaktır. Bu işaret etmektedir ki koyu kürk renginden sorumlu gen ifade edilmesine karşın çevre, mutant enzimin aktivitesini inhibe etmektedir.

İki parametre, genlerin ve çevrenin fenotip üzerindeki etkilerini tanımlar:

- **Penetrans**, verilen bir genotipe sahip olan grup içerisinde beklenen fenotipi gerçekten gösteren bireylerin oranıdır.
- **Ekspresivite**, bir genotipin bir bireyde ifade edilme derecesidir.

Örneğin, penetrans, Huntington hastalığının insanlardaki görülme sıklığını etkiler. Bu hastalık, başat bir alelin bulunması nedeniyle ortaya çıkar; fakat bu aleli taşıyan insanların yüzde 5'inde hastalık görülmez. Böylece, bu alelin penetransının yüzde 95 olduğu söylenir. Ekspresivite üzerinde çevresel etkilerin örneği için, farklı iklimlerde evde ya da dışarıda tutulan Siyam kedilerinin nasıl görüneceğini düşününüz.

## Daha karmaşık fenotipler, çoklu genler ve çevre tarafından belirlenir

Mendel'in bezelye bitkileri üzerinde çalıştığı karakterler gibi, bireysel organizmalar arasındaki basit karakterler bakımından farklılıklar, kesintilidir ve **nitelikseldir**. Örneğin, bezelye bitkilerinin populasyonundaki bireyler, ya kısadır ya da uzun boyludur. Ancak, insanlardaki boy uzunluğu gibi daha kompleks karakterler için fenotip, belirli bir aralık içerisinde hemen hemen sürekli olarak değişir. Bazı insanlar kısa boyludur, bazıları uzundur ve birçoğu da bu iki uç değer arasında yer alan bir uzunluğa sahiptir. Bir populasyon içerisindeki bu tür varyasyonlara, **niceliksel** (**kantitatif**) varyasyonlar ya da süreklilik gösteren varyasyonlar adı verilir (**Şekil 12.17**).

**12.17 Nicel Varyasyon** Nicel (kantitatif) varyasyon, çoklu lokuslarda yer alan genlerin ve çevrenin etkileşimiyle meydana gelir. Bu öğrenciler (bayanlar beyaz giysili olup sol tarafta yer almaktadırlar ve daha kısa boyludurlar, erkekler mavi giysili olup sağ tarafta yer almaktadırlar ve uzun boyludurlar), boy uzunluğunda devamlılık gösteren varyasyonu sergilemektedir; bu tip bir varyasyon, birçok genin ve çevrenin etkileşimi sonucunda ortaya çıkmaktadır.



Bazen bu varyasyon, büyük ölçüde genetiktir. Örneğin, insanlardaki göz renginin çokluğu, koyu renkli melanin pigmentinin sentezini ve yayılmasını kontrol eden bir dizi genin varlığı nedeniyledir. Koyu renkli gözler, bu pigmentten fazla miktarda içerirler, kahverengi gözler biraz daha az ve yeşil, gri ve mavi gözler çok daha az pigment içerirler. İkinci durumda, ışığın yansımasını ve rengi belirleyen şey, gözdeki diğer pigmentlerin yayılmasıdır.

Bununla birlikte çoğu durumda, niceliksel varyasyon, *hem genlere ve hem de çevreye* bağlı olarak ortaya çıkar. İnsanlardaki boy uzunluğu, kesinlikle bu kategori içerisine düşer. Eğer ailelere bakarsanız, sıklıkla, ebeveynlerin ve onların çocuklarının birlikte kısa boylu ya da uzun boylu olma eğiliminde olduklarını görürsünüz. Ancak, boy uzunluğunun belirlenmesinde beslenme de önemli rol oynar: Bugün 18 yaşındaki Amerikalı çocuklar, büyük-büyük ebeveynlerinin aynı çağda olduklarında sahip olduğundan yaklaşık olarak yüzde 20 daha uzundurlar. Üç kuşak, mutasyonlar ile böyle bir çarpıcı etkinin meydana gelmesi için yeterli bir süre değildir; onun için, boy uzunluğundaki bu farklılık, genetiğe bağlı olmamalıdır.

Genetikçiler, böyle kompleks karakterleri birlikte belirleyen genlere, **nicel özellik lokusları** olarak isimlendirir. Bu lokusları tanımlamak, büyük ve önemli bir sorundur. Örneğin, bir pirinç çeşidinin bir büyüme mevsiminde ürettiği tahıl miktarı, birbiriyle etkileşen birçok genetik faktör tarafından belirlenir. Tahıl bitki yetiştiricileri, daha verimli pirinç soyları elde etmek için bu faktörleri açığa çıkarmak üzere çok yoğun bir şekilde çalışmaktadır. Benzer bir şekilde, hastalıklara karşı duyarlılık ve davranış gibi insan özellikleri, kısmen nicel özellik lokusları tarafından kontrol edilmektedir. Yakın geçmişte, insanın boy uzunluğuyla ilgili birçok genden bir tanesi tanımlanmıştır. *HMGA2* adı verilen bu gen, görünüşte, insanın boyuna 4 mm katkı yapma potansiyeline sahip bir alele sahiptir.

## 12.3 ÖZET

**Epistaside, bir gen, diğerinin ifade edilmesini etkiler. Genetikçilerin belki de en zorlu problemi, birbiriyle etkileşen birçok genin ve çevrenin yol açtığı kompleks fenotiplerin açıklanmasıdır.**

- Penetrans ve ekspresivite arasındaki farklılığı açıklayınız Bakınız s. 252
- Niceliksel varyasyon, niteliksel varyasyondan nasıl farklıdır? Bakınız ss.252-253

Gelecek kısımda, genlerin kromozomlar üzerinde özgül pozisyonları işgal ettiklerinin keşfedilmesinin, Mendel'in takipçilerine Mendel'in kalıtım modeli için fiziksel bir açıklama yapmasına nasıl olanak sağladığını ve Mendel'in ikinci ilkesinin uygulanmadığı bu durumlar için nasıl bir açıklama sağladığını göreceğiz.

# 12.4 Genler ve Kromozomlar Arasındaki İlişki Nedir?

Kromozomlardan çok daha fazla sayıda gen vardır. Fiziksel olarak aynı kromozom üzerinde birbiriyle bağlantılı olan farklı genler üzerinde yapılan çalışmalar, bunların kalıtım tarzının Mendel kalıtımına uymadığını ortaya koyar. Bu kalıtım şekilleri, genlerin sadece birbiriyle bağlı olduğunu ortaya koymakla kalmaz, aynı zamanda bu genlerin kromozom üzerinde birbirlerinden ne kadar uzaklıkta konumlanmış olduklarının belirlenmesinde de kullanışlıdır.

Genetik bağlantının (linkajın) olduğunun ortaya konduğu organizma, *Drosophila melanogaster* denen meyve sineğidir. Bu organizmanın küçük vücutlu olması, yetiştirilmesinin kolay olması ve döl verme süresinin kısa olması, kendisini deneyler için çok cazip denek haline getirmiştir. Thomas Hunt Morgan ve onun öğrencileri, 1909 yılının başlarında Kolombiya Üniversitesinde, *Drosophila* ile çalışmaya öncülük etti; ve meyve sineği, genetik çalışmaları için çok önemli organizma olma özelliğini sürdürmektedir.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 12.2 • Bağımsız Olarak Dağılım Göstermeyen Aleller

### Aynı kromozom üzerindeki genler bağlantılıdır

Morgan'ın meyve sinekleriyle gerçekleştirdiği bazı çaprazlamalar, Mendel'in bağımsız dağılım ilkesinin öngördükleriyle uyuşmayan fenotipik oranlar verdi. Morgan, *Drosophila*'yı kullanarak bilinen iki genotipi *BbVgvg* x *bbvgvg** çaprazladı; bu çaprazlamada iki farklı karakteri, yani vücut rengini ve kanat biçimini test etti.

- *B* aleli (yabanıl tip gri vücut), *b* aleline (siyah vücut) baskındır.
- *Vg* aleli (yabanıl tip kanat), *vg* aleline (körelmiş, ya da çok küçük kanat) baskındır.

Morgan, dört fenotipi de 1:1:1:1 oranında görmeyi bekledi, fakat onun gözlemlediği bu değildi. Vücut rengi geni ve kanat büyüklüğü geni, birbirinden bağımsız dağılmamıştı; bu genler, daha ziyade, birlikte kalıtılmıştı (Şekil 12.18).

Morgan, bu iki lokusun aynı kromozom üzerinde olabilme olasılığını düşününce, bu sonuçlar onun için anlaşılabilir geldi –yani, bu genler, birbiriyle bağlantılı olabilirdi. *B* ve *Vg* lokuslarının gerçektende aynı kromozom üzerinde yer aldıklarını farz edelim. Morgan'ın $F_1$ sineklerinin tümü, niçin atasal fenotiplere sahip değildi –yani Morgan'ın çaprazlaması, niçin 1:1 oranında gri vücutlu-normal kanatlı (yabanıl tip) ve siyah vücutlu-körelmiş kanatlı sinekler vermemişti? Eğer bağlantı tam olsaydı –yani, eğer kromozomlar her zaman sağlam kalsaydı ve değişmeseydi- biz yavrularda sadece bu iki fenotipi görmeyi bekleyecektik. Ancak, bu her zaman olmaz.

### Genler kromatidler arasında değiş tokuş edilebilir

**TAM BAĞLANTI NADİRDİR** Eğer bağlantı tam olsaydı, Mendel'in bağımsız dağılım ilkesi sadece farklı kromozomlar üzerindeki lokuslara uygulanacaktı. Gerçekte olan şey, biraz daha karmaşıktır ve onun için biraz daha ilginçtir. Aynı kromozomun farklı lokuslarında yer alan genler, mayoz bölünme sırasında bazen birbirlerinden ayrılırlar. Mayozun profaz I evresi boyunca iki homolog kromozomun birbirine karşılık gelen parçaları arasında fiziksel olarak değiş tokuş geçekleştiğinde –yani, krossing over yapıldığında- genler rekombinasyon yapabilir (Şekil 12.19; aynı zamanda bakınız Şekil 11.18 ve 11.19). Kısım 11.2'de tanımlanmış olduğu gibi DNA, S evresinde replikasyon geçirir; onun için profaz I evresinde homolog kromozom çiftleri tetrad oluşturmak üzere bir araya geldikleri zaman, her kromozom iki tane kromatidden oluşmuştur.

*Bu tip çaprazlamayı tanıdınız mı? Bu, iki gen çifti için bir test çaprazlamasıdır; bakınız Şekil 12.6.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 12.18 Bazı Aleller Birbirinden Bağımsız Ayrılmaz

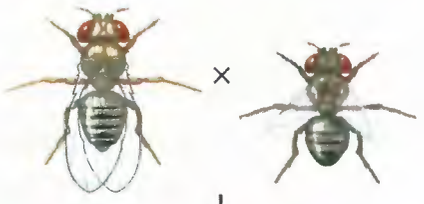
Morgan'ın çalışmaları, *Drosophila*'daki vücut rengi ve kanat büyüklüğünden sorumlu olan genlerin birbiriyle bağlantılı olduğunu gösterdi; onun için onların alelleri birbirinden bağımsız olarak ayrılmazlar.

**HİPOTEZ** **Farklı karakterlerden sorumlu aleller, her zaman birbirinden bağımsız olarak ayrılırlar.**

**YÖNTEM**

Ebeveyn (P)

*BbVgvg* yabanıl tip (gri vücut, normal kanatlı) ♀



*bbvgvg* (siyah vücut, körelmiş kanatlı) ♂

**BULGULAR**

Bunlar, Mendel'in ikinci ilkesinden (bağımsız ayrılma) beklenen sonuçlardır...

$F_1$

| Genotipler | *BbVgvg* Yabanıl tip | *bbvgvg* Siyah-körelmiş kanatlı | *Bbvgvg* Gri-körelmiş kanatlı | *bbVgvg* Siyah-normal kanatlı |
|---|---|---|---|---|
| Beklenen fenotipler | 575 | 575 | 575 | 575 |
| Gözlenen fenotipler (bireylerin sayısı) | 965 | 944 | 206 | 185 |
| | Atasal fenotipler | | Rekombinant fenotipler | |

...fakat gerçek sonuçlar, bu ilke ile uyuşmadı

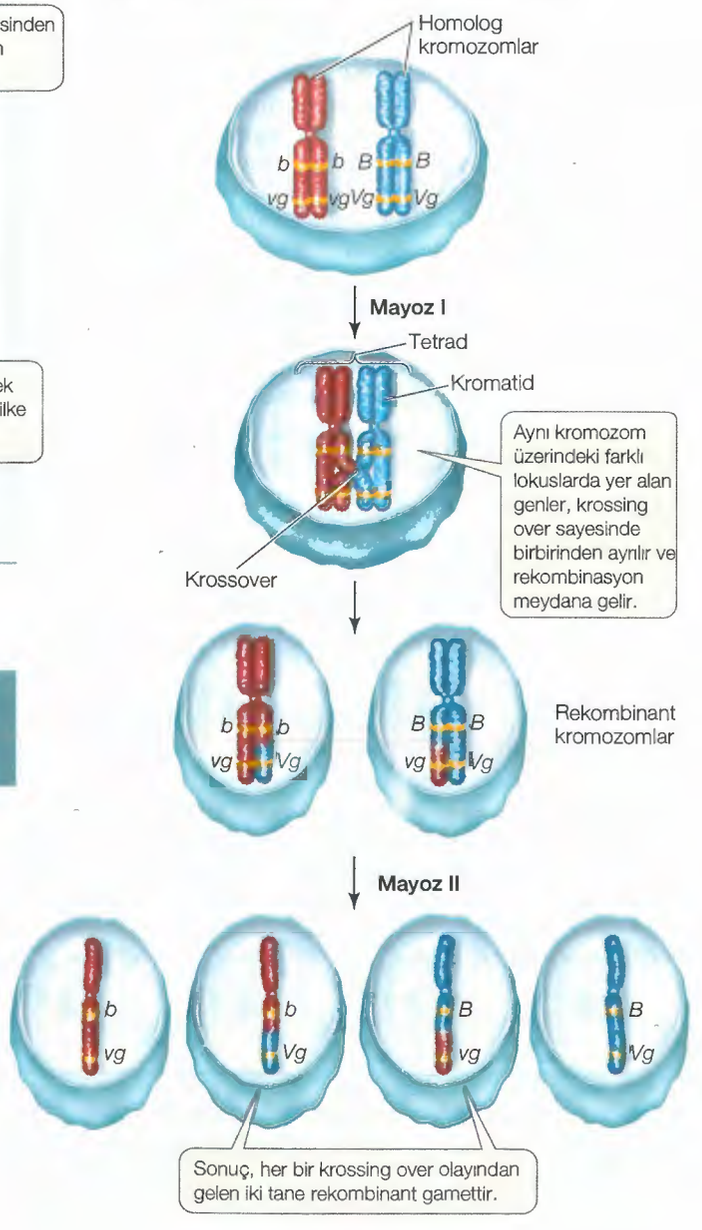
**SONUÇ** **Hipotez, reddedilir. Bu iki gen birbirinden bağımsız o larak ayrılmazlar ve birbiriyle bağlantılıdırlar (aynı kromozom üzerindedirler).**

**EK ARAŞTIRMA:** Mendel'in dihibrid çaprazlamasına tekrar bakınız (bakınız Şekil 12.7). Eğer tohum biçimi ve tohum rengini kontrol eden genler bağlantılı olsaydı, sonuç ne olacaktı?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

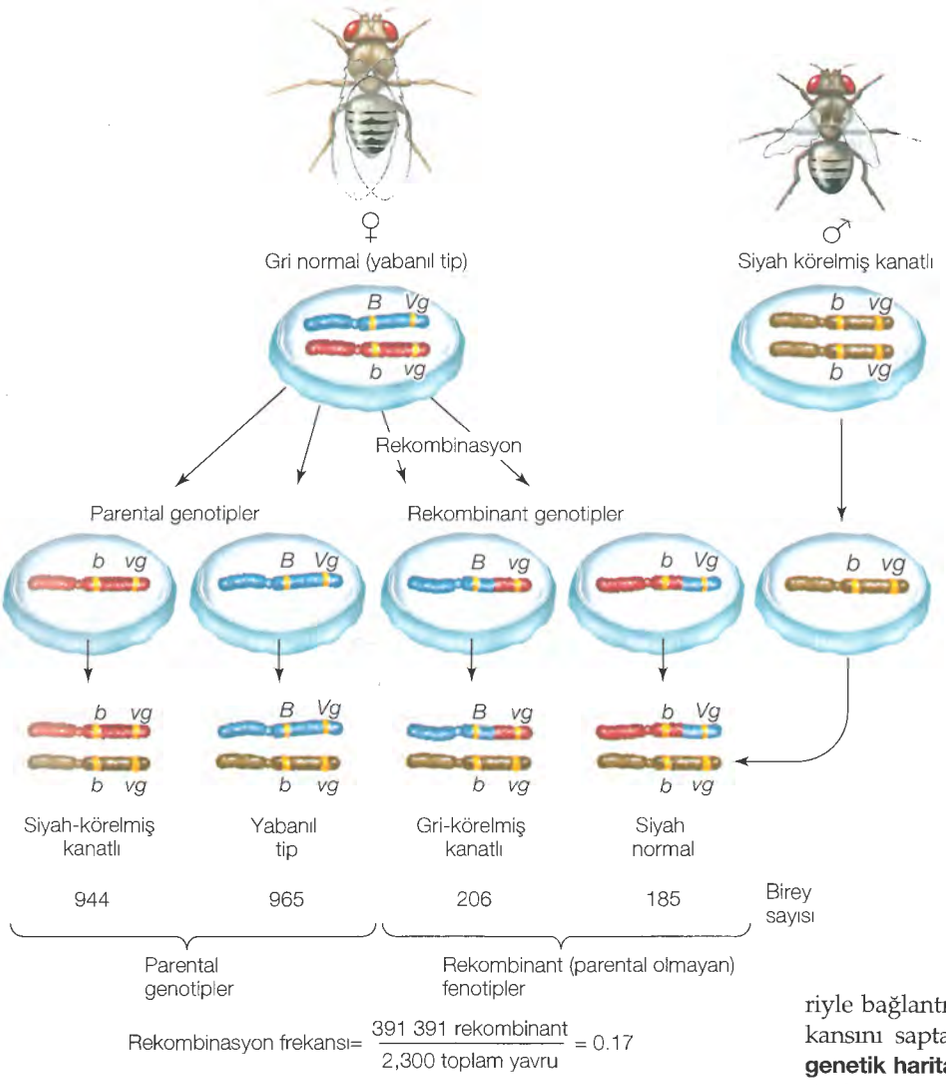
Alış veriş olayının tetratdaki *dört kromatidin sadece ikisini* kapsadığına dikkat ediniz; bu olaydaki söz konusu kromatidlerin her biri, homolog çiftin her bir üyesinden bir tanesidir. Alış veriş olayı, kromozomun uzunluğu boyunca her hangi bir noktada meydana gelebilir. Bu olayda yer alan kromozom parçaları, karşılıklı olarak değiştirilir; böylece krossing over geçiren her iki kromatid de rekombinant duruma gelir (yani sonuçta, her kromatid, organizmanın ebeveynlerinin her ikisinden de gelen genlere sahip olur). Ekseriyetle, her bir homolog çiftin uzunluğu boyunca birkaç alış veriş olayı meydana gelir.

Bağlantılı iki gen arasında krossing over meydana geldiğinde, bir çaprazlamanın sonucunda ortaya çıkan yavruların tümü, atasal fenotiplere sahip olmaz. Onun yerine, Morgan'ın çaprazlama sonuçlarında olduğu gibi, rekombinant yavrular da ortaya çıkar. Onların ortaya çıkma oranlarına, **rekombinant frekansı** adı verilir; ve bu frekans, rekombinant yavruların sayısının toplam yavru sayısına bölünmesiyle hesaplanır (**Şekil 12.20**). Birbirinden daha uzakta yer alan genler arasında alış veriş olayının gerçekleşme olasılığı daha yüksek olduğundan, kromozom üzerinde *daha uzak konumlanmış lokuslar için* olan rekombinant frekansları, daha yakın konumlanmış olanlarınkinden daha büyük olacaktır. Genetik rekombinasyon, çeşitlilik meydana getirmenin bir başka yolu olup doğal seçme ve evrim için ham madde sağlar.




## 12.19 Krossing Over Genetik Rekombinasyona Yol Açar

Rekombinasyon, bağlı alellerin niçin her zaman birlikte kalıtılmadığını açıklar. Aynı kromozom üzerinde farklı lokuslarda yer alan aleller, krossing over sayesinde birbirlerinden ayrılırlar ve rekombinasyon yapabilirler. Böyle rekombinasyon, mayozun profaz I evresi boyunca meydana gelir.



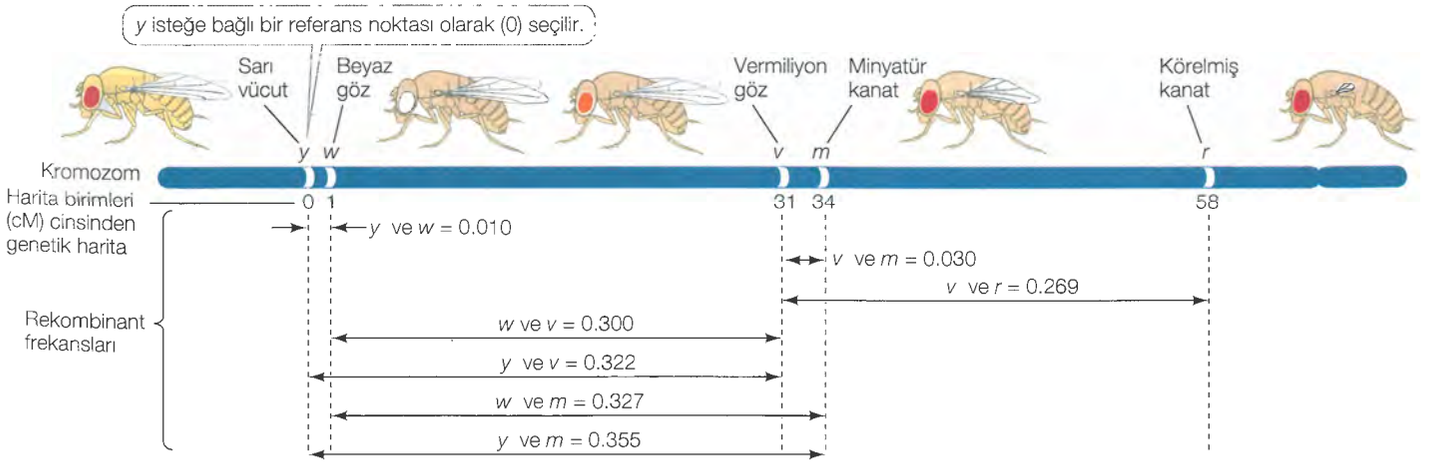

**12.20 Rekombinant Frekansları** Rekombinant yavruların (her iki ebeveynden de farklı fenotipe sahip olanlar) frekansı, hesaplanabilir.

## Genetikçiler kromozomların haritalarını yapabilirler

Eğer bir kromozom üzerindeki iki lokus birbirine çok yakınsa, onlar arasında krossing over meydana gelme olasılığı çok küçüktür. Bunun aksine, eğer iki lokus birbirinden daha uzakta yer alıyorsa, onlar arasında birçok noktada krossing over olayı meydana gelebilir. Bu örüntü, krossing over mekanizmasının bir sonucudur: birbirinden daha uzakta yer alan iki gen için, kromozom üzerinde kromatidlerin kırılması ve yeniden birleştirilmesi için daha fazla yer vardır. Mayoz bölünme geçiren bir hücre populasyonunda, birbirinden daha uzakta yer alan iki lokus arasında rekombinasyon geçirecek olan hücrelerin oranı, daha yakında yer alan iki lokus arasında rekombinasyon geçirecek olan hücrelerin oranından daha büyük olacaktır. Alfred Sturtevant, 1911 yılında T.H. Morgan'ın sinek odasında çalışan bir üniversite öğrencisiyken, bu basit öngörünün, farklı genler bir kromozom üzerinde yer aldığı durumda birbiriyle olan ilişkililerini göstermede nasıl kullanılabileceğini farketti.

Morgan'ın grubu, *Drosophila*'nın birbiriyle bağlantılı olan birçok gen çiftinin rekombinasyon frekansını saptadı. Sturtevant, bu rekombinant frekanslarını **genetik haritaları** oluşturmada kullandı; bu haritalar, genlerin kromozom boyunca dizilimlerini göstermektedir (**Şekil 12.21**). Genetikçiler, Sturtevant'ın bu yöntemi ortaya koyduğu tarihten beri, ökaryotların, prokaryotların ve virüslerin kromozomlarını haritalamış ve genler arasındaki uzaklıkları **harita birimleri** olarak ifade etmiştir. Bir harita birimi, 0.01'lik rekombinant frekansına karşılık gelir; ve bu uzaklık, aynı zamanda, **sentimorgan** (**cM**) şeklinde de ifade edilir. Bu terim, sinek odasının kurucusunun onuruna ithaf edilmiştir. Siz de bir gen haritası üzerinde çalışabilirsiniz (**Şekil 12.22**).

**12.21 Bir Genetik Harita Yapmak İçin Basamaklar** Bir kromozom üzerindeki iki lokus arasında krossing over meydana gelme şansı, bu lokuslar arasındaki mesafeyle artış gösterir. Böylece, Sturtevant, Morgan grubunun beş çekinik özellikle ilgili rekombinasyon frekansları üzerindeki verileri kullanarak, bir *Drosophila* kromozomunun kısmi haritasını yapmayı başardı. O, mesafe birimi olarak –harita birimi ya da sentimorgan (cM)- 0.01'lik rekombinasyon frekansını bir birim olarak kullandı.



**12.22 Bu Genlerin Haritasını Çıkarınız** Bu egzersizin amacı, bir kromozom üzerindeki üç lokusun (*a, b* ve *c*) sırasını belirlemek ve aralarındaki harita mesafelerini (cM olarak) saptamaktır.

**1** Başlangıçta, genler arasındaki bireysel uzaklıklar hakkında herhangi bir fikrimiz yoktur ve birkaç olası dizilimin (*a-b-c, a-c-b, b-a-c*) varlığı söz konusudur.




Bir *AABB* x aabb çaprazlaması yaparak *AaBb* genotipine sahip bireylerden oluşmuş $F_1$ kuşağını elde ederiz. Bu *AaBb* genotipli bireyleri aabb genotipli bireylerle test çaprazlamasına sokarız. Bu çaprazlamadan elde edilen 1.000 tane yavrunun genotipi:

450 *AaBb*, 450 *aabb*, 50 *Aabb* ve 50 *aaBb*.
(atasal tipler) (rekombinant tipler)

**2** ***a* ve *b* genleri birbirinden ne kadar uzaktır?**

Rekombinant frekansı nedir? Hangileri rekombinant tiplerdir ve hangileri atasal tiplerdir?

Rekombinant frekansı (*a* ve *b* arasındaki) = (50 + 50)/1,000 = 0.1
Böylece harita mesafesi,

Harita mesafesi= 100 × rekombinant frekansı =
100 × 0.1 = 10 cM




**3** ***a* ve *c* genleri birbirinden ne kadar uzaktır?**

Şimdi *AACC* x *aacc* çaprazlaması yaparak $F_1$ kuşağını elde ederiz ve onları test çaprazlamasına sokarız. Test çaprazlamasından elde edilenler,

460 *AaCc*, 460 *aacc*, 40 *Aacc* ve 40 *aaCc*

Rekombinant frekansı (*a* ve *c* arasındaki) = (40 + 40)/1,000 = 0.08

Harita mesafesi= 100 × rekombinant frekansı =
100 × 0.08 = 8 cM




**4** ***b* ve *c* genleri birbirinden ne kadar uzaktır?**

Bir *BBCC* × *bbcc* çaprazlaması yaparak $F_1$ kuşağını elde ederiz ve onları test çaprazlamasına sokarız. Test çaprazlamasından elde edilenler,

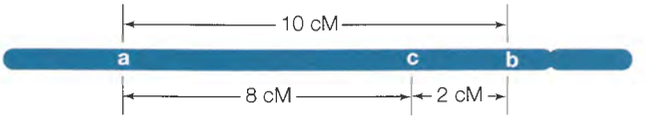
490 *BbCc*, 490 *bbcc*, 10 *Bbcc* ve 10 *bbCc*

Rekombinant frekansı (*b* ve *c* arasındaki) = (10 + 10)/1,000 = 0.02

Harita mesafesi= 100 × rekombinant frekansı=
100 × 0.02 = 2 cM




**5** **Bu üç genden hangisi diğer ikisinin ortasında yer almaktadır?**
*a* ve *b* birbirinden en uzakta yer aldığından dolayı, *c* onların arasında olmalıdır.




Bu sayılar, birbirlerine eklendiğinde mükemmel bir şekilde tam sonuç elde edilmektedir. Ancak, çoklu krossing over olayından dolayı, çoğu durumda, eklenen rakamlarla tam sonuç elde edilmeyecektir.

## Bağlantı (linkaj), eşey kromozomlarının çalışılmasıyla açığa çıkarılır

Mendel'in çalışmasındaki karşılıklı (resiprokal) çalışmalar, daima özdeş sonuçlar verdi; başat alelin anadan ya da babadan gelip gelmediği önemli değildi. Fakat bazı durumlarda, kromozomun atasal kökeni önemlidir. Örneğin bir kanama rahatsızlığı olan hemofili, insanların erkek bireylerinde, onların babalarından değil annelerinden kalıtılır. Kalıtım tipinde bir alelin atasal orijininin önemli olup olmadığını anlamak için, farklı türlerde eşeyin belirlenme şeklini göz önünde bulundurmamız gerekir.

**KROMOZOMLAR TARAFINDAN EŞEYİN BELİRLENMESİ** Mısır bitkisinde diploid olan her ergin birey, hem erkek ve hem de dişi üreme yapılarına sahiptir. Bu iki tip yapıdaki dokular, aynen kökler ve yapraklarda olduğu gibi genetik olarak özdeştir. Erkek ve dişi gametlerin her ikisini de üreten mısır bitkisi gibi bitkiler, *monoiktir* (Yunancada , "bir evcikli" demek). Hurma ağaçları (palmiyeler), kavak ağaçları ve çoğu hayvan *dioiktir* ("iki evcikli" demek); yani bazı bireyler sadece erkek gametleri ve diğerleri de sadece dişi gametleri üretirler. Başka bir değişle, dioik organizmalarda farklı eşeyler, farklı bireylerdir.

Çoğu dioik organizmada eşey, kromozomlardaki farklılıklar tarafından belirlenir; fakat bu tür belirleme olayları, farklı organizma gruplarında farklı şekillerde çalışır. Örneğin, aralarında memelilerin de yer aldığı birçok hayvanda eşey, tek bir **eşey kromozomuyla** ya da onların oluşturduğu kromozom çiftiyle belirlenir. Erkek ve dişi bireylerin her ikisi de **otozom** adı verilen arta kalan diğer kromozomların her birinden iki kopya içerirler. Başka hayvanlarda, eşey belirlenmesinin kromozomal temeli, memlilerinkinden farklıdır (Tablo 12.2).

Memlilerin dişi bireylerinin eşey kromozomları, bir çift X kromozomundan oluşmuştur. Diğer taraftan, memlilerin erkek bireyleri, bir tane X kromozomuna ve dişi bireylerde

**TABLO 12.2**

**Hayvanlarda Eşey Belirlenmesi**

| HAYVAN GRUBU | MEKANİZMA |
|---|---|
| Arılar | Erkekler, haploittir; dişiler, diploittir. |
| Meyve sinekleri | Eğer eşey kromozomlarının otozomlara oranı ≥1 ise, sinek dişidir. |
| Kuşlar | Erkekler, WW (homogametik); dişiler WZ (heterogametik) |
| Memeliler | Erkekler, XY (heterogametik); dişiler XX (homogametik) |

bulunmayan bir eşey kromozomu olan Y kromozomuna sahiptir. Dişiler, XX ve erkekler XY olarak gösterilebilir.

**MEMELİLERİN ERKEK BİREYLERİ İKİ ÇEŞİT GAMET ÜRETİR** Erkek birey tarafından üretilen her gamet, tam bir otozomal kromozom takımına sahiptir; fakat üretilen gametlerin yarısı X kromozomunu taşırken diğer yarısı Y kromozomunu taşır. X-taşıyan sperm, bir yumurtayı döllediği zaman, meydana gelen XX zigotu, dişidir; Y-taşıyan sperm, bir yumurtayı döllediğinde oluşan XY zigotu erkektir.

**EŞEY KROMOZOMU ANORMALLİKLERİ, GENLERİN EŞEYİ BELİRLEDİĞİNİ ORTAYA ÇIKARDI** X ya da Y kromozomlarından hangisinin eşeyi-belirleyen geni taşıdığını belirleyebilir miyiz ve geni tanımlayabilir miyiz? Sebep (örneğin, Y kromozomu üzerindeki bir genin varlığını) ve sonucu (örneğin, erkek olmayı) belirlemenin bir yolu, beklenen sonuçların ortaya çıkmadığı biyolojik hataların olduğu vakalara bakmaktır.

Mayoz bölünme sırasında (bakınız Kısım 11.5) ayrılmama nedeniyle ortaya çıkan anormal eşey kromozomu düzenlenmeleri, X ve Y kromozomlarının işlevleri hakkında bazı şeyleri anlatır. Hatırlayacağınız gibi, bir çift homolog kromozom (mayoz I'de) ya da kardeş kromatidler (mayoz II'de) birbirinden ayrılamadığında ayrılmama olayı meydana gelir. Sonuç olarak, bir gamet ya eksik ya da daha fazla sayıda kromozoma sahip olabilir. Eğer bu gamet, tam haploid kromozom takımına sahip başka bir gametle birleşirse, meydana gelecek olan yavrular, anöploid olacaktır; yani yavrular, normalden ya az ya da daha fazla kromozomlu olacaktır.

İnsanlarda, bazen XO kromozomlu bireyler ortaya çıkar. (Kromozomun olmadığı "O" ile ifade edilmektedir –yani XO olan bireyler, sadece bir tane eşey kromozomuna sahiptir.) İnsanlarda XO olan bireyler, dişidir; bu bireyler fiziksel olarak orta derecede anormaldir fakat zihinsel açıdan normaldirler; ekseriyetle de kısırdırlar. İnsanlardaki XO durumu, Turner sendromu olarak isimlendirilir. XO gebeliklerinin çoğu gelişimin erken dönemlerinde kendiliğinden sonlanmasına karşın, bir kişinin bir kromozom çiftinin (burada, XY çifti) sadece bir üyesine sahip olup yaşamını sürdürebildiği yegane vaka budur. XXY bireyleri de meydana gelir; erkekleri etkileyen bu duruma, Klinefelter sendromu adı verilir; bu sendrom, kol ve bacakların aşırı uzun olmasına ve kısırlığa yol açar.

Bu gözlemler, erkek olmayı kontrol eden genin, Y kromozomu üzerine yerleşmiş olduğunu akla getirmektedir. Kromozomal anormalliklerin başka tiplerine sahip olan bireyler üzerinde yapılan gözlemler, o genin yerleşim yerinin belirlenmesinde araştırmacılara yardım etmiştir:

- Bazı kadınlar genetik olarak XY'dir; fakat onların Y kromozomunun küçük bir parçası eksiktir.
- Bazı erkekler genetik olarak XX'dir; fakat onlarda, Y kromozomunun küçük bir parçası, başka bir kromozoma bağlanmış durumdadır.

Bu iki durumda, Y kromozomunun, sırasıyla, eksik ve mevcut olan parçaları aynıdır ve erkek olmayı belirleyen *SRY* (Y kromozomu üzerindeki cinsiyet belirleme bölgesi) adı verilen geni içermektedir.

*SRY* geni, **birincil cinsiyet saptanmasında** –yani, bir bireyin üreteceği gametlerin çeşidinin ve onları yapacak olan organların belirlenmesi- işlev gören bir proteini şifreler. Bir embriyo, işlevsel SRY proteininin varlığında, sperm üreten testisleri geliştirir. (Bir genin isminin *italik yazıldığını*, fakat protein isminin normal düz yazı tipinde yazıldığına dikkat ediniz.) Eğer embriyo, Y kromozomuna sahip değilse, *SRY* geni yoktur; ve böylece SRY proteini yapılmaz. Embriyo, SRY proteininin yokluğunda, yumurta üreten ovaryumları geliştirir. Bu durumda, X kromozomu üzerinde bulunan *DAX1* geni, bir anti-testis faktörü üretir. Böylece, SRY'nin erkekteki rolü, *DAX1* tarafından şifrelenen erkek oluşumunu inhibe eden inhibitörü engellemektir. SRY proteini, erkek bireylerin hücrelerinde bunu yapar, fakat bu protein, dişi bireylerde bulunmadığından DAX1, erkek oluşmasını engelleyici olarak davranabilir.

Birincil cinsiyet belirlenmesi, **ikincil cinsiyet belirlenmesiyle** aynı değildir. İkincil cinsiyet özelliklerinin belirlenmesi, erkekliğe ve kadınlığa özgü dış belirtilerin (vücut tipi, meme gelişimi, vücudun kıllanması ve sesin farklılaşması gibi) ortaya çıkmasıyla sonuçlanır. Dışarıdan gözlenen bu özellikler, Y kromozomunun varlığı ya da yokluğu sayesinde doğrudan belirlenmez. Bunun yerine, bu özellikler, otozomlar ve X kromozomu üzerinde serpiştirilmiş olarak yer alan genler tarafından belirlenir. Bu genler, testosteron ve östrojen gibi hormonların etkilerini kontrol eder.

## Eşey kromozomları üzerindeki genler, özel şekillerde kalıtılır

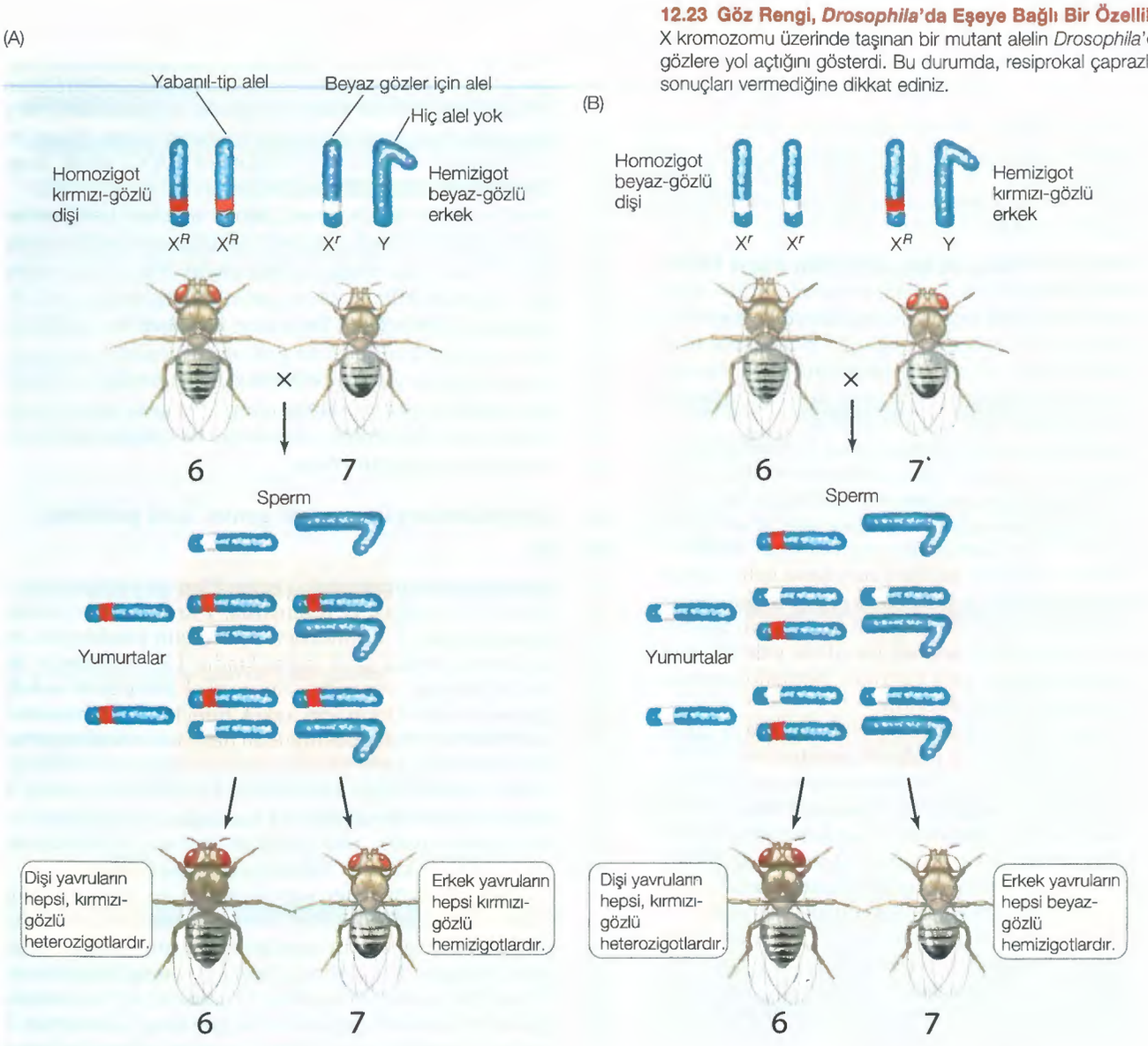
Eşey kromozomları üzerindeki genler, Mendel kalıtım tarzını göstermezler. *Drosophila* ve insanlarda, Y kromozomu bilinen birkaç geni taşırken X kromozomu, çok çeşitli karakterleri etkileyen önemli sayıda geni taşımaktadır. Dişi bireylerde bu genlerin iki kopyası mevcuttur, fakat erkek bireylerde sadece bir kopyası yer alır. Onun için, erkek bireyler, X kromozomu üzerinde bulunan genler bakımından her zaman **hemizigottur** –onlar, her birinden sadece bir kopyaya sahiptir ve bu kopya, ifade edilir. Böylece, eğer karakterleri kontrol eden genler X kromozomu üzerinde taşınıyorsa bunlarla ilgili yapılan resiprokal çaprazlamalar, aynı sonuçları vermez; ve bu karakterler, alışılagelmiş Mendel kalıtım oranlarını göstermez.

*Drosophila*'daki göz rengi, eşey kromozomu üzerindeki bir lokus tarafından kontrol edilen kalıtımın (**eşeye bağlı** kalıtım) güzel bir örneğidir. Bu sineklerin yabanıl tip göz rengi, kırmızıdır. Morgan, 1910 yılında, beyaz göz rengi oluşumuna neden olan bir mutasyon keşfetti. O, yabanıl tip ve mutant fenotipe sahip sinekleri çaprazladı ve göz rengi lokusunun X kromozomu üzerinde yer aldığını kanıtladı. Eğer göz rengi alellerini *R* (kırmızı göz) ve *r* (beyaz göz) olarak gösterecek olursak, bu alellerin X kromozomu üzerinde bulunmasını $X^R$ ve $X^r$ olarak gösterebiliriz.

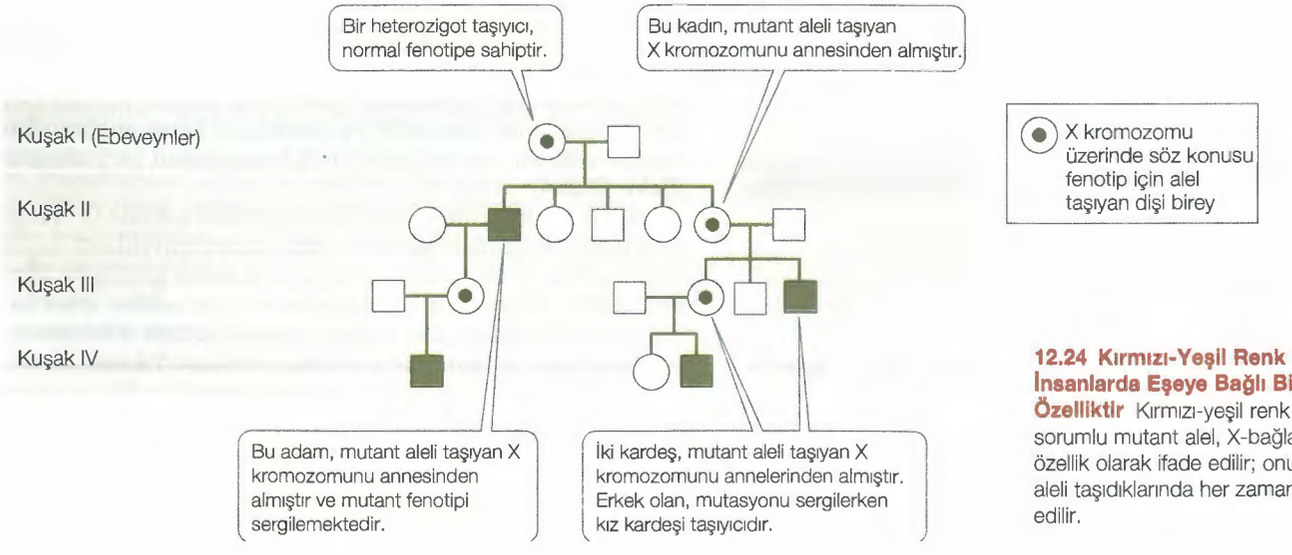
Bir homozigot kırmızı gözlü dişi ($X^RX^R$), bir (hemizigot) beyaz gözlü erkek ($X^rY$) ile çaprazlandığı zaman, erkek ve dişi yavruların hepsi kırmızı gözlü olur; çünkü, kırmızı (*R*), beyaz (*r*) üzerine baskındır ve yavruların hepsi analarından kalıtım yoluyla yabanıl tipte bir X kromozomu ($X^R$) almıştır (**Şekil 12.23A**).

Beyaz gözlü dişinin ($X^rX^r$) kırmızı gözlü erkekle ($X^RY$) eşleştirildiği resiprokal çaprazlamada, erkek yavruların hepsi beyaz gözlü ve dişi yavruların hepsi kırmızı gözlüydü (**Şekil 12.23B**). Resiprokal çaprazlamadan elde edilen erkekler, beyaz gözlü analarından kalıtım yoluyla sadece X kromozomunu almıştır; onların babalarından aldıkları Y kromozomu, göz rengi lokusu taşımamaktadır. Diğer taraftan, dişi yavrular analarından beyaz aleli taşıyan X kromozomunu ve babalarından kırmızı aleli taşıyan X kromozomunu almıştır; bu nedenle dişi yavrular, heterozigot genotipte kırmızı gözlüydü.

Heterozigot dişiler, kırmızı gözlü erkeklerle çaprazlandığında, onların erkek yavrularının yarısı beyaz gözlüydü, fakat




**12.23 Göz Rengi, *Drosophila*'da Eşeye Bağlı Bir Özelliktir** Morgan, X kromozomu üzerinde taşınan bir mutant alelin *Drosophila*'da beyaz gözlere yol açtığını gösterdi. Bu durumda, resiprokal çaprazlamaların aynı sonuçları vermediğine dikkat ediniz.




**12.24 Kırmızı-Yeşil Renk Körlüğü, İnsanlarda Eşeye Bağlı Bir Özelliktir** Kırmızı-yeşil renk körlüğünden sorumlu mutant alel, X-bağlantılı çekinik özellik olarak ifade edilir; onun için, erkekler aleli taşıdıklarında her zaman onlarda ifade edilir.

onların dişi yavrularının hepsi kırmızı gözlüydü. Bu üç sonuç birlikte değerlendirildiğinde, göz renginden sorumlu genin Y kromozomu üzerinde değil X kromozomu üzerinde taşındığını gösterdi.

### İnsanlar, eşey- bağlantılı pek çok karakter sergiler

İnsan X kromozomu, bilinen yaklaşık 2.000 gen taşımaktadır. Bu lokuslardaki aleller, *Drosophila*'nın göz renginden sorumlu genlerin kalıtımına benzer tarzda kalıtılırlar. Örneğin, insan X kromozomu üzerindeki bir genin mutant çekinik aleli kırmızı-yeşil renk körlüğüne yol açar; ve bu hastalık, çekinik mutant alelin homozigot ya da hemizigot olduğu bireylerde ortaya çıkar.

X-bağlantılı çekinik fenotiplerle ilgili soyağacı analizleri (**Şekil 12.24**'deki gibi), aşağıdaki kalıtım örüntüsünü ortaya koyar:

- Bu fenotip, dişilere göre erkeklerde daha sıklıkla ortaya çıkar; çünkü ender rastlanan bu alelin ifade edilmesi için, erkek bireylerde onun sadece bir kopyasına gereksinim duyulurken dişilerde iki kopyasının olması gereklidir.
- Mutasyona sahip olan erkek, onu sadece dişi yavrularına aktarabilir; onun erkek yavrularının hepsi kendisinden Y kromozomunu alır.
- Bir tane X-bağlantılı mutasyonu alan dişi yavrular, heterozigot **taşıyıcılardır.** Onlar, fenotipik olarak normaldir; fakat mutant aleli, erkek ya da dişi yavrulara aktarabilirler. (Ortalama olarak onların çocuklarının sadece yarısı, mutant aleli kalıtım yoluyla alır; çünkü onların X kromozomlarından bir tanesi, normal aleli taşımaktadır.)
- Eğer bu mutasyon, bir erkekten onun dişi yavrusuna (bu yavru fenotipik olarak normal olabilecektir) ve ondan sonrada onun dişi yavrusundan erkek yavrusuna aktarılırsa, mutant fenotip kuşak atlayabilir.

İnsanın görece daha küçük olan Y kromozomu, birkaç düzine gen taşır. Onların arasındaki *SRY* geni, erkek cinsiyeti belirler. İlginç bir şekilde, Y kromozomu üzerindeki bazı genler için benzerlikler vardır; fakat X kromozomu üzerindeki genler özdeş değildir. Örneğin, ribozomları yapan proteinlerden bir tanesi, sadece erkek bireylerin hücrelerinde ifade edilen Y kromozomu üzerindeki bir gen tarafından şifrelenirken bu genin X-üzerindeki karşılığı, her iki eşeyde de ifade edilir. Bu demektir ki, "erkek" ve "dişi" ribozomlar vardır; bu olgunun önemi, henüz bilinmemektedir. Y-bağlantılı aleller, sadece babadan oğla aktarılır. (Bir Punnett karesiyle bunu doğrulayınız.)

## 12.4 ÖZET

**Genler, aynı kromozom üzerinde bulunup bağlantılı oldukları zaman, basit Mendel oranları gözlenmez. Test çaprazlamasından elde edilen yavruların fenotip frekanslarında sapmanın olması, bağlantı olduğuna işaret eder. İnsanlardaki cinsiyet linkajı (bağlantısı), X kromozomu üzerinde yer alıp Y kromozomu üzerinde karşılığı olmayan genler için ifade edilir.**

- Linkaj kavramı nedir ve genetik çaprazlamaların sonuçlarına onun yansımaları nelerdir? **Bakınız ss. 253-254 ve Şekiller 12.19 ve 12.20.**
- Eşey-bağlantılı bir gen, genetik çaprazlamalarda bir otozom üzerindeki genden nasıl farklı davranır? **Bakınız ss.257-259 ve Şekil 12.23.**

Bu bölümde şimdiye kadar tartışmış olduğumuz genlerin hepsi, hücre çekirdeğinin içerisinde yer almaktadır. Fakat, aralarında mitokondrilerin ve plastidlerin yer aldığı diğer organeller de genlere sahiptir. Bu genler, nelerdir ve nasıl kalıtılırlar?

## 12.5 Çekirdek Dışındaki Genlerin Etkileri Nelerdir?

Çekirdek, hücre içerisinde kalıtsal madde taşıyan yegane organel değildir. Kısım 5.5'de anlatıldığı gibi, mitokondriler ve plastidler, az sayıda gen içerir; bu genler, nihayetinde bu organelleri vermiş olan kolonize olmuş prokaryotların tüm genomlarının kalıntılarıdır. Örneğin, insanlarda, nükleer genomda yaklaşık olarak 24.000 ve mitokondriyal genomda 37 tane gen vardır. Plastid genomları, mitokondri genomlarından yaklaşık olarak beş kat daha büyüktür. Her halükarda, sitoplazmik organeller tarafından taşınan genlerin birkaçı, organel montajı ve işlevi için önemlidir; onun için, bu genlerdeki mutasyonların organizma üzerinde derin etkilere sahip olması sürpriz değildir.

Organel genlerinin kalıtılması, birkaç nedenden dolayı çekirdek genlerininkinden farklıdır:

- Çoğu organizmada, mitokondriler ve plastidler, sadece anadan kalıtılır. Bölüm 43'de öğreneceğiniz gibi, yumurta bol miktarda sitoplazma ve organel içerir; fakat haploid gametler birleştiğinde spermden zigota katılan yegane kısım çekirdektir. Böylece siz, kalıtım yoluyla babanızın mitokondrilerini değil annenizin mitokondrilerini (ve onların genlerini) alırsınız.
- Bir hücrede yüzlerce mitokondri ya da plastid bulunabilir. Böylece bir hücre, organel genleri bakımından diploid değildir.
- Organel genleri, çekirdekteki genlerden çok daha hızlı bir şekilde mutasyona uğrama eğilimindedir; onun için, organel genlerinin çok sayıda aleli vardır.

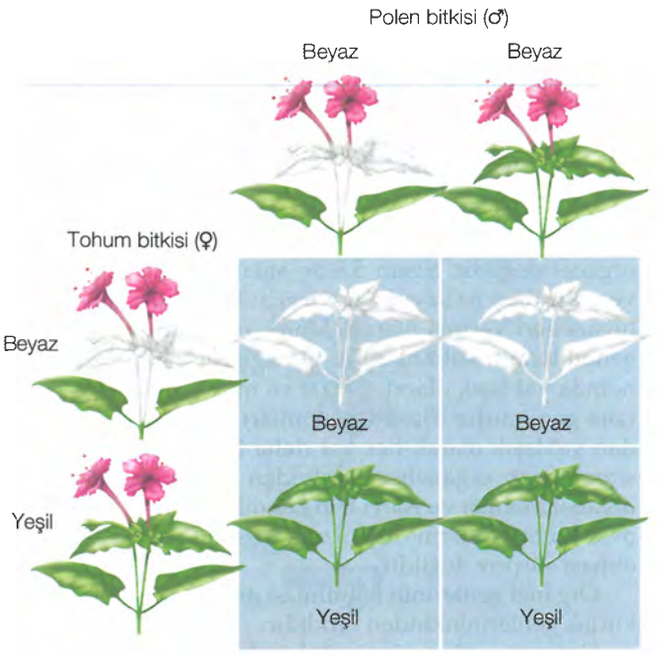
Organel genlerindeki mutasyonlar sonucunda ortaya çıkan fenotipler, organellerin rollerini yansıtır. Örneğin, bitkilerde ve fotosentez yapan bazı protistlerdeki belirli plastid gen mutasyonları, klorofil moleküllerinin fotosistemler şeklinde monte olmasını sağlayan proteinleri etkilerler. Bu mutasyonlar, yeşil yerine esas itibariyle beyaz olan bir fenotipin ortaya çıkmasına yol açarlar. Bu fenotipin kalıtımı şekli, Mendel kalıtım tarzına uymayan bir kalıtım tipi olan anasal kalıtımdır (**Şekil 12.25**).

Solunum zincirindeki komplekslerden bir tanesini etkileyen mitokondriyal gen mutasyonları, ATP üretiminde azalmanın olmasıyla sonuçlanır. Bu mutasyonlar, özellikle, sinir sistemi, kaslar ve böbrekler gibi enerji gereksinimi yüksek olan dokular üzerinde fark edilebilir etkilere sahiptir. Meşhur Fransa Bisiklet Turunu üç kez kazanmış bir bisikletçi olan Greg LeMond, mitokondriyal mutasyonun neden olduğu kaslardaki güçsüzlükten dolayı 1995'te emekli olmak zorunda kaldı.

## 12.5 ÖZET

**Özellikle plastidler ve mitokondriler gibi organellerin genomlarındaki genlerin kalıtımı, Mendel kalıtım tarzına uymaz.**

- Organel genomlarındaki genler, niçin genellikle yalnız ana tarafından kalıtılır?




**12.25 Sitoplazmik Kalıtım** Akşamsefası bitkilerinde yaprak rengi, sadece dişi bitki tarafından kalıtılır. Beyaz yaprak rengi, ebeveyn bitkinin yaşamı sırasında ortaya çıkan bir kloroplast mutasyonundan kaynaklanır; mutasyon olmadan önce bu yapraklar yeşil renklidir. Mutasyon üreme hücrelerine geçirilir ve mutasyonu kalıtım yoluyla alan yavrular, tamamıyla beyaz renklidir.

Mendel ve onu takip edenler, diploid organizmalara ve haploid gametlere sahip olan ökaryotlar üzerine bilimsel olarak odaklandı. Mendel'in çalışmasının yeniden keşfedilmesinden yarım asır sonra, prokaryotlarda da genetik rekombinasyonlara izin veren bir eşeysel sürecin olduğu keşfedildi. Şimdi o süreci inceleyelim.

## 12.6 Prokaryotlar Genleri Nasıl Aktarır?

Bölüm 5'de gördüğünüz gibi, prokaryotik hücreler çekirdekten yoksundur; fakat onların kalıtsal maddeleri, büyük ölçüde tek bir kromozom şeklinde hücrenin merkezi bölgesinde yer alır. Bölüm 11'de bakterilerin hücre bölünmesiyle eşeysiz olarak çoğaldığını ve bu bölünme olayının, birbiriyle gerçektende özdeş olan ürünler veren bir süreç olduğunu gördünüz. Yani, bakterilerdeki hücre çoğalmasının yavruları, bir klon oluşturur. Bununla birlikte, bakterilerde de aynen ökaryotlarda olduğu gibi mutasyonlar meydana gelir; oluşan yeni aleller, genetik çeşitliliği artırır.

Bu nedenle, bu türlerin bireyleri arasında gen alışverişinin gerçekleşmesi için, eşeyli üremedeki gibi herhangi bir yolun olmadığını düşünebilirsiniz.

### Bakteriler konjugasyonla gen alışverişi yaparlar

Bakteri hücresi gibi bakteri kromozomu da kendi ökaryotik karşılığından önemli ölçüde daha küçüktür. İnsanlarda, bir haploid set içerisinde yer alan 23 kromozomun her biri, birbiriyle bağlantılı binlerce gen içerebilir ve bu birkaç santimetre uzunluğundaki doğrusal iplikçikler, büyük ölçüde sıkılaştırılmıştır. Buna zıt olarak, *E. coli*, birkaç bin gen taşıyan tek bir tane dairesel kromozoma sahiptir ve bu kromozomun çevresi yaklaşık olarak sadece 1 µm kadardır. Bakterilerdeki genetik rekombinasyon, bir kromozom bir hücreden diğerine aktarıldıktan sonra ortaya çıkar; bu durumda iki hücrenin kromozomları, tek bir hücre içerisinde birbiriyle çok yakın konuma gelir.

Joshua Lederberg ve Edward Tatum, rekombinasyon işlemini 1946 yılında keşfetti. Onlar, *E. coli* bakterisinin altı tane genin her biri için farklı alellere sahip olan iki genetik suşu üzerinde çalıştı (bu genlerin her biri, belirli küçük moleküllerin sentezini şifrelerler). Basitçe, iki suş aşağıdaki genotiplere sahipti (bakterilerin haploid olduklarını hatırlayın):

*ABCdef* ve *abcDEF*

Büyük harfle yazılanlar, yabanıl tip alelleri; küçük harfle yazılanlar, mutant alelleri göstermektedir.

İki suş, laboratuvarda aynı ortamda geliştirildiklerinde, hücrelerin çoğu klon üretti. Yani, gelişen hücrelerin hemen hemen hepsi, orijinal genotiplere sahipti:

*ABCdef* ve *abcDEF*

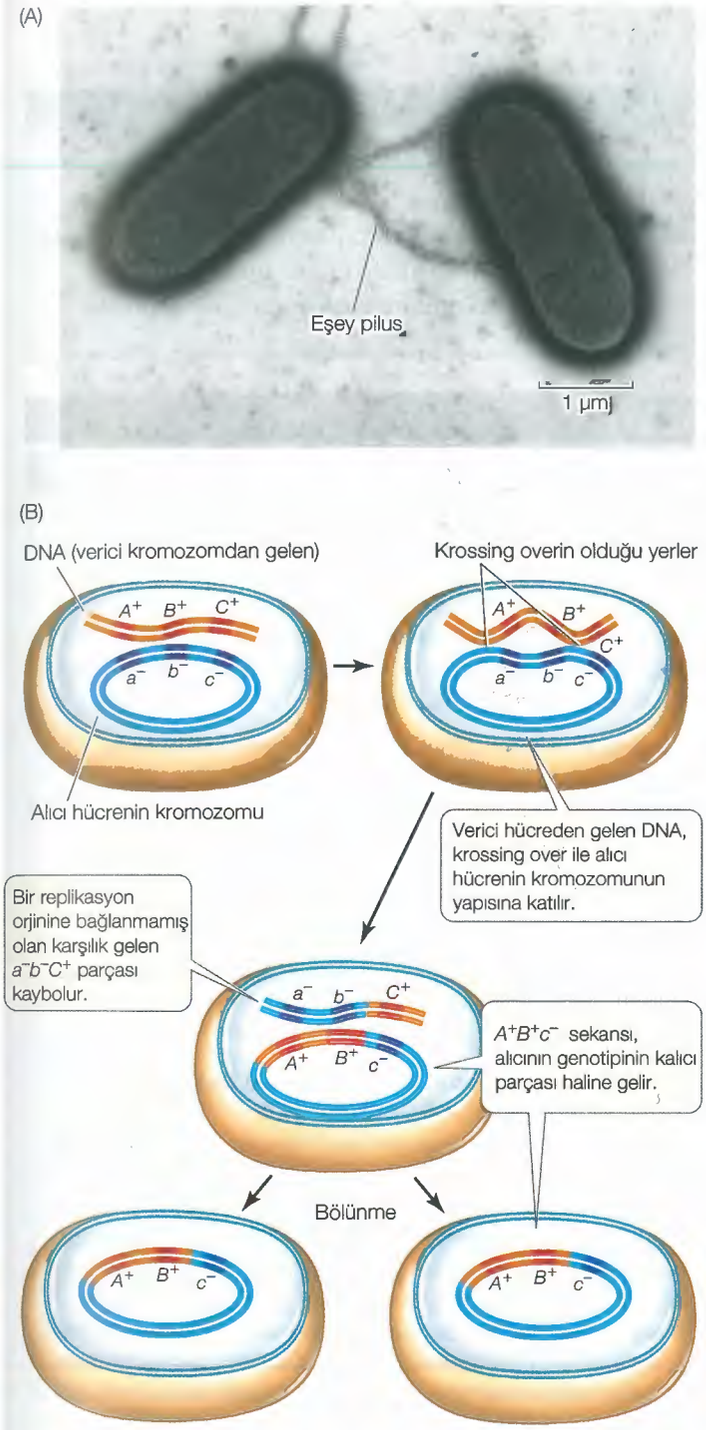
Bununla birlikte, Lederberg ve Tatum, çok seyrek olarak *ABCDEF* genotipine sahip bakteriler tespit etti.

Bu tamamıyla yabanıl tip olan bakteriler, nasıl ortaya çıkmıştı? Olasılıklardan birisi, mutasyondu: *d* aleli, mutasyonla *D* aleline dönüşmüş olabilirdi; aynı durum, *e* ve *f* alelleri için de geçerliydi. Bu açıklamayla ilgili problem, *d*'nin *D*'ye, *e*'nin *E*'ye ve *f*'nin *F*'ye mutasyon geçirmiş olma olasılıklarının her birinin çok düşük olmasıydı. Bu üç olayın hepsinin aynı hücre içerisinde meydana gelmiş olma olasılığı, bu üç bireysel olayın olasılıklarının çarpımına eşit olacaktır – bu ise, son derece düşük bir sayı olup *ABCDEF* genotipli hücrelerin gerçek görünme oranından milyonlarca defa daha küçüktür.

Elektron mikroskobuyla inceleme, hücreler arasındaki fiziksel temas yoluyla bakterilerdeki seksüel iletimin nasıl olabildiğini gösterdi (**Şekil 12.26A**). Fiziksel temas, **eşey pilus** (çoğulu *pili*) adı verilen ince bir uzantı ile başlatılır. Eşey pili, iki hücreyi bir araya getirdiğinde, hücreler arasında kurulan ince bir sitoplazmik köprü olan **konjugasyon tüpünden** kromozomun gerçek nakli gerçekleşir.

Kromozom, verici hücreden alıcı hücreye doğrusal olarak iletilir. Bakteri kromozomu çembersel olduğundan, onun tüpten geçmeden önce doğrusal forma (kesilerek) dönüştürülmesi gerekir. Hücreler arasındaki temas kısa sürer – bu süre ender olarak, verici hücrenin tüm genomunun alıcı hücreye verilmesine yetecek uzunluktadır. Onun için, alıcı hücre, ekseriyetle, verici hücrenin kromozomunun sadece bir kısmını alır. Bir kromozomun alıcıdan vericiye resiprokal transferi yoktur.

Verici kromozom parçası, alıcı hücrenin içerisine alındığı zaman, bu parça, alıcı hücrenin kromozomu ile birleşebilir. Hemen hemen kromozomların mayozun profaz I evresindeki çift oluşturmasına benzer şekilde, verici kromozom, alıcı hücredeki kromozomun homolog genleriyle karşılıklı olarak gen gen sıralanır ve krossing over meydana gelebilir. Nakledilen genlerin yaklaşık olarak sadece yarısı bu şekilde yapıya katılmasına karşın, vericiden gelen gen (ya da genler), alıcının genomuna entegre olabilir ve böylece, alıcının genetik yapısını değiştirebilir (**Şekil 12.26B**). Alıcı hücreler çoğaldıkları zaman, vericilerden alınmış olan genler, yavru hücrelerin hepsine aktarılır.



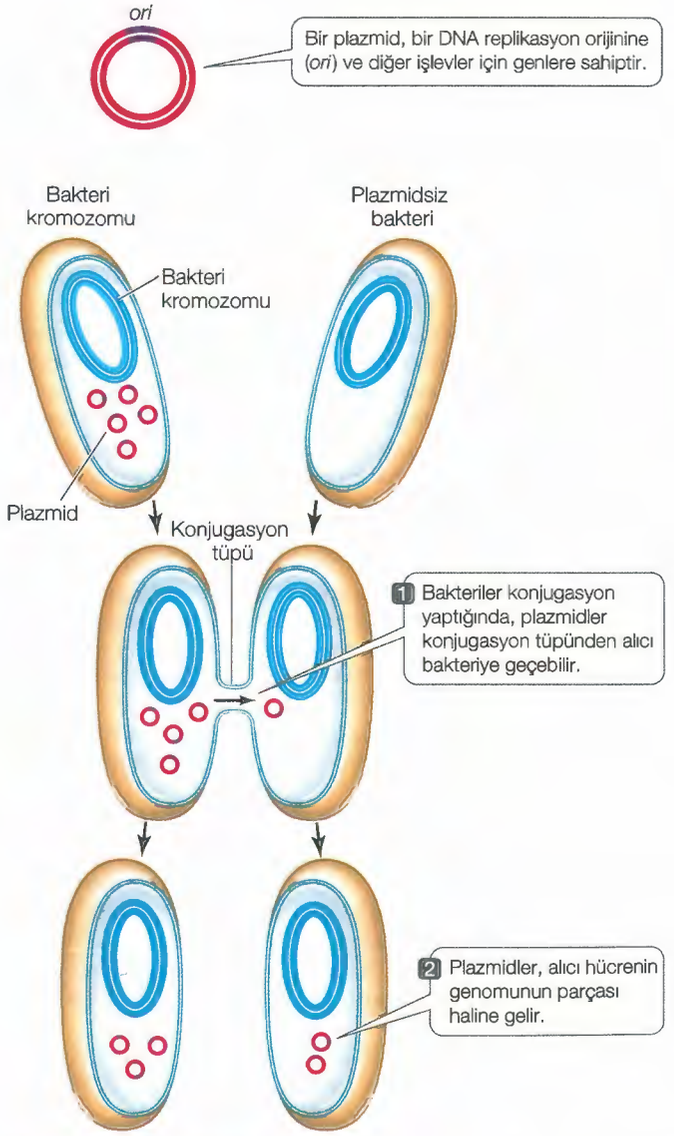

**12.26 Bakterilerde Konjugasyon ve Rekombinasyon** (A) Eşey pilus-lar, daha yakın temas etmeleri için iki bakteriyi birbirine doğru çeker; böylece bir sitoplazmik konjugasyon tüpü meydana gelebilir. DNA, bir hücreden diğerine konjugasyon tüpü aracılığı ile nakledilir. (B) Verici hücreden gelen DNA, alıcı hücrenin kromozomuna krossing over yoluyla katılabilir.

## Plazmidler, genlerin bakteriler arasında aktarılmasını sağlar

Birçok bakteri, kendi ana kromozomlarına ilave olarak, **plazmid** adı verilen ilave daha küçük çembersel kromozomlar içerir. Plazmidler, plazmidin özelliğine bağlı olmakla birlikte, tipik olarak en fazla birkaç düzine gen içerir ve bu genler, aşağıdaki birkaç kategoriden birisinin içerisine girebilir:

- Hidrokarbonları yıkma yeteneği gibi alışılmadık metabolik kapasiteden sorumlu genler; bu plazmidleri taşıyan bakteriler, petrol sızıntılarını temizlemede kullanılabilir.
- Aralarında eşey pilus yapma yeteneğinin de yer aldığı konjugasyon genleri; verimlilik faktörü adı verilen bu tip plazmidleri taşıyan bakteriler, $F^+$ olarak gösterilir ve plazmidi olmayan ($F^-$) bakterilerle konjugasyon yapar.
- Antibiyotik direnç genleri; böyle genleri (ya da gen) –R faktörleri adı verilen plazmidler-taşıyan bakteriler, insan sağlılığı için büyük bir tehlikedir.

Plazmidler, konjugasyon sırasında hücreler arasında taşınabilir ve böylece yeni genlerin alıcı bakterilere transferi gerçekleşir (**Şekil 12.27**). Plazmidler, ana kromozomdan bağımsız olarak replikasyon geçirebildiğinden, alıcı hücrenin genomuna kendi genlerini ilave edebilmeleri için, onların ana kromozomla birleşmeye ihtiyaçları yoktur.



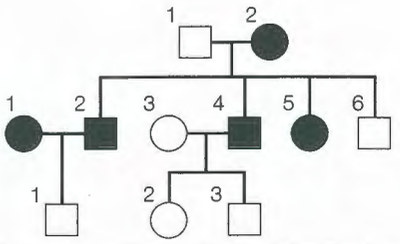

**12.27 Plazmidlerle Gen Transferi** Bir hücreye konjugasyon yoluyla plazmidler girdiği zaman, onların genleri alıcı hücrede ifade edilebilir.

## GENETİK PROBLEMLERİ

1. Kobaylarda, siyah vücut rengi (*B*), albino (*b*) üzerine tamamen baskındır. Aşağıda verilen çaprazlamalar için, ebeveynlerin genotiplerini saptayınız:

| *Ebeveyn fenotipleri* | *Siyah yavrular* | *Albino yavrular* | *Ebeveyn genotipleri?* |
|---|---|---|---|
| Siyah × albino | 12 | 0 | |
| Albino × albino | 0 | 12 | |
| Siyah × albino | 5 | 7 | |
| Siyah × black | 9 | 3 | |

2. *AaBbCcDdEE* x *AaBBCcDdEe* genetik çaprazlamasında, bu genlerin hepsi bakımından heterozigot (*AaBbCcDdEe*) olacak olan yavruların oranı kaçtır? Bu genlerin hiçbirinin bağlantılı olmadığını ve alellerin basit başatlık sergilediğini varsayın.
3. Aşağıdaki soy ağacı, insanlarda ender rastlanan kalıtsal bozukluk olan kataraktın (siyah sembol) kalıtım tarzını göstermektedir.




   *a.* Katarakt, otozomal başat bir özellik olarak mı kalıtılmaktadır? Otozomal çekinik mi? Eşeye bağlı başat mı? Eşeye bağlı çekinik mi?
   *b.* İkinci kuşaktaki 5 nolu birey, kataraktlı olamayan bir erkekle evleniyor. Onların dört çocuğundan ikisinde (biri kız diğeri oğlan) katarakt gelişiyor. Onların bir sonraki çocuklarının kataraktlı kız olma şansı nedir?
4. Kedilerde siyah kürk (*B*), sarı kürkle (*b*) kodominanttır. Kürk renginden sorumlu gen X kromozomu üzerindedir. Kürklerinde yamalar şeklinde siyah ve sarı bölgeler bulunan kaliko denen kediler, kürk renginden sorumlu aleller bakımından heterozigotturlar.
   *a.* Niçin, kaliko kedilerin hepsi dişidir?
   *b.* Yaramaz isimli bir kaliko kedinin, bir tane sarı erkek, iki tane siyah erkek, iki tane sarı dişi ve üç tane kaliko dişi yavrusu vardır. Bu kedi yavrularının babasının genotipi ve fenotipi nedir?
5. *Drosophila*'daki üç otozomal gen, aşağıdaki alellere sahiptir:
   Gri vücut rengi (*G*), siyah (*g*) üzerine baskındır
   Normal kanat (*A*), körelmiş kanada (*a*) baskındır
   Kırmızı göz rengi (*R*), sepia (*r*) üzerine baskındır
   İki tane çaprazlama yapılarak aşağıdaki sonuçlar elde ediliyor:
   Çaprazlama I: Ebeveynler: heterozigot kırmızı, normal kanat x sepia, körelmiş kanat
   Yavrular: 131 kırmızı, normal kanat
   120 sepia, körelmiş kanat
   122 kırmızı, körelmiş kanat
   127 sepia, normal kanat
   Çaprazlama II: Ebeveynler: heterozigot gri, normal kanat x siyah, körelmiş kanat
   Yavrular: 236 gri, normal kanat
   253 siyah, körelmiş kanat
   50 gri, körelmiş kanat
   61 siyah, normal kanat
   Bu üç genin herhangi biri aynı kromozom üzerinde olup bağlantılı mıdır? Eğer, bağlantılıysa, bağlı genler arasındaki harita mesafesi nedir?
6. Belirli bir bitki türündeki iki alel, sarı, mavi ya da beyaz olan çiçek rengini kontrol etmektedir. Bu bitkilerle yapılan çaprazlamalardan elde edilen sonuçlar aşağıdaki gibidir:

| *Ebeveyn fenotipleri* | *Yavruların fenotipleri (oranları)* |
|---|---|
| Sarı × sarı | Tümü sarı |
| Mavi × sarı | Mavi ya da sarı (1:1) |
| Mavi × beyaz | Mavi ya da beyaz (1:1) |
| Beyaz × beyaz | Tümü beyaz |

   Mavi x mavi çaprazlamasından elde edilecek olan yavruların fenotipleri ve oranları ne olacaktır?
7. *Drosophila melanogaster*'de çekinik alel *p*, homozigot olduğunda pembe göz rengine yol açıyor. *Pp* ya da *PP* genotipleri, yabanıl tip göz rengiyle sonuçlanıyor. Farklı bir kromozom üzerinde yer alan bir başka çekinik alel *sw*, homozigot olduğunda kısa kanat oluşumuna neden olmaktadır. *PPSwSw* genotipindeki dişilerin *ppswsw* genotipindeki erkeklerle çaprazlandığını varsayalım. $F_1$ dölünün fenotiplerini ve genotiplerini; ve $F_1$ dölünün kendi arasında çaprazlanmasıyla meydana gelen $F_2$ dölünün fenotip ve genotiplerini belirleyiniz.
8. *Drosophila melanogaster*'in *p* alelini (pembe göz) taşıyan aynı kromozomu üzerinde, kanadı etkileyen başka bir lokus vardır. Homozigot çekinikler, *byby*, kabarık kanatlara sahipken başat alel *By*, normal tip kanat oluşumuna yol açmaktadır. *P* ve *By* lokusları, aynı kromozom üzerinde birlerine çok yakın konumlanmıştır, yani, lokuslar birbiriyle sıkıca bağlantılıdır. 8*a* ve 8*b* sorularını cevaplarken lokuslar arasında herhangi bir krossing over olayı gerçekleşmediğini varsayın ve $F_1$ kuşağı kendi arasında çaprazlanarak $F_2$ kuşağını meydana getirmiş olduğunu kabul edin.
   *a.* *PPByBy* x *ppbyby* çaprazlamasının verdiği, $F_1$ ve $F_2$ kuşaklarının fenotiplerini ve genotiplerini belirtiniz.
   *b.* *PPbyby* x *ppByBy* çaprazlamasının verdiği, $F_1$ ve $F_2$ kuşaklarının fenotiplerini ve genotiplerini belirtiniz.
   *c.* Eğer krossing over olsaydı, Soru *8b*'deki çaprazlama sonunda $F_2$ kuşağında ilave olarak hangi fenotip(ler) ortaya çıkacaktı?
   *d.* Mayoz geçiren bir çekirdeğin krossing overin olduğu (Soru 8*c*) evreyi çiziniz. Hangi kuşakta (P, $F_1$ ya da $F_2$), bu krossing over meydana gelmiştir?
9. Tavuklarda, gül ibik (*R*) ve bezelye ibik (*A*) oluşumundan sorumlu başat aleller birlikte bulunduğunda (*R-A-*), ceviz ibik meydana gelmektedir. Her iki gen için de homozigot çekinik genotipe sahip tavuklar, balta ibiğe sahip olmaktadır. Gül ibikli bir tavuk ceviz ibikli bir horoz ile çiftleştiriliyor ve aşağıdaki fenotiplerde ve oranlarda yavrular elde ediliyor:
   3/8 ceviz ibik: 3/8 gül ibik: 1/8 bezelye ibik: 1/8 balta ibik
   Ebeveynlerin genotipleri nedir?
10. *Drosophila melanogaster*'de göz rengi oluşumuyla ilgili tek bir lokus için beyaz (*w*), eozin ($w^e$) ve yabanıl tip kırmızı ($w^+$) alelleri çoklu alellerdir. Bu lokus X kromozomu üzerinde yer almaktadır. Eozin göz rengine (açık turuncu) sahip bir dişi, yabanıl tip gözlere sahip bir erkekle çaprazlanıyor. Meydana gelen dişi yavruların hepsinin gözleri kırmızı renklidir; erkek yavruların yarısı, eozin göz rengine ve diğer yarısı da beyaz göz rengine sahiptir.
    *a.* Bu aleller arasında başatlık sıralaması nasıldır?
    *b.* Ebeveynlerin ve yavruların genotipleri nelerdir?

11. İnsanlarda kırmızı-yeşil renk körlüğü, X-bağlı çekinik bir alel (*a*) ile belirlenir. Göz rengi ise otozomal bir genle belirlenmektedir ve kahverengi göz renginden sorumlu alel (*B*) mavi göz renginden sorumlu alel (*b*) üzerine baskındır.
    *a.* Bu genler esas alınacak olursa, heterozigot kahverengi gözlü ve renk körü olan bir erkek hangi gametleri meydana getirebilir?
    *b.* Eğer mavi gözlü ve görmesi normal olan bir anne, kahverengi gözlü ve renk körü bir erkek çocuğuna ve mavi gözlü ve renk körü bir kız çocuğuna sahipse, ebeveynlerin ve çocukların genotipleri nelerdir?
12. Eğer insanda işitme için başat alel *A*'nın bulunması zorunluysa ve farklı bir kromozom üzerinde yer alan başka bir *B* aleli diğer genlerin bulunup bulunmamasına bakmaksızın sağırlığa yol açıyorsa, *aaBb* x *Aabb* evliliğinden doğacak olan çocukların, ne oranda (yüzde olarak) sağır olması beklenir?
13. Leber optik nöropati hastalığına, mitokondriyal DNA üzerinde yer alan bir gendeki mutasyon yol açmaktadır. Bu hastalığa sahip bir adam, hastalığın görülmediği bir bayan ile evlenecek olursa, ilk çocuklarının fenotipi ne olacaktır? Eğer bu bayan hastalıklı fakat kocası sağlam olsaydı, sonuç ne olacaktı?

## EK ARAŞTIRMA

Bazen bilim insanları şanslıdır. Şekil 12.7'de gösterilmiş olan Mendel'in dihibrid çaprazlamasını göz önüne getirin. Bezelyelerdeki haploid kromozom sayısı yedidir; onun için, onların genlerinin pek çoğu bağlantılıdır. Eğer tohum rengi ve tohum biçiminden sorumlu olan genler birbirine on harita birimi uzaklıkta bağlantılı olsalardı, Mendel'in sonuçları nasıl olacaktı? Şimdi, Morgan'ın meyve sineklerini göz önüne getirin (bakınız Şekil 12.21). Vücut renginden ve kanat biçiminden sorumlu olan genlerin birbiriyle bağlantılı olmadıklarını varsayın. Morgan, hangi sonuçları elde etmiş olacaktı?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Mendel'in Monohibrid Deneyleri** Mendel'in bezelye bitkileriyle yaptığı deneyler (Şekil 12.3), genetiğin temellerini atmıştır. Bu gerçek anlamda egzersizde, Mendel'in yayınlanmış makalelerinden elde edilen verileri analiz edeceksiniz ve Mendel'in genlerin özellikleri hakkında kendi sonucuna nasıl vardığını göreceksiniz.

# 13 DNA ve Onun Kalıtımdaki Rolü

## Günümüz için bir yapı

*Jurasik Park,* hem yazınsal ve hem de film canlandırmaları bakımından, dinozorların yaşadığı kurgusal içerikli bir parkı anlatır. Öyküde, bilim insanları, fosil böceklerin sindirim kanalından aldıkları dinozor kanından DNA izole ederler. Bu böcekler, amber (fosilleşmeyi sağlayan ağaç reçinesi) içerisine gömülüp o şekilde kalmalarından önce, güya sürüngenlerin kanını emmişti. Hikayeye göre bu DNA, velociraptorlar ve hiç unutulmayan *Tyrannosaurus rex* gibi uzun süre soyları önce tükenmiş olan canlıların yaşayan bireylerini üretmek üzere kullanılabilirdi.

Merhum Michael Crichton, okumuş olduğu günümüzde yayınlanan bir bilimsel makaleden esinlenmesi kendi romanı için fikir oluşturdu; bu makalede, yazarlar, bir fosil böcek içerisinde sürüngen DNA sekansını tespit ettiklerini iddia etmekteydi. Maalesef, sürdürülen ilave çalışmalar sırasında "korunmuş" olan DNA, günümüzde yaşayan organizmalar tarafından kontamine edildi.

Gerçekte (1) milyonlarca yıllık bir süre içerisinde DNA'nın bozulmamış olarak kalma olasılığı çok düşüktür ve (2) Crichton'nun kitabı, milyonların dikkatini DNA üzerine çekmesindeki büyük başarısına rağmen, DNA yalnız başına yeni bir organizma yaratamaz. Fakat, *Jurasik Park*'tan daha öncesinde bile, DNA ikili sarmalı, tanıdık uzun soluklu bir simgeydi.

İkili sarmal, ilk kez 1953 yılında James Watson ve Francis Crick tarafından *Nature* dergisinde yayınlanan kısa bir makale ile ortaya kondu. Molekülün yapısının resmini, Crick'in hanımı olan Odile çizerek makaleye katkıda bulundu; onun basitliği ve zerafeti, entelekt bilim insanları kadar kamuoyunun da beğenisini kazandı. Watson'un sonradan belirttiği gibi, "böyle güzel bir yapının, zaten mevcut olması gerekirdi".



*Deoksiribonükleik asidin* ikili sarmal yapısı, günümüz bilim dünyasının belki de en yaygın olarak tanınan sembolüdür; ve "DNA", günlük konuşmaların bir kısmı haline gelmiştir. Birileri, müşterilerini "DNA işine" alan bir şirketin reklamlarını görebilir. Bir dijital medya yazılım sistemi, "DNA Sunucusu" olarak isimlendirilir. DNA olarak isimlendirilen bir parfüm, kendisini "yaşamın özü" olarak nitelendirir.

Salvador Dali, 1958 yılında, acayip kreasyonlarında DNA ikili sarmalı kullanan ilk ressam olarak bilinir. Günümüzde, DNA ikili sarmalı temsil eden heykeller boldur; ve o sadece, bizim hayalimizdeki DNA görüntüsü değildir. "Yaşamın kodu" olan DNA nükleotid dizisinin kendisi, gerçek DNA moleküllerini dahil eden sanatın eşsiz eserlerine ilham vermiştir. Nobel ödülü kazanmış bir genetikçi olan Sir John Sulston'un bir portresi, her biri Sulston'un DNA'sının bir parçasını taşıyan küçük bakteri kolonilerinden yapılmıştır. Brezilyalı

**Velociraptor'u Canlandırmak** Bilim insanları ve ressamlar, dinozorların cansız rekonstrüksiyonlarını yaratmak için 100 yıldan daha fazla bir süredir çalışmaktadır. Michael Crichton'un fosillerden elde edilen DNA kullanılarak canlandırmayı hedefleyen kurgusal önermesi üzerine oturan *Jurasik Park* romanı, bu velociraptor gibi yaşayan dinozor üretebilirdi.



**Canlıların Doğası** DNA'nın ikili sarmalı, modern bilimin ve kültürün bir ikonik sembolü olmuştur. Ressamlar ve dizaynırlar, yaygın olarak tanınmış olan bu biçimden birçok yönden yararlanırlar.

ressam Eduardo Kac, İncil'den bir cümleyi Mors koduna ve Mors kodundan da DNA sekansına tercüme etti. Sekans, sentezlendi ve bakterilere verildi. Gözlemciler, daha sonra, DNA'da mutasyon yaratmak için bakterileri ultraviyole ışığı altında tuttu (ve böylece İncil ayeti kodlandı).

Pekçok insan için DNA, genetikle ilgili hızla genişleyen bilgimizin vaatlerini ve tehlikelerini sembolize eder durama gelmiştir. DNA sekansları tek başına yeni bir organizma yaratamamasına karşın, DNA'yı kullanan *biyoteknolojiler*, mevcut organizmaları, özü itibarıyla yeni olan organizmalar değiştirebilmektedir. Bölüm 18'de göreceğimiz gibi, bu simgeleşmiş molekülün böyle kullanılması, potansiyel riskler hakkında hem heyecan ve hem de endişe yaratmıştır.

**BU BÖLÜMDE** DNA'nın genetik madde olarak tanımlanmasına yol açan anahtar deneyleri anlatacağız. Ondan sonra, DNA molekülünün yapısını tanımlayacağız ve bu yapının onun işlevini nasıl belirlediğini açıklayacağız. DNA replikasyonunu, onarımını ve devamlılığını sağlayan süreçleri tanımlayacağız. Son olarak, DNA replikasyonu hakkındaki bilgilerimizden ortaya çıkan önemli bir pratik uygulamayı takdim edeceğiz: polimeraz zincir reaksiyonu.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


13.1 Genin DNA Olduğuna İlişkin Kanıt Nedir?
13.2 DNA'nın Yapısı Nasıldır?
13.3 DNA Nasıl Kopyalanır?
13.4 DNA'daki Hatalar Nasıl Onarılır?
13.5 Polimeraz Zincir Reaksiyonu, DNA'yı Nasıl Çoğaltır?


## 13.1 Genin DNA Olduğuna İlişkin Kanıt Nelerdir?

Genetikçiler, yirminci yüzyılın başlarına kadar, genlerin kromozomlar üzerinde yer aldığı konusunda birleşmişti. Araştırmalar, bu genetik maddeyi içeren kromozomların kimyasal bileşenlerinin tam anlamıyla ne olduğu konusu üzerine odaklanmaya başladı.

Bilim insanları, 1920'li yıllara gelindiğinde, kromozomların DNA ve proteinden yapılmış olduğunu biliyordu. Bu dönemde, Robert Feulgen tarafından yeni bir boya geliştirildi; bu boya, DNA'ya özgül olarak bağlanabiliyor ve hücrede mevcut olan DNA'nın miktarıyla doğrudan orantılı olarak hücre çekirdeklerini kırmızıya boyamaktaydı. Bu teknik, DNA'nın genetik madde olduğuna ilişkin ikinci dereceden kanıt sağladı:

- *DNA, doğru yerdeydi.* DNA'nın çekirdek ve genleri taşıdığı bilinen kromozomların önemli bir bileşeni olduğu doğrulandı.
- *DNA, türler arasında değişiyordu.* Farklı türlerden alınan hücreler boyayla boyanıp onların aldıkları renklerin yoğunluğu ölçüldüğünde her türün, kendine özgü miktarda çekirdek DNA'sına sahip olduğu belirlendi.
- *DNA, doğru miktarlarda mevcuttu.* Vücut hücrelerindeki (üreme için özelleşmemiş olan vücut hücreleri) DNA miktarı, üreme hücrelerindekinin (yumurtalar ve sperm) iki katıydı –bu, sırasıyla diploid ve haploid hücreler için beklenen durumdur.

Fakat ikinci dereceden kanıt, neden ve sonucun bilimsel bir ispatı değildir. Sonuç olarak, hücre çekirdeklerinde proteinler de vardır. DNA'nın genetik madde olduğuna ilişkin ikna edici ispat, birisi bakteriler diğeri virüsler üzerinde yapılan iki deneyden geldi.

### Bakterinin bir tipinden alınan DNA, genetik olarak bir başka tipe dönüştürülür

Biyolojinin tarihi, özgül bir konu üzerinde araştırma yürütülürken –orijinal olarak sorulmuş olan soruya cevap olsun ya da olmasın- görünüşte tamamıyla alakasız olan bir başka alana zengin katkı yapan olaylar ile doludur. Şans eseri böyle bir olay, bir İngiliz hekim olan Frederick Griffith'in çalışmasında görüldü.

Griffith, 1920'li yıllarda, *Streptococcus pneumoniae* bakterisi ya da pnömokok üzerinde çalışıyordu; bu bakteri, insanlarda zatürreeye neden olan etkenlerden bir tanesidir. O, bu tahrip edici hastalığa karşı aşı geliştirmeye çalışıyordu (antibiyotikler henüz keşfedilmemişti). Griffith, pnömokokun iki suşuyla çalışıyordu:

- *S* suşunda yer alan hücreler, düz görünen (*S*) koloniler üretiyordu. Bir polisakkarit kapsül tarafından kaplanmış

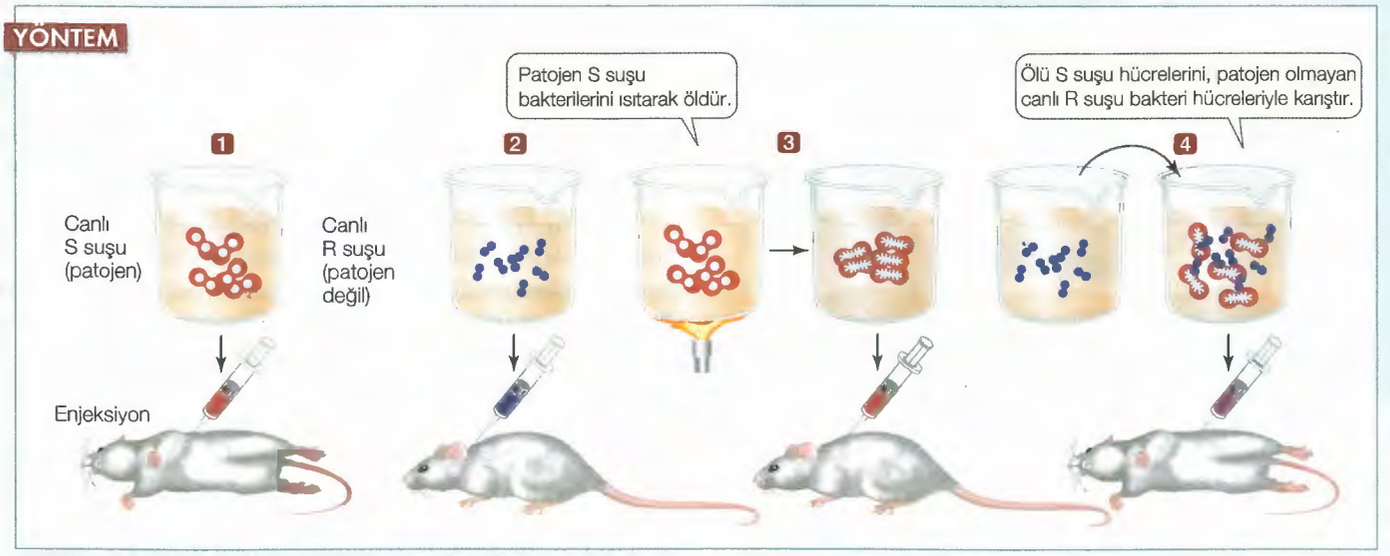
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 13.1 Genetik Transformasyon

Griffith'in deneyleri, pnömokokun patojen S suşunda bulunan bazı şeylerin, patojen olmayan R suşu bakterilerini öldürücü forma dönüştürebildiğini ve bunu S suşu bakterileri, yüksek sıcaklıkta öldürülmüş olduklarında bile gerçekleştirebildiklerini ispatladı.

**HİPOTEZ** **Ölü bakteri hücrelerindeki materyal, canlı bakteri hücrelerini genetik olarak değişime uğratabilir.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR**

| 1 Fare ölür | 2 Fare sağlıklı | 3 Fare sağlıklı | 4 Fare ölür |
|---|---|---|---|
| Canlı S suşu hücreleri, kalpte bulundu | Kalpte bakteri hücresi bulunmadı | Kalpte bakteri hücresi bulunmadı | Canlı S suşu hücreleri, kalpte bulundu |

**SONUÇ** **Bir hücreden elde edilen bir kimyasal madde, başka bir hücreyi genetik olarak değişikliğe uğratabilme yeteneğine sahiptir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Isıtılarak öldürülmüş R suşu bakterilerinin, canlı S suşu bakterilerini değişikliğe uğratabildiğini nasıl gösterirdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

olan bu hücreler, konağın bağışık sistemi saldırısına karşı korunmuştu. S hücreleri, farelere enjekte edildiğinde, bu hücreler çoğaldı ve zatürreeye yol açtı (suş, *patojendi*).

- R suşunda yer alan hücreler, pürüzlü görünen (R) koloniler üretiyordu. Bunlar koruyucu kapsülden yoksundu ve patojen değildiler.

Griffith, bazı fareleri ısıtılarak öldürülmüş olan S-tipi pnömokok hücreleriyle aşıladı. Isıtılarak öldürülmüş olan bu bakteriler, enfeksiyon meydana getirmedi. Ancak, Griffith, canlı R bakterileri ve ısıtılarak öldürülmüş S bakterilerinden oluşan karışımla diğer fareleri aşıladığında, fareler zatürreeden öldü; bu durum onu şaşırttı (**Şekil 13.1**). O, bu farelerin kalplerinden aldığı kanı incelediğinde, tamamıyla canlı bakterilerle dolu olduğunu buldu –bu bakterilerin çoğu, patojen olan S suşunun özelliklerine sahipti! Griffith, ölmüş S-tipi pnömokok hücrelerinin varlığında, canlı R-tipi hücrelerinin bazılarının patojen S hücrelerine dönüşmüş olduğu sonucuna vardı. Gerçi, bu S-tipi hücrelerin daha fazla miktarda S tipi hücre üretmiş olması, R tipinden S tipine bir genetik değişikliğinin olduğunu göstermekteydi.

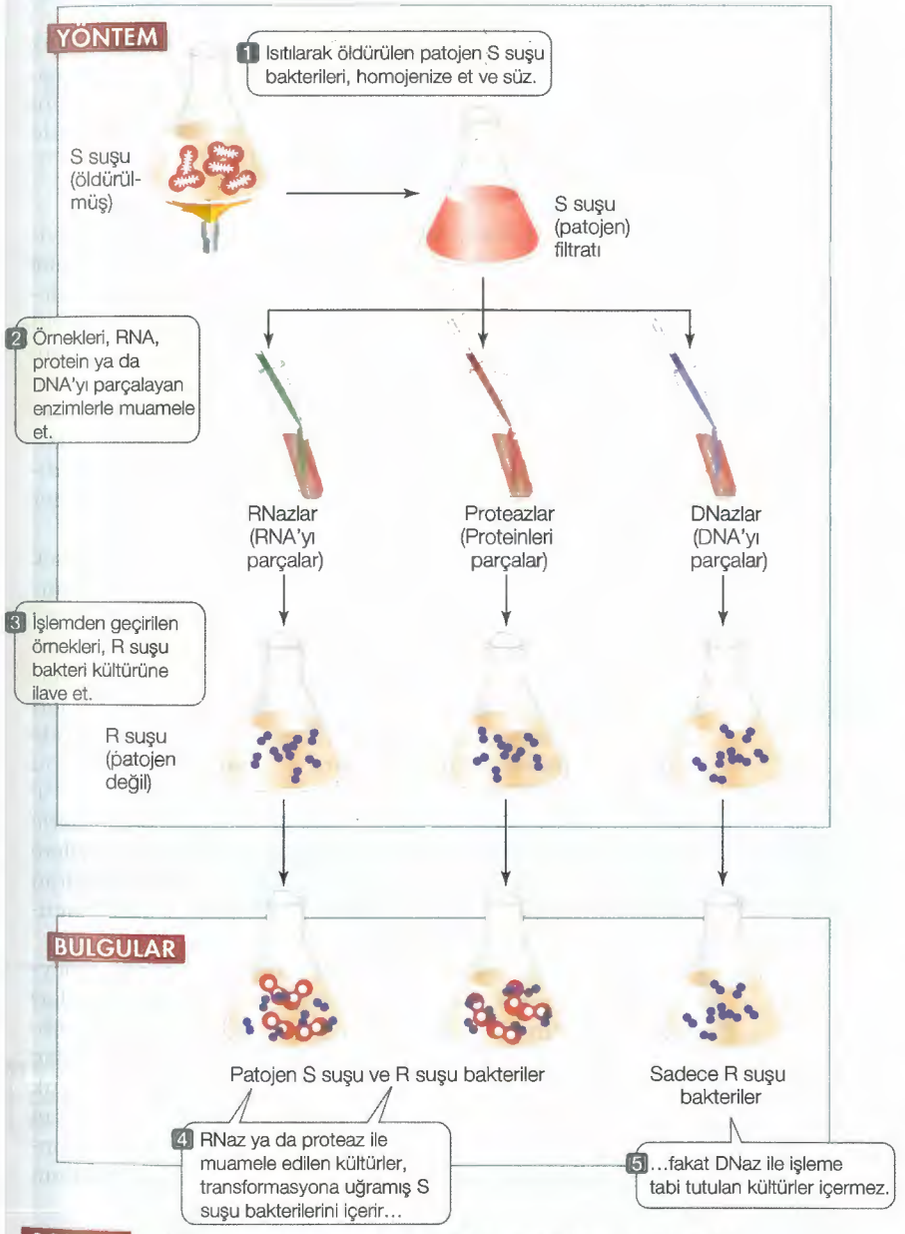
Bakterilerin bu dönüşümü, farenin vücudu içerisinde ortaya çıkmış olan bazı şeylere mi bağlıydı? Hayır. Canlı R bakterileri ve ısıtılarak öldürülmüş S bakterileri, birlikte test tüpü içerisine konduğunda, aynı dönüşümün olduğu görüldü. Yıllar sonra, başka bir bilim insanı grubu, ısıtılarak öldürülmüş S hücrelerinden elde edilen hücresiz bir özütün de, R hücrelerini değişime uğrattığını keşfetti. (Hücreden yoksun olan özüt, parçalanmış hücrelerin tüm içeriğini içermekte, fakat sağlam hücre içermemektedir). Bu sonuç, ölmüş S pnömokok hücrelerinden gelen bazı maddelerin –o zaman, kimyasal **transformasyon prensibi** diye isimlendirilmişti- etkilenmiş R hücrelerinde kalıtılabilir değişikliğe yol açabildiğini gösterdi. Bu, sıra dışı bir keşifti: bir kimyasal madde ile muamele, kalıtsal özelliği olan kalıcı bir değişikliğe yol açabildi. Şimdi geriye, bu maddenin kimyasal yapısını tanımlamak kaldı.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 13.2 DNA Sayesinde Genetik Transformasyon

Avery, MacLeod ve McCarty tarafından gerçekleştirilen bir deney, pnömokokun patojen S suşundan elde edilen DNA'nın Griffith'in deneylerindeki transformasyon olayından sorumlu olduğunu gösterdi.

**HİPOTEZ** **Pnömokoktan gelen ve transformasyona yol açan maddenin kimyasal doğası, DNA'dır.**




**SONUÇ** **DNaz, transformasyona neden olan maddeyi yıktığından, transformasyona yol açan madde DNA'dır.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

### Transformasyonun kaynağı DNA'dır

Transformasyon kaynağını tanımlamak, biyolojinin tarihinde ciddi bir adımdı. Transformasyonun kaynağı üzerindeki çalışmalar, şimdi Rockefeller Üniversitesinde olan Oswald Avery ve çalışma arkadaşları tarafından tamamlandı.

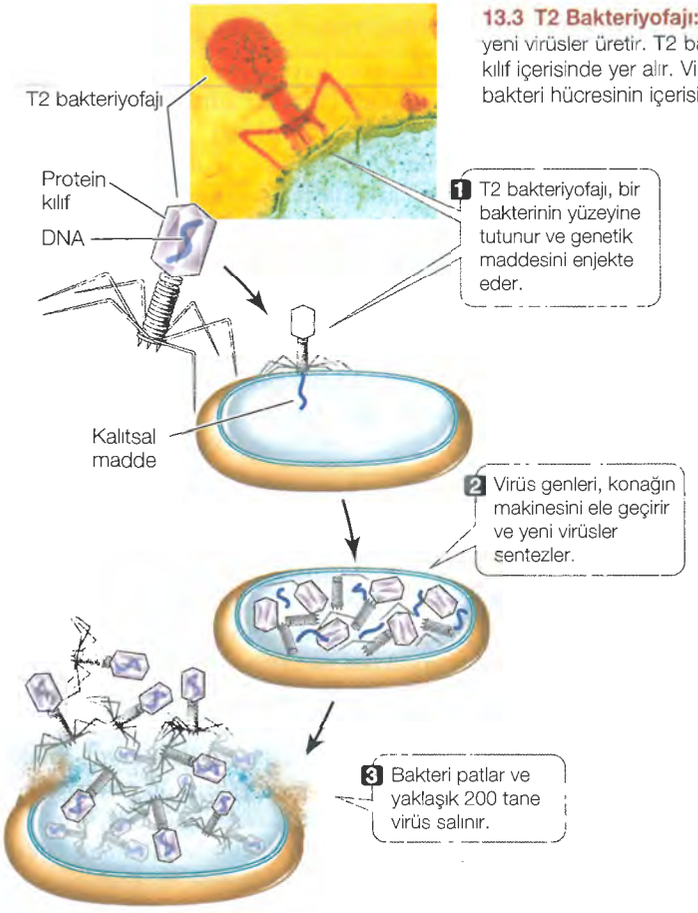
Onlar, pnömokoklarda transformasyona yol açan kaynağı içerdiği bilinen örneklerde bulunan farklı tipteki molekülleri –proteinler, nükleik asitler, karbonhidratlar ve lipitler- çeşitli şekillerde parçalayarak işlemden geçirilmiş örneklerin, transformasyon aktivitesini koruyup korumadıklarını baktılar. Cevap her zaman aynıydı: Eğer örnekteki DNA parçalanmışsa, transformasyon aktivitesi kayboluyordu; fakat proteinler, karbonhidratlar ya da lipitler parçalandığında aktivite kaybı yoktu (**Şekil 13.2**). Avery ve onun çalışma arkadaşları olan Colin MacLeod ve Maclyn McCarty, son bir adım olarak, pnömokok-transformasyon kaynağını içeren bir örnekten, nerdeyse saf DNA izole etti ve bunun bakteriyel transformasyona yol açtığını gösterdi. Biz, şimdi, bakterilerin "düz" görünmesini sağlayan polisakkarit kapsülün sentezini katalizleyen enzimden sorumlu genin, transformasyon sırasında aktarıldığını biliyoruz.

*Pneumococcus* gibi bakterilerin sadece belirli türlerinde görülmesine karşın, doğada genetik transformasyon meydana gelir. Bu olay, örneğin *E. coli* bakterisinde, ortaya çıkmaz. Hücreler, ölü ya da parçalanmış hücrelerden salınan DNA parçalarını toplayabilirler. Genomun sadece küçük bir kısmı, transformasyon geçirmiş hücreler tarafından alınır. Yeni DNA, hücreye girdiğinde, transformasyon olayı rekombinasyon olayının meydana gelmesine çok benzerlik gösterir (bakınız Şekil 12.26); ve yeni gen, konağın kromozomunun yapısına katılabilir.

Avery grubunun çalışması, DNA'nın bakteri hücrelerindeki genetik madde olduğunu kanıtlayan önemli bir olaydı. Bununla birlikte, 1944 yılında ilk kez yayınlandığında, iki nedenden dolayı az etkisi oldu. Birincisi, çoğu bilim insanı, özellikle proteinlerin daha büyük kimyasal karmaşıklığı nedeniyle, DNA'nın kimyasal olarak genetik madde olmaya yetecek kadar kompleks olduğuna inanmadı. İkincisi, ve belki de daha önemli olanı, bakteri genetiği yeni bir çalışma alanıydı –henüz bakterilerin genlere sahip oldukları bile açık değildi.

### Virüs replikasyon deneyleri, DNA'nın kalıtsal madde olduğunu doğruladı

Araştırmacılar, bir süre sonra, genleri ve mutasyonları tanımladığında, bakteriler ve diğer basit organizmalar hakkındaki sorular çözül-




**13.3 T2 Bakteriyofajı: Çoğalma Döngüsü** T2 bakteriyofajı, *E. coli* parazitidir; bakteriye bağlı olarak yeni virüsler üretir. T2 bakteriyofajının dış yapıları, tamamıyla proteinden oluşmuştur ve DNA, bir protein kılıf içerisinde yer alır. Virüs, *E. coli* hücresini enfekte ettiği zaman, onun kalıtsal maddesi, konak olan bakteri hücresinin içerisine enjekte edilir.

dü. Bakteriler ve virüsler, sanki meyve sineklerinde ve bezelye bitkilerindekilere benzer genetik süreçler geçirmekteydi. Bu nispeten basit olan organizmalar ile yapılan deneyler, genetik maddenin özelliğini keşfetmek için tasarlandı.

Carnegie Genetik Laboratuarında çalışan Alfred Hershey ve Martha Chase, 1952 yılında, bir makale yayınladı; bu makale, Avery'nin 1944 yılındaki makalesinden çok daha büyük etkiye sahip oldu. DNA'nın mı yoksa proteinin mi kalıtsal madde olduğunu belirlemeye çalışan Hershey-Chase deneyi, bakterileri enfekte eden bir virüs ile gerçekleştirildi. T2 bakteriyofajı adı verilen bu virüs, bir protein kılıf içerisinde paketlenmiş durumda yer alan DNA'dan başka bir şey değildi (**Şekil 13.3**). Böylece virüsün iki maddeden yapılmış olması, o zaman, kalıtsal madde için olası adayların belirlenmesine yol açtı.

T2 bakteriyofajı, bir bakteriye saldırdığı zaman, virüs bakteri hücresinin içerisine kısmen (tamamen değil) girer. Yaklaşık 20 dakika sonra, hücre patlar ve dışarıya enfeksiyon yapan virüs partikülleriyle nerdeyse özdeş olan düzinelerce partikül salar. Açıkçası, virüs bir şekilde bakterinin içerisinde kendisini çoğaltabiliyordu. Hershey ve Chase, bazı virüs elemanlarının hücreye girişinin konak bakteri hücresinin genetik programını etkilediği ve onu bir bakteriyofaj fabrikasına dönüştürdüğü sonucuna vardı. Onlar, bakteri hücresine giren şeyin virüsün hangi kısmı olduğunu –protein ya da DNA- belirlemeye koyuldular. Hershey ve Chase, virüsün iki bileşenini, çoğalma döngüsü boyunca izlemek için özgül izotoplarla işaretledi:

- *Proteinler bir miktar kükürt içerir* (sistein ve methionin amino asitlerinde kükürt vardır). Kükürt, DNA'da bulunmaz ve $^{35}S$ radyoaktif izotopuna sahiptir. Hershey ve Chase, T2 bakteriyofajını $^{35}S$ izotopunun bulunduğu bakteri kültüründe yetiştirerek meydana gelen virüslerin proteinlerinin, ortamda bulunan radyoizotopla işaretlenmesini sağladı.
- *DNA fosfor içerir* (deoksiriboz-fosfat omurgasında –bakınız Şekil 4.2). Fosfor, çoğu proteinde bulunmaz ve $^{32}P$ radyoaktif izotopuna sahiptir. Araştırmacılar, T2 bakteriyofajını $^{32}P$ izotopunun bulunduğu başka bir bakteri kültüründe yetiştirerek meydana gelen virüslerin DNA'larının, $^{32}P$ izotopuyla işaretlenmesini sağladı.

Hershey ve Chase, radyoaktif olarak işaretlenmiş bu virüsleri kullanarak, açıklayıcı deneylerini gerçekleştirdi (**Şekil 13.4**). Onlar, bir deneyde, $^{32}P$-işaretli bakteriyofajın bakterileri enfekte etmesine izin verdi; diğer deneyde ise, $^{35}S$-işaretli bakteriyofajın bakterileri enfekte etmesine izin verdi. Onlar, birkaç dakika sonra, enfekte edilmiş her bir bakteri karışımını bir mutfak blenderinde kuvvetlice çalkalayarak bakterilerin içerisine girmemiş olan virüs kısımlarını bakterileri patlatmaksızın bakterilerin yüzeyinden soyulup atılması sağladılar. Daha sonra, santrifüj yaparak bakterileri arta kalan diğer maddelerden ayırdılar.

Santrifüj işleminde çözelti ya da süspansiyonun yüksek hızda döndürülmesi, çözünenlerin ve/ya da partiküllerin birbirinden ayrılarak kendi yoğunluklarına göre bir gradiyent oluşturmalarına neden olur. Virüslerin daha hafif olan kalıntıları (bu kısımlar, bakterilerin içerisine girmemiştir), "süpernatant" sıvısı içerisinde hapsedilirken daha ağır olan bakteri hücreleri, santrifüj tüpünün dibindeki "çökelti" içerisinde bir araya toplanır. Bilim insanları, $^{35}S$ izotopunun çoğunu (ve böylece virüs proteinini) süpernatant sıvısı içerirken $^{32}P$ izotopunun çoğunun (böylece virüs DNA'sının) bakterilerle birlikte kaldığını saptadı. Bu sonuçlar, DNA'nın bakterilere aktarılmış olduğunu ve aktarılan DNA'nın bakteri hücresinin genetik programını yönlendirmekten sorumlu bileşik olduğunu göstermektedir.

Hershey ve Chase, benzer fakat daha uzun süreli deneyler gerçekleştirerek virüslerin ürettikleri kuşakların (döller) gelişmesine izin verdi. Meydana gelen virüsler, ne $^{35}S$ izotopu ve ne de atasal virüs proteini içermiyordu. Ancak onlar, orijinal $^{32}P$ izotopunun üçte birine sahiptiler –böylece, büyük ihtimalle orijinal DNA'nın da üçte birine sahiptiler. DNA'nın virüslerde kuşaktan kuşağa taşınması fakat proteinlerin taşınmaması nedeniyle, mantıklı sonuç, kalıtsal bilgiyi DNA'nın içeriyor olmasıydı.

### Ökaryotik hücreler de DNA tarafından genetik olarak değiştirilebilir

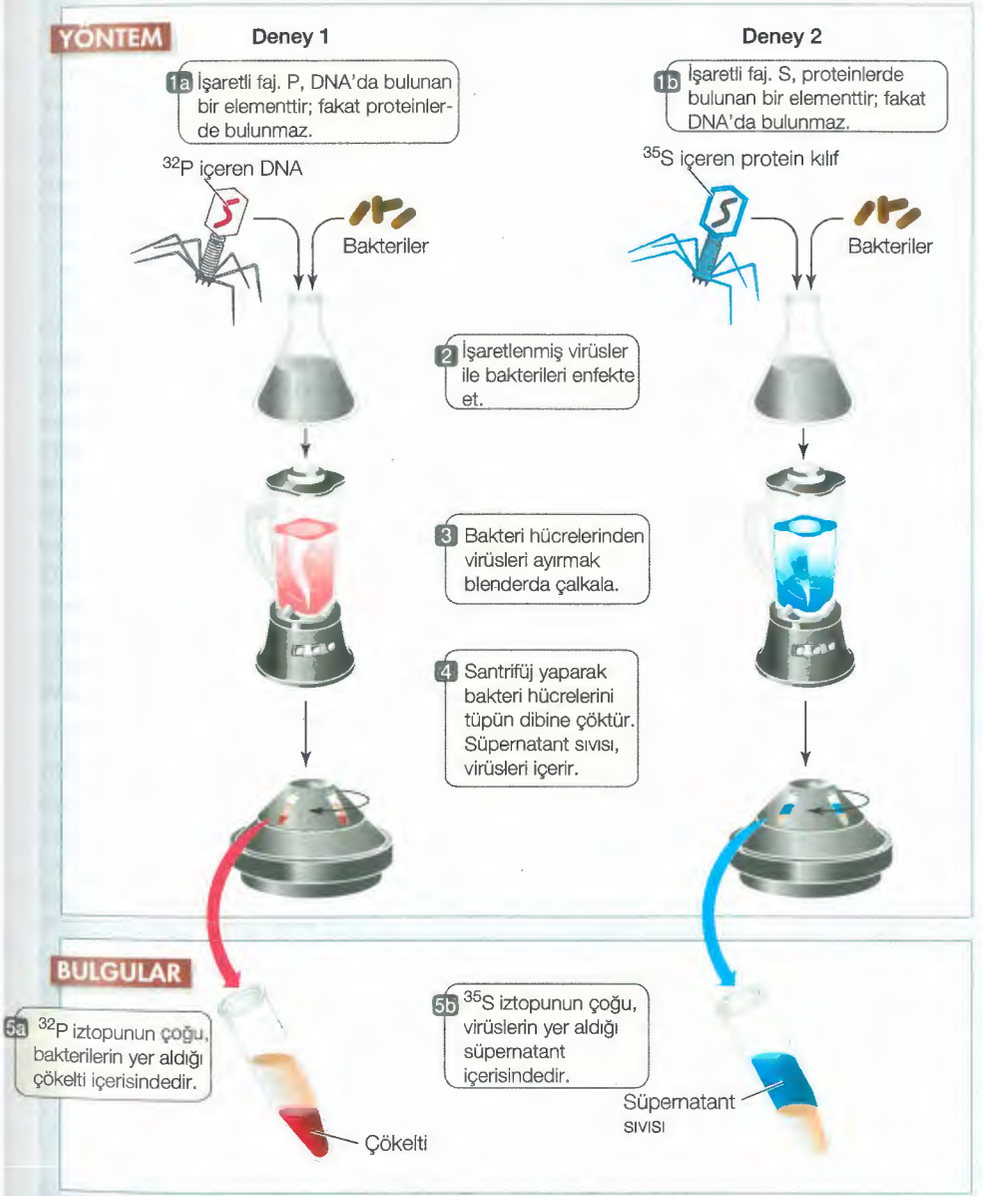
Bakterilerde ve virüslerdeki kalıtsal maddenin DNA olduğuna ilişkin kanıtların yayınlanmasıyla birlikte, daha kompleks ökaryotlardaki kalıtsal maddenin de DNA olup olmadığına ilişkin sorular yükseldi. Kuşkulu bazı deneysel sonuçlar, kaydedildi. Örneğin, bir beyaz ördeğe, bir kahverengi ördekten elde edilen

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 13.4 Hershey-Chase Deneyi

Bakteri hücreleri, radyoaktif işaretli T2 bakteriyofajı ile enfekte edildiklerinde, bakterilerde sadece işaretli DNA bulundu. Bakterileri çökeltmek üzere santrifüj işlemi uygulandıktan sonra, işaretli proteinler süpernatant içerisinde kaldı. Bu, kalıtsal maddenin protein değil DNA olduğunu gösterdi.

**HİPOTEZ** **Bir bakteriyofajın her iki bileşeni de –DNA ya da protein- bakteri hücresine girerek yeni virüslerin oluşmasını yöneten kalıtsal madde olabilir.**




**SONUÇ** **Protein değil DNA, bakteri hücrelerine girer ve yeni virüslerin oluşmasını yönetir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

DNA enjekte edildi ve alıcı ördeğin renginin kahverengiye dönüştüğü kaydedildi. Bir başka örnekte, basit bir iş öğretilmiş olan solucanlardan elde edilen DNA, yassısolucanlara yedirilmiş ve bu solucanların olayı hemen öğrendikleri rapor edilmiştir. Ancak, bu sonuçları hiç kimse tekrarlayarak elde edememiştir. Bu bölüm, deneysel biyolojinin merkezi bir yönünü vurgular: yayınlanmış olan araştırma sonuçlarının değerli olduğunun kabul edilebilmesi için, tekrarlanan çalışmalarda aynı sonuçların elde edilebilmesi gerekir.

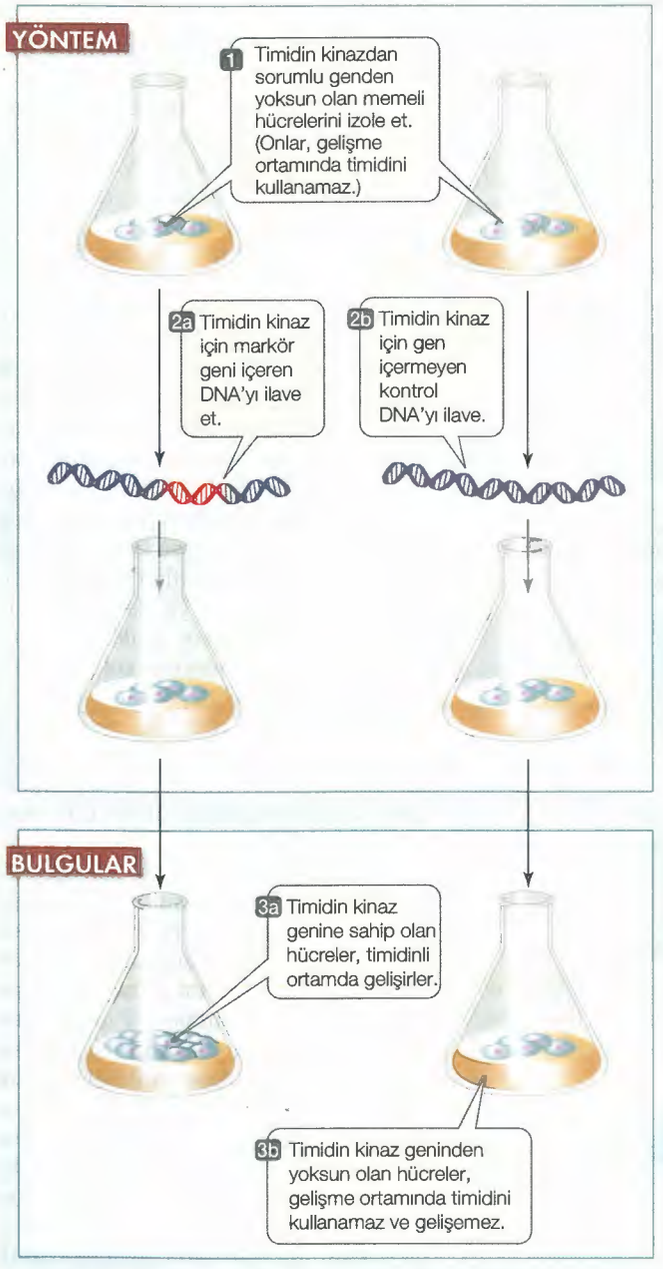
Vücudun tüm hücreleri içerisine almak şöyle dursun, bir hayvan tarafından yendikten sonra DNA gibi büyük bir molekülün, sindirim sisteminde nükleotidlere yıkılmadan kalmasını sağlamak mümkün değildir. Bununla birlikte, ökaryotik hücrelerin DNA tarafından genetik olarak değişime uğratılması (**transfeksiyon** adı verilir), gösterilebilir. Bu olayda anahtar, bir **genetik markör** kullanmaktır; genetik markör, alıcı hücrede bulunduğunda gözlemlenebilir bir fenotipi sunan gendir. Pnömokok ile yapılan deneylerdeki bu fenotipler, polisakkaritten yapılmış olan düz yüzeye sahip kapsül ve virülanstı. Araştırmacılar, ökaryotlarda, ekseriyetle beslenmeyle ilgili ya da antibiyotik direnciyle ilgili markör genleri kullanırlar; bu genler, transformasyon geçirmiş alıcı hücrelerin belirli kültür ortamında gelişimine izin verirken geçirmemiş olanlara izin vermezler. Örneğin, timidin kinaz, DNA sentezinde kullanılan dört deoksiribonükleozitten biri olan deoksitimidin trifosfatın (dTTP) sentezinde timidini kullanmak için gerekli bir enzimdir. Timidin kinazdan sorumlu genden yoksun olan memeli hücreleri, dTTP sentezi için yegane kaynak olarak timidin içeren ortamda gelişemez. Timidin kinazı şifreleyen markör geni içeren DNA, bu genden yoksun olan memeli hücre kültürüne ilave edildiği zaman, bazı hücreler, timidinli ortamda gelişecektir; bu olay, hücrelerin genle transfekte edilmiş olduğunu göstermektedir (**Şekil 13.5**). Bu yolla transfeksiyon geçirmiş olan bir hücre, yumurta hücresi de olabilir. Bu durumda, genetik olarak tamamıyla transformasyon geçirmiş yeni bir organizma meydana gelebilir; böyle bir organizma, *transgenik* olarak nitelendirilir. Ökaryotlardaki transformasyon, DNA'nın kalıtsal madde olduğunun kanıtıyla ilgili son satırdır.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 13.5 Ökaryotik Hücrelerde Transfeksiyon

Markör genin kullanılması, memeli hücrelerinin DNA tarafından genetik olarak değişikliğe uğratılabileceğini göstermektedir. Markör gen, ekseriyetle, büyük bir molekül tarafından (bir virüs ya da küçük bir kromozom) taşınır.

**HİPOTEZ** DNA, ökaryotik hücreleri değiştirebilir.




**SONUÇ** Hücreler, DNA tarafından değişikliğe uğratılır.

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

## 13.1 ÖZET

**Bakteriler ve virüsler üzerinde gerçekleştirilen deneyler, DNA'nın kalıtsal madde olduğunu gösterdi.**

- Griffith'in 1920'li yıllarda deneylerini gerçekleştirdiği dönemde, hangi tesadüfi kanıtlar bilim insanlarına DNA'nın kalıtsal madde olabileceği yönünde fikir vermiştir? **Bakınız s. 267**
- Avery, MacLeod ve McCarty'nin deneyleri, niçin DNA'nın kalıtsal madde olduğunun kesin kanıtıydı? **Bakınız s. 269 ve Şekil 13.2**
- T2 bakteriyofajının hangi özelliği, DNA'nın kalıtsal madde olduğunun kanıtlanmasında Hershey-Chase deneylerinin anahtarıydı? **Bakınız s. 270 ve Şekil 13.4**

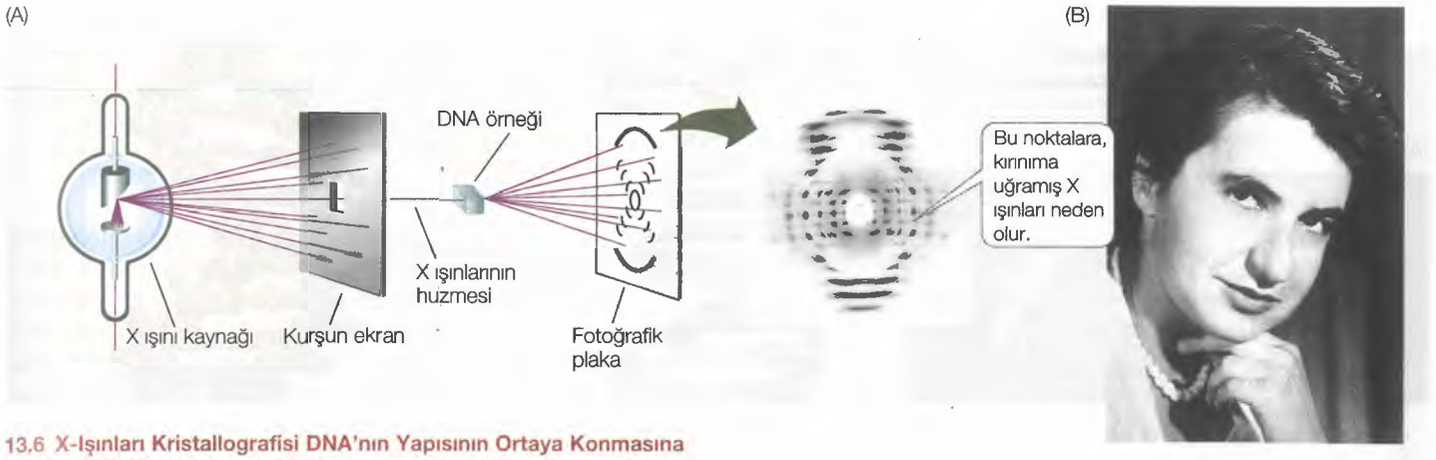
Bilim insanları, DNA'nın kalıtsal madde olduğuna ikna olur olmaz, onun tamtamına üç boyutlu kimyasal yapısının nasıl olduğunu öğrenmek için çaba göstermeye başladı. DNA'nın kimyasal yapısının, nükleotid monomerlerden yapılmış bir polimer olduğu birkaç on yıldan beri bilinmekteydi. DNA'nın yapısını belirlemede, bilim insanları, iki sorunun cevabını bulmayı ümit etmekteydi: (1) hücre bölünmeleri arasında DNA nasıl kopyalanıyordu ve (2) DNA, özgül proteinlerin sentezini nasıl yönetiyordu? Onlar sonunda, her iki soruyu da cevaplayabildi.

## 13.2 DNA'nın Yapısı Nasıldır?

DNA'nın yapısı, teorik bir çerçeve içerisinde birlikte göz önünde bulundurulan sadece birçok çeşit deneysel kanıtın ardından çözüldü. En ciddi kanıt, X-ışınları kristallografisi kullanılarak elde edilendi. Bazı kimyasal maddeler, izole edilip saflaştırıldıklarında, kristaller oluşturabilirler. Kristalleşmiş maddedeki atomların pozisyonları, bu maddeden geçen X ışınlarının ortaya çıkardığı kırınım deseninden anlaşılabilir (**Şekil 13.6A**). DNA'nın yapısı, bir İngiliz kimyacı olan Rosalind Franklin (**Şekil 13.6B**) tarafından 1950'li yılların başlarında hazırlanmış olan kristallografi olmadan tanımlanamayacaktı. Franklin'in çalışması ise, İngiliz biyofizikçi Maurice Wilkins'in başarısına bağlıydı; Wilkins, çok düzgün yönlendirilmiş DNA lifleri içeren örnekler hazırlıyordu. Bu DNA örnekleri, kırınım bakımından daha öncekilere göre biraz daha iyiydi ve Franklin'in onlardan hazırlamış olduğu kristallografların, DNA'nın spiral ya da sarmal bir molekül olduğu fikrini akla getirdi.

### DNA'nın kimyasal bileşimi bilinir

DNA'nın kimyasal bileşimi, aynı zamanda, onun yapısı hakkında önemli ipuçları sağladı. Biyokimyacılar, DNA'nın bir nükleotid polimeri olduğunu bilmekteydi. Her nükleotid, bir deoksiriboz şeker molekülü, bir fosfat grubu ve azot içeren bir bazdan meydana gelir (bakınız Şekil 4.1 ve 4.2). DNA'nın dört nükleotidi arasındaki yegane farklılık, onların azotlu bazlarıdır: **adenin** (**A**) ve **guanin** (**G**) pürin bazlarıdır, **sitozin** (**C**) ve **timin** (**T**) ise pirimidin bazlarıdır.



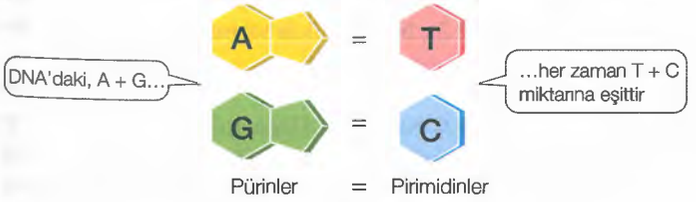

**13.6 X-Işınları Kristallografisi DNA'nın Yapısının Ortaya Konmasına Yardım Etti** (A) Kristalleşmiş bir kimyasal maddedeki atomların pozisyonları, ondan geçen X ışınlarının kırınım şeklinden anlaşılabilir. DNA'nın verdiği desen, hem çok düzenli ve hem de tekrarlıydı. (B) Rosalind Franklin'in kristallografisi, bilim insanlarının DNA molekülünün sarmal yapısını göz önünde canlandırmalarına yardım etmiştir.

Kolombiya Üniversitesinden Erwin Chargaff, 1950 yılında, büyük öneme sahip bazı gözlemler kaydetti. Chargaff ve onun çalışma arkadaşları, birçok farklı türden –ve tek bir organizma içerisindeki farklı kaynaklardan- elde ettiği DNA'nın belirli düzenlilikler sergilediğini saptadı. Hemen hemen DNA'ların hepsinde, aşağıdaki kural geçerliydi: adenin miktarı, timin miktarına (A=T) ve guanin miktarı sitozin miktarına eşitti (G=C) (**Şekil 13.7**). Sonuç olarak, pürinlerin toplam bolluğu (A+G), pirimidinlerin toplam bolluğuna (T+C) eşittir. DNA'nın yapısı, şimdi Chargaff kuralı olarak bilinen bu gözlemler olmaksızın çözülemezdi, yine de onun önemi, en az üç yıl gözden kaçtı.

### Watson ve Crick ikili sarmalı tanımladı

DNA'nın yapısına ilişkin çözüm, sonunda, model oluşturularak başarıldı. Bu işlem sırasında, bilinen molekülerin oransal boyutları ve bilinen bağ açıları kullanılarak olası moleküler yapıların üç boyutlu temsilcilerinin bir araya getirilmesiyle bir model oluşturuldu. Bu teknik, orijinal olarak, Amerikalı biyokimyacı Linus Pauling tarafından moleküler yapı çalışmalarına uygulandı. Her ikisi de Cambridge Üniversitesinin Cavendish Laboratuarında çalışan İngiliz fizikçi Francis Crick ve Amerikalı genetikçi James D. Watson, DNA'nın yapısını çözmek için model oluşturma tekniğini kullandı.

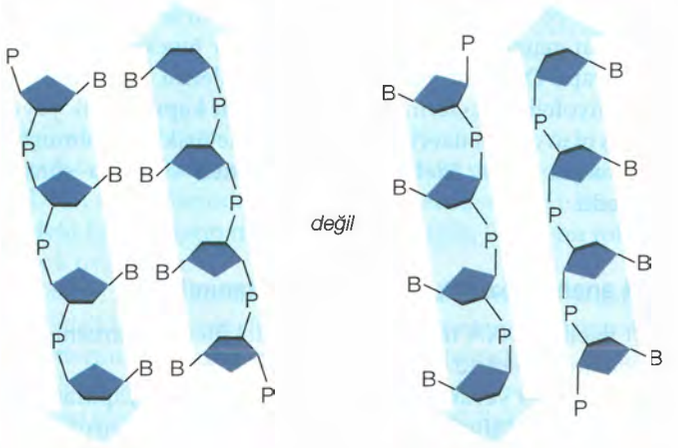
Watson ve Crick, o zamana kadar DNA yapısı hakkında öğrenilmiş olan tüm bilgileri tek bir tutarlı modelde birleştirmeye kalkıştılar. Rosalind Franklin'in kristallografi sonuçları (bakınız Şekil 13.6), Watson ve Crick'i DNA molekülünün **sarmal** (silindirik spiral) yapıda olması gerektiğine inandırdı. Yoğunluk ölçümleri ve daha önceki model oluşturma sonuçları, molekülde iki polinükleotid zincirinin mevcut olduğunu akla getirdi. Model oluşturma çalışmaları, aynı zamanda, iplikleri birbirine zıt yönlerde uzandığını, yani onların **antiparalel** olduklarını gösterdi; eğer onlar birbirine paralel olsaydı, bu iki zincir bu modelde birbirine uygun olamayacaktı.



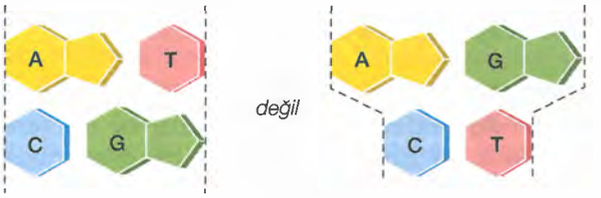

**13.7 Chargaff Kuralı** DNA'da, toplam pürin miktarı, toplam pirimidin miktarına eşittir.

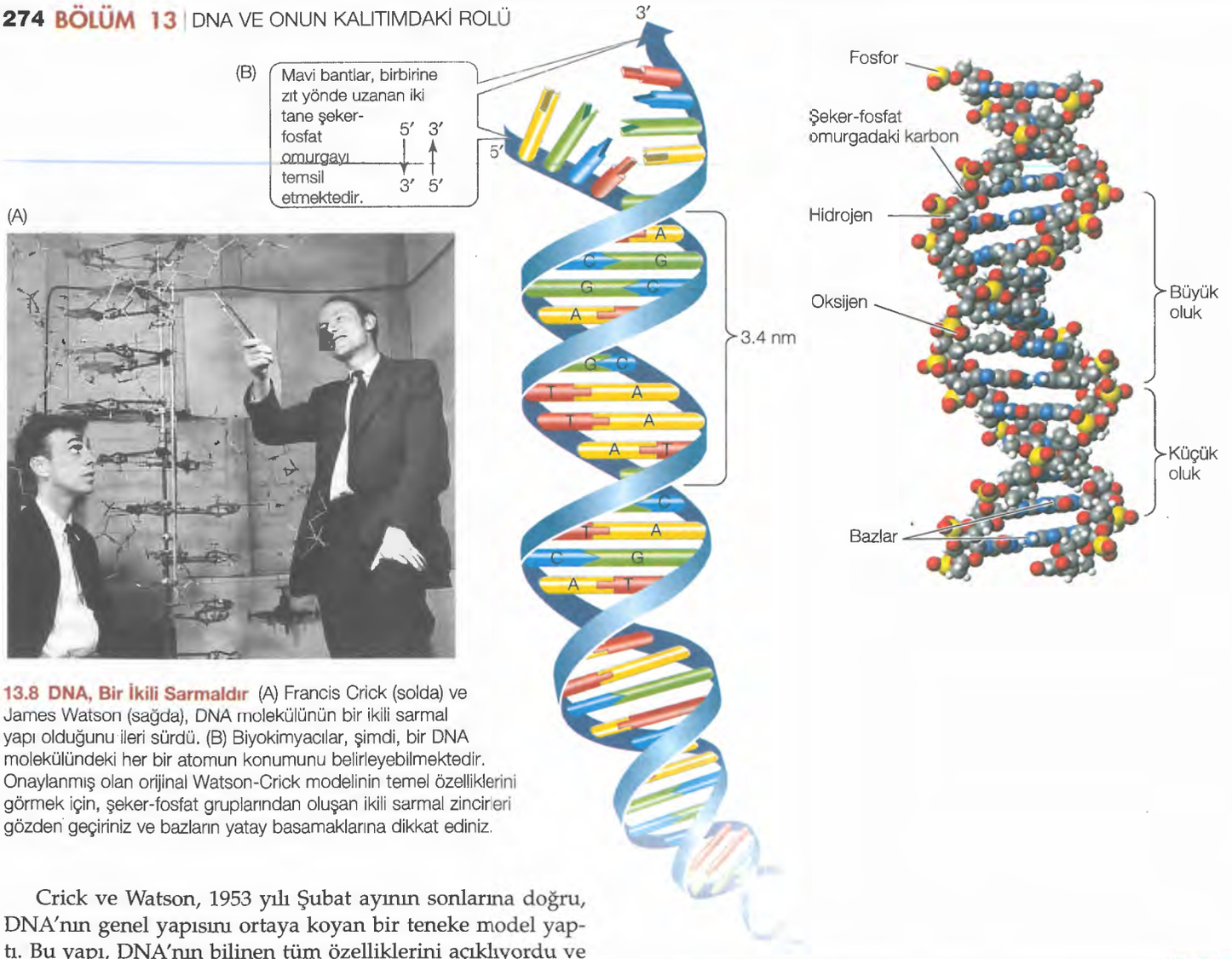
Nükleotidler, bu zincirlerde nasıl yönelmişlerdir? Watson ve Crick, şunu önerdi:

- Nükleotid bazları, iki iplikçiğin iç taraflarında yer alırken şeker-fosfat bağları dış tarafta yer almaktadır:




- Chargaff kuralını (pürinler = pirimidinler) karşılamak için, bir zincir üzerindeki bir pürin, daima, karşı zincir üzerindeki bir pirimidin ile çift oluşturur. Bu **baz çiftleri** (A-T ve G-C), çifte sarmal boyunca, x-ışınları kırınımı tarafından gösterilen aynı tek düze genişliğe sahiptir.






**13.8 DNA, Bir İkili Sarmaldır** (A) Francis Crick (solda) ve James Watson (sağda), DNA molekülünün bir ikili sarmal yapı olduğunu ileri sürdü. (B) Biyokimyacılar, şimdi, bir DNA molekülündeki her bir atomun konumunu belirleyebilmektedir. Onaylanmış olan orijinal Watson-Crick modelinin temel özelliklerini görmek için, şeker-fosfat gruplarından oluşan ikili sarmal zincirleri gözden geçiriniz ve bazların yatay basamaklarına dikkat ediniz.

Crick ve Watson, 1953 yılı Şubat ayının sonlarına doğru, DNA'nın genel yapısını ortaya koyan bir teneke model yaptı. Bu yapı, DNA'nın bilinen tüm özelliklerini açıklıyordu ve onun biyolojik işlevlerini anlamak için bir kapı açtı. İlk yayınlanmış olan o yapı üzerinde çok küçük değişiklikler olmuştur; fakat onun genel özellikleri, değişmeden varlığını sürdürmektedir.

## Dört anahtar özellik, DNA yapısını tanımlar

Dört özellik, DNA molekülünün moleküler mimarisini özetler (bakınız **Şekil 13.8B**):

- O, çapı her yerde aynı olan *çifte-iplikli sarmal* yapıdadır.
- O, *sağa dönüşlüdür.* (Sağ elinizi başparmak yukarıyı gösterir vaziyette tutunuz. O, yukarıya doğru sarıldığında sarmalın kıvrımının parmaklarınızın yönünü izlediğini göz önüne getiriniz ve fikir sahibi olunuz.)
- O, *antiparaleldir* (iki zincir birbirine zıt yönlerde uzanır).
- Azotlu bazların dış kenarları, büyük ve küçük oluklara *bakar*. İki zincirin omurgaları, ikili sarmalın bir tarafında (küçük oluk) diğer tarafındakinden (büyük oluk) daha çok yakınlaştığı için bu oluklar mevcuttur.

**SARMAL** Polinükleotid zincirlerin şeker-fosfat "omurgaları", sarmalın dış tarafını sarar; azotlu bazlar ise merkeze doğru konumlanır. İki zincir, özgül olarak çift oluşturmuş bazlar arasındaki hidrojen bağları sayesinde bir arada tutulur (**Şekil 13.9**). Chargaff kuralı ile uyumlu olarak:

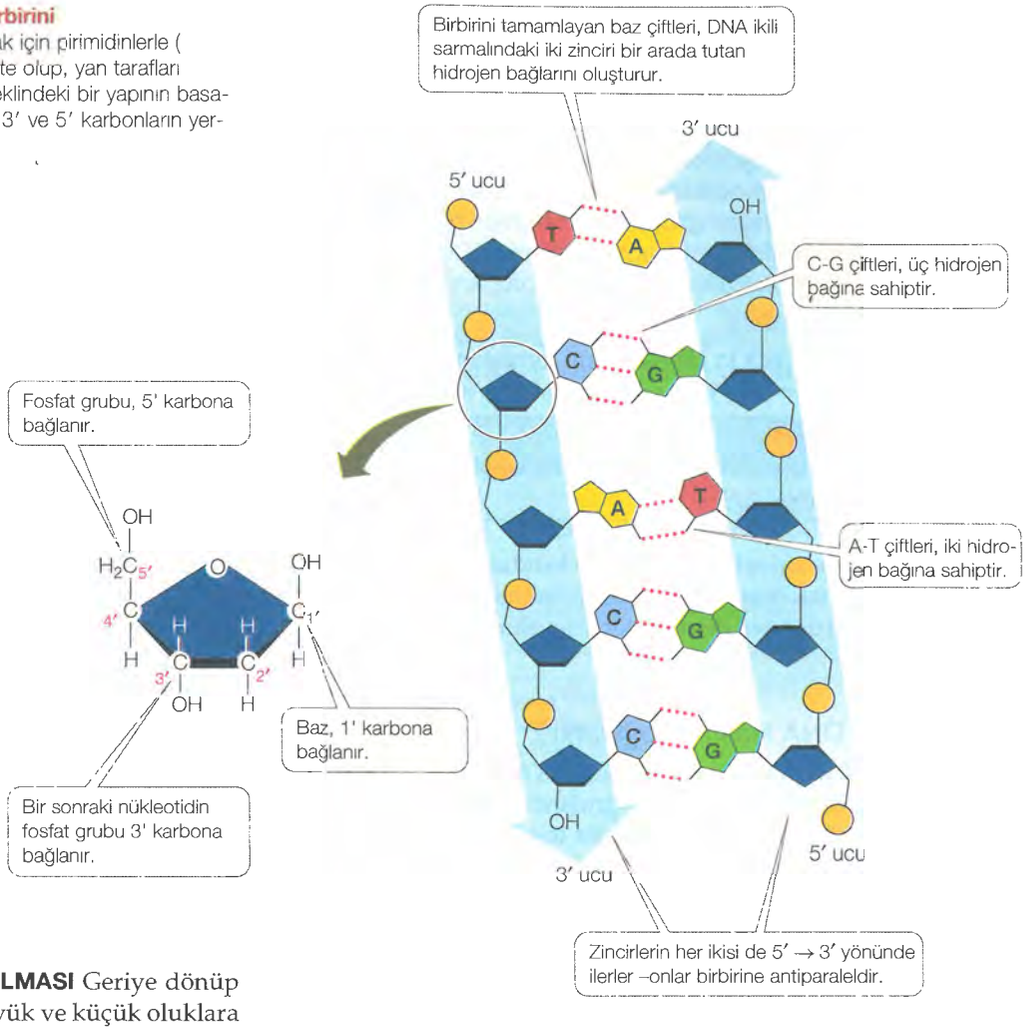
- Adenin (A) ve timin (T) aralarında iki hidrojen bağı oluşturarak eşleşir.
- Guanin (G) ve sitozin (C) aralarında üç hidrojen bağı oluşturarak eşleşir.

Her baz çifti, bir pürin (A ya da G) ve bir pirimidinden (T ya da C) meydana gelir. Bu örüntü, **tamamlayıcı baz eşleşmesi** olarak bilinir.

A-T ve G-C çiftleri eşit uzunlukta olduğundan, onlar iki zincir arasındaki tespit edilmiş mesafeye uyar (bir merdivenin basamakları gibi) ve böylece sarmalın çapı aynıdır. Baz çiftleri, yassıdır ve baz çiftlerinin molekülün merkezinde istiflenmeleri, hidrofobik etkileşimler sayesinde kararlı hale getirilir (bakınız Kısım 2.2); bu olay, ikili sarmalın genel kararlılığına katkı yapar.

**ANTİPARALEL İPLİKÇİKLER** İki DNA iplikçiği *antiparaleldir* demek, ne anlama gelir? Her bir iplikçiğin yönü, birbirini sırasıyla izleyen fosfat ve şeker grupları arasındaki bağları inceleyerek belirlenir; fosfat ve şeker grupları, her bir iplikçiğin omurgasını yapar. Şekil 13.9'daki beş karbonlu şeker (deoksiri-

**13.9 DNA'daki Baz Eşleşmesinde Bazlar Birbirini Tamamlar** Pürinler (A ve G), baz çifti oluşturmak için pirimidinlerle ( sırasıyla T ve C) eşleşir. Baz çiftleri eşit büyüklükte olup, yan tarafları şeker-fosfat omurgalardan oluşmuş merdiven şeklindeki bir yapının basamaklarını oluştururlar. Deoksiriboz şeker (solda), 3′ ve 5′ karbonların yerleştiği yerdedir. İki zincir, antiparaleldir.




boz) molekülüne daha yakından bakınız. Rakamı izleyen üssü işareti (′), şekerdeki bir karbon atomunun konumunu belirler. Şekerler birbirine ardışık olarak bağlanırken DNA'nın şeker-fosfat omurgasındaki fosfat grupları, bir deoksiriboz molekülünün 3′ karbonuna ve bir sonrakinin 5′ karbonuna bağlanmaktadır.

Böylece, polinükleotid zincirin iki ucu, farklıdır. Zincirin bir ucunda (başka bir nükleotide bağlanmamış uç), serbest 5′ fosfat grubu ($-OPO_3^-$) vardır; bu uca **5′ ucu** adı verilir. Diğer uçta ise serbest 3′ hidroksil grubu (-OH) vardır; bu uca **3′ ucu** adı verilir. DNA ikili sarmalındaki bir iplikçiğin 5′ ucu diğer iplikçiğin 3′ucuyla eşleşir, ya da bunun tersi olur. Başka bir değişle, eğer siz her bir zincir için 5′–3′ doğrultusunda bir ok çizecek olursanız, oklar zıt yönleri gösterecektir.

**OLUKLARDAKİ BAZLARIN AÇIKTA KALMASI** Geriye dönüp Şekil 13.8B'ye bakınız ve sarmaldaki büyük ve küçük oluklara dikkat ediniz. Bu oluklarda, hidrojen bağlarıyla birbirlerine bağlanmış yassı baz çiftlerinin dışarıya bakan dış kenarları, ilave hidrojen bağları oluşturmak için birbirlerine erişebilir durumdadır. Şekil 13.9'da görüldüğü gibi, her bir A-T baz çiftini, iki hidrojen bağı birbirine bağlarken her bir G-C baz çiftini üç hidrojen bağı birbirine bağlar. Hidrojen bağı oluşturma imkanı, aynı zamanda, T'deki çift oluşturmamış bir C=O grubu arasında ve A'daki "N" grubu arasında da vardır. Keza G-C baz çifti de ilave hidrojen bağı oluşturma imkanı sunar. Böylece, A-T ve G-C baz çiftlerinin yüzeyleri, kimyasal olarak birbirinden farklı olup proteinler gibi başka moleküllerin, özgül baz çifti dizilerini tanımalarına ve onlara bağlanmalarına izin verir. Küçük ve büyük oluklardaki açık kalan baz çifti dizilerine ulaşmak, protein-DNA etkileşiminin anahtarıdır; bu etkileşimler, DNA'daki kalıtsal bilginin kopyalanması ve ifade edilmesi için gereklidir.

## DNA'nın ikili sarmal yapısı, onun işlevi için zorunludur

Kalıtsal madde, dört önemli işlevi yerine getirir; Watson ve Crick tarafından önerilmiş olan DNA yapısı, onların üçü için mükemmel bir şekilde uygundu.

- *Kalıtsal madde, bir canlının genetik bilgilerini depolar.* Bir DNA molekülünün baz dizisi, milyonlarca nükleotidiyle, çok fazla miktarda bilgiyi şifreleyebilir ve depolayabilir. DNA sekanslarındaki değişiklikler, türlerdeki ve bireylerdeki farklılıkların nedenini açıklayabilir. DNA, bu rol için çok uygundur.
- *Kalıtsal madde, kodladığı bilgide mutasyonların olması* (kalıcı değişikliklere) *için elverişlidir.* Mutasyonlar, DNA için, baz çiftlerinin doğrusal sırasındaki basit değişiklikler olabilir.
- *Kalıtsal madde, hücre bölünme döngüsünde tamtamına kendisini kopyalar.* Replikasyon, A ile T ve G ile C bazlarının birbirini tamamlayıcı baz eşleşmesi sayesinde başarılabilir. Watson ve Crick, 1953 yılında yayınlanan orijinal yayındaki bulgularında, "kalıtsal madde için olası bir kopyalama mekanizması olarak, bizim farz ettiğimiz özgül baz eşleşmesinden hemen anlaşılacağı dikkatimizden kaçmamıştı" şeklinde işaret etmişlerdi.
- *Kalıtsal madde (DNA'daki kodlanmış bilgi), fenotipte ifade edilir.* Bu işlev, DNA'nın yapısında açık değildir. Ancak, gelecek bölümde göreceğimiz gibi, DNA'nın nükleotid dizisi, RNA'ya kopyalanır; bu RNA ise, amino asitlerin bir doğrusal dizisini –bir proteini- tayin etmek için kodlanmış bilgiyi kullanır. Proteinlerin katlanmış formları, bir organizmanın fenotiplerinin birçoğunu belirler.

## 13.2 ÖZET

**DNA, iki antiparalel polinükleotid zincirinden yapılmış bir ikili sarmaldır. Bu iki zincir, nükleotid bazları arasındaki hidrojen bağlarıyla birbirine bağlanır; bazların eşleşmesi özgül olup A ile T ve G ile C eşleşir. Sarmalın oluklarında açıkta kalan bazların üzerindeki kimyasal gruplar, proteinler gibi diğer moleküller ile hidrojen bağı oluşturmak için kullanılabilir. Bu moleküller, nükleotid bazlarının özgül dizilerini tanıyabilir.**

- Watson ve Crick'in DNA'nın ikili sarmal modelini ortaya çıkarmada kullandıkları kanıtları açıklayınız Bakınız s. 273
- DNA'nın ikili sarmal yapısı, onun işleviyle nasıl ilişkilidir? Bakınız s. 275

DNA'nın yapısı anlaşılınca, DNA'nın kendisini nasıl kopyaladığını araştırmak mümkündü. Şimdi, bu hassas sürecin nasıl çalıştığını bize öğreten deneyleri inceleyelim.

# 13.3 DNA Nasıl Kopyalanır?

Watson ve Crick tarafından önerilen DNA replikasyon mekanizması, kısa bir süre içerisinde doğrulandı. İlk olarak, deneyler, DNA'nın substrat ve enzim içeren bir test tüpü içerisinde kendisini kopyalayabildiğini gösterdi. Daha sonra, gerçekten klasik bir deney, çifte sarmalın iki iplikçiğinin her birinin, DNA'nın yeni iplikçiği için kalıp olarak hizmet edebileceğini gösterdi.

**yourBioPortal.com**

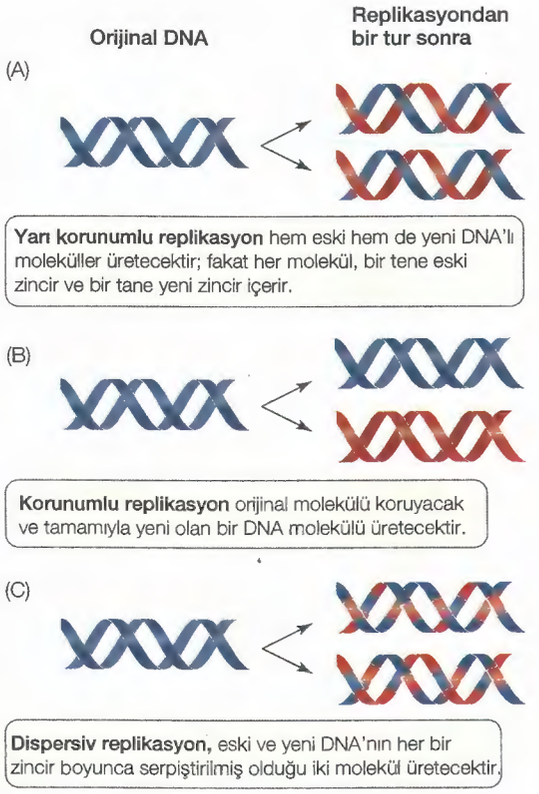
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 13.1 • DNA Replikasyonu, Kısım 1: Bir kromozomun Replikasyonu ve DNA Polimerizasyonu

### DNA replikasyonunun üç modeli olası gözükmekte

DNA molekülünün kendi replikasyonu için gerekli olan bilgiyi içerdiği öngörüsü, daha sonra St. Louis'deki Washington Üniversitesinden Arthur Kornberg'in çalışmasıyla doğrulandı. Kornberg, test tüpünde yer alan aşağıdaki maddelerden sentezlenmiş olan yeni DNA moleküllerinin, orijinal moleküllerle aynı baz kompozisyonuna sahip olduğunu gösterdi:

- Substratlar, dATP, dCTP, dGTP ve dTTP şeklinde olan deoksiribonükleozid trifosfatlardı.
- Bir **DNA polimeraz** enzimi, reaksiyonu katalizledi.
- DNA, gelen nükleotidlere rehberlik eden **kalıp** olarak hizmet etti.
- DNA polimerazın işlev görmesi için uygun kimyasal ortamı yaratmak için, ortamda aynı zamanda tuzlar ve pH tamponu bulunmaktaydı.

Nükleozidin, şekere bağlanmış azotlu bir baz olduğunu hatırlayın. Dört tane deoksiribonükleozid trifosfatın (dNTPler) her biri, deoksiriboz şekere bağlı bir azotlu bazdan oluşmuştur; bunlara da üçlü fosfat grupları bağlanır. DNA sentezi sırasında bir dNTP, bir DNA iplikçiğine eklendiği zaman, uçtaki iki fosfat kaldırılır ve sonuçta bir monofosfat nükleotid meydana gelir.




**13.10 DNA Replikasyonunun Üç Modeli** Her bir modelde, orijinal DNA, mavi olarak; ve yeni sentezlenen DNA, kırmızı olarak gösterilmiştir.

Bir sonraki sorun, üç olası replikasyon modelinden hangisinin DNA replikasyonu sırasında gerçekleştiğini saptamaktı:

- *Yarı korunumlu (semikonservatif) replikasyonda* her bir ana zincir, yeni zincir için kalıp olarak hizmet eder; ve iki yeni DNA molekülünün her biri, bir yeni ve bir eski iplikçiğe sahip olur (**Şekil 13.10A**).
- *Korunumlu (konservatif) replikasyonda*, orijinal ikili sarmal, kalıp olarak hizmet eder fakat yeni oluşan ikili sarmala katkı yapmaz (**Şekil 13.10B**).
- *Dispersiv (dağıtılmış) replikasyonda*, orijinal DNA molekülünün parçacıkları, iki yeni molekülün oluşması için kalıp olarak hizmet eder. Bu iki yeni molekülün her biri, eski ve yeni kısımları içermektedir ve belki de bu kısımlar rast gele birleşmektedir (**Şekil 13.10C**).

Watson ve Crick'in orijinal makalesi, DNA replikasyonunun yarı korunumlu olduğunu önermekteydi; fakat Kornberg'in deneyi, bu üç model arasından seçim yapmak için bir temel sağlamadı.

### Bir hassas deney DNA replikasyonunun yarı korunumlu olduğunu gösterdi

Matthew Meselson ve Franklin Stahl'ın çalışması, DNA'nın **yarı korunumlu replikasyonla** çoğaltıldığına bilimsel kitleyi inandırdı. Kaliforniya Teknoloji Enstitüsünde çalışan Meselson ve Stahl, DNA'nın eski ana zincirleri ile yeni kopyalanmış olanları birbirinden ayırt edebilmek için basit bir yol planladı: *yoğunluğu etiketleme.*

Onların deneyinin anahtarı, azotun bir "ağır" izotopunun kullanılmasıydı. Ağır azot ($^{15}N$), nadir bulunan bir radyoaktif izotop olup bünyesinde yer aldığı molekülü, yaygın olarak bulunan ve kimyasal olarak kendisine özdeş olan $^{14}N$ izotopunu içeren moleküle göre daha ağır yapar. Meselson, Stahl ve Jerome Vinograd, *Escherichia coli* bakterisinin iki kültürünü birkaç kuşak yetiştirdi:

- Kültürlerden bir tanesi, azot kaynağı olarak (amonyum klorür, $NH_4Cl$), $^{14}N$ yerine $^{15}N$ izotopunun bulunduğu bir ortamda yetiştirildi. Sonuç olarak, bu bakterilerdeki DNA'nın hepsi, "ağırdı".
- Başka bir kültür, $^{14}N$ içeren ortamda yetiştirildi ve bu bakterilerdeki DNA'nın hepsi, "hafifti".

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 13.2 • Meselson–Stahl Deneyi**

Bu iki kültürden elde edilen DNA'lar bir araya getirilip santrifüj edildiğinde, iki ayrı bandın meydana gelmesi, bu yöntemin birbirinden çok az yoğunluk farklılığına sahip olan DNA örnekleri arasındaki ayırımı yapmada kullanılabileceğini gösterdi.

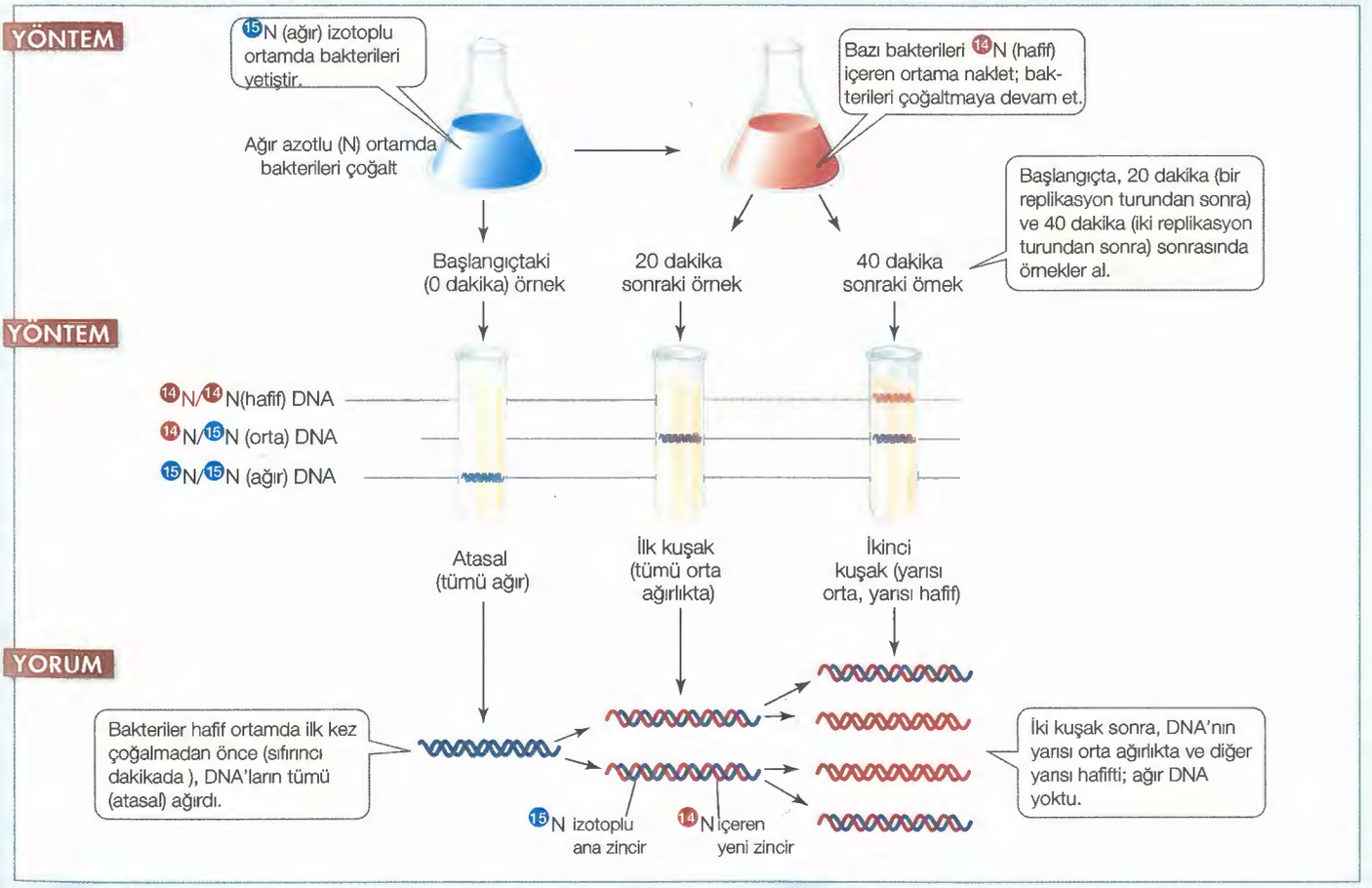
Bunun ardından, araştırmacılar, bir başka *E. coli* kültürünü $^{15}N$ izotoplu ortamda yetiştirdikten sonra onları normal $^{14}N$ izotoplu ortama aktardılar ve bakterilerin çoğalmasına izin verdiler (**Şekil 13.11**). Onların kullandığı koşullar altında, *E.*

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 13.11 Meselson-Stahl Deneyi

Farklı özkütleye sahip izotoplarla etiketlenmiş olan DNA moleküllerini birbirinden ayırmak için santrifüj kullanıldı. Bu deney, DNA replikasyonunun yarı korunumlu gerçekleştiğini savunan modeli destekledi.

**HİPOTEZ** **DNA, yarı korunumlu olarak kopyalanır.**




**SONUÇ** **Bu model, sadece, eğer her DNA molekülü, atasal DNA'dan gelen bir kalıp zinciri içerirse gözlemlenebilirdi; böylece DNA replikasyonu, yarı korunumludur.**

**EK ARAŞTIRMA** Eğer bu deneyi iki kuşaktan daha fazla sürdürseydiniz (Meselson ve Stahl'ın gerçekte yapmış olduğu gibi), dördüncü kuşağın DNA'sının bileşimi (yoğunluk bakımından) ne olacaktır?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

*coli* hücreleri DNA'larını kopyalarlar ve her 20 dakikada bir bölünürler. Meselson ve Stahl, her bölünmenin ardından bir miktar bakteri topladı ve bu örneklerden DNA elde etti. Onlar, her bakteri kuşağında yoğunluk gradiyentinin farklı olduğunu buldu:

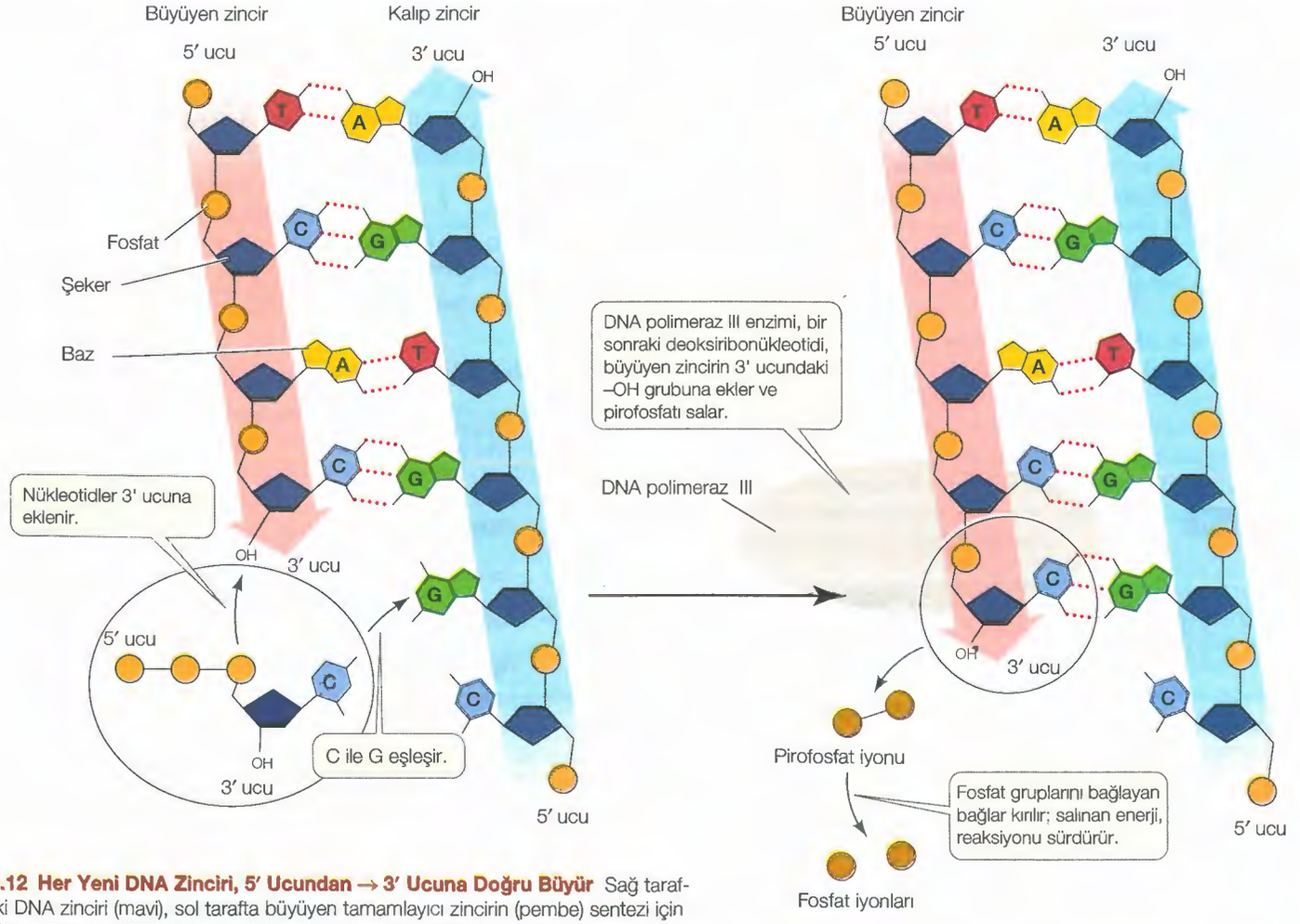
- $^{14}N$ içeren ortama aktarım zamanında, DNA, tek düze olarak $^{15}N$ izotopuyla etiketlenmişti ve dolayısıyla ağır DNA'ya karşılık gelen tek bir bant oluştu.
- $^{14}N$ içeren ortamda bir kuşak oluştuktan sonra, DNA bir defa kendisini eşlemişti ve DNA'ların tümü, orta derecede yoğunluğa sahipti.
- İki kuşak oluştuktan sonra, eşit büyüklükte iki tane DNA bandı vardı: bunlardan bir tanesi düşük yoğunluğa diğeri ise orta derecede yoğunluğa karşılık gelmekteydi.
- Daha sonraki kuşaklardan alınan örneklerde, düşük-yoğunluklu DNA'nın oranı gittikçe arttı.

Bu deneyin sonuçları, DNA replikasyonunun sadece yarı korunumlu model ile açıklanabilir. $^{14}N$ içeren ortamdaki DNA replikasyonunun ilk turunda, ikili sarmalın zincirleri –her ikisi de ağır $^{15}N$ izotoplu- birbirinden ayrılır. Ondan sonra her bir zincir, sadece $^{14}N$ içeren ve dolayısıyla yoğunluğu daha düşük olan ikinci bir zincir için kalıp olarak iş görür. Artık her ikili sarmal, bir tanesi $^{15}N$ izotoplu ve diğeri $^{14}N$ içeren iki zincirden meydana gelmişti ve orta derecede yoğunluğa sahipti. İkinci replikasyonda, $^{14}N$ içeren zincirler, $^{14}N$ içeren eşlerinin sentezini yönetti ve düşük-yoğunluklu DNA meydana getirdi; $^{15}N$ içeren zincirler ise $^{14}N$ içeren yeni eşler oluşturdu.

Yarı korunumlu modeli kanıtlayan bu ciddi gözlem, ilk kuşakta ortaya çıkan ve orta derecede bir yoğunlukta olan DNA'nın ($^{15}N$-$^{14}N$) olması ve izleyen kuşaklarda bu durumun görülmeye devam etmesidir. Diğer modellerle elde edilecek olan sonuçlar, oldukça farklı olacaktı (bakınız Şekil 13.10):

- Eğer korunumlu model geçerli olmuş olsaydı, ilk kuşak hem yüksek yoğunluklu DNA ($^{15}N$-$^{15}N$) ve hem de düşük yoğunluklu DNA'ya ($^{14}N$-$^{14}N$) sahip olacaktı; fakat orta derecede yoğunluklu DNA olmayacaktı.
- Eğer dispersiv model geçerli olmuş olsaydı, yeni DNA'nın yoğunluğu, orta derecede olacaktı; fakat bu yoğunluğa sahip DNA, sonraki kuşaklarda görülmeye devam etmeyecekti.

Bazı bilim insanları, Meselson-Stahl deneyini, biyologlar tarafından gerçekleştirilmiş en zarif deneylerden biri olarak kabul eder ve bu deney, bilimsel yöntemin mükemmel bir örneğidir. Deney, üç hipotezle başladı – yani DNA replikasyonunun üç modeliyle- ve öylesine tasarlanmıştı ki elde edilen sonuçlar, onlar arasındaki farklılıkları ortaya koyabildi.




**13.12 Her Yeni DNA Zinciri, 5′ Ucundan → 3′ Ucuna Doğru Büyür** Sağ taraftaki DNA zinciri (mavi), sol tarafta büyüyen tamamlayıcı zincirin (pembe) sentezi için kalıptır. Burada dCTP (daire içerisine alınmış), eklenmektedir.

### DNA replikasyonunda iki aşama vardır

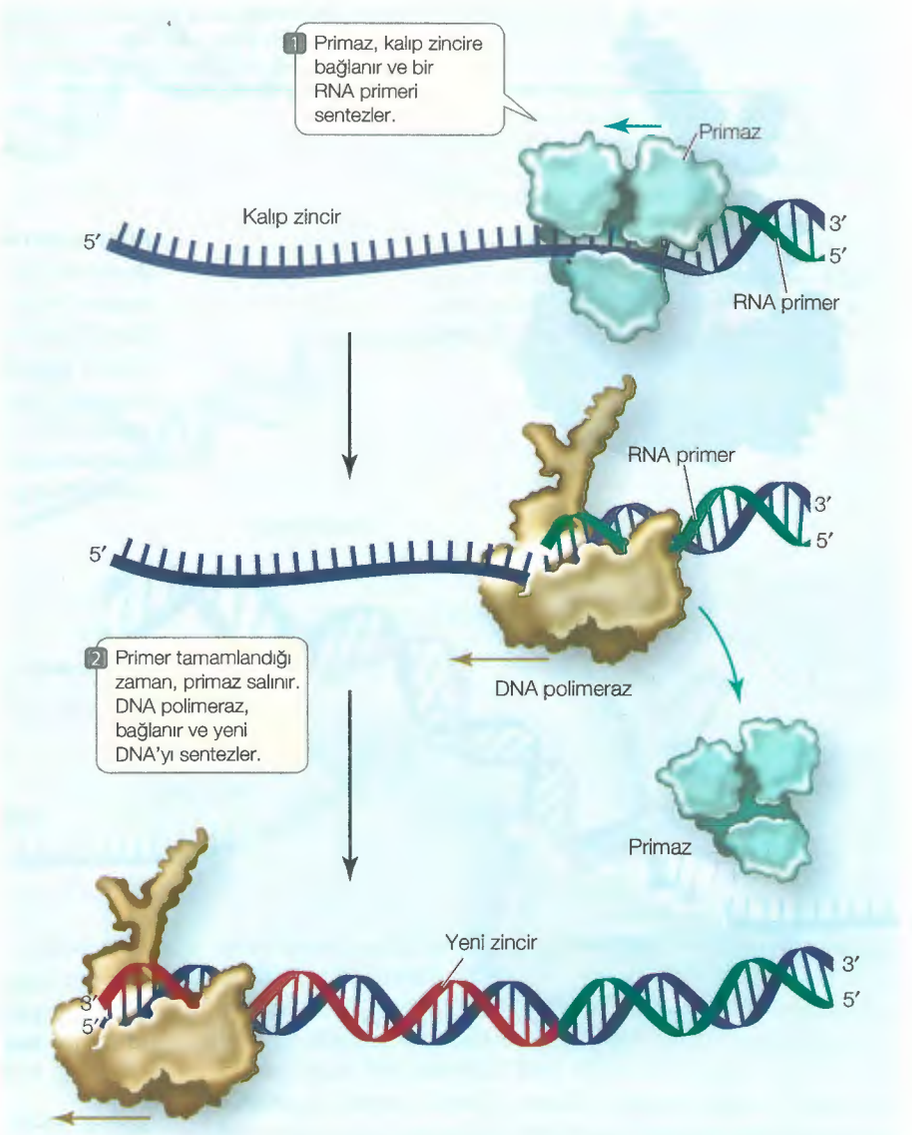
Hücredeki yarı korunumlu DNA replikasyonu, bir takım farklı enzimleri ve diğer proteinleri gerektirir. Bu olay, genel iki aşamada gerçekleşir:

- DNA ikili sarmalı, çözülerek iki tane kalıp iplikçiğe ayrılır ve onlar, yeni baz eşleşmesi için kullanılabilir duruma gelir.
- Yeni nükleotidler, kalıp zincirle tamamlayıcı baz çiftleri oluşturduğunda, onlar birbirine fosfodiester bağlarıyla kovalent olarak bağlanır; böylece baz dizisi, kalıp zincirdeki bazların tamamlayıcısı durumunda olan bir polimer oluşur.

Anahtar gözlem, *nükleotidlerin büyümekte olan zincirin 3′ ucuna eklenmesidir* –DNA iplikçiğinin bu ucunda, uçtaki deoksiribozun 3′ karbonu üzerinde, serbest hidroksil (-OH) grubu vardır (**Şekil 13.12**). dNTP'deki üç fosfat grubundan bir tanesi, şekerin 5′ pozisyonuna bağlanır. Diğer iki fosfat grubunu dNTP'ye bağlayan bağlar kırılır ve monofosfat nükleotid meydana gelir; ve tepkime için reaksiyon açığa çıkar.

### DNA polimerazlar, büyüyen zincire nükleotidleri ekler

DNA, DNA polimerazın dahil olduğu en azından dört proteini içeren **replikasyon kompleksi** adı verilen büyük bir protein kompleksiyle kalıp iplikçiğin etkileşimi sayesinde kendisini eşler. Kromozomların hepsi, kendisine replikasyon kompleksinin bağlandığı ***replikasyon orijini (ori)*** adı verilen en azından bir bölgeye sahiptir. Komplekstek proteinler, replikasyon orijini içerisindeki özgül DNA sekansını tanıdığı zaman bağlanma gerçekleşir.




**13.13 Primerli DNA formları** DNA polimerazlar bir primer ister –primer, DNA ya da RNA'nın "başlatıcı" bir iplikçiği olup onlar kendisine yeni nükleotidler ilave edebilirler.

#### DNA REPLİKASYONU BİR PRİMER İLE BAŞLAR

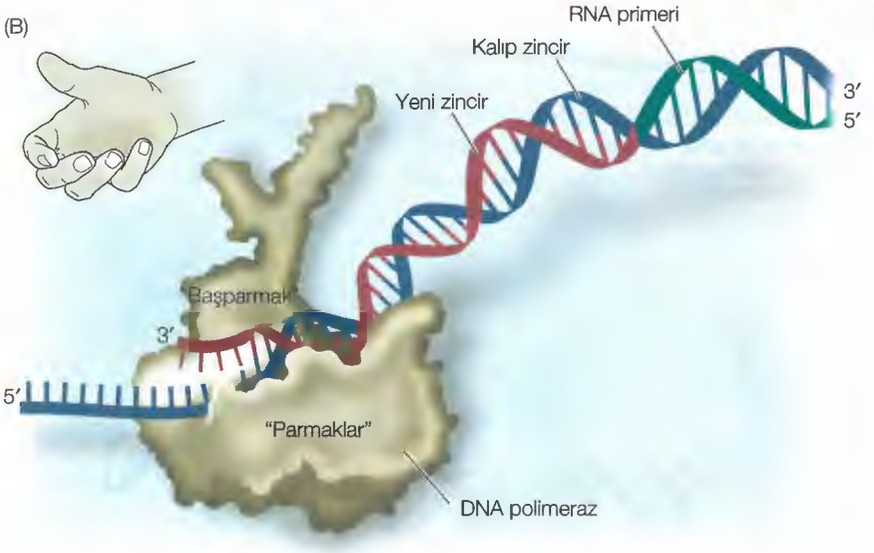
DNA polimeraz, daha önce mevcut olan iplikçiğe yeni nükleotidleri kovalent olarak bağlayarak polinükleotid iplikçiği uzatır. Ancak, bu süreç, **primer** adı verilen kısa bir "başlatıcı" zincir olmaksızın başlayamaz. DNA replikasyonundaki primer, ekseriyetle, RNA'nın kısa ve tek bir iplikçiğidir (**Şekil 13.13**); fakat bazı organizmalardaki primer, DNA'dır. Bu RNA primer iplikçiği, kalıp DNA'nın tamamlayıcısıdır; ve **primaz** adı verilen enzim tarafından her defasında bir tane nükleotid ilave edilerek sentezlenir. DNA polimeraz, daha sonra, nükleotidleri primerin 3′ ucuna ekler ve bu işlemi DNA'nın o bölümünün replikasyonu tamamlanıncaya kadar sürdürür. Ondan sonra, RNA primeri, parçalanır ve DNA kendi yerine eklenir; sonuçta oluşan DNA parçacıkları, diğer enzimlerin faaliyetiyle birbirine bağlanır. DNA replikasyonu tamamlandığında, her yeni zincir sadece DNA'dan oluşmuştur.

**DNA POLİMERAZLAR BÜYÜKTÜR** DNA polimerazlar, kendi substratları olan dNTP'lerden ve oldukça ince olan kalıp DNA'dan daha büyüktür (**Şekil 13.14A**). Bakterilerden elde edilmiş enzim-substrat-kalıp kompleksinin moleküler modelleri, bu enzimin açık sağ el biçiminde olduğunu göstermektedir; bu elin avuç içi, başparmağı ve parmakları açık durumdadır (**Şekil 13.14B**). Avuç içi, enzimin aktif bölgesini içermektedir ve her bir substratı ve kalıbı bir araya getirir. Parmak bölgeleri, içeriye doğru döner ve dört nükleotid bazının farklı biçimlerini tanıyabilen hassas biçimlere sahiptir.




**13.14 DNA Polimeraz Kalıp Zincire Bağlanır** (A) DNA polimeraz enzimi (mavi), DNA molekülünden (kırmızı ve beyaz) çok daha büyüktür. (B) DNA polimeraz, el biçimindedir; ve bu taraftan bakıldığında onun "parmakları, DNA'yı kavramış olarak görülebilir. Bu "parmaklar", dört bazın kendilerine özgü biçimlerini tanıyabilir.

**HÜCRELER FARKLI DNA POLİMERAZLAR İÇERİR** Çoğu hücre, birden daha fazla çeşitte DNA polimeraz içerir; fakat onlardan sadece birisi, kromozomal DNA replikasyonundan sorumludur. Diğerleri, primerin ortadan kaldırılması ve DNA onarımında işlev görür. İnsanlarda beşinci DNA polimeraz tanımlanmıştır; çoğu replikasyonu katalizleyenler, DNA polimeraz delta (δ) ve epsilondur (ε). *E. coli* bakterisinde beş tane DNA polimeraz vardır; bunlar arasında replikasyondan sorumlu olan, DNA polimeraz III' tür.



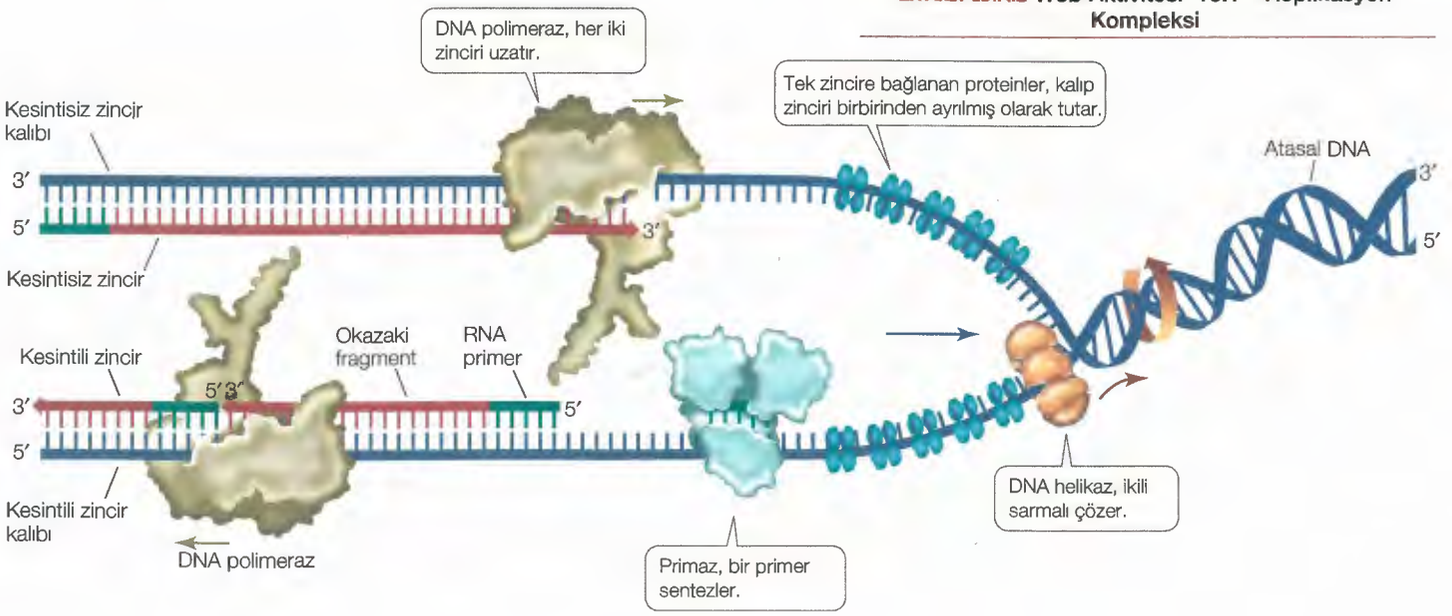

## Diğer birçok protein, DNA polimerinin oluşumuna yardım eder

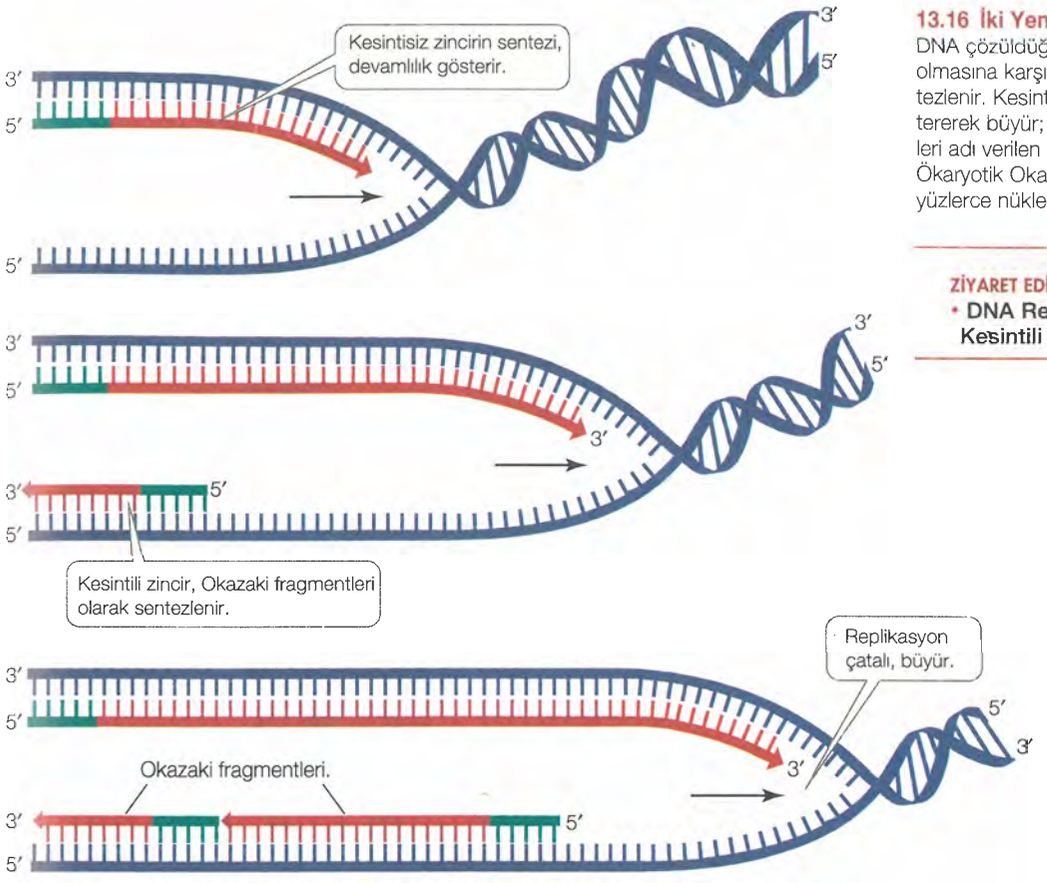
Çeşitli diğer proteinler, diğer replikasyon işlerinde rol oynarlar; bunların bazıları, **Şekil 13.15**'de gösterilmiştir. Replikasyon orijinindeki ilk olay, DNA zincirlerinin lokal olarak çözülmesi ve birbirinden ayrılmasıdır (denatürasyon). Bölüm 4'de gördüğümüz gibi, iki iplikçiği bir arada tutan birkaç kuvvet vardır; bunların arasında hidrojen bağları ve bazların hidrofobik etkileşimleri yer alır. **DNA helikaz** adı verilen bir enzim, zincirleri çözmek ve birbirinden ayırmak için

**13.15 Birçok Protein Replikasyon Kompleksinde Birlikte Çalışır** DNA polimeraza ilave olarak birkaç protein, DNA replikasyonunda işlev görür. Burada gösterilmiş olan DNA polimerazın iki molekülü, aynı kompleksin fiilen bir bölümüdür.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 13.1 • Replikasyon Kompleksi**






**13.16 İki Yeni Zincir Farklı Şekillerde Oluşur** Atasal DNA çözüldüğünde, onların kalıp zincirleri antiparalel olmasına karşın her iki zincir de 5′→ 3′ yönünde sentezlenir. Kesintisiz zincir, ileriye doğru devamlılık göstererek büyür; fakat kesintili zincir, Okazaki fragmentleri adı verilen kısa, kesintili parçalar şeklinde büyür. Ökaryotik Okazaki fragmentleri, aralarında boşluklar olan yüzlerce nükleotid uzunluktadır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 13.3 • DNA Replikasyonu, Kısım 2: Kesintisiz ve Kesintili Zincir Sentezinin Koordinasyonu**

ATP'nin hidrolizinden gelen enerjiyi kullanır; ve **tek-iplikçiğe bağlananı proteinler** adı verilen özel proteinler, çözünmüş olan zincirlere bağlanarak onların yeniden ikili sarmal oluşturmalarını önler. Bu işlem, iki kalıp iplikçiğin her birini, tamamlayıcı baz eşleşmesi için kullanılabilir kılar.

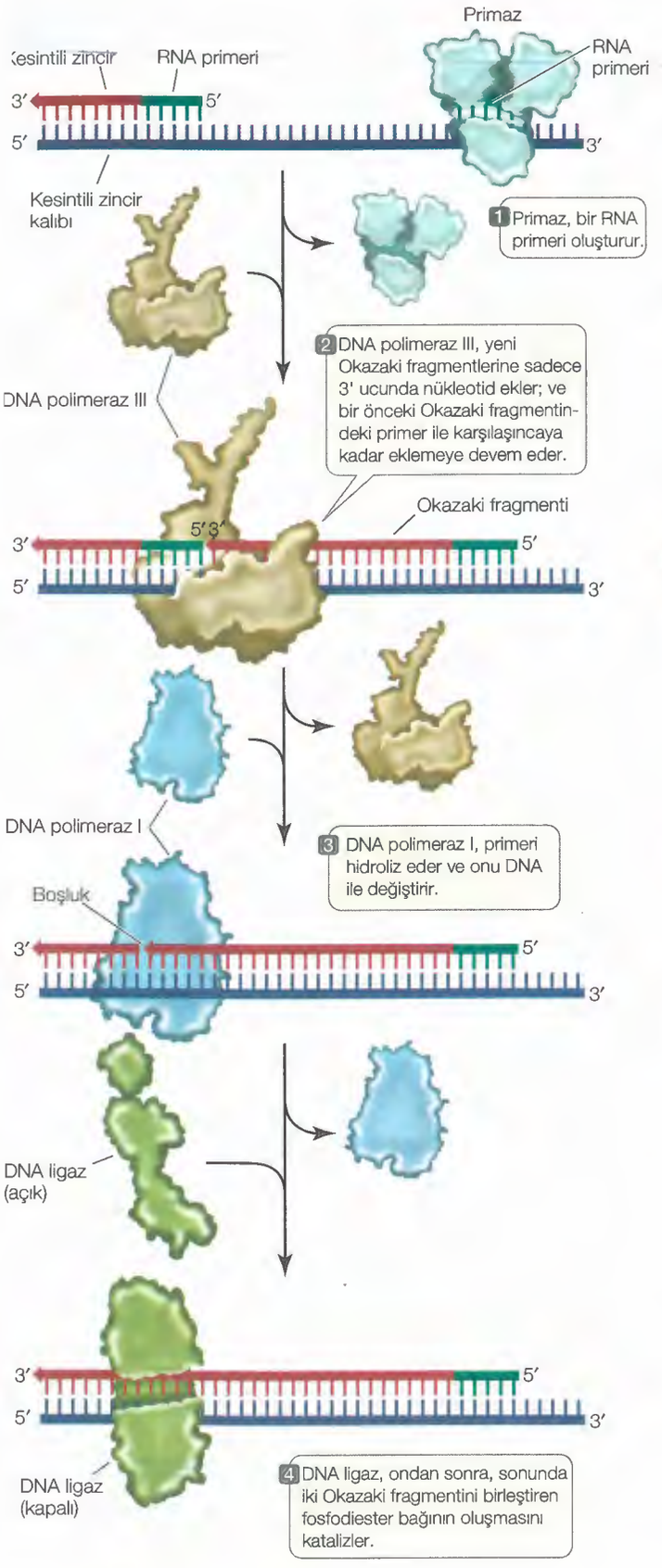
**İKİ DNA İPLİKÇİĞİ FARKLI ŞEKİLDE BÜYÜR** Şekil 13.15'de gösterildiği gibi, **replikasyon çatalındaki** DNA –DNA'nın çözülmüş olup üzerindeki bazların kalıp olarak iş görecek şekilde açıkta olduğu yer (ya da yerler)- bir fermuar gibi bir yöne doğru açılır. **Şekil 13.6**'yı inceleyerek, kısa bir zaman periyodu içerisinde ne olduğunu hayal etmeye çalışın. İki DNA iplikçiğinin antiparalel olduğunu hatırlayın; yani, bir iplikçiğin 3′ ucu, diğerinin 5′ ucuyla eşleşir.

- Yeni kopyalanmakta olan zincirlerden bir tanesi (**kesintisiz zincir**), öylesine yönelmiştir ki, çatal açıldığında bu zincirin 3′ ucunda sürekli olarak büyüme gerçekleşebilir.
- Diğer yeni zincir (**kesintili zincir**), öylesine yönelmiştir ki, çatal açıldıkça bu zincirin 3′ ucu, çataldan gittikçe uzaklaşır ve bir kopyalanmamış boşluk oluşur. Eğer bu sorununun üstesinden gelecek özel bir mekanizma olmasaydı, bu boşluk gittikçe büyüyecekti.

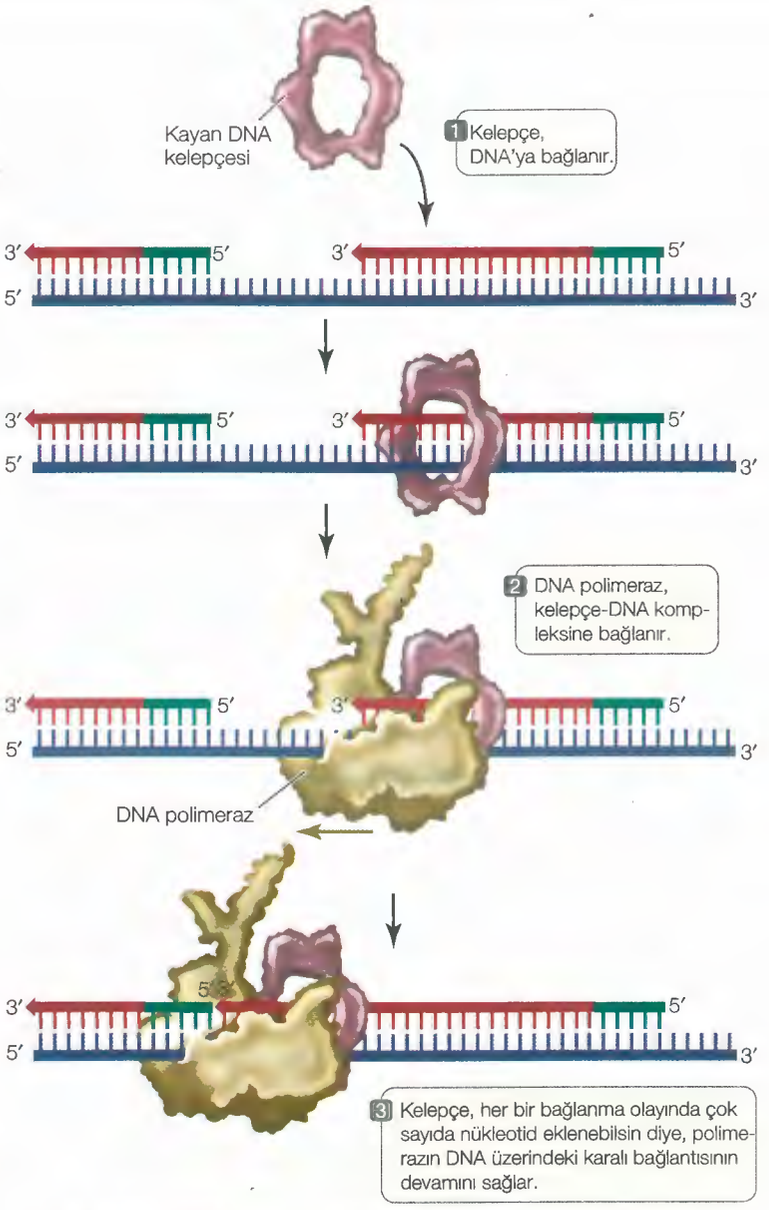
Kesintili zincirin sentezi, nispeten küçük olan kesintili parçaların (ökaryotlarda 100-200 nükleotid uzunluğunda; prokaryotlarda 1.000-2.000 nükleotid uzunluğunda) sentezini gerektirir. Bu kesintili parçalar da, aynen kesintisiz zincir gibi sentezlenir; yani, her defasında yeni zincirin 3′ ucuna yeni bir nükleotid ilave edilir; fakat bu yeni zincirin sentezi, replikasyon çatalının ilerlediği yönün tersi yönde ilerler. Yeni zincirin bu parçalarına, **Okazaki fragmentleri** (onları keşfeden Japon bilim insanı biyokimyacı Reiji Okazaki'ye atfen) adı verilir. Kesintisiz zincir, sürekli olarak "ileriye doğru" büyürken, kesintili zincir, aralarında boşluklar bırakan kısa parçacıklar şeklinde "geriye doğru" büyür.

Kesintisiz zincir için, sadece bir tane primere gereksinim duyulur; fakat her bir Okazaki fragmenti, primaz tarafından sentezlenen kendi primerini ister. Böylece, bakterilerde DNA polimeraz III, daha önceki fragmentin primerine ulaşıncaya kadar, bir primere nükleotidler eklemek suretiyle bir Okazaki fragmenti sentezler. Bu noktada, DNA polimeraz I (Arthur Kornberg tarafından keşfedilmiştir), eski primeri ortadan kaldırır ve onu DNA ile değiştirir. Geride küçük bir kertik kalır – komşu Okazaki fragmentleri arasındaki son fosfodiester bağı, kaybolur. **DNA ligaz** enzimi, fragmentleri birbirine bağlayan ve kesintili zinciri bir bütün haline getiren bağların oluşmasını katalizler (**Şekil 13.17**).

DNA helikaz, iki tane DNA polimeraz, primaz, DNA ligaz ve replikasyon kompleksinin diğer proteinleri, birlikte çalışmak suretiyle nerdeyse düşünülemez hız ve doğrulukla DNA sentez işini gerçekleştirir. *E. coli* bakterisindeki replikasyon kompleksi, yeni DNA'yı saniyede 1.000 baz çifti giriş hızıyla sentezler; işlenilen hatalar, milyonda bir bazdan daha azdır.




**13.17 Kesintisiz Zincirin Öyküsü** Bakterilerde, DNA polimeraz I ve DNA ligaz, kesintili zincirin karmaşık sentezleme işini tamamlamak için DNA polimeraz III ile işbirliği yapar.




**13.18 Kayan DNA kelepçesi, DNA Polimerizasyonunun Etkinliğini Artırır** Kelepçe, enzimin substrata bağlı kalmasını sağlayarak polimerizasyonun etkinliğini artırır; böylece bu enzimin, tekrar tekrar kalıba ve substrata bağlanmasına gerek kalmaz.

**KAYAN KELEPÇE, DNA REPLİKASYON HIZINI ARTIRIR** DNA polimerazlar bu kadar hızlı nasıl çalışır? Bir enzimin bir kimyasal reaksiyonu nasıl katalizlediğini, Kısım 8.3'de gördük:

Substrat enzime bağlanır → bir ürün oluşur → enzim salınır → döngü tekrarlanır

Eğer her bir nükleotid için böyle bir döngü geçseydi, DNA replikasyonu bu kadar hızlı ilerlemeyecekti. Bunun yerine, DNA polimerazlar **süreçseldir** –yani, onlar her defasında bir DNA molekülüne bağlanan birçok polimerizasyonu katalizlerler:

Substratlar bir enzime bağlanır → birçok ürün oluşur → enzim salınır → döngü tekrarlanır

Yeni sentezlenmiş olan zincir, bir şişenin vidalı kapağına benzerlik gösteren **kayan DNA kelepçesi** tarafından kararlı hale getirilir (**Şekil 13.18**). Bu protein, birleşerek halka şeklinde bir yapı oluşturmuş olan çok sayıda özdeş alt birime sahiptir.

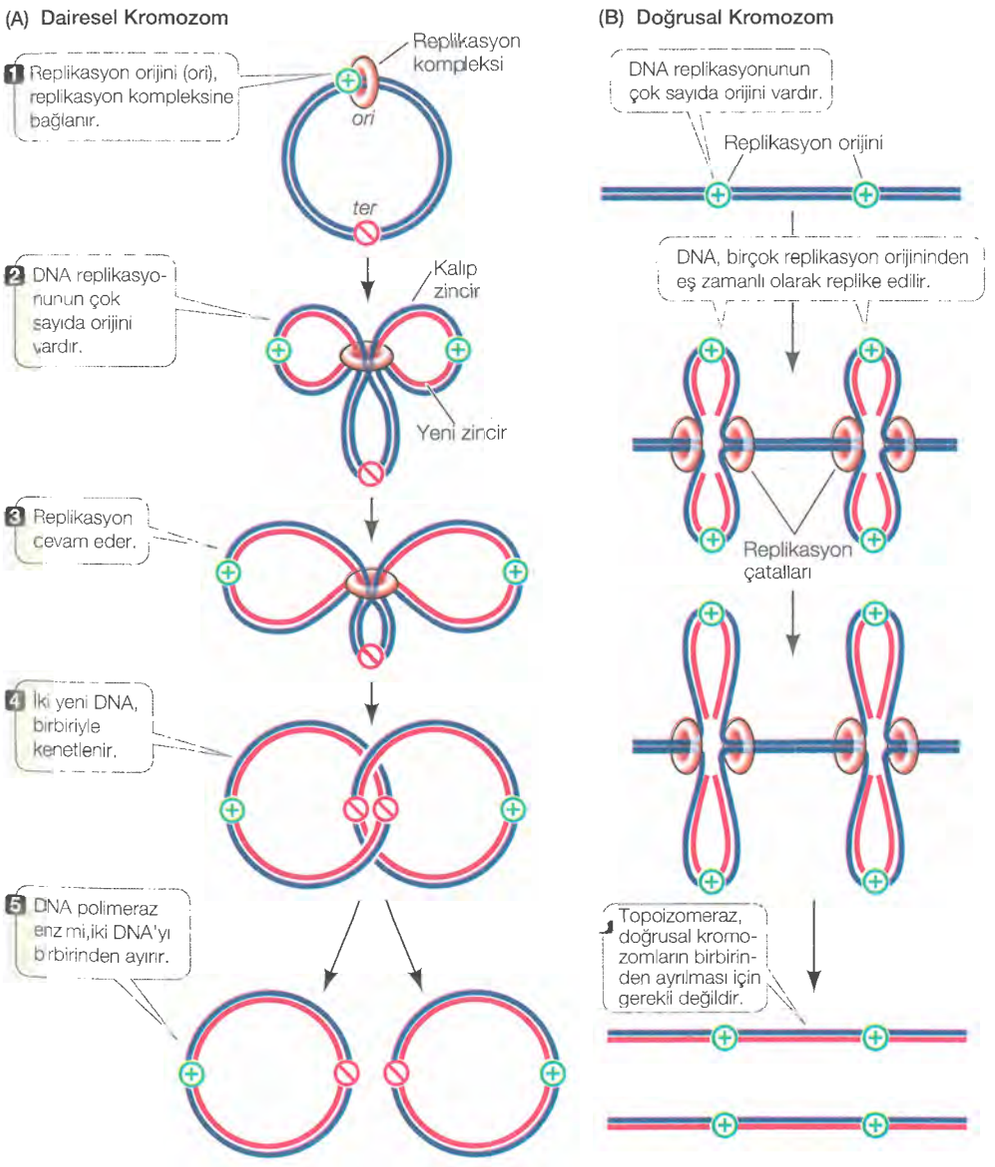
Bu halka şeklindeki yapının ortasındaki "delik", tam tamına DNA ikili sarmalını içine almaya yetecek kadar genişliktedir; ve ikili sarmal boyunca kayganlaşmayı sağlamak için su moleküllerinden oluşmuş bir tabaka uzanır. Kelepçe, DNA polimeraz-DNA kompleksine bağlanarak enzimin ve DNA'nın sıkıca bir arada kalmalarını sağlar. Eğer kelepçe olmasa, 20-100 polimerizasyon işleminden sonra DNA polimeraz DNA'dan ayrılır. Kelepçe olduğunda, DNA polimeraz ayrılmadan önce 50.000 nükleotide kadar nükleotid polimerize edebilir.

**PCNA REPLİKASYON ÇATALININ ŞEFİDİR** Memelilerde, kayan kelepçe, ilk olarak hızlı bölünen hücrelerde tanımlandı ve **proliferatif hücre çekirdek antijeni** (**PCNA**) olarak isimlendirildi. PCNA, DNA polimerazı DNA'ya bağlı tutmaktan daha fazlasını yapar; PCNA, aynı zamanda, substratlara bağlanması için polimerazı yönlendirmeye yardım eder. Ayrıca, PCNA, diğer birçok protein için bağlanma yerlerine sahiptir; bu proteinler arasında kromozomal yapısal proteinler, DNA ligaz, DNA metilasyon enzimleri (bakınız Kısım 16.4) ve DNA onarımında (aşağıya bakınız) işlev gören enzimler yer alır. O, aynı zamanda, replikasyon öncesi kompleksi *ori* bölgesinden kaldırarak, replikasyonun her hücre döngüsünde sadece bir kez gerçekleşmesini garanti altına alır. PCNA, tüm bu yaptıkları için, "replikasyon çatalının şefi" olarak isimlendirilmiştir.

**DNA, BİR REPLİKASYON KOMPLEKSİNİN ARASINDAN GEÇİRİLİR** Yakın zamana kadar DNA replikasyonu, daima, bir demiryolu hattı (DNA) boyunca hareket eden bir lokomotif (replikasyon kompleksi) gibi resmedilirdi. Bazı organizmalarda bu olurken, ökaryotlarda daha yaygın olarak, replikasyon kompleksi kromatin yapılara bağlanmakta ve hareketsiz kalmaktadır; hareket eden, DNA'dır (aslında kompleksin arasından tek zincir olarak geçilir ve ikili zincir olarak çıkılır).

**KÜÇÜK DAİRESEL KROMOZOMLAR TEK BİR ORİJİNDEN KOPYALANIR** Bakterilerinki gibi (1-4 milyon baz çiftinden meydan gelmiş) küçük dairesel kromozomlar, tek bir tane replikasyon orijinine sahiptir. Bu *ori* bölgesinde, iki tane replikasyon çatalı meydana gelir; ve DNA, replikasyon kompleksi içerisinden hareket ettiğinde, replikasyon çatalları dairenin etrafında uzanır (**Şekil 13.19A**). Birbiriyle kenetlenmiş iki tane dairesel DNA molekülü oluşur; ve onlar, **DNA topoizomeraz** adı verilen bir enzim tarafından birbirinden ayrılır. Yukarıda bahsettiğimiz gibi, DNA polimerazlar çok hızlıdır. *E. coli* bakterisindeki replikasyon, saniyede 1.000 baz olacak kadar hızlı olabilir; ve bakterinin 4.7 milyon baz çiftini kopyalamak 20-40 dakika alır.

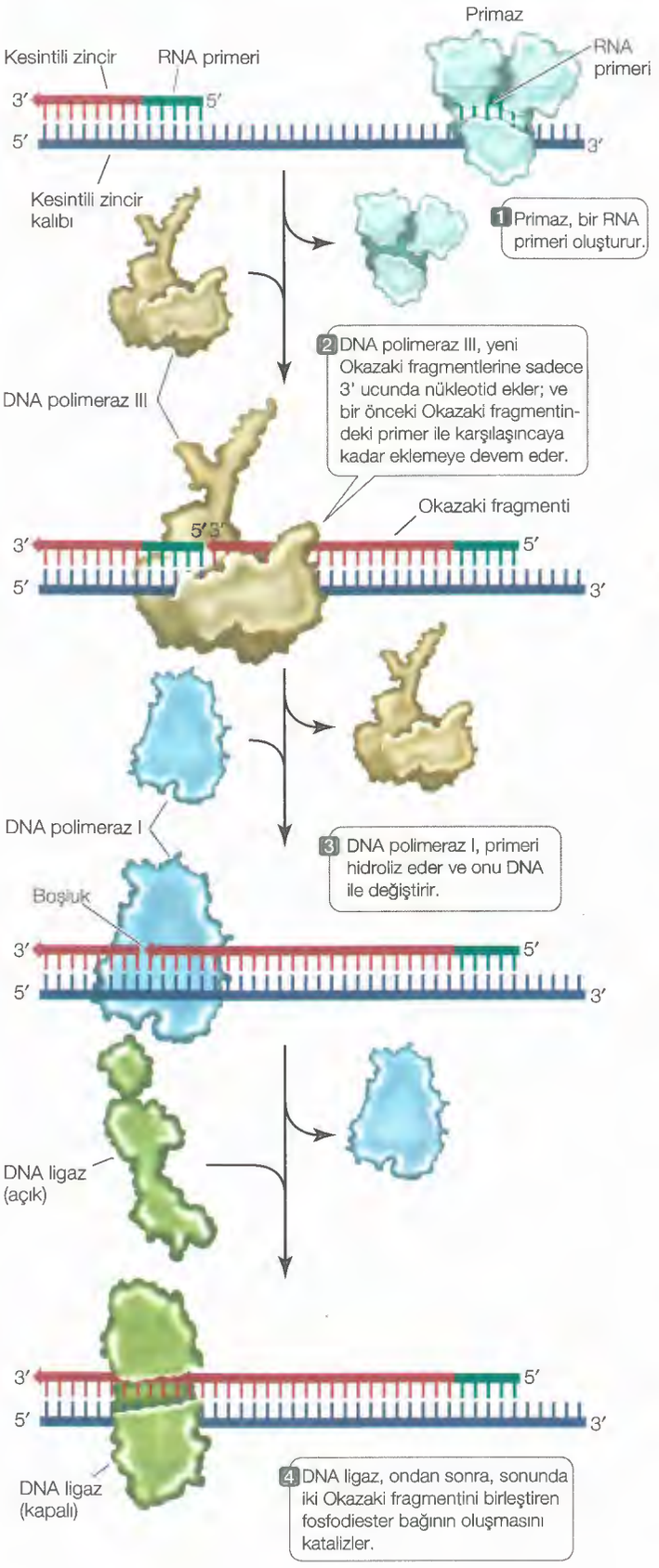
**BÜYÜK DOĞRUSAL KROMOZOMLAR BİRÇOK ORİJİNE SAHİPTİR** İnsan DNA polimerazları, *E. coli* bakterisininkinden daha yavaştır ve replikasyon, saniyede 50 baz olacak kadar hızla ilerler. İnsan kromozomları, bakterilerin kromozomlarından çok büyüktür (yaklaşık 80 milyon baz çiftine sahiptir) ve doğrusaldır. İnsanlarınki gibi büyük doğrusal kromozomlar, yüzlerce replikasyon orijini içerir. Çok sayıda replikasyon kompleksi, aynı anda bu bölgelere bağlanarak eş zamanlı olarak replikasyonu katalizler. Böylece, ökaryotik DNA'da birçok replikasyon çatalı vardır (**Şekil 13.19B**).



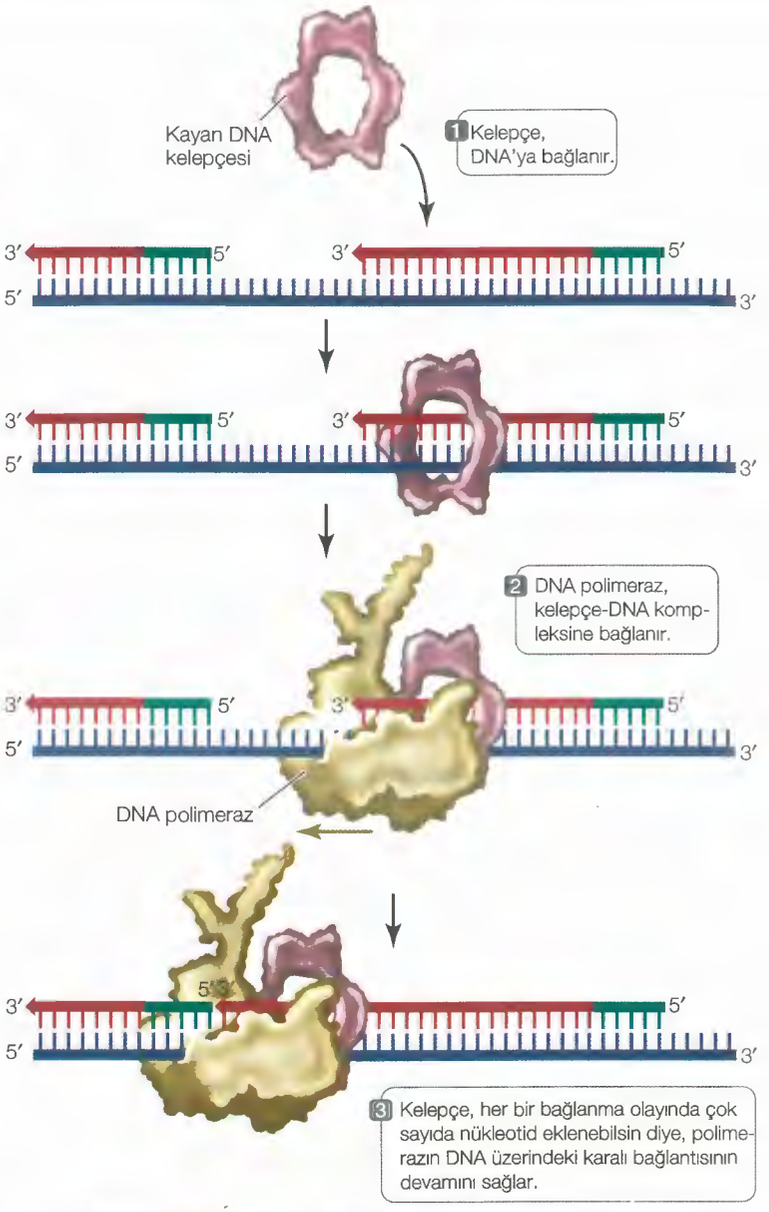

**13.19 Küçük Dairesel ve Büyük Doğrusal Kromozomların Replikasyonu** (A) Küçük olan dairesel kromozomlar, prokaryotlar için tipiktir ve tek bir tane replikasyon orijinine (*ori*) ve terminaline (*ter*) sahiptirler. (B) Daha büyük olan doğrusal kromozomlar, ökaryotların çekirdek DNA'ları için tipiktir ve çok sayıda replikasyon orijinine sahiptir.

## Telomerler tamamıyla kopyalanmaz ve onarıma yatkındırlar

Daha önce görmüş olduğumuz gibi, kesintili zincirin replikasyonu, RNA primerlerine Okazaki fragmentlerinin eklenmesiyle olur. Uçtaki RNA primeri ortadan kaldırıldığı zaman, artık uzayacak 3′ uç kalmadığından onun yerini




**13.17 Kesintisiz Zincirin Öyküsü** Bakterilerde, DNA polimeraz I ve DNA ligaz, kesintili zincirin karmaşık sentezleme işini tamamlamak için DNA polimeraz III ile işbirliği yapar.




**13.18 Kayan DNA kelepçesi, DNA Polimerizasyonunun Etkinliğini Artırır** Kelepçe, enzimin substrata bağlı kalmasını sağlayarak polimerizasyonun etkinliğini artırır; böylece bu enzimin, tekrar tekrar kalıba ve substrata bağlanmasına gerek kalmaz.

**KAYAN KELEPÇE, DNA REPLİKASYON HIZINI ARTIRIR** DNA polimerazlar bu kadar hızlı nasıl çalışır? Bir enzimin bir kimyasal reaksiyonu nasıl katalizlediğini, Kısım 8.3'de gördük:

Substrat enzime bağlanır → bir ürün oluşur → enzim salınır → döngü tekrarlanır

Eğer her bir nükleotid için böyle bir döngü geçseydi, DNA replikasyonu bu kadar hızlı ilerlemeyecekti. Bunun yerine, DNA polimerazlar **süreçseldir** –yani, onlar her defasında bir DNA molekülüne bağlanan birçok polimerizasyonu katalizlerler:

Substratlar bir enzime bağlanır → birçok ürün oluşur → enzim salınır → döngü tekrarlanır

Yeni sentezlenmiş olan zincir, bir şişenin vidalı kapağına benzerlik gösteren **kayan DNA kelepçesi** tarafından kararlı hale getirilir (**Şekil 13.18**). Bu protein, birleşerek halka şeklinde bir yapı oluşturmuş olan çok sayıda özdeş alt birime sahiptir.

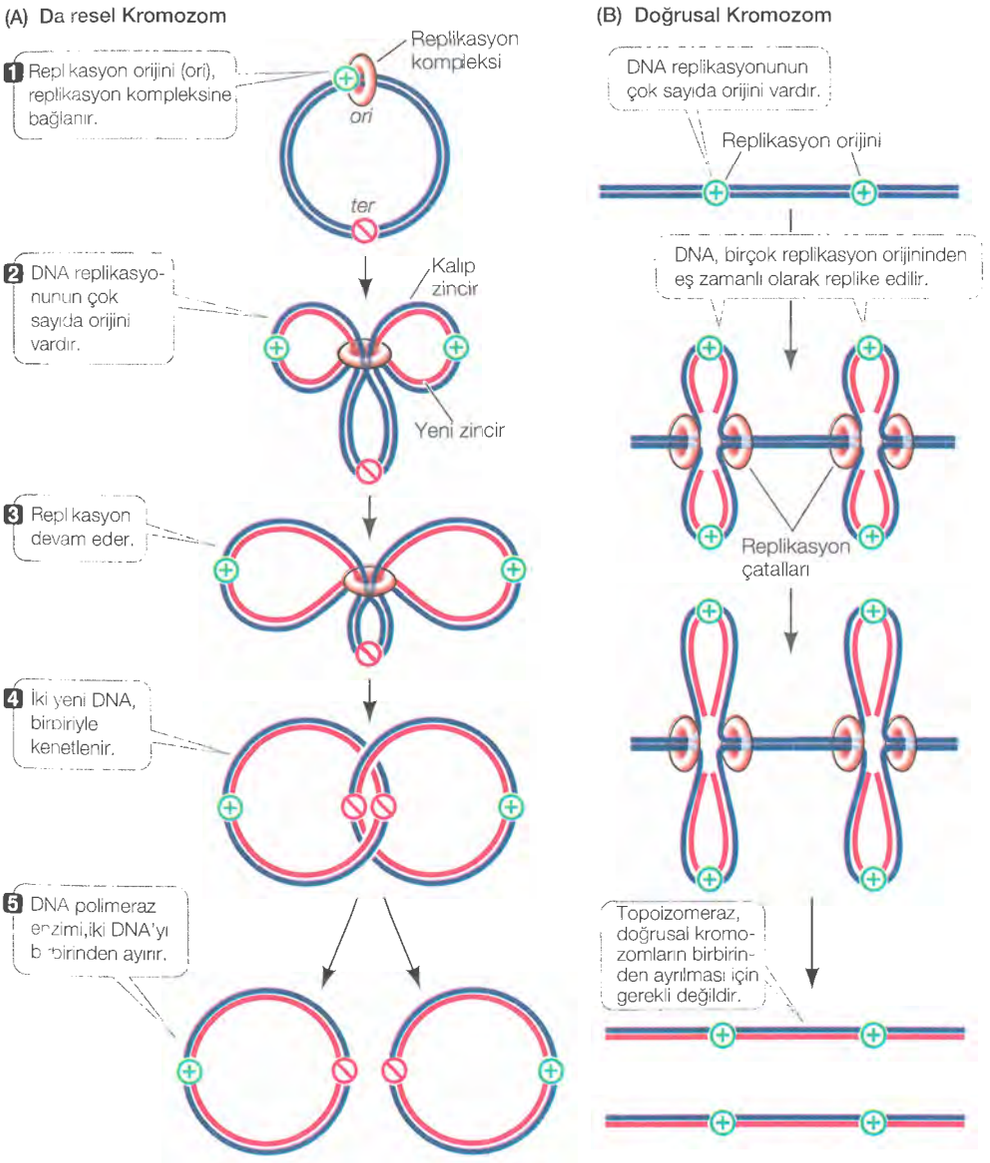
Bu halka şeklindeki yapının ortasındaki "delik", tam tamına DNA ikili sarmalını içine almaya yetecek kadar genişliktedir; ve ikili sarmal boyunca kayganlaşmayı sağlamak için su molekülerinden oluşmuş bir tabaka uzanır. Kelepçe, DNA polimeraz-DNA kompleksine bağlanarak enzimin ve DNA'nın sıkıca bir arada kalmalarını sağlar. Eğer kelepçe olmasa, 20-100 polimerizasyon işleminden sonra DNA polimeraz DNA'dan ayrılır. Kelepçe olduğunda, DNA polimeraz ayrılmadan önce 50.000 nükleotide kadar nükleotid polimerize edebilir.

**PCNA REPLİKASYON ÇATALININ ŞEFİDİR** Memelilerde, kayan kelepçe, ilk olarak hızlı bölünen hücrelerde tanımlandı ve **proliferatif hücre çekirdek antijeni** (**PCNA**) olarak isimlendirildi. PCNA, DNA polimerazı DNA'ya bağlı tutmaktan daha fazlasını yapar; PCNA, aynı zamanda, substratlara bağlanması için polimerazı yönlendirmeye yardım eder. Ayrıca, PCNA, diğer birçok protein için bağlanma yerlerine sahiptir; bu proteinler arasında kromozomal yapısal proteinler, DNA ligaz, DNA metilasyon enzimleri (bakınız Kısım 16.4) ve DNA onarımında (aşağıya bakınız) işlev gören enzimler yer alır. O, aynı zamanda, replikasyon öncesi kompleksi *ori* bölgesinden kaldırarak, replikasyonun her hücre döngüsünde sadece bir kez gerçekleşmesini garanti altına alır. PCNA, tüm bu yaptıkları için, "replikasyon çatalının şefi" olarak isimlendirilmiştir.

**DNA, BİR REPLİKASYON KOMPLEKSİNİN ARASINDAN GEÇİRİLİR** Yakın zamana kadar DNA replikasyonu, daima, bir demiryolu hattı (DNA) boyunca hareket eden bir lokomotif (replikasyon kompleksi) gibi resmedilirdi. Bazı organizmalarda bu olurken, ökaryotlarda daha yaygın olarak, replikasyon kompleksi kromatin yapılara bağlanmakta ve hareketsiz kalmaktadır; hareket eden, DNA'dır (aslında kompleksin arasından tek zincir olarak geçilir ve ikili zincir olarak çıkılır).

**KÜÇÜK DAİRESEL KROMOZOMLAR TEK BİR ORİJİNDEN KOPYALANIR** Bakterilerinki gibi (1-4 milyon baz çiftinden meydan gelmiş) küçük dairesel kromozomlar, tek bir tane replikasyon orijinine sahiptir. Bu *ori* bölgesinde, iki tane replikasyon çatalı meydana gelir; ve DNA, replikasyon kompleksi içerisinden hareket ettiğinde, replikasyon çatalları dairenin etrafında uzanır (**Şekil 13.19A**). Birbiriyle kenetlenmiş iki tane dairesel DNA molekülü oluşur; ve onlar, **DNA topoizomeraz** adı verilen bir enzim tarafından birbirinden ayrılır. Yukarıda bahsettiğimiz gibi, DNA polimerazlar çok hızlıdır. *E. coli* bakterisindeki replikasyon, saniyede 1.000 baz olacak kadar hızlı olabilir; ve bakterinin 4.7 milyon baz çiftini kopyalamak 20-40 dakika alır.

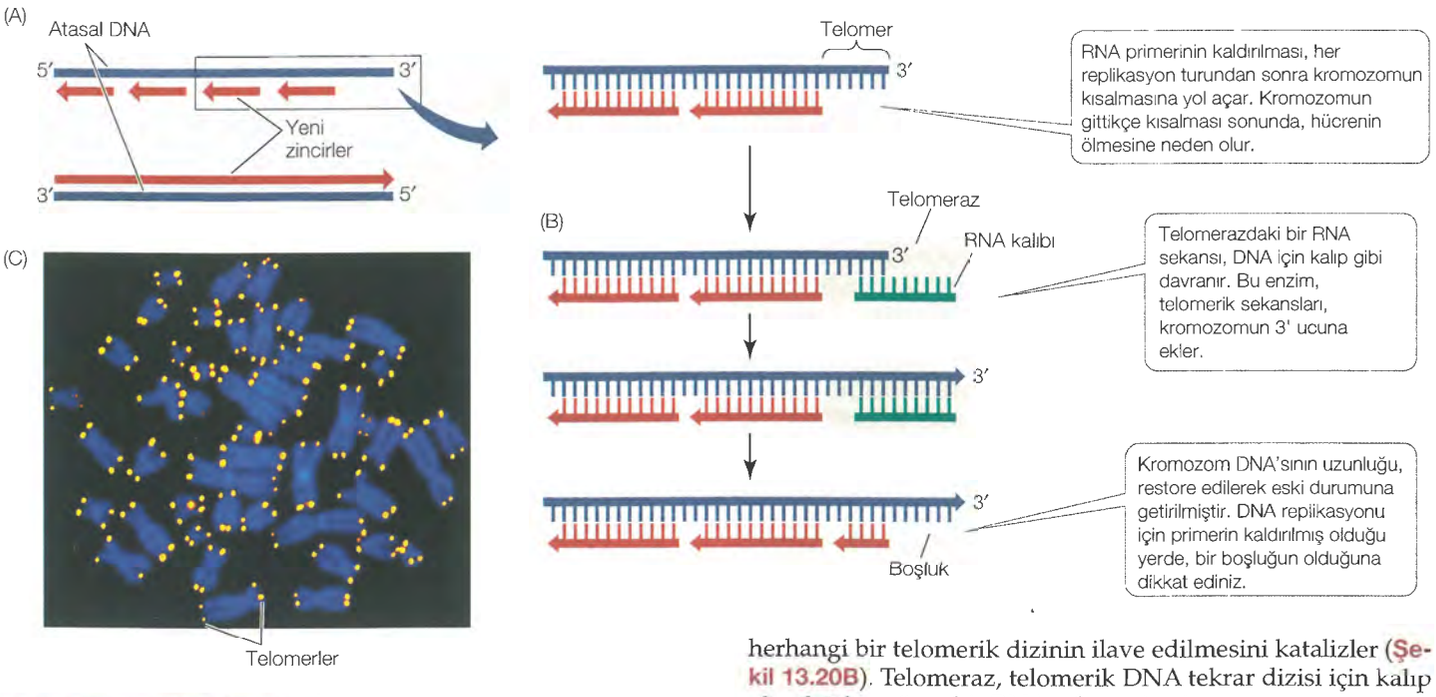
**BÜYÜK DOĞRUSAL KROMOZOMLAR BİRÇOK ORİJİNE SAHİPTİR** İnsan DNA polimerazları, *E. coli* bakterisininkinden daha yavaştır ve replikasyon, saniyede 50 baz olacak kadar hızla ilerler. İnsan kromozomları, bakterilerin kromozomlarından çok büyüktür (yaklaşık 80 milyon baz çiftine sahiptir) ve doğrusaldır. İnsanlarınki gibi büyük doğrusal kromozomlar, yüzlerce replikasyon orijini içerir. Çok sayıda replikasyon kompleksi, aynı anda bu bölgelere bağlanarak eş zamanlı olarak replikasyonu katalizler. Böylece, ökaryotik DNA'da birçok replikasyon çatalı vardır (**Şekil 13.19B**).




**13.19 Küçük Dairesel ve Büyük Doğrusal Kromozomların Replikasyonu** (A) Küçük olan dairesel kromozomlar, prokaryotlar için tipiktir ve tek bir tane replikasyon orijinine (*ori*) ve terminaline (*ter*) sahiptirler. (B) Daha büyük olan doğrusal kromozomlar, ökaryotların çekirdek DNA'ları için tipiktir ve çok sayıda replikasyon orijinine sahiptir.

## Telomerler tamamıyla kopyalanmaz ve onarıma yatkındırlar

Daha önce görmüş olduğumuz gibi, kesintili zincirin replikasyonu, RNA primerlerine Okazaki fragmentlerinin eklenmesiyle olur. Uçtaki RNA primeri ortadan kaldırıldığı zaman, artık uzayacak 3′ uç kalmadığından onun yerini




**13.20 Telomerler ve Telomeraz** (A) Kesintili zincirin kalıbının 3′ ucundaki RNA primerinin ortadan kaldırılması, DNA'nın bir bölgesini –telomer– kopyalanmadan bırakır. (B) Sürekli olarak bölünen hücrelerde bulunan telomeraz enzimi, 3′ uca bağlanır ve DNA'nın kesintili zincirini uzatır; onun için kromozom kısalmaz. (C) Parlak flüoresan renklenmeler, maviye boyalı bu insan kromozomları üzerindeki telomerik bölgeleri belirtmektedir.

alacak hiçbir DNA sentezlenemez (**Şekil 13.20A**). Böylece yeni kromozom, her bir uçta tek zincirli DNA'nın bir parçasına sahip olur. Bu durum, tek zincirli bölgenin kesilmesi için bir mekanizmayı harekete geçirir ve onunla birlikte bir miktar sağlam iki zincirli DNA'da kesilir. Böylece kromozom, her hücre bölünmesinde birazcık daha kısalır.

Kromozomların uçlarında bir başka ciddi problem daha vardır; ve bu, basitçe onları bitirir! Kısım 11.2'de DNA'nın tam olması için hücre döngüsündeki kontrol noktalarını tanımladık. DNA, kontrol noktalarının bir tanesinde, DNA kırıkları (radyasyon vs. bağlı olarak gelişen) bakımından gözden geçirilir ve eğer kırıklar bulunursa DNA onarımı başlatılır. Bu işlem, DNA sentezinin ve ligaz aktivitesinin birlikte olmasıyla kırıkların birleştirilmesini gerektirir. Bu sistem, kromozomların uçlarını kırık olarak tanıyabilir ve iki kromozomu birbiriyle birleştirebilir. Bu olay, genomik bütünlükle ilgili büyük bir hasar yaratacaktır.

Birçok ökaryotta, kromozomların uçlarında **telomer** adı verilen tekrarlanmış diziler vardır. İnsanlardaki telomer dizisi, TTAGGG şeklindedir ve yaklaşık olarak 2.500 kez tekrarlanmıştır. Bu tekrarlar, DNA onarım sisteminin bu uçları kırık olarak tanımasını önler. Ayrıca, tekrarlar, benzer koruyucu role sahip olan ilmekler oluşturabilir. Böylece telomerler, ayakkabı bağlarının yıpranmayı önleyen plastik uçları gibi davranır.

Her insan kromozomu, DNA replikasyonunun ve hücre bölünmesinin her turundan sonra 50-200 baz çiftlik telomerik DNA'yı kaybedebilir. 20-30 bölünmeden sonra, kromozomlar hücre bölünmesine katılamazlar ve hücre ölür. Bu olgu, niçin birçok hücre soy hattının organizmanın tüm yaşamı boyunca varlığını sürdüremediğini kısmen açıklar: onların telomerleri kaybolur. Kemik iliğinin kök hücreleri ve gamet üreten hücreler gibi sürekli olarak bölünen hücreler, halen telomerik DNA'larını korumaktadır. Uygun bir şekilde **telomeraz** olarak isimlendirilmiş olan bir enzim, bu hücrelerde kaybolan herhangi bir telomerik dizinin ilave edilmesini katalizler (**Şekil 13.20B**). Telomeraz, telomerik DNA tekrar dizisi için kalıp olarak işlev gören bir RNA sekansı içerir.

Telomeraz, insan kanserlerinin yüzde 90'nından daha fazlasında ifade edilir; ve kanser hücrelerinin sürekli olarak bölünme yeteneğinde önemli bir faktör olabilir. Çoğu normal hücre, bu yeteneğe sahip olmadığından telomeraz, tümörlere özgül olarak saldıran ilaçları tasarlamada cazip bir hedeftir.

Telomeraz ve yaşlanma konularına da ilgi vardır. Kültürdeki insan hücrelerine, telomerazı yüksek düzeylerde ifade eden bir gen ilave edildiği zaman, onların telomerleri kısalmaz. Bu hücreler, 20-30 kuşak yaşadıktan sonra ölmek yerine, ölümsüz olmaya başlarlar. Bu bulgunun, tüm organizmanın yaşlanmasıyla nasıl ilgili olduğu görülecektir.

## 13.3 ÖZET

**Meselson ve Stahl, DNA replikasyonunun yarı korunumlu olduğunu gösterdi: her bir atasal DNA zinciri, yeni bir zincir için kalıp olarak işlev görür. En önemlisi DNA polimerazlar olan bir protein kompleksi, replikasyonda işlev görür. Yeni DNA, sadece tek bir yönde polimerize olur; ve iki zincir antiparalel olduğundan, bir zincir kesintisiz olarak sentezlenir. Diğeri zincir ise, kısa Okazaki fragmentleri şeklinde sentezlenip bunların sonradan birbiriyle birleştirilmesiyle meydan gelir.**

- Meselson-Stahl deneyi, DNA replikasyonu için öne sürülen üç model arasındaki ayırımı nasıl yapmıştır? **Bakınız ss. 276-278 ve Şekiller 13.10 ve 13.11**
- DNA replikasyonu için gereksinim duyulan beş enzim nelerdir ve onların rolleri nedir? **Bakınız ss.279-283 ve Şekiller 13.13 ve 13.17**
- DNA'nın kesintili zinciri parça parça sentezlenmesi gerekirken kesintisiz zincirin replikasyonu nasıl devamlılık göstermektedir? **Bakınız s. 281 ve Şekil 13.16**

DNA replikasyonun kompleks süreci, şaşırtıcı bir şekilde doğrulukla gerçekleşmektedir; fakat yine de mükemmel değildir. Bazı şeyler yanlış gittiğinde ne olur?

# 13.4 DNA'daki Hatalar Nasıl Onarılır?

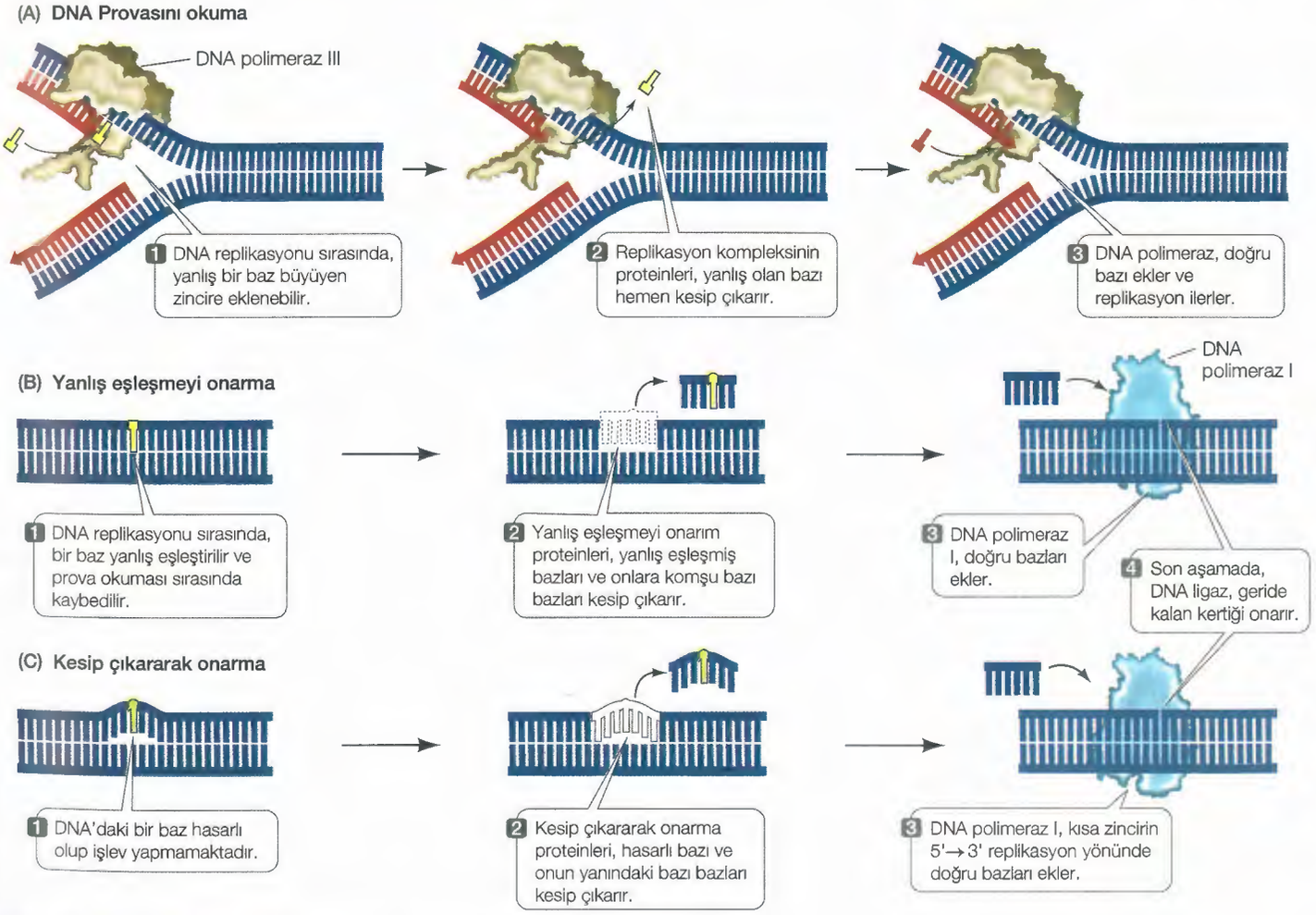
DNA, büyük bir doğrulukla kopyalanmalıdır ve tam olarak korunmalıdır. Başarısızlığın bedeli, çok büyük olabilir; genetik bilginin büyük bir doğrulukla aktarılması, tek bir hücrenin ya da çok hücreli organizmanın yaşamı ve işlevi için elzemdir. Yine de DNA'nın replikasyonu, mükemmel olarak tam değildir; ve bölünmeyen hücrelerin DNA'sı, doğal kimyasal değişiklikler ve çevresel etkenler tarafından meydana getirilen hasarlara tabidirler. Bu tehlikeler karşısında, yaşam böylesine uzun nasıl devam etmiştir?

DNA onarım mekanizmaları, yaşamın korunmasına yardım eder. DNA polimerazlar, polinükleotid zincirleri oluşturmada başlangıçta önemli sayıda hata yapar. Gözlemlenen hata oranının replike olan her $10^5$ baz için bir olduğu düşünüldüğünde, DNA onarımı olmaksızın, bir insan hücresi bölündüğünde her defasında yaklaşık 60.000 mutasyon meydana gelecektir. Neyse ki, bizim hücrelerimiz, hasarlı nükleotidleri ve DNA replikasyon hatalarını onarabilir ve böylece replike olmuş DNA'da çok az sayıda hata ortaya çıkar. Hücreler, bu hataları bertaraf etmede, en azından üç tane DNA onarım mekanizmasına sahiptir:

- **Provayı okuma** mekanizması, DNA polimeraz onları yaptığında replikasyondaki hataları düzeltir.
- **Yanlış eşleşmeyi onarım** mekanizması, DNA replike olduktan hemen sonra DNA'yı tarar ve yanlış olan baz eşleşmelerini düzeltir.
- **Kesip çıkarma onarım** mekanizması, kimyasal hasarlar nedeniyle oluşmuş olan anormal bazları ortadan kaldırarak onların yerine işlevsel bazları koyar.

Çoğu DNA polimeraz, büyüyen DNA zincirine yeni bir nükleotid ilave edildiğinde her defasında **provayı okuma** işlevi yapar (**Şekil 13.21A**). DNA polimeraz, yanlış eşleşmiş bazları tespit edince, uygun olmayarak sokulmuş olan nükleotidi kaldırır ve tekrar dener. (Replikasyon kompleksindeki diğer proteinler de provayı okumada rol oynar.) Bu işlem için hata oranı, yaklaşık olarak 10.000 baz çifti için sadece birdir; ve replikasyon için tüm hata oranını, replike olmuş her $10^{10}$ baz için yaklaşık olarak bir hataya düşürür.

DNA replikasyon geçirdikten sonra, ikinci bir protein takımı, yeni replike olmuş olan molekülü inceler ve provayı okuma sırasında gözden kaçmış olan yanlış eşleşmiş baz çiftlerini bulmaya çalışır (**Şekil 13.21B**). Örneğin **yanlış eşleşmeyi**




**13.21 DNA Onarım Mekanizmaları** Replikasyon kompleksinin proteinleri, DNA onarım mekanizmalarında işlev görür ve replikasyon geçiren DNA'daki hata oranlarını indirgerler. Başka bir mekanizma (kesip-çıkarıp onarma), mevcut olan DNA moleküllerindeki hasarları onarır.

**onarım** mekanizması, A-T baz çifti yerine bir A-C baz çiftinin gelmiş olduğunu saptayabilir. Fakat bu onarım mekanizması, A-C çiftindeki C'nin kaldırılıp onun T ile değiştirilmesinin gerektiğini ya da A'nın kaldırılıp onun yerine G'nin getirilerek onarılması gerektiğini nasıl"bilmektedir"?

Yanlış eşleşmeyi onarım mekanizması, "yanlış" bazı saptayabilir; çünkü DNA zinciri, replikasyondan bir süre sonra kimyasal olarak değiştirilir. Prokaryotlarda, bazı adeninlere metil grupları ($-CH_3$) eklenir. Ökaryotlarda ise sitozin bazları metillenir. Replikasyondan hemen sonra, yeni replike olmuş zincir üzerinde metillenme henüz gerçekleşmemiştir; böylece bu yeni zincir, hataların düzeltilmesi gereklidir şeklinde"işaretlidir" (yani metillenmemiş olarak ayırt edilir).

Yanlış eşleşmeyi onarım mekanizması başarısız olduğu zaman, DNA sekansı değiştirilir. Kolon kanserinin bir formu, kısmen bu onarım mekanizmasındaki aksaklıktan ortaya çıkmaktadır.

DNA molekülleri, aynı zamanda, hücrenin yaşamı süresinde de hasar görebilir (örneğin, hücre $G_1$ evresinde olduğunda). Yüksek enerjili radyasyon, çevreden gelen kimyasallar ve kendiliğinden rastgele ortaya çıkan reaksiyonlar, DNA hasarı meydana getirebilir. **Kesip çıkarma onarım** mekanizmaları, bu tür hasarlar ile ilgilenir (**Şekil 13.21C**). Kseroderma pigmentozum olarak bilinen durumdan muzdarip olan bireyler, ultraviyole radyasyonunun yol açtığı hasarları normalde düzeltebilen kesip çıkarma onarım mekanizmasından yoksundur. Onlar, kısa bir süre güneş ışığına maruz kalsalar *bile, deri kanseri gelişebilir.*

## 13.4 ÖZET

**DNA replikasyonu, mükemmel değildir; ayrıca, DNA doğal olarak değiştirilebilir ya da hasar görebilir. Yanlış eşleşmeleri ya da hasarlı DNA'yı saptayan onarım mekanizmaları vardır.**

- DNA provasını okuma, yanlış eşleşmeyi onarma ve kesip çıkarma onarım mekanizmalarının rollerini açıklayınız **Bakınız Şekil 13.21**

DNA'nın nasıl kopyalandığının ve onarıldığının anlaşılması, bilim insanlarının genleri çalışmak için yeni teknikler geliştirmesine izin vermiştir. Şimdi, bu tekniklerden sadece bir tanesine göz atacağız.

# 13.5 Polimeraz Zincir Reaksiyonu, DNA'yı Nasıl Çoğaltır?

Hücrelerde DNA replikasyonunun altında yatan prensipler, genleri ve genomları analiz etmede elzem olan önemli bir laboratuvar tekniğinin geliştirilmesinde kullanılmıştır. Bu teknik, araştırmacıların, kısa DNA sekanslarının çok sayıda kopyasını yapmasına izin verir.

### Polimeraz zincir reaksiyonu, DNA sekansının çok sayıda kopyasını yapar

DNA'yı çalışmak ve genetik manipülasyonlar yapmak için, bir DNA sekansının çok sayıda kopyasını yapmak gerekir. Çalışmak için biyolojik örneklerden izole edilen DNA miktarı, çoğunlukla çok küçük olduğundan, bu gereklidir. **Polimeraz zincir reaksiyonu (PCR)** tekniği, aslında bu replikasyon işlemini, bir test tüpü içerisinde DNA'nın kısa bir bölgesini birçok kez kopyalamak suretiyle otomatikleştirir. Bu işlem, DNA *amplifikasyonu* olarak adlandırılır.

PCR reaksiyon karışımı aşağıdakilerini içerir:

- Kalıp olarak işlev görmesi için, bir biyolojik örnekten elde edilmiş olan iki iplikçikli DNA örneği,
- Çoğaltılacak sekansın (dizinin) uçlarına tamamlayıcı olarak yapay yoldan sentezlenmiş iki tane kısa primer,
- Dört çeşit dNTP (dATP, dTTP, dCTP ve dGTP),
- Yüksek sıcaklığa tolerans göstererek parçalanmadan kalabilen bir DNA polimeraz, ve
- Ortam pH'sının nötrale yakın kalmasını sağlayan bir tampon ve tuzlar.

PCR ile çoğaltma, döngüsel bir süreç olup aşamaların sırası tekrar tekrar tekrarlanır (**Şekil 13.22**)

- İlk işlem, DNA kalıbının iki zincirini birbirinden ayıracak (*denature* edecek) olan kaynama noktasına kadar ısıtmayı içerir.
- Reaksiyon, ondan sonra, soğutulur ve primerlerin kalıp zincirlere bağlanmasına (ya da *tavlama*) izin verilir.
- Bundan sonra, reaksiyon, DNA polimerazın tamamlayıcı yeni zincirlerin üretimini katalizleyeceği ideal sıcaklığa kadar ısıtılır.

Tek bir döngünün hedef DNA sekansının iki kopyasını üretmesi için gerekli süre, sadece birkaç dakikadır ve yeni DNA, iki zincirli durumda ortaya çıkar. Döngünün birçok kez tekrarlanması, DNA sekansının kopya sayısında üssel bir artışa yol açar.

PCR tekniği, ekseriyetle 15-30 baz uzunluğundaki tamamlayıcı primerlerin laboratuvarda yapılabilmesi için, hedef DNA sekansının her bir zincirinin 3' ucundaki baz sekansının bilinmesini ister. DNA sekanslarının özgünlüğünden dolayı, bu uzunluktaki primer çiftleri, ekseriyetle, bir organizmanın genomundaki DNA'nın sadece tek bir bölgesine bağlanacaktır. Bu özgüllük, DNA sekansındaki inanılmaz çeşitliliğe rağmen, PCR'ın gücünün anahtarıdır.

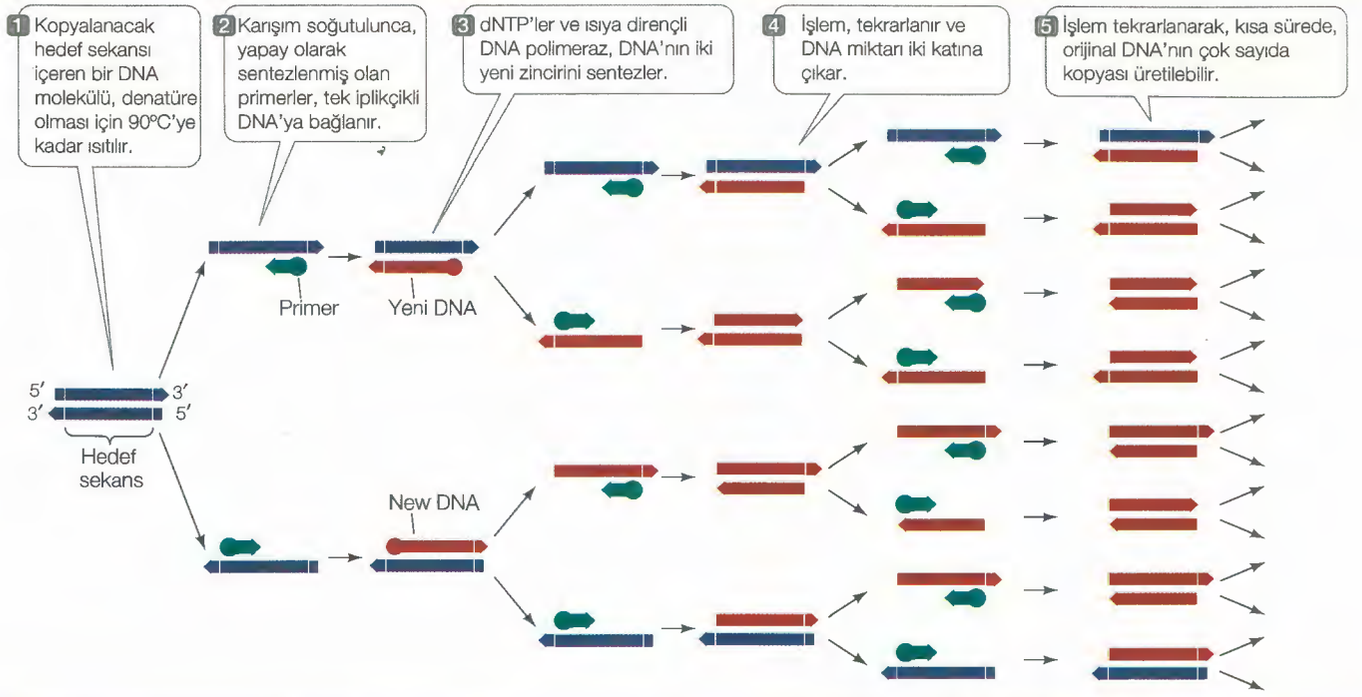
PCR ile ilgili başlangıçtaki problem, yüksek sıcaklık istemesiydi. DNA'yı denatüre etmek için, 90°C'nin daha yukarısına kadar ısıtmak gerekir; böyle bir sıcaklık, çoğu DNA polimerazı yıkar. Eğer her bir döngüdeki denatürasyondan sonra yeni polimerazın eklenmesi gerekseydi, PCR tekniği pratik olmayacaktı.

Bu problem, doğa tarafından çözüldü: Yellowstone Ulusal Parkındaki sıcak su kaynaklarında ve yüksek sıcaklığa sahip diğer ortamlarında yaşayan ve yaşadığı ortama uygun olarak isimlendirilmiş olan bir bakteri türü vardır, *Thermus aquaticus* ("sıcak su"). 95°C'den daha yüksek sıcaklıklarda yaşamını sürdüren bu organizma, Wisconsin Üniversitesi, Madison'dan Thomas Brock ve çalışma arkadaşları tarafından incelenmiştir. Onlar, *T. aquaticus* türünün, ısıya dirençli tam bir metabolik makineye sahip olduğunu ve DNA polimerazın bu yüksek sıcaklıklarda denatüre olmadığını keşfetti. PCR tarafından DNA'nın kopyalanması problemi üzerinde duran bilim insanları, Brock'un temel araştırma makalelerini okudu ve akıllarına iyi bir fikir geldi: *T. aquaticus* türünün DNA polimerazını, PCR tekniğinde niçin kullanmıyoruz? Bu enzim, 90°C denatürasyon sıcaklığında bozulmadan ayakta

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 13.22 Polimeraz Zincir Reaksiyonu

Bu döngüsel süreçteki aşamalar, bir DNA fragmentinin birbirine özdeş çok sayıda kopyasını üretmek için birçok kez tekrarlanır. Bu yöntemle, kimyasal analizler ve genetik manipülasyonlar için yeterli miktarda DNA üretilir.




kalabiliyordu ve her döngüde ilave edilmesi gerekmeyecekti. Bu fikir çalıştı ve biyokimyacı Kary Mullis'e Nobel ödülü kazandırdı. PCR'ın genetik araştırmalar üzerinde çok büyük etkisi olmuştur. Onun en çarpıcı uygulamalarından bazıları, Bölüm 15-18'de anlatılacaktır. Bu uygulamalar, bir bireyin ya da organizmanın kimliğini tespit etmek üzere DNA'nın çoğaltılmasından hastalıkların tespitine kadar uzanır.

## 13.5 ÖZET

**DNA replikasyon mekanizmasının bilinmesi, DNA sekanslarının çok sayıda kopyalarını yapmak için bir tekniğin geliştirilmesine yol açtı.**

- PCR'deki primerlerin rolü nedir **Bakınız ss.286 ve Şekil 13.22**

# BÖLÜM ÖZETİ

### 13.1 Genin DNA Olduğuna İlişkin Kanıt Nedir?

- Griffith'in 1920'lerdeki deneyleri, hücrelerdeki bazı maddelerin –o zaman **transformasyon kaynağı** olarak isimlendirilmişti- diğer hücrelerde kalıtılabilir değişikliklere neden olduğunu gösterdi. **İnceleyiniz Şekil 13.1**
- DNA'nın hücredeki yerleşim yeri ve miktarı, DNA'nın kalıtsal madde olabileceğini akla getirdi. Avery, MacLeod ve McCarty, transformasyon kaynağını bakterilerden izole etti ve onun DNA olduğunu tanımladı. **İnceleyiniz Şekil 13.2**
- Hershey-Chase deneyi, bakteri hücrelerini enfekte eden radyoaktif olarak etiketlenmiş virüslerin DNA'sını izleyerek, kalıtsal maddenin DNA (protein değil) olduğunu kesin olarak kanıtladı. **İnceleyiniz Şekil 13.4**
- Ökaryotik hücrelerin genetik transformasyonuna, **transfeksiyon** adı verilir. Transformasyon ve transfeksiyon, bilinen ve gözlemlenebilen bir fenotipi sunan **markör** genin yardımıyla çalışılabilir. **İnceleyiniz Şekil 13.5**

### 13.2 DNA'nın Yapısı Nasıldır?

- Chargaff kuralı, DNA'daki **adenin** miktarının **timin** miktarına ve **guanin** miktarının **sitozin** miktarına eşit olduğunu belirtir; böylece pürinlerin toplamı (A+G), pirimidinlerin toplamına (T+C) eşittir.
- X-ışınları kristallografisi, DNA molekülünün **sarmal** olduğunu gösterdi. Watson ve Crick, DNA'nın iki zincirli sarmal yapıda

olduğunu ve bu yapıda yer alan zincirlerin birbirine **antiparalel** olduğunu önerdi. İnceleyiniz Şekil 13.8
- A ile T ve G ile C arasındaki **tamamlayıcı baz eşleşmesi**, Chargaff kuralından sorumludur. Bazlar, hidrojen bağları sayesinde bir arada tutulurlar. İnceleyiniz Şekil 13.9

## 13.3 DNA Nasıl Kopyalanır?

BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 13.1

- Meselson ve Stahl, DNA replikasyonunun **yarı korunumlu** olduğunu gösterdi. Her bir atasal zincir, yeni zincirin sentezi için **kalıp** olarak iş görür; böylece, replike olmuş iki DNA molekülünün her biri, bir tane atasal zincir ve bir tanede yeni sentezlenmiş zincir içerir. İnceleyiniz Şekil 13.11, ANİMASYONLA ÖĞRENME 13.2
- DNA replikasyonunda, **DNA polimeraz** enzimi, her bir zincirin 3′ ucuna nükleotidlerin eklenmesini katalizler. Hangi nükleotidlerin ekleneceği, kalıp zincir ile tamamlayıcı baz eşleşmesi sayesinde belirlenir. İnceleyiniz Şekil 13.12
- **Replikasyon kompleksi**, kromozoma **replikasyon orijininde** (***ori***) bağlanan çok büyük bir protein kompleksidir.
- Replikasyon, her iki zincir üzerindeki replikasyon orijininden 5′→3′ yönünde ilerler ve bir **replikasyon çatalı** oluşur.
- **Primaz**, kısa bir RNA **primerinin** sentezini katalizler; bu primere, DNA polimeraz tarafından nükleotidler eklenir. İnceleyiniz Şekil 13.13
- DNA replikasyonuna birçok protein yardım eder. **DNA helikaz**, iki zinciri birbirinden ayırır ve **tek-iplikçiğe bağlananı proteinler**, iplikçiklerin yeniden sarmal oluşturmalarını engellerler. İnceleyiniz Şekil 13.13, WEB AKTİVİTESİ 13.1
- **Kesintisiz zincir**, devamlılık gösteren şekilde sentezlenir; **kesintili zincir** ise **Okazaki fragmentleri** adı verilen parçalar şeklinde sentezlenir. Bu fragmentler, **DNA ligaz** tarafından birleştirilir. İnceleyiniz Şekil 13.16 ve 13.17, ANİMASYONLA ÖĞRENME 13.3
- DNA polimerizasyonunun ilerleme hızı, DNA polimerazların **süreçsel** özelliği ile alakalıdır; bu enzimler aynı anda birçok polimerizasyonu katalizleyebilirler. **Kayan DNA kelepçesi**, bu işlemin sağlamlığını garanti altına alır. İnceleyiniz Şekil 13.18
- Prokaryotlarda, birbiriyle kenetlenmiş dairesel iki DNA molekülü oluşur; bunlar, **DNA topoizomeraz** adı verilen enzim tarafından birbirinden ayrılır. İnceleyiniz Şekil 13.19
- Ökaryotlardaki DNA replikasyonunda, kromozomun 3′ ucunda **telomer** adı verilen replikasyon geçirmemiş bir dizi bırakır. **Telomeraz** enzimi mevcut olmadığı sürece, sekans kaldırılır. Birçok hücre döngüsünden sonra, telomerlerin kısalması, kromozom değişkenliğine yol açar ve hücre ölür. İnceleyiniz Şekil 13.20

## 13.4 DNA'daki Hatalar Nasıl Onarılır?

- DNA polimerazlar, yaklaşık olarak, replikasyon geçiren her $10^5$ bazda bir hata yapar. DNA, aynı zamanda, doğal bozumlara ve kimyasal hasarlara maruz kalır. DNA, üç farklı onarım mekanizmasıyla onarılabilir: **provayı okuma, yanlış eşleşmeyi onarma** ve **kesip çıkarıp onarma.** İnceleyiniz Şekil 13.21

## 13.5 Polimeraz Zincir Reaksiyonu, DNA'yı Nasıl Çoğaltır?

- **Polimeraz zincir reaksiyon** tekniği, laboratuvarda DNA'nın çok sayıda kopyasını yapmak için DNA polimerazı kullanır. İnceleyiniz Şekil 13.22

# DENEME TESTİ

1. Griffith'in *Streptococcus pneumoniae* bakteri türüyle yaptığı çalışmalar aşağıdakilerden hangisini göstermiştir?
   *a.* DNA'nın bakterilerin kalıtsal maddesi olduğunu göstermiştir.
   *b.* DNA'nın bakteriyofajın kalıtsal maddesi olduğunu göstermiştir.
   *c.* Bakteriyel transformasyon olayını kanıtlamıştır
   *d.* Prokaryotların eşeyli olarak çoğalabildiğini göstermiştir.
   *e.* Proteinin kalıtsal madde olmadığını göstermiştir.

2. Hershey-Chase deneyinde,
   *a.* bir bakteriyofajadan alınan DNA, ondan köken alıp çoğalan bakteriyofajlarda ortaya çıktı.
   *b.* faj DNA'sının çoğu, bakteriye girmedi.
   *c.* faj proteininin dörtte üçünden fazlası yavru türeyen fajlarda ortaya çıktı.
   *d.* DNA, radyoaktif kükürt ile işaretlendi.
   *e.* DNA, bakteriyofajın kılıfını oluşturdu.

3. Aşağıdaki ifadelerden hangisi, tamamlayıcı baz eşleşmesi için *doğru değildir*?
   *a.* Tamamlayıcı baz eşleşmesi, DNA replikasyonunda rol oynar.
   *b.* DNA'da T ile A eşleşir.
   *c.* Pürinler pürinler ile ve pirimidinler pirimidinler ile eşleşir.
   *d.* DNA'da C ile G eşleşir.
   *e.* Baz çiftleri, eşit uzunluktadır.

4. DNA'nın yarı korunumlu replikasyonunda,
   *a.* orijinal ikili sarmal, bozulmadan kalır ve yeni ikili sarmal oluşur.
   *b.* ikili sarmalın zincirleri ayrılır ve yeni zincirler için kalıp olarak işlev görür.
   *c.* polimerizasyon, RNA polimeraz tarafından katalizlenir.
   *d.* polimerizasyon, ikili-sarmal enzimi tarafından katalizlenir.
   *e.* DNA, amino asitlerden sentezlenir.

5. Aşağıdakilerden hangisi DNA replikasyonu sırasında meydana *gelmez*?
   *a.* Ana ikili sarmalın çözülmesi.
   *b.* Oluşan kısa DNA parçalarının, DNA ligaz tarafından birleştirilmesi.
   *c.* Tamamlayıcı baz eşleşmesi.
   *d.* Primerin kullanılması.
   *e.* 3′→5′ yönünde polimerizasyon.

6. DNA replikasyonu için kullanılan primer,
   *a.* 3′ uca eklenen kısa RNA iplikçiğidir.
   *b.* kesintisiz zincirde sadece bir kez gereklidir.
   *c.* replikasyondan sonra DNA üzerinde varlığını sürdürür.
   *d.* nükleotidlerin eklenebileceği serbest 5′ ucun bulunmasını sağlar.
   *e.* iki kalıp zincirden sadece bir tanesine eklenir.

7. DNA'nın bir zinciri, 5'-ATTCCG-3' şeklinde nükleotid dizisine sahiptir. Bu zincirin, tamamlayıcı zinciri aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* 5'-TAAGGC-3'
   *b.* 5'-ATTCCG-3'
   *c.* 5'-ACCTTA-3'
   *d.* 5'-CGGAAT-3'
   *e.* 5'-GCCTTA-3'

8. DNA ligazın DNA replikasyonundaki rolü, aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Büyüyen zincire, bir defada daha fazla nükleotid eklemek.
   *b.* İki DNA zincirini çözerek kalıp zincir olarak işlev görmelerini sağlamak
   *c.* Bir nükleotiddeki baz, şeker ve fosfatı birleştirmek.
   *d.* Okazaki fragmentlerini birbirlerine bağlamak
   *e.* Yanlış eşleşmiş bazları ortadan kaldırmak.

9. Polimeraz zincir reaksiyonu,
   *a.* DNA'nın sekansını çıkarmak için bir yöntemdir.
   *b.* özgül genlerin transkripsiyonunda kullanılır.
   *c.* özgül DNA dizilerinin çoğaltılmasını sağlar.
   *d.* DNA replikasyon primerine gereksinim duymaz.
   *e.* 55°C'de denatüre olan bir DNA polimeraz kullanır.

10. DNA'nın kesip çıkarılıp onarılmasında geçekleşen olayların doğru sıralaması aşağıdakilerden hangisinde verilmiştir? (1) DNA polimeraz I, doğru bazları 5' → 3' replikasyon yönünde ekler; (2) hasarlı bazlar, tanınır; (3) DNA ligaz, yeni zinciri, mevcut olan DNA'ya sokar; (4) tek bir zincirin parçası, kesip çıkartılır.
    *a.* 1, 2, 3, 4
    *b.* 2, 1, 3, 4
    *c.* 2, 4, 1, 3
    *d.* 3, 4, 2, 1
    *e.* 4, 2, 3, 1

## TARTIŞMA

1. Meselson ve Stahl'ın DNA replikasyonu üzerindeki deneylerini bakteriler üzerinde on kuşak yürüttüklerini varsayalım. Herhangi bir $^{14}N$-$^{15}N$ hibriti, halen daha mevcut olacak mıdır? O, santrifüj tüpünde halen daha görülecek midir? Açıklayınız.
2. Eğer DNA replikasyonu, yarı korunumlu olmak yerine korunumlu olsaydı Meselson ve Stahl, hangi sonuçları gözlemiş olacaktı? Şekil 13.10'da verilmiş olan bilgileri kullanarak, sonuçlarla ilgili bir diyagram çiziniz.
3. Takip eden bilgileri kullanarak, bir insan kromozomu üzerinde DNA replikasyonunun orijin sayısını hesaplayınız: DNA polimeraz, dakikada 3.000 baz çiftlik nükleotidi bir yöne doğru eklemektedir; replikasyon iki yöne doğru da olmaktadır; S evresi 300 dakika devam etmektedir; kromozom başına 120 milyon baz çifti vardır. 3 μm uzunluktaki tipik bir kromozomda, μm başına kaç tane orijin vardır?
4. Bazı viral enfeksiyonların tedavisinde kullanılan dideoksisitidin adı verilen ilaç, 2',3'-dideoksiriboz içeren bir nükleotiddir. Bu şekerin, hem 2' ve hem de 3' pozisyonlarında –OH grubu yoktur. Bu ilacın DNA'ya eklendiği zaman, DNA zincirinin büyümesini niçin durdurduğunu açıklayınız?

## EK ARAŞTIRMA

Radyoaktif izotoplar ($^{32}P$ ve $^{35}S$ gibi) kullanılarak gerçekleştirilen bir seri deney, konak hücreye giren maddenin bakteri proteini değil bakteri DNA'sı olduğunu; ve bakteriyel transformasyondan sorumlu olan maddenin DNA olduğunu göstermiştir.

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Hershey-Chase Deneyi** İşaretlenmiş bakteriyofajın, konak olan *E. coli* hücresini enfekte etmede kullanıldığı deneyler, DNA'nın gen olarak tanımlandığı anahtar kanıttı (Şekil 13.4). Bu egzersizde, hem Hershey ve Chase'in elde ettiği verileri ve hem de proteinin değil DNA'nın gen olduğuna işaret eden önemli kontrol deneylerinin verilerini analiz edeceksiniz.

**Meselson-Stahl Deneyi** Çok güzel planlanmış ve basit olan bu muhteşem deney, biyoloji tarihinde en güzel deneylerden biri olarak anılır (Şekil 13.11). Bu gerçek egzersizde, deney protokolünü inceleyeceksiniz ve deneyi gerçekleştirenlerin elde ettikleri gerçek santrifüj fotoğraflarına dayanarak hesaplamalar yapacaksınız.

# 14 DNA'dan Proteine: Gen İfadesi

## Beklenmeyen bir düğün hediyesi

Düğün ve balayı çok görkemli başladı. Atlanta'lı avukat Andrew Speaker ve hukuk öğrencisi Sarah Cooksey balayına Roma'da başladı. Günler sonra A.B.D'nin Hastalık Kontrol ve Önleme Merkezleri'nden şok edici bir haber aldılar: Andrew ilaca dirençli tüberküloza (TB) yakalandığından ötürü hastalığı başkalarına bulaştırmaması için karantinaya alınmak zorundaydı.

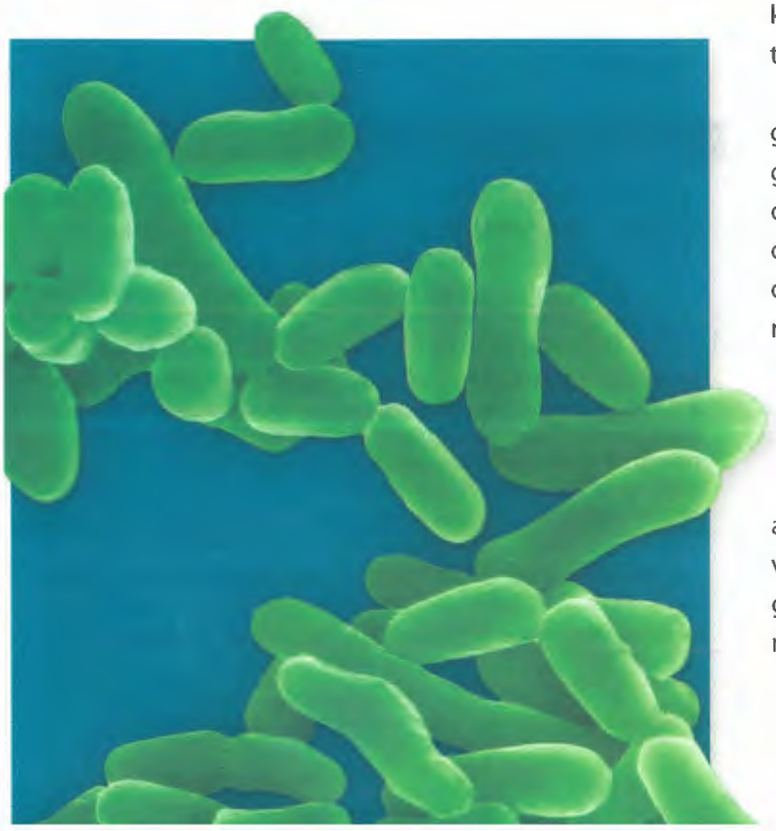
Birkaç ay önce Speaker kaburgasındaki ağrı şikâyetiyle hekime gitmişti. Doktor röntgen filmi istemiş ve Speaker'ın akciğerlerinde bir miktar sıvı olduğunu görmüştü. Durumdan şüphelenen doktor bu sıvıdan aldığı örneği laboratuvara göndermiş ve TB varlığını doğrulatmıştı. Daha da kötüsü, TB'nin çeşitli ilaçlara dirençli olduğu ortaya çıkmıştı.

On dokuzuncu yüzyıldan önce Alman mikrobiyolog Robert Koch bu hastalığın etmeni olan *Mycobacterium tuberculosis* bakterisini tanımlamıştı. Kanlı balgam, ateş, titreme ve gece terlemeleri ile başlayan hastalık, genellikle sinir sistemi de dahil diğer organlara sıçrayabiliyordu. Ölüm hemen hemen kaçınılmazdı. Bugün tüberküloz Amerika Birleşik Devletleri ve Avrupa'da çok seyrek görülür. Buna karşılık, dünyada her yıl 8 milyondan fazla vak'a ve 1.6 milyon ölüm görülmesi, on dokuzuncu yüzyıldaki TB sayılarının halen geçerli olduğunu göstermektedir. Speaker bu bakteriyi düğün zamanı ortaya çıkışından çok önce yaptığı seyahetlerde kapmış ve bakteri vücut dokularında (muhtemelen yıllarca) gizli kalmıştı.

TB tedavisinde ilk yaklaşım olarak iki ilaç kullanılır. Bunların ilki olan izoniazid, bakteri hücresi içinde aktive edilir ve bakteri hücre duvarlarının kurulması için gerekli olan bir enzimi bloke eder. İşlevsel hücre duvarından yoksun olan yeni bakteri hücreleri yaşayamaz. İkinci ilaç olan rifampin, gen ifadesi için zorunlu olan RNA polimeraz enziminin bir kısmına bağlanır. Genleri gerektiği gibi ifade edilmeyen bakteri kısa sürede ölür.

Her iki durumda da antibiyotiklerin hedefi, her biri bir gen (bir DNA dizisi) tarafından kodlanan proteinlerdir. Bu genlerdeki mutasyonlar proteinlerin amino asit dizilerinde değişikliğe yol açar; bunun sonucunda üç-boyutlu yapıları değişen proteinler antibiyotiğe bağlanamaz. Ne yazık ki, değişikliğe uğramış olan bu genler bir bakteriden diğerine aktarılabilir; böylece tek bir *M. tuberculosis* suşu her iki mutasyonu da taşıyacak şekilde evrimleşebilir ve her iki antibiyotiğe de dirençli olur. Andrew Speaker vak'asında gerçekleşen durum budur.

Tedavi için Denver'e dönen Speaker'a bu kez üçüncü bir antibiyotik olan ve bakteriyel ribozoma bağlanan kanamisin verilmiştir. Ribozom hücrenin protein sentez fabrikasıdır ve gen ifadesi için de gereklidir. Sonunda, tedavi başarıya ulaşmıştır.



***TB'ye neden olan*** ajan antibiyotiklerle öldürülebilir, ancak bazen dirençlik ortaya çıkar.



**Tüberküloz Dünya'daki sağlık sorunlarından biridir** İlaca-dirençli TB dünya çapında bir tabbi sorun haline gelmiştir. Burada Etiyopya'lı bir hastayı muayene eden bir doktor görülmektedir. Etiyopya TB vak'alarının yüksek olduğu ülkeler arasında bulunmaktadır.

Proteinler gen ifadesinin temel ürünleridir. Bazı proteinler hücrelerde çok önemli yapısal roller üstlenirken, diğerleri pek çok fenotipik ifadenin ortaya çıkışında zorunludur. Dolayısıyla, protein sentezi inhibe edildiğinde, hücreler hayatta kalamaz. Speaker kanamisin ile tedavi edildiğinde, TB'ye neden olan bakterinin başına gelen şey de budur. Ancak genler mutasyona uğrayabilir ve ortaya çıkan alleller değişikliğe uğramış yüzeylere sahip proteinleri kodlayabilir. Dirençli TB'deki mutant alleller antibiyotiklere bağlanamayan proteinleri kodlamaktadır.

**BU BÖLÜMDE** ilk önce genler ve proteinler arasındaki ilişkiye ait kanıtları tartışacak, genlerin nasıl proteinler halinde ifade edildiğini açıklayacağız. Daha sonra bir genin DNA dizisinin nasıl RNA dizisine kopyalandığını (transkribe edildiğini) ve RNA dizisinin belirli amino asit dizisine sahip bir proteine nasıl tercüme edildiğini anlatacağız. Ribozomlarda yapılan proteinlerin sentez sonrası uğratıldığı bazı değişiklikleri gözden geçireceğiz. Mendel'in fiziksel birim olarak tanımladığı gen, daha sonraki bilim insanları tarafından DNA olarak karakterize edilmiştir (bakınız Bölüm 13). Bu bölümde genin moleküler düzeyde bir fenotip olarak nasıl ifade edildiğini göreceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


14.1 Genlerin Proteinleri Kodladığının Kanıtı Nedir?
14.2 Bilgi Genlerden Proteinlere Nasıl Akar?
14.3 DNA'daki Bilgi İçeriği RNA Oluşturmak Üzere Nasıl Transkribe Edilir?
14.4 Ökaryotik DNA Nasıl Transkribe Edilir ve RNA Nasıl Olgunlaştırılır?
14.5 RNA Proteinlere Nasıl Tercüme Edilir?
14.6 Translasyondan Sonra Polipeptidlere Ne Olur?


## 14.1 Genlerin Proteinleri Kodladığının Kanıtı Nedir?

Bölüm 12'de genleri DNA dizileri olarak tanımladık ve genlerin fenotip olarak bilinen fiziksel karakterler şeklinde ifade edildiğini öğrendik. Burada, birçok genin proteinleri kodladığını ve proteinlerin fenotipi belirlediğini göstereceğiz. Buna ait kanıt nedir?

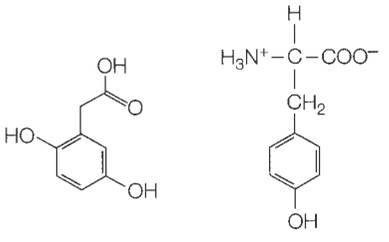
Fenotipin moleküler temeli, DNA'nın genetik madde olduğunun belirlenmesinden önce keşfedildi. Araştırıcılar insandan ekmek mayasına kadar uzanan farklı organizmalarda yabanıl tip ve mutant allelleri taşıyan bireyler arasındaki kimyasal farklılıkları incelemişlerdi. Bu araştırıcılar temel fenotipik farklılıkların birbirinden farklı özgül proteinlerden kaynaklandığını buldular.

### İnsanlardaki gözlemler genlerin enzimleri belirlediği sonucuna yol açtı

Bir gen ürününün bir protein olduğunun belirlenmesi bir mutasyon ile başladı. Yirminci yüzyıl başlarında İngiliz hekim Archibald Garrod nadir bir hastalıktan mustarip olan bazı çocukları inceledi. Bu hastalığın belirtilerinden biri, havayla temas eden idrarın koyu kahverengine dönmesiydi. Bu durum özellikle bebeklerin altbezinde belirgindi. Bu hastalığa tanımlayıcı bir isim olarak alkaptonuria ("siyah idrar") adı verildi.

Garrod, bu hastalığın ebeveynleri birbirinin kuzeni olan çocuklarda çok yaygın olduğunu gözlemledi. Mendel genetiği çok yakın bir geçmişte "yeniden keşfedilmişti" ve Garrod birinci dereceden kuzenlerin ortak alleller taşıdığı için (allellerin oranını hesaplayabilir misiniz?), bu çocukların her iki ebeveynden de seyrek rastlanan mutant alleli kalıtımla alabileceğini fark etti. Alkaptonurianın çekinik mutant bir allelin neden olduğu bir fenotip olduğu sonucuna vardı.

Garrod analizlerini bir adım ileriye götürdü ve hasta çocukları etkileyen biyokimyasal bozukluğu tanımladı. Bu çocuklardan kanda, eklemlerde (kristalleşerek ağrıya neden olan) ve idrarda (siyaha dönen) biriken homogentisik asit adlı bir bileşik izole etti. Homogentisik asidin yapısı tirozin amino asidine benzer:



Homogentisik asit Tirozin

Enzimlerin biyolojik katalizörler olduğu yeni keşfedilmişti. Garrod, homogentisik asidin tirozinin bir yıkım ürünü olduğunu ileri sürdü. Normalde homogentisik asit zararsız bir ürüne dönüştürülür. Garrod'a göre, insanlarda bu dönüşümü katalizleyen enzimin sentezini belirleyen normal (yabanıl tip) bir allel bulunur:

normal allel
↓
aktif enzim
↓
tirozin → homogentisik asit → zararsız ürün

Bu allel mutasyona uğradığında, enzim inaktiftir ve homogentisik asit birikir:

mutant allel
↓
inaktif enzim
↓
tirozin → homogentisik asit ⊣ (HA birikir)

Dolayısıyla, Garrod *bir-gen* ile *bir-enzim* arasındaki korelasyonu gördü ve genetiksel olarak belirlenen biyokimyasal hastalıkları tanımlamak üzere *"doğuştan metabolizma hatası"* terimini kullandı. Ancak bu hipotezin doğrulanması için özgül bir enzimin ve onunla ilişkili özgül bir gen mutasyonunun tanımlanması gerekiyordu. Bu doğrulama homogentisik asit oksidaz enziminin sağlıklı insanlarda aktifken, alkaptonuria hastalarında inaktif olduğu 1958'de gösterilene kadar gerçekleşemedi. Özgül DNA mutasyonu ise 1966 yılında tanımlandı.

Genler ile enzimler arasındaki ilişkiyi anlamak için biyologlar laboratuvarda kolayca kullanılabilecek basit organizmalara yöneldiler.

## Ekmek mayası ile yapılan deneyler genlerin enzimleri belirlediğini gösterdi

Canlılığı belirleyen prensipleri açıklamaya çalışan biyologlar genellikle deneysel olarak kullanım kolaylığı olan organizmalara yönelirler. Garrod'un insanlardaki genler ile enzimler arasında ilişki kuran hipotezini kanıtlamak, insanlar üzerinde deney yapmak etik olmadığı için mümkün değildi. Biyologlar insanlar yerine laboratuvarda ya da serada yetiştirmesi kolay olan *model organizmalar* kullanırlar ve diğer organizmalar için genellenebilecek genetik prensiplerini ortaya çıkarmaya çalışırlar. Bu model organizmalardan bazılarını daha önceki bölümlerde görmüştünüz:

- Bezelye bitkileri (*Pisum sativum*) Mendel tarafından genetik deneylerinde kullanıldı.
- Meyve sinekleri (*Drosophila*) Morgan tarafından genetik deneylerinde kullanıldı.
- *E. coli* Meselson ve Stahl tarafından DNA replikasyon çalışmalarında kullanıldı.

Bu listeye şimdi ekmek mayası olan *Neurospora crassa*'yı ekliyoruz. *Neurospora* ascomycete olarak bilinen bir fungus tipidir (bakınız Bölüm 30). Bu küf mantarı yaşamının büyük bir kısmında haploid olduğu için, baskın ya da çekinik alleller taşımaz: bütün alleller fenotipik olarak ifade edilir ve heterozigot koşullarda maskelenmez. *Neurospora* kültürü yapmak basittir ve laboratuvarda iyi ürer. Stanford Üniversitesi'nden George W. Beadle ve Edward L. Tatum 1940'larda *Neuspora*'daki fenotipleri kimyasal olarak tanımlamak için çalışmalar yaptı.

Beadle ve Tatum çalışmaya başladıklarında, enzimlerin biyokimyadaki rollerini biliyor ve Garrod gibi onlar da özgül bir genin ifade edilmesinin özgül bir enzim aktivitesi ile sonuçlanacağını varsayıyorlardı. Dolayısıyla, *bu hipotezi doğrudan test etmek* için işe koyuldular. *Neurospora*'yı sükroz, mineraller ve vitamin içeren minimal besiyerinde ürettiler. Bu besi ortamını kullanan yabanıl tip *Neurospora*'nın enzimleri, amino asitler ve proteinler de dahil olmak üzere, bu organizmanın hücrelerindeki tüm kimyasal bileşenleri yapmak için gerekli metabolik tepkimelerin hepsini katalizleyebilir. Bu yabanıl tip suşlar *prototroflar* ("orijinal yiyiciler") olarak adlandırılır. İki araştırıcı bu yabanıl tip suşlardan özgül biyokimyasal hatalar içeren farklı mutant suşlar oluşturarak, izole ettiler.

Mutasyonlar, herhangi bir neden ile bunun sonucunu saptamak için biyolojiye güçlü bir araç sağlar. Biyokimyasal yolların ortaya çıkarılmasında bu yol kullanılır. Biyokimyasal yollar, ardışık basamaklar (kimyasal tepkimeler) içerir ve her olay bir önceki olayın varlığına dayanır. Burada aşağıdaki gibi bir genel akıl yürütme söz konusudur:

- *Gözlem.* Durum (1) gerçekleşir ve durum (2) gerçekleşir; dolayısıyla, (1) ve (2) birbiriyle *korelasyon içindedir*.
- *Hipotez.* Durum (1) durum (2) ile sonuçlanır; dolayısıyla, (1) (2)'ye *neden olur*.

Biyokimyasal genetikte bu durum aşağıdaki şekilde ifade edilebilir:

- *Gözlem.* Belirli bir gen (*a*) mevcuttur ve belirli bir enzim (A) tarafından katalizlenen belirli bir tepkime gerçekleşir; bu ikisi korelasyon içindedir.
- *Hipotez.* (*a*) geni özgül (A) enzimini kodlar (bu enzimin sentezine neden olur).
- *Hipotezin test edilmesi.* Mutant (*a'*) geni işlevsel olmayan (A') enzimini kodlar ve tepkime gerçekleşmez.

Beadle ve Tatum, yabanıl tip *Neurospora*'yı bir **mutajen** olan X ışınları ile muamele etti (kalıcı genotipik değişikliklere yani mutasyona neden olan ajanlara mutajen denir). Bu muameleden geçirilen küfleri test ettiklerinde, bazı mutant suşların minimal besiyerinde üreyemediğini ve ancak ek besinlerle (örneğin amino asitler) zenginleştirilmiş besiyerlerinde üreyebildiklerini buldular. İki araştırıcı, bu *oksotrofların* ortamdan almak zorunda oldukları besinleri sentezlemek için kullandıkları enzimleri kodlayan genlerde mutasyonlar olması gerektiği hipotezini geliştirdi.

Beadle ve Tatum her oksotrofik mutant suş için minimal besiyerine eklenmesi gereken bileşiği buldu. Bu bulgular mu-

tasyonların basit etkilere sahip olduğunu ve her mutasyonun belirli bir metabolik yoldaki sadece bir enzimde hasar yarattığını gösteriyordu. Bu sonuçlar Garrod'un **bir-gen, bir-enzim hipotezi**ni doğruluyordu (**Şekil 14.1**).

Örneğin, bir oksotrof grubu, minimal besiyerine sadece arjinin amino asidi eklendiğinde üreyebiliyordu. Bu suşlar *arg* mutantları olarak tanımlandı. Beadle ve Tatum farklı *arg* mutant suşları buldu. Bu farklı genetik suşların aynı fenotipe sahip olma nedenini açıklamak üzere iki alternatif hipotez önerdiler:

- Farklı *arg* mutantları meyve sineklerindeki göz rengi mutasyonlarına benzer şekilde, aynı gen içinde mutasyonlara sahip olabilirlerdi. Bu durumda, gen arjinin sentezinde iş gören bir enzimi kodluyor olabilirdi
- Farklı *arg* mutantları, her biri arjinin üretiminde ayrı fonksiyonları kodlayan farklı genlerde mutasyonlara sahip olabilirdi. Bu bağımsız fonksiyonlar aynı biyokimyasal yoldaki farklı enzimler olabilirdi.

Bazı *arg* mutantları bu iki kategoriden birine dahilken, diğerleri ikinci kategoriye dahildi. Genetik çaprazlar bu mutasyonlardan bazılarının aynı kromozomal lokusta bulunduğunu ve aynı genin farklı allelleri olduğunu gösterdi. Diğer mutasyonlar ise farklı lokuslarda ya da farklı kromozomlar üzerinde oldukları için aynı genin allelleri değildi. Beadle ve Tatum bu farklı genlerin tek bir biyosentetik yolun –bu durumda arjinin sentez yolunun– yönetiminde görevli oldukları sonucuna vardı. Daha sonra bu yoldaki her basamağı ortaya çıkarmaya yöneldiler (Şekil 14.1'deki açıklamaya bakınız).

Farklı *arg* mutantlarını arjinin biyosentez yolundaki intermediyerler olabileceğini düşündükleri çeşitli bileşikler varlığında üreten Beadle ve Tatum, enzimlerden birini ya da diğerini etkileyen her mutasyonu sınıflandırmayı ve bu yoldaki bileşikleri sıraya sokmayı başardı. Daha sonra yabanıl tip ve mutant hücreleri parçalayarak, enzimatik aktiviteleri açısından incelediler. Sonuçlar onların hipotezini doğruluyordu: her mutant suş gerçekten de bu yoldaki enzim aktivitelerinin birinden yoksundu. Genellenecek olursa, gen ifadesi metabolizmayı kontrol eder.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

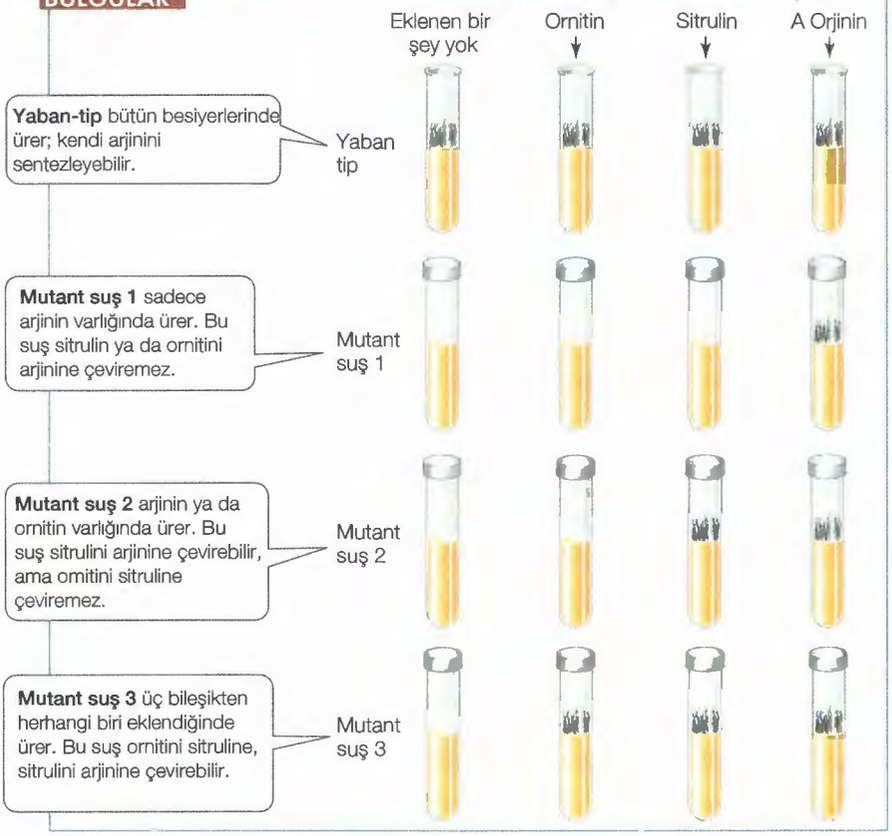
### 14.1 Bir Gen, Bir Enzim

Beadle ve Tatum arjinin (*arg*) sentezleyemeyen çeşitli *Neurospora* mutant suşları ile çalıştı. Arjinin sentezi için çeşitli bileşikler gerekir. Araştırıcılar mutant suşların üreme ortamlarında bu bileşikleri test ederek, her mutant suşun biyokimyasal yoldaki enzimlerden biri açısından hatalı olduğunu buldu.

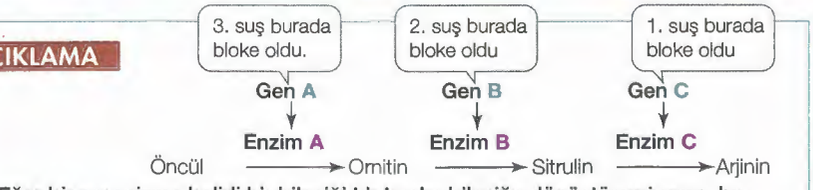
**HİPOTEZ** **Her gen biyokimyasal yoldaki enzimlerden birini belirler.**

**YÖNTEM** Her *arg* mutant suşuna ait sporlar (küf kolonileri oluşturcak şekilde çoğalacak olan tek hücreler) besin desteği içeren ve içermeyen minimal besiyerlerine ekildi.

**BULGULAR**




**AÇIKLAMA**




**Eğer bir organizma belirli bir bileşiği bir başka bileşiğe dönüştüremiyorsa, bu organizma muhtemelen bu dönüşüm için gerekli enzimden yoksundur ve mutasyon bu enzimi kodlayan gende yer alır.**

**SONUÇ** **Her gen özgül bir enzimi belirler.**

**EK ARAŞTIRMA:** Eğer biri mutant 2, diğeri mutant 3 olan iki haploid Neurospora hücresinden bir tane diploid spor oluşturulursa, bunun fenotipi ne olur?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

### Bir gen bir polipeptidi belirler

Moleküler biyolojideki en son bilgilerimiz ışığında gen ile enzim arasındaki ilişki çeşitli değişikliklere uğramıştır. Enzimler de dahil, birçok protein birden fazla polipeptid zinciri yani alt birim içerir (diğer bir deyişle dördüncül yapıya sahiptir; Kısım 3.2'ye bakınız). Şekil 3.10'daki hemoglobin çizimine bakınız. Bu protein dört polipeptid içerir– iki $\alpha$ , iki de $\beta$ alt birimler– ve farklı alt birimler ayrı genler tarafından kodlanır. Dolayısıyla, **bir-gen, bir-polipeptid ilişkisi**nden söz etmek daha doğru olacaktır.

Buraya kadar protein sentezi ile ilgili olarak, *bir genin işlevinin tek bir özgül polipeptidin üretimi için bilgi sağlamak* olduğunu gördük. Aşağıda ve Bölüm 16'da göreceğiniz gibi, polipeptidlere tercüme edilmeyen, ancak başka işlevleri olan RNA moleküllerini kodlayan birçok DNA dizisi vardır.

## 14.1 ÖZET

**Beadle ve Tatum'un ekmek mayasındaki mutasyonlar üzerine yaptığı çalışmalar bir-gen, bir-polipeptid ilişkisini anlamamıza yol açtı. Birçok durumda, bir genin işlevi özgül bir polipeptidi kodlamaktır.**

- Model organizma nedir ve biyokimyasal genetik çalışmaları için *Neurospora* niçin iyi bir modeldir? Bakınız s. 292
- Biyokimyasal yoldaki basamakların sırasını saptamak için, Beadle ve Tatum'un *Neurospora* üzerindeki deneyleri nasıl tasarlandı? Bakınız ss. 292-293 ve Şekil 14.1
- "Bir-gen, bir-enzim" ifadesi ile "bir-gen, bir-polipeptid" ifadesi arasındaki farkı açıklayınız. Bakınız ss. 293-294

Şimdi artık bir-gen, bir-polipeptid ilişkisini kurduğumuza göre, bu ilişki nasıl iş görür? Diğer bir deyişle, DNA'da kodlanmış bilgi belirli bir polipeptidin üretimi için nasıl kullanılır?

## 14.2 Bilgi Genlerden Proteinlere Nas Akar?

Yirminci yüzyıl ortalarındaki biyokimyasal genetiğin büyük kısmı genlerle protein sentezi arasındaki ilişkiyi ortaya çıkarmaya yönelmişti. Kısım 14.1'de tartıştığımız gibi, özgül bir genin ifade edilmesi genellikle özgül bir polipeptidin sentezi ile sonuçlanır. Gen ifadesi süreci Kısım 4.1'de özetlenmişti. Bu sürecin iki temel basamakta gerçekleştiğini hatırlarsınız:

- **Transkripsiyon** sırasında, bir DNA dizisindeki (bir gendeki) bilgi komplemanter bir RNA dizisine kopyalanır.
- **Translasyon** sırasında, bu RNA dizisi bir polipeptidin amino asit dizisini oluşturmak için kullanılır.

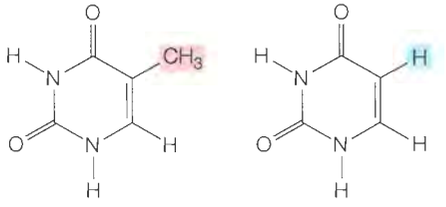



Francis Crick 1958'de bu süreci "moleküler biyolojideki **santral dogma**" olarak tanımladı.

### RNA DNA'dan farklıdır ve gen ifadesinde hayatî bir rol oynar

**RNA** (**ribonükleik asit**) bir DNA dizisi ile bir polipeptid arasında ilişki kuran anahtar intermediyerdir. RNA da DNA gibi bilgi içeren bir polinükleotid olmakla birlikte, üç açıdan DNA'dan farklıdır:

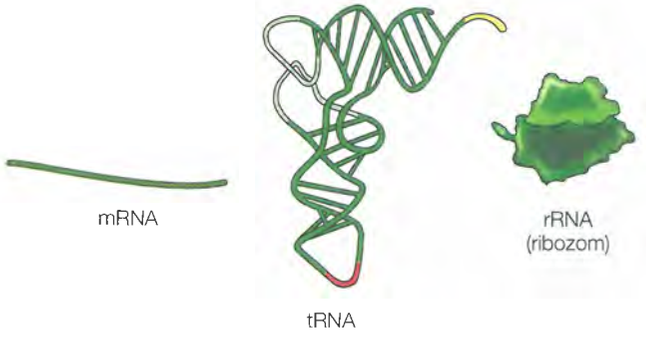
- RNA genellikle sadece bir tane polinükleotid zinciri içerir.
- RNA'da bulunan şeker DNA'daki deoksiriboz değil, ribozdur.
- RNA'daki azotlu üç baz (adenin, guanin ve sitozin) DNA'dakilerle aynı olmakla birlikte, dördüncü baz **urasil** (**U**)'dir. Urasil timine benzer, ancak timindeki metil grubu ($—CH_3$) urasilde yoktur.

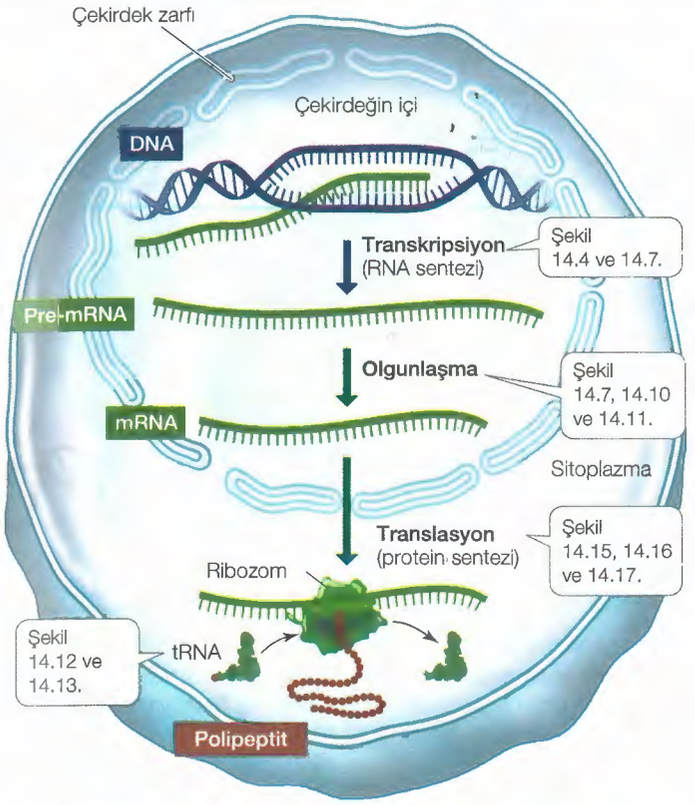



RNA'daki bazlar DNA'nın tek zincirindeki bazlarla eşleşebilir. Bu baz eşleşmesi DNA'daki komplemanter baz-eşleşmesi kurallarına uyar; ancak bir istisna olarak adenin timin yerine urasil ile eşleşir. Tek-zincirli RNA kendi içindeki baz eşleşmeleri aracılığı ile, aşağıda görülene benzer kompleks biçimler alacak şekilde kıvrılabilir.

Protein sentezinde üç tip RNA görev alır:

- **Mesajcı RNA** (**mRNA**) DNA'daki bir gen dizisinin kopyasını ribozomdaki protein sentezi bölgesine taşır.
- **Transfer RNA** (**tRNA**) polipeptid içinde bir araya gelecek amino asitleri ribozoma taşır.
- **Ribozomal RNA** (**rRNA**) peptid bağı oluşumunu katalizler ve ribozom için yapısal bir iskelet oluşturur.






**14.2 Genden Proteine** Bu şema ökaryotlardaki gen ifadesi sürecini özetlemektedir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 14.1 • Ökaryotik Gen İfadesi

### DNA'dan proteine bilgi akışını açıklamak üzere iki hipotez öne sürülmüştür

Santral dogma bilgi akışının DNA'dan RNA'ya ve bundan proteine doğru olduğunu, ters yönde bilgi akışı olmadığını öne sürüyordu. Bu öneri iki soru ortaya çıkardı:

- Ökaryotik hücrenin çekirdeğindeki genetik bilgi sitoplazmaya nasıl geçer? (Kısım 5.3'de açıklandığı gibi, ökaryotik hücre DNA'sının büyük bir kısmı çekirdekte yer aldığı halde, proteinler sitoplazmada sentezlenir.)
- Bir DNA'daki özgül nükleotid dizisi ile bir proteindeki özgül amino asit dizisi arasındaki ilişki nedir?

Bu soruları cevaplamak üzere Crick iki hipotez öne sürdü: mesajcı hipotezi ve adaptör hipotezi.

**MESAJCI HİPOTEZİ VE TRANSKRİPSİYON** Crick ve arkadaşları RNA molekülünün bir gendeki DNA zincirlerinden birinin komplemanter kopyasını içerdiğini öne sürdüler. Bu mesajcı RNA, yani mRNA, daha sonra çekirdekten sitoplazmaya geçer ve orada **kodonların** bilgi taşıyan dizisi olarak iş görür. Her kodon ardışık üç nükleotid içerir ve farklı kodonlar farklı amino asitleri şifreler. Dolayısıyla, mRNA'nın dizisi ribozom tarafından sentezlenmekte olan bir polipeptid zincirindeki amino asitlerin sırasını belirler. RNA'nın oluşturulduğu sürece transkripsiyon adı verilir (**Şekil 14.2**).

Bu hipotez tekrar tekrar test edildi ve sonuç her seferinde aynı oldu: bir proteini kodlayan her DNA dizisi mRNA dizisi halinde transkribe edildi. Günümüzde dünyadaki binlerce laboratuvarda bir genin ifade edilip edilmediğini test etmek için kullanılan rutin yöntem, bu genin **transkript** adı verilen mRNA kopyasını incelemektir. Crick'in önerdiği modelin doğruluğu konusunda artık hiç kuşku yoktur.

**ADAPTÖR HİPOTEZİ VE TRANSLASYON** Bir DNA dizisinin bir polipeptidin amino asit dizisine nasıl tercüme edildiği sorusunu cevaplamak üzere Crick adaptör hipotezini öne sürdü: buna göre hem özgül amino aside bağlanabilen, hem de özgül bir nükleotid dizisini tanıyabilen bir adaptör molekül olmalıydı. Crick'e göre, bu tanıma işlevinin gerçekleşme nedeni adaptör molekülün mRNA'daki kodona komplemanter bir **antikodon** içermesi idi. Crick böyle bir adaptör molekülün iki bölge içermesi gerektiğini düşündü. Bu bölgelerden biri bağlama işlevini, diğeri ise tanıma işlevini yapmak zorundaydı.

Zaman içinde bu işi yapan adaptör moleküller bulundu: bunlara transfer RNA, ya da tRNA denir. Her tRNA, mRNA'daki özgül bir kodonu tanır ve yanı zamanda bu kodona uygun özgül bir amino asidi taşır. Dolayısıyla, tRNA'lar DNA'nın dilini proteinlerin diline tercüme ederler. Üzerlerine bağlı amino asitleri taşıyan tRNA adaptörleri mRNA dizisi üzerinde sıraya girer; böylece amino asitler, uzayan polipeptid zincirinde doğru sırayla sıralanmış olur. Bu sürece *translasyon* adı verilir (bakınız Şekil 14.2). Her türlü organizmadaki binlerce genin ifadesi üzerine yapılan gözlemler, mRNA'nın nükleotid dizisindeki bilgi ile proteindeki amino asit dizisi arasındaki aracının tRNA olduğuna ilişkin hipotezi doğrulamıştır.

Santral dogmanın temel özelliklerini, mesajcı hipotezini ve adaptör hipotezini şu şekilde özetleyebiliriz: belirli bir gen DNA zincirlerinden birine komplemanter olan bir mRNA molekülü oluşturacak şekilde transkribe edilir, daha sonra tRNA molekülleri mRNA'daki kodon dizilerini birbirine bağlı amino asit dizisi halindeki bir polipeptide tercüme ederler.

### RNA virusları santral dogmanın istisnalarıdır

Bazı viruslar santral dogma için istisnai örnekler oluşturur. Kısım 13.1'de gördüğümüz gibi, virus hücre içinde üreyerek enfeksiyon yapan ve hücreye ait olmayan bir partiküldür. Tütün mozaik virusu, grip virusları ve çocuk felci virusu gibi birçok virus genetik madde olarak DNA yerine *RNA* içerir. Bu RNA'nın nükleotid dizisi potansiyel bilgi taşıyıcısı olarak davranır ve bu bilgi protein olarak ifade edilir. Ancak RNA genellikle tek zincirli olduğuna göre, bu viruslar nasıl replike olur? Bu problem genellikle RNA'yı RNA'ya transkribe ederek ve bu virusların genomlarına komplemanter bir RNA zinciri yaparak çözülür. Bu "zıt" zincir daha sonra transkripsiyon ile viral genomun çoklu kopyalarını yapmak için kullanılır:



İnsanları enfekte eden HIV ve nadir rastlanan bazı tümör virusları da RNA genomuna sahiptir, ancak bunlar RNA'dan RNA transkribe ederek replike olmazlar. Bunun yerine bu viruslar konakçı hücreyi enfekte ettikten sonra, kendi genomunun bir DNA kopyasını yapar ve bu DNA konakçının genomuna katılır. Virus daha fazla RNA yapmak için konakçı hücrenin transkripsiyon mekanizmasına bağımlıdır. Bu RNA ya viral proteinler üretmek üzere translasyona uğrar, ya da yeni viral partiküllerin genomu haline gelir. RNA'dan DNA sentezine **ters (reverse) transkripsiyon**, bu viruslara da **retroviruslar** denir.

### 14.2 ÖZET

**Moleküler biyolojideki santral dogma DNA kodunun RNA oluşturmak için kullanıldığını, RNA dizisinin de polipeptidin amino asit dizisini belirlediğini söyler. DNA dizisinin mRNA'ya kopyalanma süreci transkripsiyon olarak bilinir. Bu bilginin polipeptid zinciri bilgisine tercüme edilme süreci translasyondur. Transfer RNA'lar mesajcı RNA'daki genetik bilgiyi tanır ve uygun amino asitleri uzayan polipeptid zincirindeki doğru pozisyonlara getirir.**

- Moleküler biyolojideki santral dogma nedir? **Bakınız s. 294**
- Gen ifadesi sırasında mRNA ve tRNA'nın görevleri nedir? **Bakınız s. 294 ve Şekil 14.2**

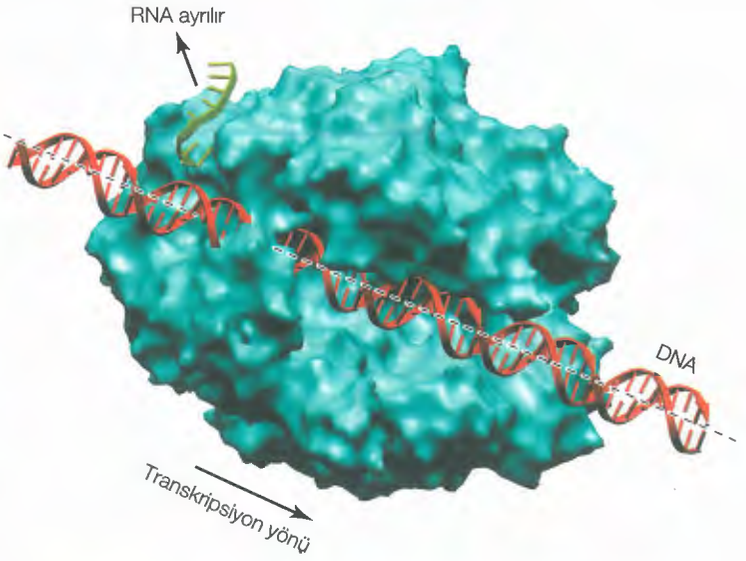
Hiç kuşkusuz santral dogma tüm organizmalardaki gen ifadesi için söz konusudur. Bunun ayrıntılarını öğrenmek, organizmaların moleküler düzeyde nasıl işlev yaptıklarını anlamak için zorunlu olmanın yanı sıra, tarım ve tıp gibi insan faaliyetlerindeki biyolojik uygulama alanları açısından da çok önemlidir. Bu kitabın geri kalan kısımlarının büyük bölümü öyle ya da böyle DNA ve proteinler ile ilgilidir. Şimdi DNA'daki bilginin RNA oluşturacak şekilde nasıl transkribe edildiğini açıklamaya başlayalım.

## 14.2 DNA'daki Bilgi İçeriği RNA Oluşturmak Üzere Nasıl Transkribe Edilir?

Normal prokaryotik ve ökaryotik hücrelerde RNA sentezi DNA tarafından yönlendirilir. Transkripsiyon–özgül bir DNA dizisinden özgül bir RNA dizisi oluşturulması–çeşitli bileşenlere gereksinim duyar:

- Komplementer baz eşleşmesi için bir DNA kalıbı; DNA'nın iki zincirinden biri
- Substrat olarak iş görecek uygun nükleosid trifosfatlar (ATP, GTP, CTP ve UTP)
- Bir RNA polimeraz enzimi

Transkripsiyon ile sadece mRNA oluşturulmaz. Aynı süreç, protein sentezindeki önemli rolleri aşağıda anlatılacak olan tRNA ve ribozomal RNA (rRNA) sentezinden de sorumludur. Polipeptidler gibi, bu RNA'lar da özgül genler tarafından kodlanır. Buna ek olarak, Bölüm 16'da göreceğimiz gibi,




**14.3 RNA Polimeraz** Mayadan elde edilen bu enzim diğer RNA polimerazların çoğu ile benzerlik taşır. Enzimin ve DNA'nın boyutlarına dikkat ediniz. Ayrıntılar için Şekil 14.4'e bakınız.

mikroRNA'lar denilen birçok küçük RNA da transkribe edilir. Bu moleküller gen ifadesini stimule ya da inhibe etme rolünü üstlendikleri için, çekirdek içinde kalırlar.

### RNA polimerazlar ortak özellikleri paylaşırlar

Hem prokaryotik hem de ökaryotik **RNA polimerazlar** bir DNA kalıbından RNA sentezlenmesini katalizler. Ökaryotlarda birkaç çeşit RNA polimeraz bulunurken, bakterilerde sadece bir çeşit RNA polimeraz vardır; bununla birlikte, bunların hepsi ortak bir yapıyı paylaşır (**Şekil 14.3**). DNA polimerazlar gibi RNA polimerazlar da *ilerleyicidir* (*prosesif*), yani tek bir enzim-kalıp bağlanma olayı yüzlerce RNA bazının polimerizasyonu ile sonuçlanır. Ancak DNA polimerazların aksine, RNA polimerazlar *bir primer gereksinmez* ve *proofreading işlevine sahip değillerdir*.

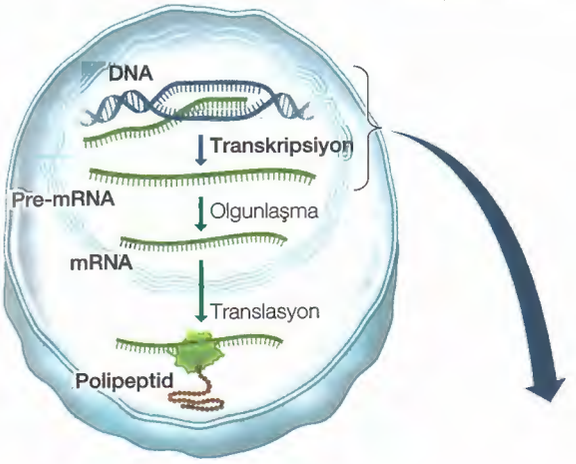
### Transkripsiyon üç basamakta gerçekleşir

Transkripsiyon üç ayrı aşamaya ayrılabilir: başlama, uzama ve sonlanma. Bu aşamaları **Şekil 14.4**'de inceleyebilirsiniz.

**BAŞLAMA** Transkripsiyonun başlama aşaması bir **promotor** gereksinir. Promotor RNA polimerazın çok sıkı biçimde bağlandığı özgül DNA dizisidir ( bakınız Şekil 14.4A). Ökaryotik genlerin her biri için genellikle tek bir promotor vardır. Buna karşılık prokaryotlar ve viruslarda birkaç gen aynı promotoru paylaşabilir. Promotorlar önemli kontrol dizileridir ve RNA polimeraza iki şey "söylerler":

- Transkripsiyon nerede başlayacak
- Hangi DNA ipliği transkribe edilecek

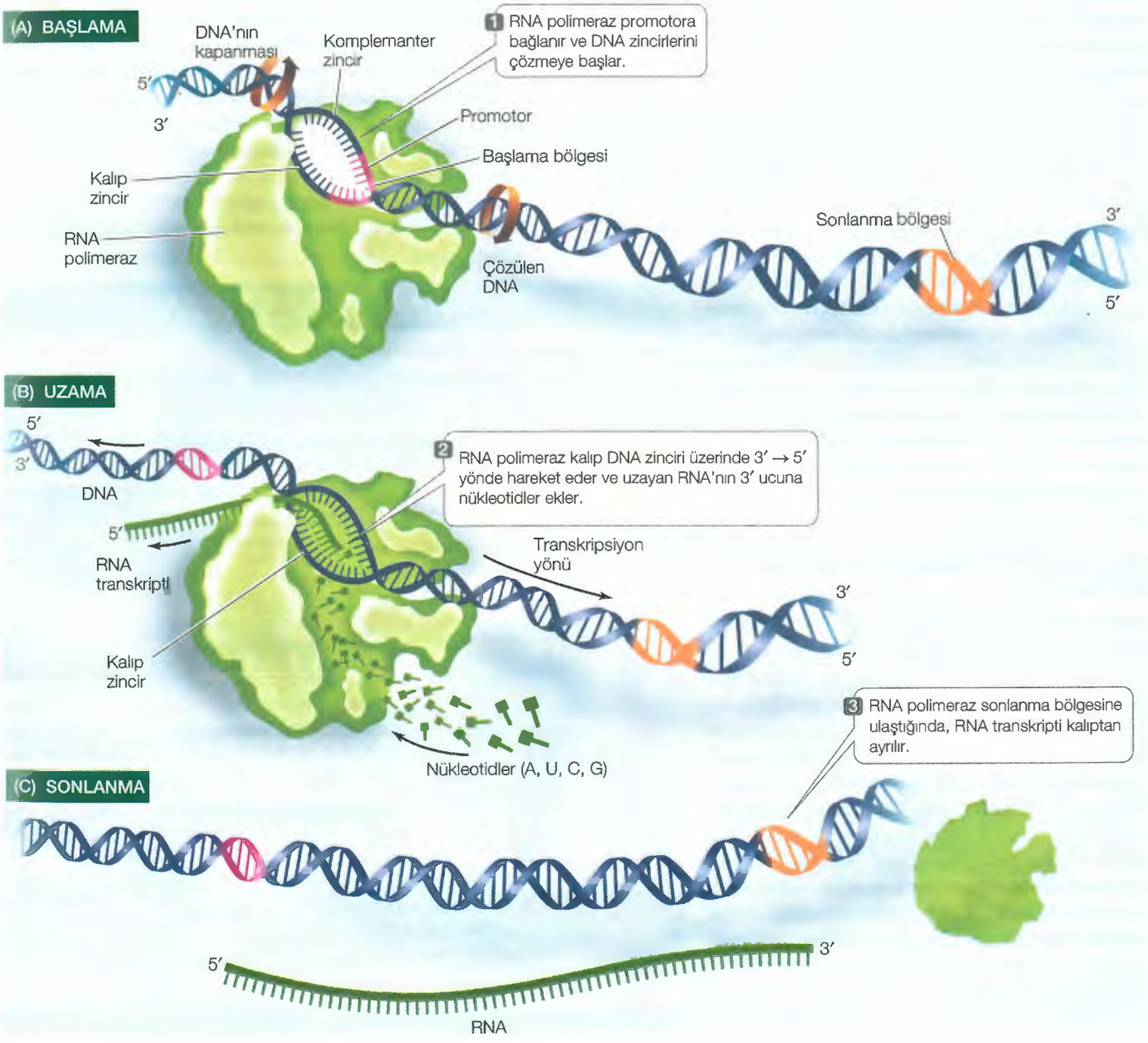
Belirli yönde okunan özgül DNA dizisi olan promotor, RNA polimerazın yerleşmesini sağlayarak, onu doğru ipliği kalıp olarak kullanmaya yöneltir. Promotorlar bir cümledeki sözcüklerin hangi sırayla okunacağını belirten satırbaşındaki




**14.4 DNA'nın Transkripsiyonu RNA Oluşturur** RNA sentezi için kalıp görevi yapacak olan DNA RNA polimeraz tarafından kısmi olarak çözülür. RNA transkripti oluşturulur ve transkribe edildikten sonra tekrar ikili sarmal haline gelmiş olan DNA'dan ayrılır. DNA transkripsiyonu üç ayrı aşama–başlama, uzama ve sonlanma–içerir. RNA polimeraz burada gösterildiğinden çok daha büyük boyutludur ve yaklaşık 50 baz çiftini kapsar.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 14.1 • Transkripsiyon**



büyük harf gibi iş görür. Her promotorun bir kısmı **başlama bölgesi** olup, transkripsiyon burada başlar. Başlama bölgesinden önce (upstream) (kalıp-olmayan zincir üzerinde 5′, kalıp zincir üzerinde 3′) yer alan nükeotid grubu RNA polimerazın bağlanmasına yardım eder.

Her genin bir promotoru olmakla birlikte, tüm promotorlar aynı değildir. Bazı promotorlarda transkripsiyon diğerlerine göre daha etkin bir şekilde başlar. Buna ek olarak, prokaryot ve ökaryotlardaki transkripsiyon farklı şekillerde başlar. Bu farklılıklara rağmen, başlamanın temel mekanizması tüm canlılar dünyasında aynıdır.

**UZAMA** RNA polimeraz promotora bağlandığında, uzama sürecine başlar (bakınız Şekil 14.4B). RNA polimeraz bir seferde DNA'daki 10 baz çiftini çözer ve kalıbı 3′–5′ yönde okur. DNA polimeraz gibi RNA polimeraz da uzayan zincirin 3′ ucuna yeni nükleotidler eklemekle birlikte, bu süreci başlatmak için bir primere ihtiyaç duymaz. Yeni RNA 5′ ucu oluşturan ilk bazdan başlayarak 3′ uca doğru uzar. Dolayısıyla, RNA transkripti DNA kalıp zinciri ile antiparaleldir

RNA polimerazlar proofreading yapmadıkları için, her $10^4$ ile $10^5$ bazda bir transkripsiyon hatası oluşur. Ancak, çok sayıda RNA kopyası oluşturulduğundan ve bunlar genellikle oldukça kısa ömürlü olduklarından ötürü, DNA'daki mutasyonlar gibi zararlı olma potansiyeline sahip hatalar değildir.

**SONLANMA** DNA kalıp zinciri üzerinde transkripsiyon başlama noktasını belirleyen bölgelere benzer şekilde, **sonlanma**yı belirleyen özgül bir baz dizisi vardır (bakınız Şekil 14.4C). Sonlanma mekanizmaları oldukça karmaşık olup, birden fazla çeşidi vardır. Bazı genler için yeni oluşturulan transkript DNA kalıbından ve RNA polimerazdan ayrılır. Bazı durumlarda ise, yardımcı bir protein transkripti uzaklaştırır.

## Protein sentezi için gerekli bilgi genetik kodda yazılıdır

**Genetik kod**, genler (DNA) ile proteinleri oluşturan amino asitler arasında mRNA aracılığı ile ilişki kurar. Genetik kod bir proteini oluşturmak için hangi amino asitlerin kullanılacağını belirler. Bir mRNA molekülündeki genetik bilgiyi üst üste çakışmayan, art arda sıralanmış üç harfli "sözcükler" serisi gibi düşünebilirsiniz. mRNA polinükleotid zinciri boyunca yer alan her üç nükleotid bazının (üç "harf") dizisi özgül bir amino asidi belirler. Üç harften oluşan her "sözcük" bir **kodon** olarak adlandırılır. Her kodon, bu mRNA'nın transkribe edildiği DNA molekülündeki kendi karşılığı olan üçlü baz ile koplemanterdir. Genetik kod kodonlar ile bunlara ait özgül amino asitler arasında ilişki kurar.

**KODUN ÖZELLİKLERİ** Moleküler biyologlar genetik şifreyi 1960'ların başında "kırdılar". Üzerinde çalıştıkları problem oldukça karmaşıktı: 20'den fazla "kod sözcüğü" sadece dört "harften" oluşan bir "alfabe" ile nasıl yazılabilirdi? Diğer bir deyişle, dört baz (A, U, G ve C) 20 farklı amino asidi nasıl şifreliyordu?

Üç-harfli kodonlar fikri ihtimal dahilinde görünüyordu. Sadece dört harf (A, G, C ve U) bulunduğu için, tek-harfli kodların 20 amino asidi şifrelemesi mümkün değildi; bu tip kodonlar sadece dört amino asidi şifreleyebilirdi. İki-harfli kodlar da sadece $4 \times 4 = 16$ farklı çeşitte olabileceği için, bunlar da yeterli değildi. Üçlü kod ise $4 \times 4 \times 4 = 64$ kodon içerebileceği için, 20 amino asidi şifreleyebilirdi.

A.B.D. Ulusal Sağlık Enstitüsü'nde çalışan Marshall W. Nirenberg ve J. H. Matthaei mesajcı olarak kompleks bir doğal mRNA yerine basit bir yapay polinükleotid kullanabileceklerini düşündüklerinde, 1961'de ilk kez şifreyi kırmayı başardılar. Daha sonra bu yapay mesajcının kodladığı polipeptidi tanımlayabildiler. Bu sonuç ilk üç-harfli kodonların tanımlanmasına yol açtı (**Şekil 14.5**).

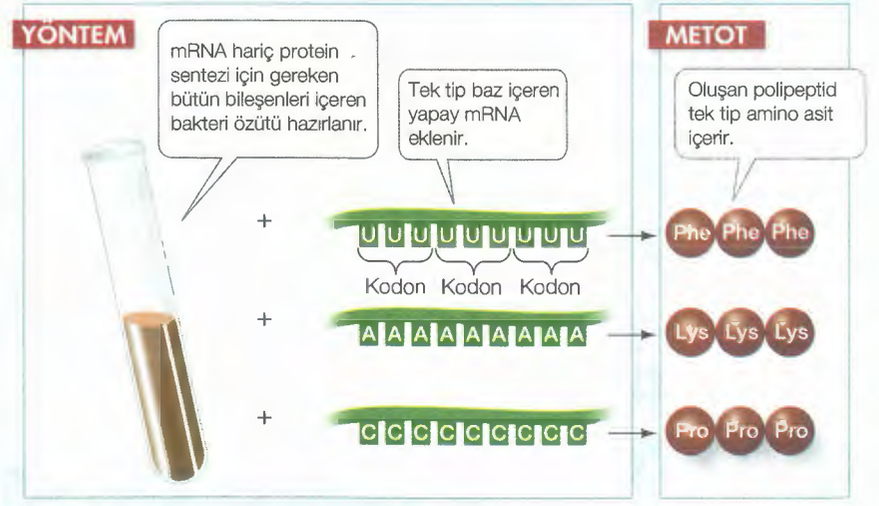
Daha sonra başka biliminsanları–her biri bir kodon içeren–sadece üç nükleotid uzunluğundaki basit yapay mRNA'ların

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 14.5 Genetik Kodun Çözülmesi

Nirenberg ve Matthaei kodon bileşimini bildikleri sentetik mRNA'ların belirlediği amino asitleri tanımlamak için, test tübü içinde hazırladıkları bir protein sentez sistemi kullandı.

**HİPOTEZ** Üç-bazlı kodonlar amino asitleri belirler.




**EK ARAŞTIRMA** mRNA'daki UUU fenilalanin kodonudur.
mRNA'daki AAA lizin kodonudur.
mRNA'daki CCC prolin kodonudur.

**EK ARAŞTIRMA:** Eğer yapay mRNA bir poli-G olsaydı, sonuç ne olurdu?

Orijinal alıntılar, tartışmalar ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

ribozoma bağlanabildiğini ve oluşan bu kompleksin özgül amino asidi taşıyan tRNA'ya bağlanabildiğini buldular. Böylece, örneğin, UUU şeklindeki basit bir mRNA fenilalanin taşıyan tRNA'nın ribozoma bağlanmasına neden oldu. Bu buluştan sonra, genetik kodun tamamının çözülmesi oldukça kolay oldu. Bir amino asidin hangi kodonla temsil edildiğini bulmak için, biliminsanları bu kodonu taşıyan basit yapay bir mRNA kullanarak, deneyi tekrarladılar ve hangi amino asidin buna bağlandığını gözlemlediler.

**Şekil 14.6**'da genetik kodun tamamı görülmektedir. Proteinlerde bulunan amino asitlerden çok daha fazla sayıda kodon olduğunu görüyorsunuz. Dört "harfin" (bazın) tüm muhtemel kombinasyonları 64 ($4^3$) farklı üç-harfli kodondan ibarettir. Ancak bu kodonlar sadece 20 amino asidi şifreler. Metiyonini kodlayan AUG aynı zamanda translasyonun başlangıç sinyali niteliğindeki **başla kodonu**dur. Kodonlardan üç tanesi (UAA, UAG, UGA) **dur kodonları**, yani translasyonun sonlanacağını belirten sinyallerdir. Translasyon mekanizması bu kodonlardan birine ulaştığında, translasyon durur ve polipeptid translasyon kompleksinden ayrılır.

Eğer olması gereken noktada bir dur kodonu yoksa ne olur? İnsanlarda ciddi bir anemiye neden olan α-talasemi, hemoglobinin α-polipeptid zincirlerini kodlayan iki genden herhangi birindeki çeşitli mutasyonların sonucunda ortaya çıkar. Bu mutant allellerden birinde, dur kodonu olan UAA glutamik asit kodonu olan GAA'ya çevrilmiştir. Bu noktadan sonraki dur kodonu mRNA üzerinde çok uzak bir noktada yer aldığı için, sentezlenen protein molekülü, olması gerekenden daha uzun hatalı α altbirimlere sahiptir.

**GENETİK KOD FAZLALIK İÇERİR, ANCAK MÜPHEM DEĞİLDİR** Başla ve dur kodonları dışındaki 60 kodon diğer 19 amino asidi kodlamak için fazlasıyla yeterlidir–ve aslına bakılırsa, hemen hemen bütün amino asitler için birden fazla kodon vardır. Dolayısıyla, genetik kodun fazlalık içerdiğinden (ya da dejenere olduğundan) söz ederiz. Örneğin, lösin altı farklı kodonla (bakınız Şekil 14.6) temsil edilir. Sadece metiyonin ve triptofan birer tane kodon ile temsil edilmektedir.

*Fazlalığı olan* kod ile *belirsiz* (*müphem*) kodu birbirine karıştırmamak gerekir. Eğer kod müphem olsaydı, tek bir kodon iki (ya da daha fazla) farklı amino asidi belirleyebilecek ve uzayan polipeptid zincirine hangisinin katılacağı konusunda kuşku olacaktı. Koddaki fazlalıklar, örneğin, "buraya lösin koy" demenin birden fazla yolu olduğu anlamına gelir. Genetik kod müphem değildir: belirli bir amino asit birden fazla kodon tarafından kolanabilir, ancak bir kodon sadece tek bir amino asidi kodlayabilir.

**GENETİK KOD (HEMEN HEMEN) EVRENSELDİR** Gezegenimizde yaşayan tüm türler aynı genetik kodu kullanır. Dolayısıyla, kodun geçmişi çok eskiye dayanmak ve canlı organizmaların evrimi boyunca korunmuş olarak saklanmış olmak zorundadır. Bilinen bazı istisnalar vardır: mitokondri ve kloroplastlardaki kod prokaryotlar ve ökaryotik hücre çekirdeğindeki koda göre ufak bazı farklılıklar içerir. Örneğin, bir grup protistada UAA ve UAG dur kodonu olarak iş yapmak yerine glutamin kodlamaktadır. Bu farklılıkların önemi konusunda bir şey bilinmemektedir. Açık olan nokta istisnaların az sayıda olduğudur.

Genetik kodun ortak oluşu, evrim için ortak bir dil olduğu anlamına da gelmektedir. Doğal seçilim genetik varyasyonların sonucu olan fenotipik varyasyonlar üzerine etki eder. Genetik kod muhtemelen canlı evriminin erken evresinde ortaya çıkmıştır. Bölüm 4'de gördüğümüz gibi, simulasyon deneyleri tek tek nükleotidlerin ve nükleotid polimerlerinin ilkin Dünya'da kendiliğinden ortaya çıkmalarının mümkün olduğunu göstermiştir. Ortak genetik kod genetik mühendisliği üzerinde de çok önemli etki göstermiştir. Şöyle ki, Bölüm 18'de göreceğimiz gibi, insan genleri için söz konusu olan kod ile bakteri genlerinin kodu aynıdır. Bu nedenle, bir insan geninin laboratuvar uygulamaları aracılığı ile *E. coli*'de ifade edilebilmesi etkileyici olmakla birlikte, sürpriz değildir; çünkü tüm hücreler aynı "moleküler dili" konuşur.

Şekil 14.6'daki kodonlar mRNA kodonlarıdır. mRNA'yı oluşturmak üzere transkribe edilen DNA zinicirindeki baz dizisi bu kodonlara komplemanter ve antiparaleldir. Dolayısıyla, örneğin,

- Kalıp DNA zincirindeki 3′-AAA-5′ fenilalanine karşılık gelir (mRNA kodonunda 5′-UUU-3′ olarak kodlanır),

İkinci harf

| Birinci harf | U | C | A | G | Üçüncü harf |
|---|---|---|---|---|---|
| U | UUU, UUC Fenilalanin | UCU, UCC, UCA, UCG Serin | UAU, UAC Tirozin | UGU, UGC Sistein | U C A G |
| | UUA, UUG Lösin | | UAA Dur kodonu; UAG Dur kodonu | UGA Dur kodonu; UGG Triptofan | |
| C | CUU, CUC, CUA, CUG Lösin | CCU, CCC, CCA, CCG Prolin | CAU, CAC Histidin; CAA, CAG Glutamin | CGU, CGC, CGA, CGG Arjinin | U C A G |
| A | AUU, AUC, AUA İzolösin | ACU, ACC, ACA, ACG Treonin | AAU, AAC Asparajin; AAA, AAG Lizin | AGU, AGC Serin; AGA, AGG Arjinin | U C A G |
| | AUG Metiyonin; başla kodonu | | | | |
| G | GUU, GUC, GUA, GUG Valin | GCU, GCC, GCA, GCG Alanin | GAU, GAC Aspartik asit; GAA, GAG Glutamik asit | GGU, GGC, GGA, GGG Glisin | U C A G |

**14.6 Genetik Kod** Genetik kod mRNA'da üç-harfli birimler–kodonlar–halinde şifrelenmiştir. Bu kodonlar urasil (U), sitozin (C), adenin (A) ve guanin (G) bazlarının nükleosid monofosfatlarından oluşur ve mRNA üzerinde 5′-3′ yönde okunur. Bir kodonun şifresini çözmek için soldaki ilk kolonda ilk harfini bulun, daha sonra tepedeki sırada ikinci harfini okuyun, en sonra da sağdaki kolondan üçüncü harfi bulun. Bu kodona ait amino asit buna karşılık gelen sırada yer almaktadır. Örneğin, AUG metiyonini, GUA ise valini kodlar.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 14.2 • Genetik Kod

- kalıp DNA'daki 3′-ACC-5′ triptofana karşılık gelir (mRNA kodonunda 5′-UGG-3′ olarak kodlanır)

Kalıp-olmayan zincir mRNA ile aynı diziye sahiptir (ancak U'ların yerine T'ler vardır) ve bu zincir "kodlayıcı zincir" olarak adlandırılır. Yaygın bir kabul ile DNA dizileri kodlayıcı dizinin 5′ ucundan başlayarak gösterilir.

## 14.3 ÖZET

**Bir RNA polimeraz tarafından katalizlenen transkripsiyon süreci üç basamak içerir: başlama, uzama ve sonlanma. Genetik kod mRNA'daki (doğrusal kodonlar dizisi halindeki) bilgi ile protein (doğrusal amino asit dizisi) arasında ilişki kurar.**

- mRNA oluşturan transkripsiyon basamakları nelerdir? Bakınız ss. 296-298 ve Şekil 14.4
- RNA polimeraz nasıl çalışır? Bakınız ss. 296-298
- Genetik kod nasıl çözümlenmiştir? Bakınız ss. 298-299 ve Şekil 14.5

Transkripsiyonun özellikleri ilk kez *E.coli* gibi model prokaryotlar üzerinde açıklanmıştır. Biyologlar bu süreci ökaryotlarda analiz etmek için aynı yöntemleri kullanmışlardır. Temel özellikler aynı olmakla birlikte, bazı dikkate değer (ve önemli) farklar vardır. Şimdi ökaryotik gen ifadesini incelemeye başlıyoruz.

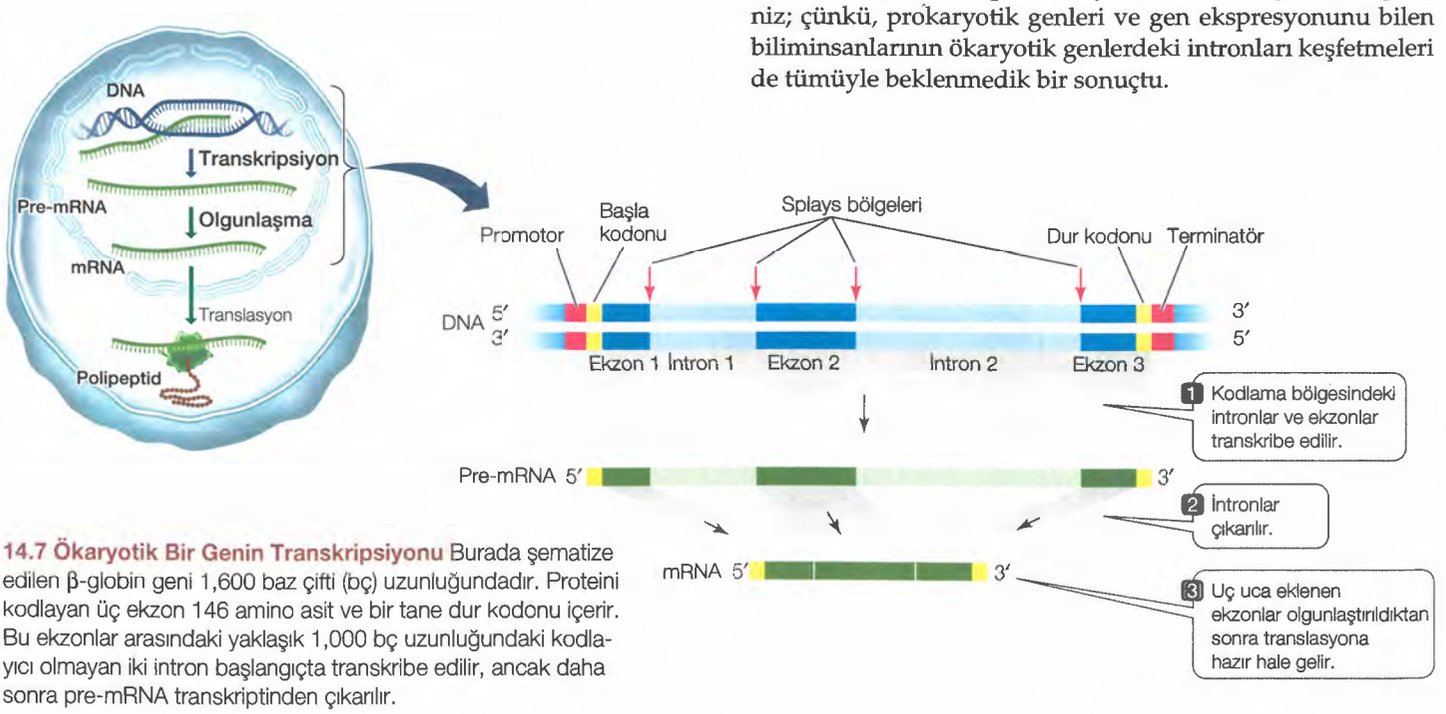
# 14.4 Ökaryotik DNA Nasıl Transkribe Edilir ve RNA Nasıl Olgunlaştırılır?

Genetik kod aynı olduğu için ökaryotlardaki gen ifadesinin prokaryotlardaki ile aynı olduğunu düşünebilirsiniz. Evet temelde öyledir. Ancak, prokaryotlarla ökaryotlar arasında gen yapısı açısından önemli farklılıklar vardır. Şöyle ki, genlerdeki nükleotid dizilerinin organizasyonu farklıdır. Buna ek olarak, ökaryotlardaki çekirdek transkripsiyon ile translasyonu birbirinden ayırır (Tablo 14.1). Şimdi *ökaryotik* transkripsiyon sürecini inceleyelim.

### Ökaryotik genler kodlayıcı olmayan diziler içerir

Şekil 14.7'deki çizim tipik bir ökaryotik genin yapısını ve transkripsiyonunu göstermektedir. Prokaryotlarda birbirine komşu birkaç gen bazen aynı promotoru paylaşabilir; buna karşılık ökaryotlarda her genin kendi promotoru vardır ve promotor genellikle kodlayıcı bölgeden önce yer alır. Prokaryotik RNA polimerazdan farklı olarak ökaryotik RNA polimeraz promotor dizisini kendi başına tanımaz ve ayrıntısını Bölüm 16'da göreceğimiz gibi, başka bazı moleküllerin yardımına ihtiyaç duyar. Genin diğer ucunda, kodlayıcı bölgeden sonra gelen (downstream) kısımda transkripsiyonun sonlanacağı sinyalini veren ve **terminatör** olarak adlandırılan bir DNA dizisi vardır.

Ökaryotik genler **intronlar** (ara-verici bölgeler) denilen ve kodlayıcı olmayan baz dizileri de içerir. Bir ya da daha fazla intronun arasında **ekzonlar** (ifade edilen bölgeler) denilen kodlayıcı diziler yer alır. **Pre-mRNA** adı verilen birincil RNA transkripti hem intronları hem de ekzonları içerdiği halde, olgun mRNA translasyona uğramak üzere çekirdeği terk etmeden önce intronlar çıkarılır. Pre-mRNA'nın olgunlaştırılması sırasında, pre-mRNA transkriptinden intronlar çıkarılır ve geriye kalan ekzonlar uç uca bağlanır (bakınız Şekil 14.7). Eğer bu sizin için sürpriz olduysa, bu konuda yalnız değilsiniz; çünkü, prokaryotik genleri ve gen ekspresyonunu bilen biliminsanlarının ökaryotik genlerdeki intronları keşfetmeleri de tümüyle beklenmedik bir sonuçtu.




**14.7 Ökaryotik Bir Genin Transkripsiyonu** Burada şematize edilen β-globin geni 1,600 baz çifti (bç) uzunluğundadır. Proteini kodlayan üç ekzon 146 amino asit ve bir tane dur kodonu içerir. Bu ekzonlar arasındaki yaklaşık 1,000 bç uzunluğundaki kodlayıcı olmayan iki intron başlangıçta transkribe edilir, ancak daha sonra pre-mRNA transkriptinden çıkarılır.

## TABLO 14.1

### Prokaryotik ve Ökaryotik Gen İfadesindeki Farklılıklar

| ÖZELLİK | PROKARYOTLAR | ÖKARYOTLAR |
|---|---|---|
| Transkripsiyon ve translasyon | Sitoplazmaya aynı zamanda | Transkripsiyon çekirdek içinde, translasyon sitoplazmada |
| Gen yapısı | DNA dizisi amino asit dizisi ile aynı sırayla okunur | Kodlayıcı diziler içinde kodlayıcı olmayan diziler |
| mRNA'nın transkripsiyon sonrası translasyon öncesi modifiye edilmesi | Yok | İntronlar çıkarılır; 5′ şapka ve 3′ poli A eklenir |

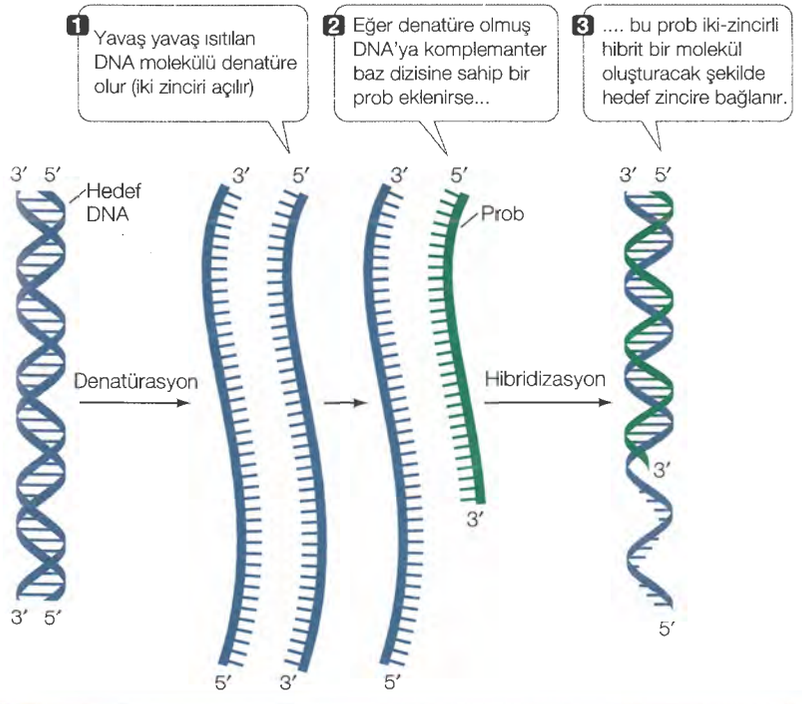
Ökaryotik bir gen içindeki intronların yeri nasıl bulunur? Bu yollardan biri nükleik asit hibridizasyonudur. İntronların ilk kez ortaya çıkarılması bu yöntem ile mümkün olmuştur. Şekil 14.8'de özetlenen bu yöntem ökaryotik genlerle bunların transkriptleri arasındaki ilişkiyi bulmada kritik öneme sahiptir ve iki basamak içerir:

- Hedef DNA, baz çiftleri arasındaki hidrojen bağlarının kırılması ve iki zincirin ayrılması için ısı ile denatüre edilir.
- Bir başka kaynaktan elde edilmiş olan tek zincirli nükleik asit (**prob**) denatüre olmuş DNA ile inkübe edilir. Eğer probun baz dizisi hedef DNA'ya komplemanter ise, bazlar arasındaki hidrojen bağları aracılığı ile prob-hedef ikili sarmalı oluşur. İki zincir farklı kaynaklardan elde edilmiş olduğundan, sonuçta oluşan iki-zincirli molekül hibrit olarak adlandırılır.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 14.8 Nükleik Asit Hibridizasyonu

Baz eşleşmesi proba komplemanter bir dizinin saptanmasına olanak sağlar.




Biyologlar nükleik asit hibridizasyonunu hemoglobini oluşturan globin polipeptidlerinden biri olan β-globini kodlayan geni incelemek için kullanmışlardır. Onların ne yaptıklarını ve sonucun ne olduğunu anlattığımız Şekil 14.9'daki deneyi dikkatle takip ediniz.

Araştırıcılar ilk önce β-globin genini içeren DNA'yı yavaş yavaş ısıtarak denatüre ettikten sonra, bunun üzerine daha önce izole edilmiş olan olgun β-globin mRNA'sını eklediler. Hibritleşen molekülleri elektron mikroskopta gözlemlediler. Beklendiği gibi, mRNA komplemanter baz eşleşmesi ile DNA'ya bağlandı. Araştırıcıların beklentisi kodlayıcı DNA'ya (1:1) uyan doğrusal bir mRNA elde etmekti. Bu beklenti kısmen gerçekleşti: kuşkusuz RNA-DNA hibritleri bulunan kısımlar vardı, ama aynı zamanda bazı luplu yapılar da görülüyordu. Bu luplar beklenen bir durum değildi ve başlangıçta araştırıcılar deneysel yöntemde bir hata olması gerektiğini düşündüler. Ancak deneyi tekrarladıklarında, aynı sonuçları aldılar ve diğer genlerle bunlara ait mRNA'ları kullanarak bu deneyi yaptıklarında bu luplar yine gözlendi. Bu lupların, olgun mRNA üzerinde komplemanter baz dizileri içermeyen intronlara ait olduğu anlaşıldı.

DNA ile hibritleştirmek için olgun mRNA yerine pre-mRNA kullanıldığında, intronların gerçekten pre-mRNA transkriptinin parçası olduğunu gösterecek şekilde, tam bir hibridizasyon gerçekleşmiştir. Birincil transkript (pre-mRNA) ile olgun mRNA arasındaki yolun herhangi bir yerinde intronlar uzaklaştırılmakta ve ekzonlar birbirine bağlanmaktadır. Bu splays işlemini bir sonraki kısımda inceleyeceğiz.

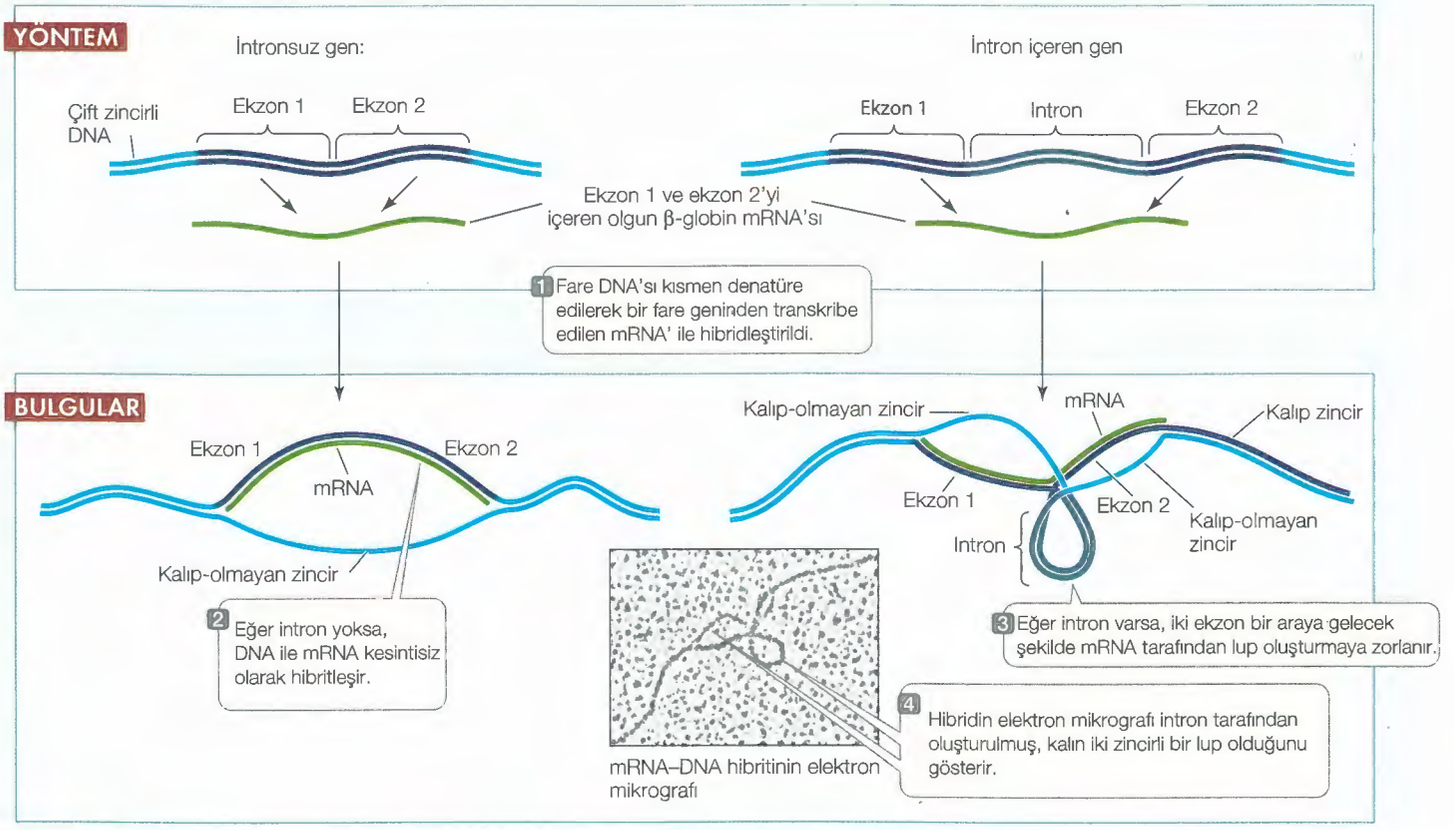
İntronlar genin DNA dizisini *kesintiye uğratır* ancak, *karmakarışık hale getirmez*. Kalıp zincirdeki ekzonların baz dizileri birleştirilir ve sıraya sokulursa, olgun mRNA'ya komplemanter kesintisiz bir dizi oluşturur. Bazı durumlarda, gen içindeki farklı ekzonlar bir proteindeki farklı fonksiyonel bölgeleri (**domainler**) kodlar. Örneğin, hemoglobini oluşturan globin polipeptidlerinin her biri iki domeyn içerir: bunlardan biri protein yapısında olmayan ve hem olarak adlandırılan pigmenti bağlar, ikincisi ise diğer globin altbirimlerine bağlanır. Bu iki domeyn globin genleri içindeki farklı ekzonlar tarafından kodlanır. Ökaryotik genlerin tümü olmasa da büyük bir çoğunluğu intron içerirken, çok seyrek olarak prokaryotlarda da intronlar bulunur. İnsanlardaki en büyük gen titin adı verilen bir kas proteinini kodlar. Titin 363 ekzon içerir ve bu ekzonların tamamı 38,138 amino asidi kodlar.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 14.9 İntronların Varlığının Gösterilmesi

β-Globin geninin mRNA transkripti bu genin iki zincirli DNA'sı ile hibridize edildiğinde, DNA içindeki intronlar luplar oluşturdu. Bu durum bir ökaryotik gendeki kodlayıcı bölgenin olgun mRNA'da bulunmayan kodlayıcı olmayan DNA içerebildiğini gösterdi.

**HİPOTEZ** **Bir genin kodlayıcı dizisi içindeki bazı bölgeler sonuçtaki mRNA içinde yer almaz.**




**SONUÇ** **DNA'daki genler olgun mRNA'da yer almayan kodlayıcı olmayan bölgeler içerir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Üç ekzon, iki intron olduğunu varsaydığınız bir sonucun resmini çiziniz.

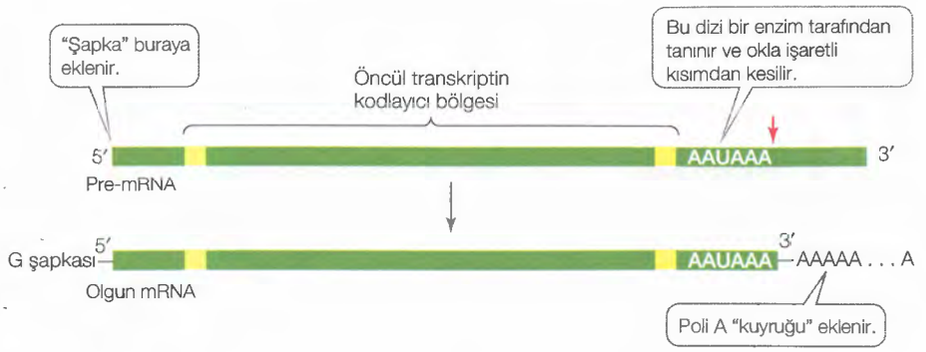
Orijinal alıntılar, tartışmalar ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

### Ökaryotik gen transkriptleri translasyondan önce olgunlaştırılır

Bir ökaryotik genin birincil transkripti çekirdeği terketmeden önce birkaç modifikasyona uğratılır: pre-mRNA'nın her iki ucu modifiye edilir ve intronlar çıkarılır.

**HER İKİ UCUN MODİFİKASYONU** Pre-mRNA'nın iki ucunun olgunlaştırılma basamağı çekirdekte gerçekleşir (**Şekil 14.10**).

- Transkribe edilen pre-mRNA'nın 5′ ucuna bir **G şapkası** eklenir. G şapkası kimyasal olarak değişikliğe uğratılmış bir guanozin trifosfat (GTP) molekülüdür. Bu şapka mRNA'nın translasyona uğramak üzere ribozoma bağlanmasını mümkün kılar ve mRNA'yı ribonükleazların parçalamasına karşı korur.
- Transkripsiyon sonunda pre-mRNA'nın 3′ ucuna bir **poli A kuyruğu** eklenir. Hem prokaryotik hem de ökaryotik genlerde transkripsiyon ilk kodondan önceki ("solda"; upstream) bir DNA dizisinde (promotorda) başlar ve sonlanma kodonunda ("sağda"; downstream) biter. Ökaryotlarda, pre-mRNA'nın 3′ ucunda, son kodondan sonra genellikle bir "poliadenilasyon" dizisi (AAUAAA) bulunur. Bu dizi pre-mRNA'yı kesecek enzim için bir sinyal görevi yapar. Bu kesimden hemen sonra bir başka enzim pre-mRNA'nın 3′




**14.10 Ökaryotik Pre-mRNA'nın Uçlarının Modifikasyonu** Pre-mRNA transkriptinin her iki ucunun değişikliğe uğratılarak, G şapkası ve poli A kuyruğu takılması mRNA'nın işlevi açısından önem taşır.

ucuna 100 ila 300 tane adenin nükleotid ("poli A" dizisi) ekler. Bu "kuyruk" mRNA'nın hem çekirdekten çıkmasına yardımcı olabilir, hem de bunun kararlılığı açısından önemlidir.

**İNTRONLARIN ÇIKARILMASI VE SPLAYS** Ökaryotik pre-mRNA'nın çekirdek içinde olgunlaştırılmasındaki bir sonraki basamak intronların uzaklaştırılmasıdır. Eğer bu RNA dizileri uzaklaştırılmazsa, olması gerekenden çok farklı bir amino asit dizisi ve muhtemelen işlevsel olmayan bir protein ortaya çıkar. **RNA splaysı** olarak adlandırılan bu işlem intronları uzaklaştırır ve ekzonları birbirine bağlar.

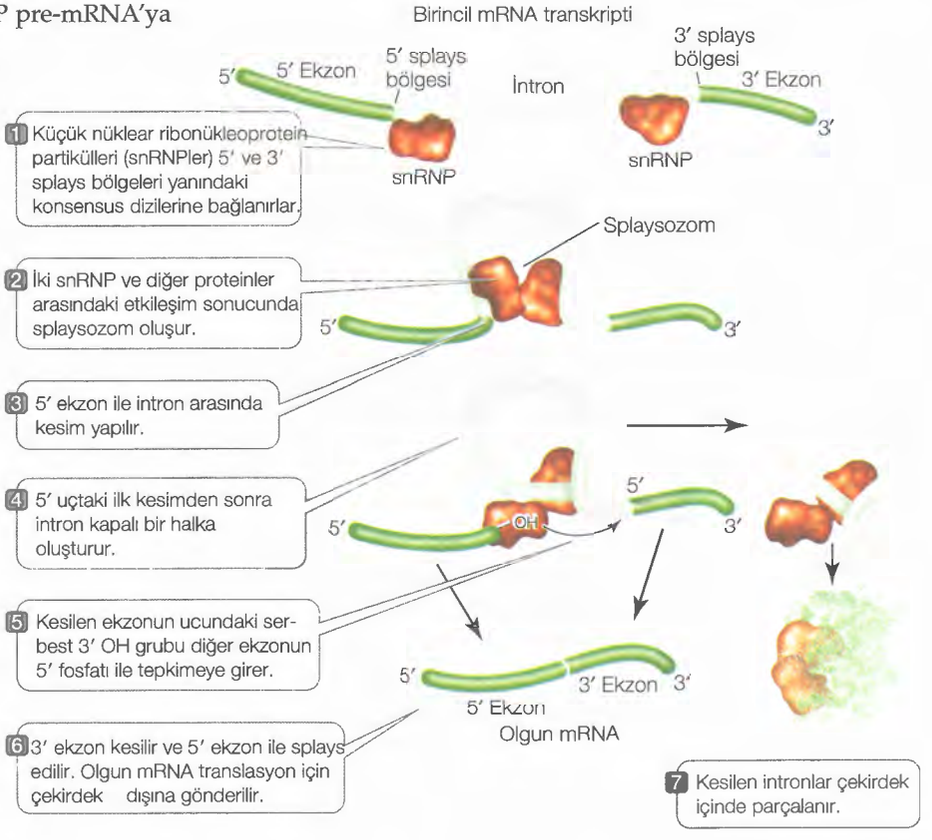
Pre-mRNA transkribe edilir edilmez, her iki uca çeşitli **küçük nükleer ribonükleoprotein partikülleri** (**snRNPler**) bağlanır. Çekirdek içinde bu RNA-protein partiküllerinin birkaç çeşidi bulunur.

İntronlarla ekzonlar arasındaki sınır bölgesinde **konsensus dizileri** adı verilen kısa DNA uzantıları yer alır. Bu diziler farklı genlerde çok küçük farklılıklar taşır. snRNPlerden birindeki RNA 5′ ekzon-intron sınırındaki konsensus dizisine komplemanter baz dizisi içerir ve komplemanter baz eşleşmesi ile pre-mRNA'ya bağlanır. Bir başka snRNP pre-mRNA'ya 3′ ekzon-intron sınırının yanından bağlanır (Şekil 14.11).

Bir sonraki aşamada, adenozin trifosfat (ATP) enerjisi kullanılarak **splaysozom** adı verilen büyük bir RNA-protein kompleksi oluşturmak üzere proteinler eklenir. Bu kompleks pre-mRNA'yı keser, intronları uzaklaştırır ve olgun mRNA oluşturmak üzere ekzonları uç uca ekler.

İnsanlardaki genetik hastalıklar üzerinde yapılan moleküler çalışmalar intronlardaki konsensus dizileri ve splays mekanizmasına ilişkin veriler sağlamıştır. Örneğin, genetik bir hastalık olan β-talasemi taşıyan insanlar, bu bölümde daha önce sözünü ettiğimiz α-talasemili hastalar gibi, hemoglobin altbirimlerinden birinin üretiminde hatalar taşırlar. Bu insanlarda anemik durumlar gözlenir; çünkü bunlar kırmızı kan hücrelerine hemoglobin sağlamada yetersizdirler. Bazı durumlarda hastalığa neden olan genetik mutasyon β-globin genindeki bir intronun konsensus dizisinde yer alır. Bunun sonucunda, β-globin pre-mRNA'sı doğru biçimde splays edilemez ve işlevsel olmayan bir β-globin mRNA'sı yapılır. Bu bulgu biyologların neden-sonuç ilişkilerini saptamada mutasyonlardan nasıl yararlandıklarına ait bir başka örnek oluşturur.

Çekirdek içindeki olgunlaştırma işlemleri tamamlanan olgun mRNA çekirdek porlarından sitoplazmaya çıkar. Çekirdek içinde TAP adı verilen bir protein olgun mRNA'nın 5′ ucuna bağlanır. Bu proteine diğerleri eklenir ve bu yapı çekirdek porundaki reseptör tarafından tanınır. Bu proteinler mRNA'nın pordan dışarı taşınmasına önderlik ederler. Olgunlaştırılmamış ya da yanlış olgunlaştırılmış pre-mRNA çekirdek içinde kalır.




**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 14.3
• RNA Splaysı

**14.11 Splaysozom: mRNA Splays Makinesi** Pre-mRNA üzerindeki intronları sınırlayan konsensus dizilerine snRNPlerin bağlanması bir dizi proteinin buraya bağlanması ve splaysozom adı verilen büyük bir kompleksin oluşumuyla sonuçlanır. Bu yapı pre-mRNA'daki her kesim pozisyonunu büyük bir doğrulukla saptar.

## 14.4 ÖZET

**Ökaryotik genlerin çoğu intron denilen kodlayıcı olmayan diziler içerir. Bunlar pre-mRNA transkriptinden çıkarılır.**

- Nükleik asit hibridizasyon yöntemini anlatınız. **Bakınız s. 301 ve Şekil 14.8**
- β-Globin geninin intronlar içerdiğini gösteren deneyi anlatınız. **Bakınız s. 301 ve Şekil 14. 9**
- Pre-mRNA transkriptinin 5′ ve 3′ uçları nasıl değişikliğe uğratılır? **Bakınız s. 302 ve Şekil 14.10**
- RNA splaysı nasıl gerçekleşir? Eğer bu işlem doğru yapılmazsa, sonuçları ne olur? **Bakınız s. 303 ve Şekil 14.11**

Transkripsiyon ve bunu izleyen olgunlaştırma işlemleri bir polipeptidin amino asit dizisine tercüme edilmeye hazır bir mRNA ortaya çıkarır. Şimdi translasyondaki olayları inceleyelim.

# 14.5 RNA Proteinlere Nasıl Tercüme Edilir?

Crick'in adaptör hipotezinin önerdiği gibi, mRNA'nın proteinlere tercümesi, mRNA kodonlarında yer alan bilgi ile proteinlerdeki özgül amino asitler arasında ilişki kuran bir adaptör moleküle gereksinim duyar. Bu işlev transfer RNA (tRNA) tarafından yerine getirilir. Yapılan proteinin mRNA'nın belirlediği protein olmasını garanti altına alan iki önemli olayın gerçekleşmesi zorunludur:

- tRNA'lar mRNA kodonlarını doğru olarak okumalıdır.
- tRNA'lar her mRNA kodonuna karşılık gelen amino asitleri getirmelidir.

tRNA'lar mRNA şifresini "çözerek" doğru amino asitleri getirdiğinde, ribozom bileşenleri amino asitler arasında peptid bağı kurulmasını katalizler. Şimdi yukarıdaki iki basamağı gözden geçirelim.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 14.4 • Protein Sentezi

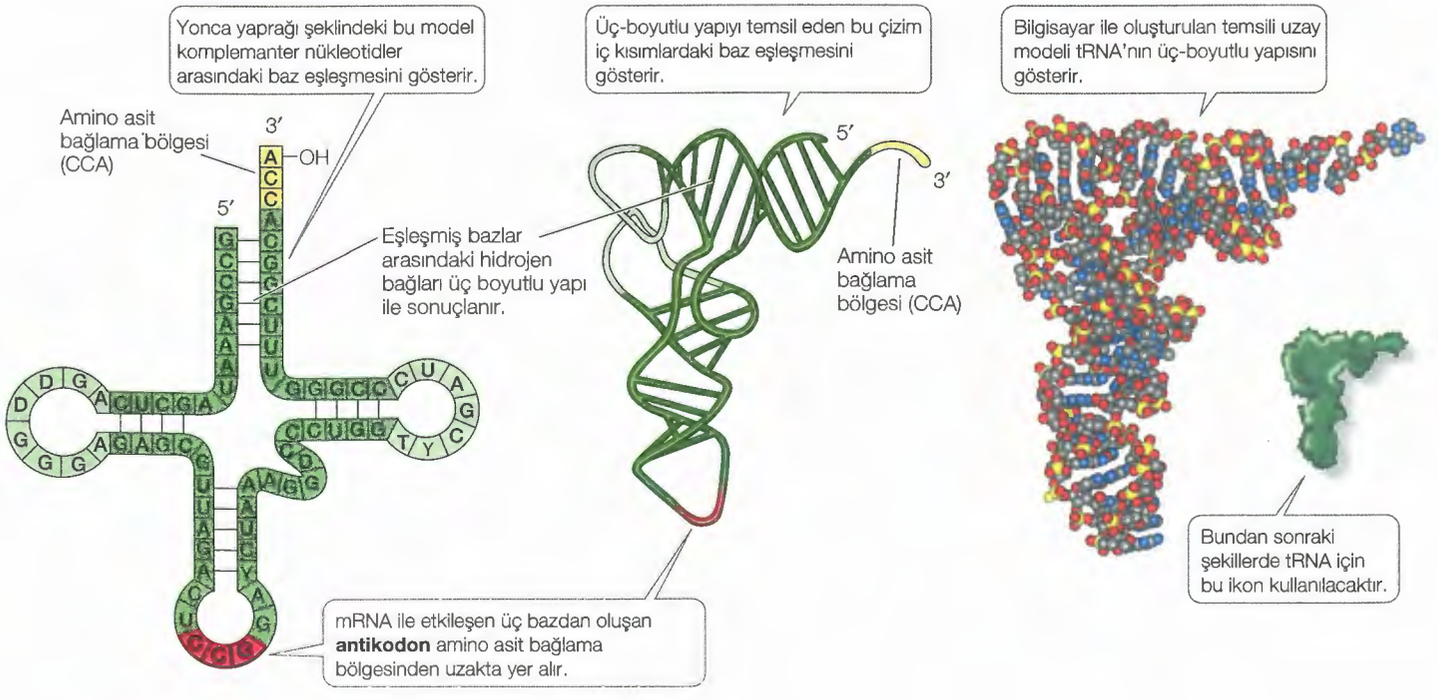
### Transfer RNA'lar özgül amino asitleri taşır ve özgül kodonlara bağlar

mRNA'daki bir kodon ile proteindeki bir amino asit bir adaptör aracılığı ile birbiri ile ilişki kurar. Bu adaptör, üzerine bağlı amino asit taşıyan özgül bir tRNA'dır. Yirmi amino asidin herbiri için en az bir tip özgül tRNA vardır. tRNA moleküllerinin üç işlevi vardır:

- Belirli bir amino aside bağlanır. Amino asit taşıyan tRNA "yüklü tRNA" olarak adlandırılır.
- mRNA ile bir araya gelir.
- Ribozomlarla etkileşir.

tRNA molekülünün yapısı bu işlevlerin tümüne uygundur. Bu molekül yaklaşık 75-80 nükleotid içerir. Kendi içindeki komplemanter baz eşleşmeleri (hidrojen bağları) aracılığı ile sağlanan bir konformasyona (üç-boyutlu yapıya) sahiptir (**Şekil 14.12**).

tRNA molekülünün konformasyonu, onun ribozom üzerindeki özgül bağlanma bölgeleri ile etkileşmesi için mükemmel uygunluk içindedir. Buna ilaveten, her tRNA'nın 3′ ucu




**14.12 Transfer RNA** tRNA molekülünün sap ve kulp içeren yapısı onun işlevleri için çok uygundur. Bu işlevler amino aside bağlanma, mRNA molekülü ile bir araya gelme ve ribozom ile etkileşimdir.

amino asidi bağlar: özgül amino asit bu uca kovalent olarak bağlanır. tRNA dizisinin aşağı yukarı ortasında antikodon olarak adlandırılan ve mRNA üzerindeki kodon ile hidrojen bağları kurarak komplemanter baz eşleşmesi yapan bir baz grubu bulunur. Dolayısıyla, her tRNA tipi taşıdığı amino aside karşılık gelen özgün bir antikodona sahiptir. tRNA ile mRNA ribozom yüzeyinde bir araya geldiklerinde, komplemanter bazlar arasında hidrojen bağları kurulmasına izin verecek şekilde kodon ile antikodon birbirine antiparalel pozisyonda bulunur. Buna bir örnek olarak arjinin amino asidini ele alalım:

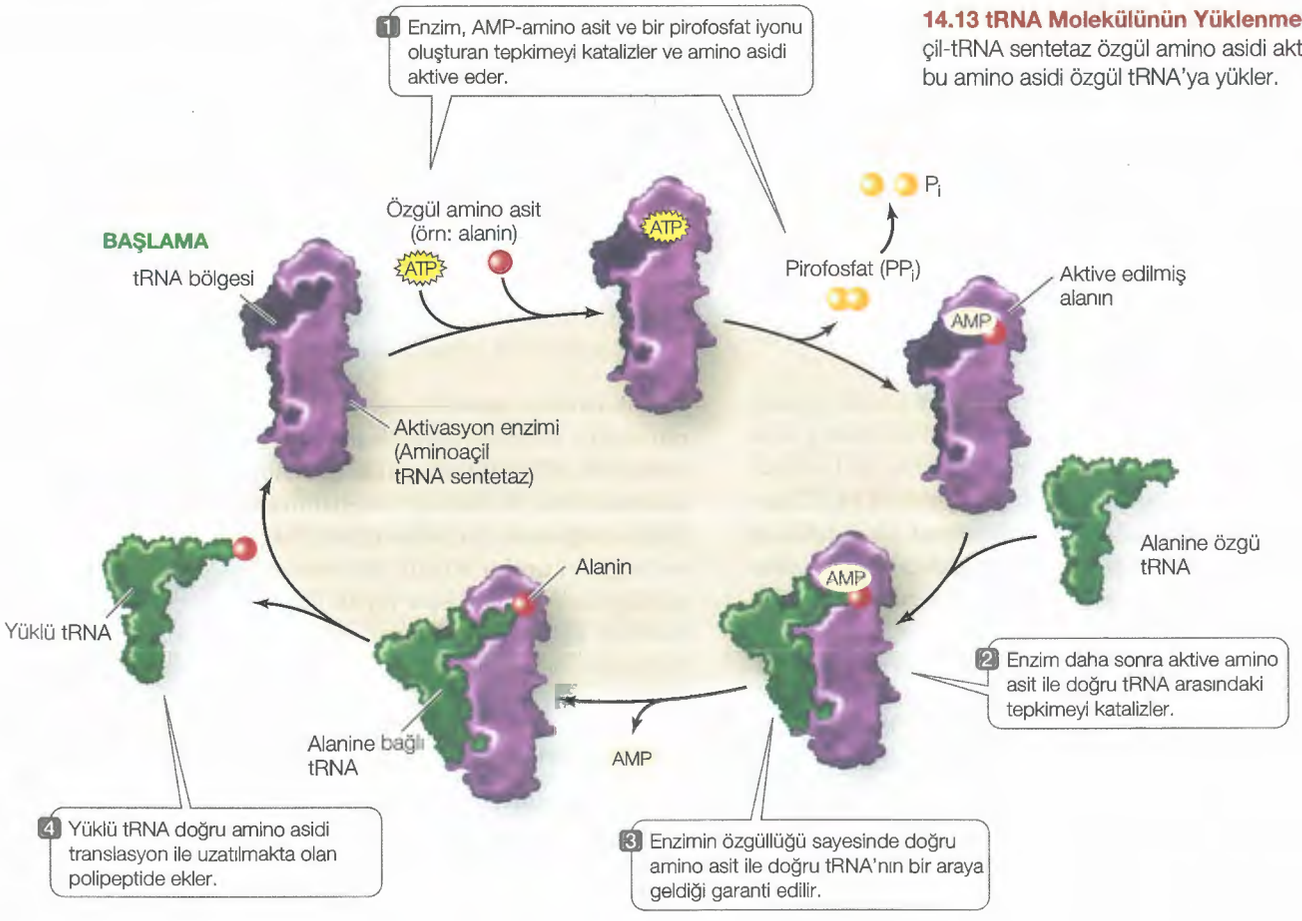
- Kalıp DNA üzerinde arjinini kodlayan 3′-GCC-5′ dizisi, komplementer baz eşleşmesi ile 5′-CGG-3′ mRNA kodonunu oluşturmak üzere transkribe edilir.
- Bu mRNA kodonu arjinin ile yüklü tRNA'nın 3′-GCC-5′ dizisine sahip antikodonu ile komplementer baz eşleşmesi yaparak bağlanır.

Proteinlerdeki 20 farklı amino asidi 61 farklı kodonun şifrelediğini hatırlayınız ( bakınız Şekil 14.6). Bu durum hücrenin her biri farklı bir antikodona sahip 61 farklı tipte tRNA yapması gerektiği anlamına mı gelir? Hayır. Hücreler bu sayının yaklaşık üçte biri kadar farklı tipte tRNA ile işlerini yürütürler; çünkü kodonun 3′ucundaki (antikodonun 5′ ucundaki) baz için her zaman kesin bir özgüllük gözlenmez. *Wobble* olarak adlandırılan bu olgu, örneğin alanin kodonları olan GCA, GCC ve GCU'nun hepsinin aynı tRNA tipi tarafından tanınmasına olanak verir. Wobble, bazı uyumlara izin verse de, bazılarına vermez; diğer bir deyişle genetik kodun müphemleşmesine izin vermez. Bunun anlamı şudur: her mRNA kodonu, özgül bir amino asit taşıyan sadece bir tRNA tipini bağlar.

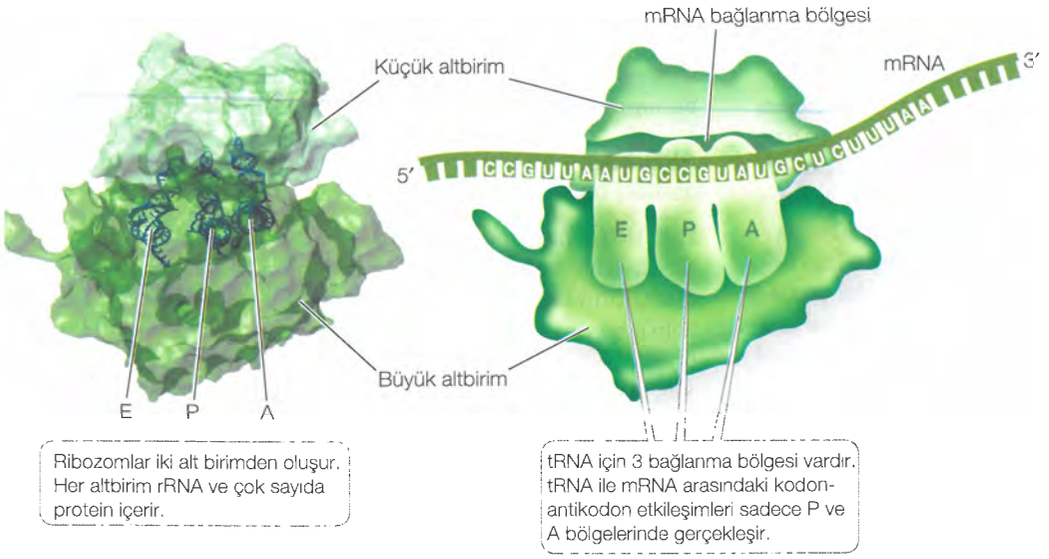
### Aktivasyon enzimleri doğru tRNA'lar ile doğru amino asitleri birbirine bağlar

Her tRNA'nın doğru amino asit ile yüklenmesi aminoaçil-tRNA sentetazlar olarak alandırılan bir aktivasyon enzim ailesi tarafından başarılır (**Şekil 14.13**). Her aktivasyon enzimi belirli bir amino asit ve buna ait tRNA için özgüldür. Enzimin üç-parçalı aktif bölgesi üç ayrı molekülü tanır: özgül amino asit, ATP ve özgül tRNA. tRNA karmaşık bir üç-boyutlu yapıya sahip olduğu için, aktivasyon enzimi özgül tRNA'yı çok düşük bir hata payı ile tanır. Buna ek olarak amino asit tanınması için hata oranı da oldukça düşük olup 1/1,000'dir. Aktivasyon enzimleri çok yüksek özgüllükte olduğu için, tRNA yüklenmesi *ikinci genetik kod* olarak da adlandırılabilmektedir. Şekil 14.13'deki aktivasyon olaylarını gözden geçiriniz.

Purdue Üniversitesi'nden Seymour Benzer ve arkadaşlarının akıllı deneyi tRNA'nın amino aside özgüllükle bağlanmasının önemini göstermiştir. Bu araştırıcılar doğru biçimde tRNA'sına bağlı haldeki sistein amino asidini daha sonra kimyasal olarak bir başka amino asit olan alanine dönüştürdüler. Hibrit olarak yüklenmiş bu tRNA bir protein sentez sistemine eklendiğinde, hangi bileşen–amino asit mi, tRNA mı– tanınacaktı? Bu sorunun cevabı tRNA oldu. Sentezlenen proteinde sistein olması gereken her yerde alanin yer almıştı. Sisteine-özgü tRNA taşıdığı kargoyu (alanin) mRNA'daki her sis-




**14.13 tRNA Molekülünün Yüklenmesi** Aminoaçil-tRNA sentetaz özgül amino asidi aktive eder ve bu amino asidi özgül tRNA'ya yükler.




**14.14 Ribozom Yapısı** Her ribozom bir büyük, bir de küçük altbirimden oluşur. Protein sentezi için kullanılmamakta olan altbirimler birbirinden ayrı kalır.

tein kodonuna taşımıştı. Bu deney protein sentez mekanizmasının yüklü tRNA'nın taşıdığı amino asidi değil antikodonu tanıdığını göstermiştir. Eğer doğadaki aktivasyon enzimleri Benzer'in laboratuvarda yaptığını yapsalar ve tRNA'ları yanlış amino asitlerle yükleselerdi, bu amino asitler proteinlerdeki yanlış yerlere yerleştirilecek ve sonuçta hücrenin hayatını tehlikeye düşüren biçim ve işlevi değişmiş proteinlere yol açacaklardı.

## Ribozom translasyonun çalışma tezgâhıdır

**Ribozom** translasyon işinin başarıldığı moleküler tezgâhtır. Ribozomun yapısı mRNA'nın ve yüklü tRNA'ların doğru pozisyonlarda tutulmasına izin vererek, polipeptid zincirinin etkinlikle bir araya getirilmesini sağlar. Belirli bir ribozom sadece belirli tipte bir proteini üretmez. Her ribozom herhangi bir mRNA'yı ve her tip yüklü tRNA'yı kullanabilir, dolayısıyla çok farklı polipeptid ürünler yapmak üzere kullanılabilir. Ribozomlar tekrar tekrar kullanılabilir ve tipik bir hücrede binlerce ribozom vardır.

Ribozomlar diğer hücresel organellere göre küçük yapılar olmalarına rağmen, birkaç milyon dalton olan kütleleri yüklü tRNA'lara oranla oldukça büyüktür. Her ribozom bir tane büyük, bir tane de küçük altbirimden oluşur (**Şekil 14.14**). Ökaryotlardaki büyük altbirim üç farklı ribozomal RNA (rRNA) molekülü ve özgül bir yerleşim düzenine sahip 49 farklı protein içerir. Küçük altbirimde ise bir tane rRNA molekülü ve 33 farklı protein bulunur.

Bu iki altbirim ve birkaç düzine başka molekül yap-boz bilmecesine benzer bir düzende kovalent olmayan etkileşimler aracılığı ile bir araya gelirler. Proteinler ile RNA'lar arasındaki hidrofobik etkileşimler ortadan kalktığında, ribozom birliği dağılır. Eğer bu birliği dağıtan ajan ortadan kaldırılırsa, kompleks yapı mükemmel şekilde kendiliğinden bir araya gelir. mRNA translasyonu yapmadığı zamanlarda ribozom alt birimleri birbirlerinden ayrılmış haldedir.

Prokaryotlardaki ribozomlar ökaryotik ribozomlara oranla daha küçük olup, farklı ribozomal RNAlara ve proteinlere sahiptirler. Mitokondri ve kloroplastlar da ribozom içerir ve bunların bazıları prokaryotik ribozomlara benzer (bakınız Bölüm 5).

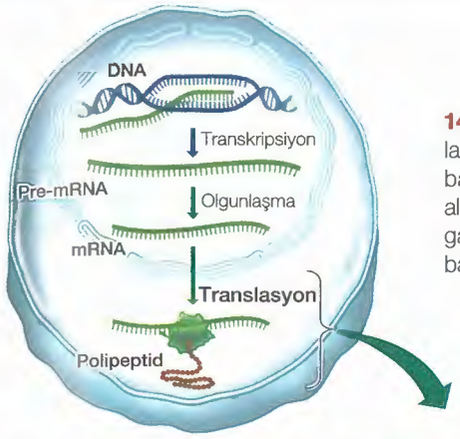
Büyük ribozomal altbirim üzerinde tRNA'nın bağlandığı üç bölge vardır. Bunlar A, P ve E olarak gösterilir ( bakınız Şekil 14.14). mRNA ve ribozom birbirine göre hareket ettiğinde, yüklü tRNA bu üç bölgeden aşağıdaki sırayı izleyerek geçer:

- *A (amino asit) bölgesi* yüklü tRNA'nın antikodonunun mRNA kodonuna bağlandığı ve böylece uzayan polipeptid zincirine eklenecek doğru amino asidin sıraya girdiği bölgedir.
- *P (polipeptid) bölgesi* tRNA'nın amino asidi polipeptid zincirine eklediği bölgedir.
- *E (exit= çıkış) bölgesi* amino asidi vererek boşalmış tRNA'nın bir başka amino aside bağlanmak için sitozole geri dönmek üzere ribozomu terk ettiği bölgedir.

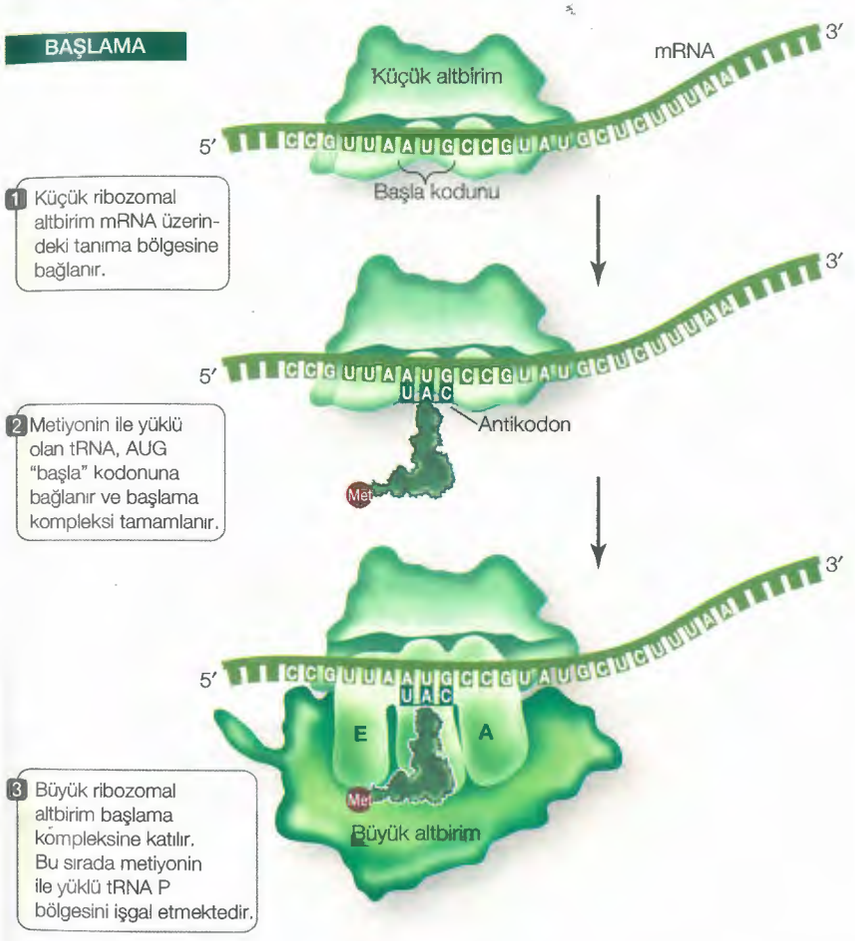
Ribozomun *sadakatle yaptığı işlev* mRNA-tRNA etkileşiminin doğru biçimde gerçekleşmesini–yani doğru antikodona (örn. 3′-UAC-5′) sahip yüklü tRNA'nın mRNA'daki doğru kodona (örn. 5′-AUG-3′) bağlanmasını–garanti altına alır. Doğru bağlanma gerçekleştiğinde, baz çiftleri arasında hidrojen bağları kurulur. Küçük altbirimdeki rRNA üç-baz-çifti uygunluğunun sağlamasını yapar. Eğer üç baz çifti arasında da hidrojen bağı kurulmamışsa, mRNA kodonuna yanlış tRNA bağlanmış demektir ve bu tRNA'nın ribozomdan uzaklaştırılması gerekir.

## Translasyon üç basamakta gerçekleşir

Translasyon süreci mRNA'daki bilginin bir polipeptidi oluşturacak amino asitlerin özgül sırasını belirlemek üzere kullanılmasıdır. Transkripsiyon gibi translasyon da üç basamakta gerçekleşir: başlama, uzama ve sonlanma.




**14.15 Translasyonun Başlaması** Translasyon bir başlama kompleksinin oluşumuyla başlar. Prokaryotlarda küçük ribozomal altbirim bu süreci başlatmak için Shine-Delgarno dizisine, ökaryotlarda ise 5′ şapkaya bağlanır.




**BAŞLAMA** mRNA'nın translasyonu bir **başlama kompleksi**nin oluşmasıyla başlar. Bu kompleks mRNA'ya bağlanmış yüklü tRNA ve küçük ribozomal altbirimden oluşur (**Şekil 14.15**).

Prokaryotlarda ilk önce küçük ribozomal altbirimdeki rRNA mRNA üzerinde kendine komplemanter ribozom bağlanma bölgesine (Shine-Delgarno dizisi) bağlanır. Bu dizi asıl başlama kodonunun upstream tarafında bulunur, ama başlama kodonunu büyük altbirimdeki P bölgesi ile karşı karşıya getirir.

Ökaryotlar bunu biraz farklı biçimde yapar: küçük ribozomal altbirim mRNA üzerindeki 5′ şapkaya bağlanır. Bağlanma sonrasında, küçük altbirim başlama kodonuna ulaşana kadar mRNA üzerinde hareket eder.

Genetik kodda mRNA başlama kodonunun AUG olduğunu hatırlayınız ( bakınız Şekil 14.6). Metiyonin ile yüklü tRNA komplemanter baz eşleşmesi ile bu başlama kodonuna bağlanır; böylece başlama kompleksi tamamlanır. Dolayısıyla bir polipeptid zincirindeki ilk amino asit daima metiyonindir. Bununla birlikte, olgun proteinlerin hepsi N-terminal amino asidi olarak metiyonin içermez. Birçok durumda, başlangıçtaki metiyonin translasyon sonrasında bir enzim tarafından uzaklaştırılır.

Metiyonin ile yüklü tRNA mRNA'ya bağlandıktan sonra, büyük ribozomal altbirim bu komplekse katılır. Metiyonin-yüklü tRNA şimdi ribozomun P bölgesinde yer almakta olup, A bölgesi ise mRNA'nın ikinci kodonu ile aynı hizadadır. Bu kompeksin bileşenleri olan mRNA, ribozomun iki altbirimi ve metiyonin-yüklü tRNA *başlama faktörleri* adı verilen proteinler grubu tarafından bir araya getirilir.

**UZAMA** mRNA'nın ikinci kodonuna komplemanter antikodona sahip yüklü tRNA şimdi büyük ribozomal altbirimdeki boş A bölgesine girer. Büyük altbirim iki tepkimeyi katalizler:

- P bölgesinde tRNA ile amino asit arasındaki bağı kırar.
- Bu amino asit ile A bölgesindeki tRNA'ya bağlı amino asit arasındaki peptid bağı oluşumunu katalizler.

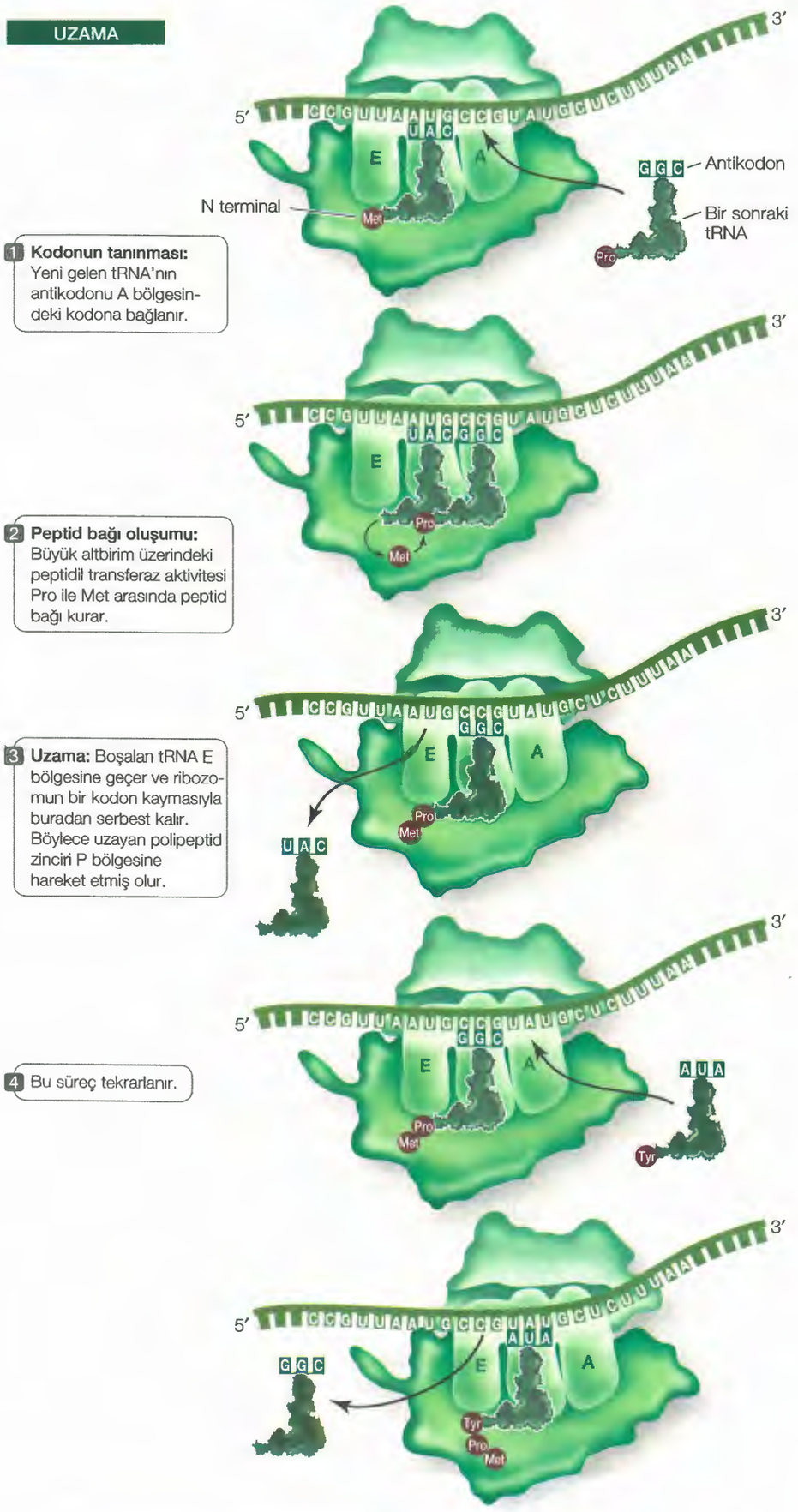
Büyük ribozomal altbirim bu iki işi de yapabildiği için, bu altbirimin **peptidil transferaz** aktivitesine sahip olduğu söylenir. Böylece, metiyonin (P bölgesindeki amino asit) yeni proteinin N-terminali haline gelir. Şimdi artık ikinci amino asit metiyonine bağlıdır ama, A bölgesindeki tRNA'sına tutunmuş halde kalır.

Büyük ribozomal altbirim bu bağlanmayı nasıl katalizler? Santa Cruz'daki California Üniversitesi'nden Harry Noller ve arkadaşları bir dizi deney yaparak şunları buldular:

- Büyük alt birimdeki hemen hemen bütün proteinleri uzaklaştırdıkları halde, peptid bağı oluşumu yine de gerçekleşti.
- rRNA'yı yıktıklarında, peptidil transferaz aktivitesi ortadan kalktı.

Buna göre *rRNA katalizördür*. Ribozomların saflaştırılması ve kristalizasyonu biliminsanlarının bunların ayrıntılı yapısını incelemelerine izin verdi ve rRNA'nın peptidil transferaz aktivitesindeki katalitik rolü kanıtlandı. Bu bulgu RNA ve katalitik RNA'nın DNA'dan önce evrimleştiğine ilişkin hipotezi destekler (bakınız Kısm 4.3).

İlk tRNA metiyonininden ayrıldıktan sonra E bölgesine hareket eder ve ribozomdan ayrılarak bir başka metiyonin ile yüklü hale gelmek üzere sitozole geri döner. Bu arada bir dipeptid (iki amino asit içeren peptid) taşımakta olan ikinci tRNA, ribozomun mRNA üzerinde 5′→3′ yönde bir kodon hareket etmesiyle P bölgesine kaydırılır.




**14.16 Translasyonun Uzama Aşaması** mRNA'nın translasyonu sırasında polipeptid zinciri uzar.

Bu basamaklar tekrarlandıkça uzama süreci devam eder ve polipeptid zinciri uzar. **Şekil 14.16**'da bu süreci inceleyiniz. Bütün bu basamaklar *uzama faktörleri* adı verilen ribozomal proteinlerin yardımıyla gerçekleşir.

**SONLANMA** Uzama döngüsü ve translasyon A bölgesine bir dur kodonunun (UAA, UAG ya da UGA) girmesiyle sona erer (**Şekil 14.17**). Bu kodonlar herhangi bir amino asidi şifrelemez ve herhangi bir tRNA'yı bağlamaz. Bu kodonlar P bölgesindeki polipeptid zinciri ile tRNA arasındaki bağın hidrolizini sağlayan bir proteini bağlar.

Böylece sentezi tamamlanmış olan polipeptid ribozomdan ayrılır. Polipeptidin C terminalinde zincire son eklenmiş amino asit vardır. N terminalde ise, en azından başlangıçta, AUG başlama kodonu nedeniyle metiyonin yer alır. Polipeptidin amino asit dizisi onun hem konformasyonunu hem de hücredeki nihai hedefini belirler.

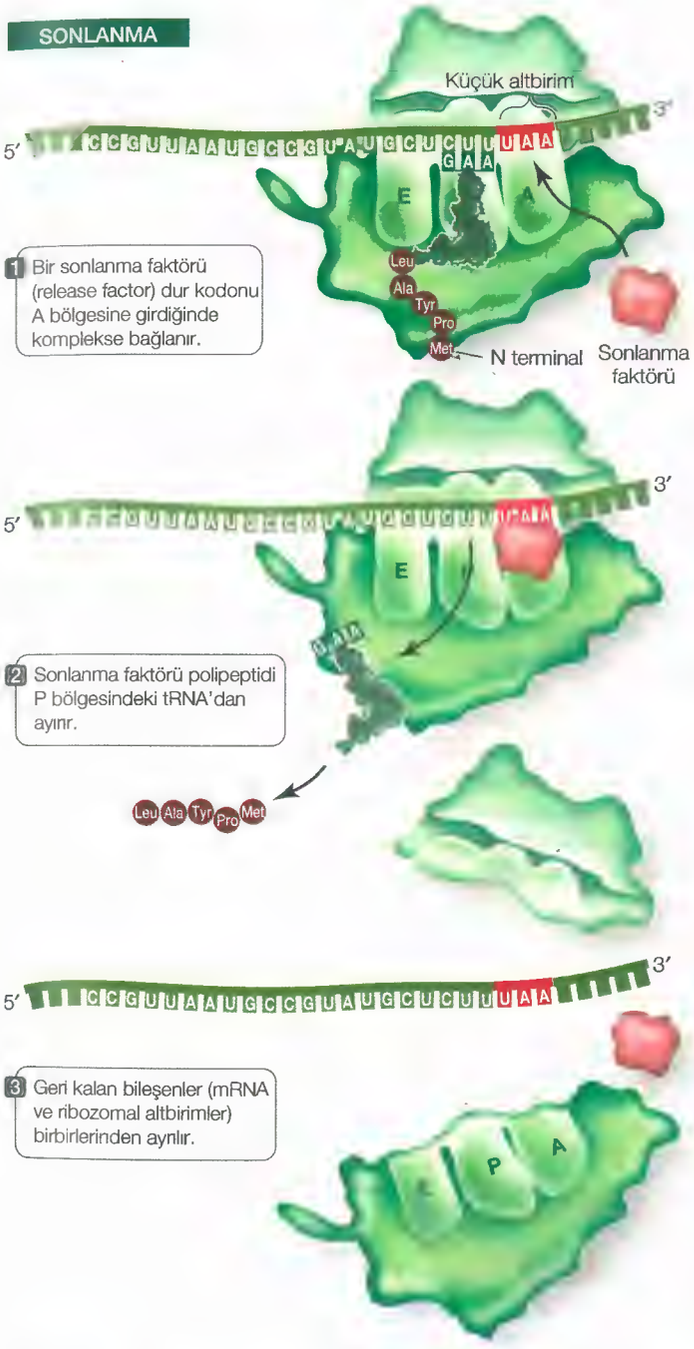
**Tablo 14.2** transkripsiyon ve translasyon için nükleik asitlerin başlama ve sonlanma sinyallerini özetlemektedir.

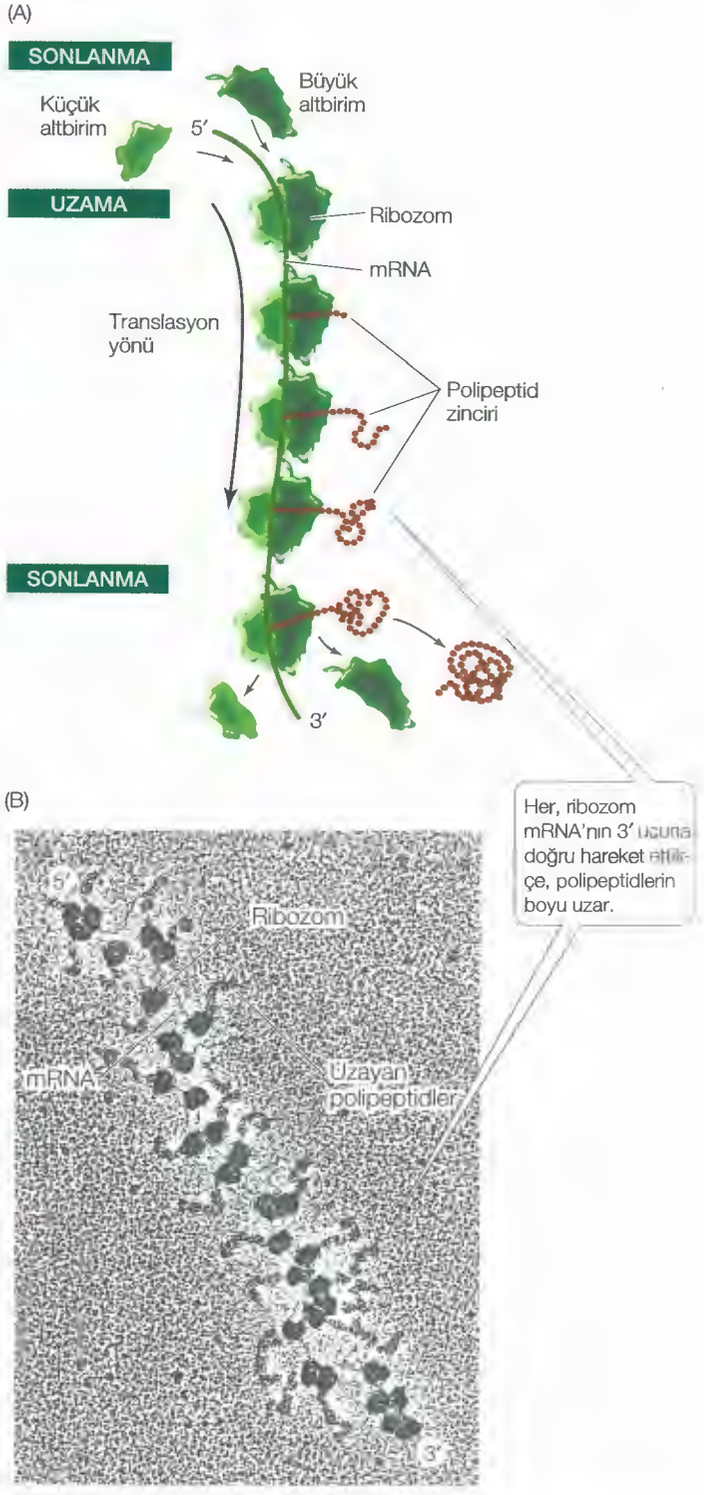
## Polizom oluşumu protein sentez hızını artırır

Çok sayıda ribozom tek bir mRNA molekülünün translasyonunda eşzamanlı olarak çalışabilir ve aynı anda birçok polipeptid oluşturabilir. İlk ribozom translasyon başlama bölgesinden biraz uzaklaştığında ikinci başlama kompleksi, bunun arkasından da üçüncüsü oluşur ve bu böyle sürer. Bir mRNA zinciri üzerindeki boncuk benzeri ribozomlar ve bunların uzayan polipeptidlerini içeren birlikteliğe **poliribozom** ya da **polizom** adı verilir (**Şekil 14.18**). Aktif olarak protein sentezlemekte olan hücreler çok sayıda polizom, az sayıda serbest ribozom ya da ribozomal altbirim içerirler.

Polizom, bir kafeteryada tepsilerine yiyecek alan müşteri sırasına benzer. Herhangi bir anda en sondaki kişi az miktarda yiyecek almışken (yeni başlamış protein), en baştaki kişi menünün tamamını (tamamlanmış protein) almıştır. Bununla birlikte, polizom kafeteryasında herkes aynı menüyü alır; yani tek bir mRNA'dan aynı proteinin kopyaları yapılır.

**14.17 Translasyonun Sonlanması** Ribozomun A bölgesi mRNA üzerinde bir dur kodonuna geldiğinde translasyon sona erer.




**14.18 Polizom** (A) Polizom çok sayıda ribozom ve mRNA molekülü boyunca hareket etmekte olan uzayan polipeptid zincirlerinden oluşur. (B) Bir polizomun elektron mikrografı.

## TABLO 14.2

### Transkripsiyon ve Translasyondaki Başlama ve Bitirme Sinyalleri

| | TRANSKRİPSİYON | TRANSLASYON |
|---|---|---|
| Başlama | Promotor DNA | mRNA'daki AUG başla kodonu |
| Sonlanma | Terminatör DNA | mRNA'daki UAA, UAG ya da UGA |

## 14.5 ÖZET

**Protein sentezindeki en önemli basamak amino asidin doğru tRNA'ya bağlanmasıdır. Bu bağlanma bir aktivasyon enzimi tarafından gerçekleştirilir. mRNA'daki genetik bilginin proteine tercüme edilmesi ribozomda cereyan eder. Polizomlar sayesinde tek bir mRNA'dan aynı proteinin çok sayıda kopyası yapılır.**

- Bir amino asit kendine özgü tRNA'ya nasıl bağlanır ve bu süreç için neden "ikinci genetik kod" terimi kullanılır? **Bakınız ss. 304-305 ve Şekil 14.13**
- Translasyondaki başlama, uzama ve sonlanma basamaklarını açıklayınız. **Bakınız ss. 306-308 ve Şekil 14.15 ve Şekil 14.17**

Ribozomdan serbest bırakılan bir polipeptid zinciri mutlaka işlevsel bir protein olmak zorunda değildir. Şimdi bir polipeptidin akıbetini ve işlevini etkileyen translasyon-sonrası bazı değişikliklere bakalım.

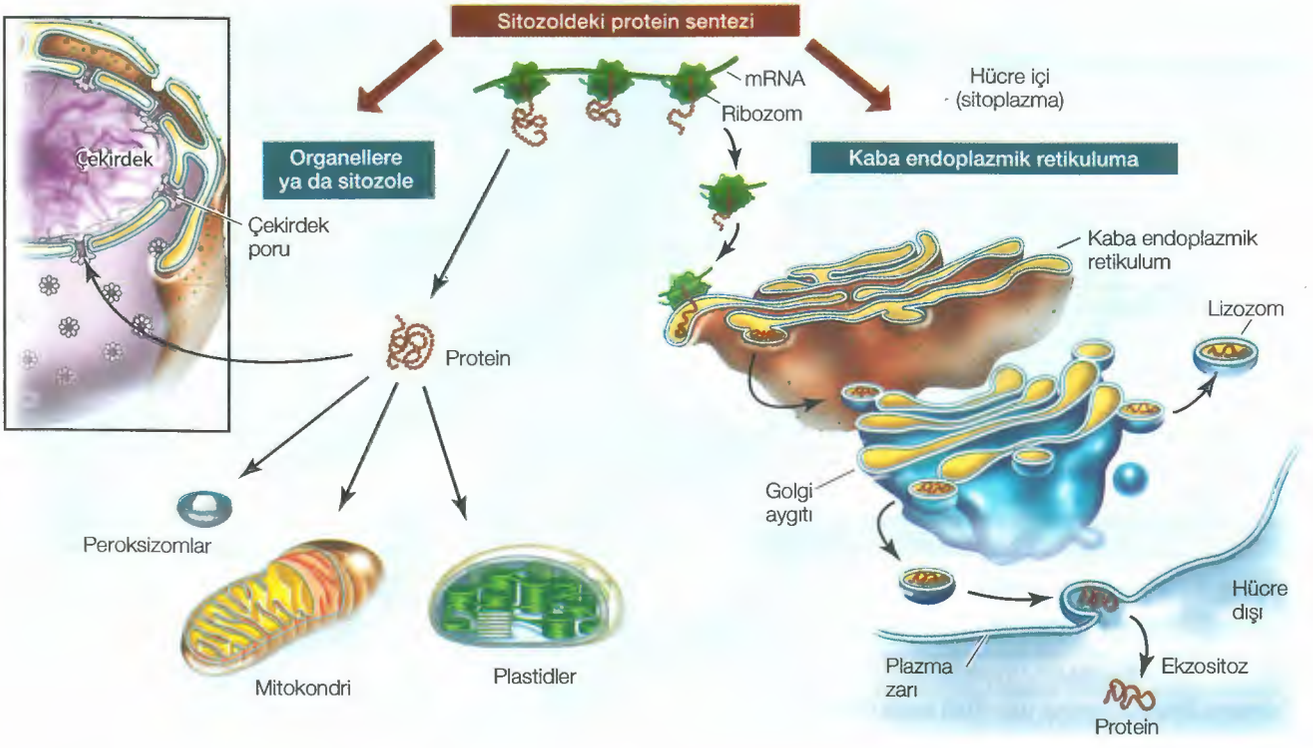
## 14.6 Translasyondan Sonra Polipeptidlere Ne Olur?

Bir polipeptidin işlev yapacağı yer sitoplazmadaki sentez bölgesinden çok uzakta olabilir. Bu durum özellikle ökaryotlarda söz konusudur. Bir polipeptid organellerden birine ya da sıklıkla hücre dışına gönderilebilir. Buna ek olarak, polipeptidler genellikle işlevsel olarak önemli bazı kimyasal grupların eklenmesiyle değişikliğe uğratılır. Bu kısımda protein sentezindeki *translasyon-sonrası* işlemleri gözden geçireceğiz.

### Proteinlerdeki sinyal dizileri onları hücresel hedeflere yönlendirir

Polipeptid zinciri ribozomdan ayrıldığında üç-boyutlu yapısına katlanır. Kısım 3.2'de anlatıldığı gibi, polipeptidin konformasyonu onun amino asit dizisi tarafından belirlenir. Amino asitlerin polaritesi ya da R gruplarının yükü gibi özellikler katlanan molekülde bunların birbirleri ile nasıl etkileşeceğini belirler. Nihayetinde ise, bir polipeptidin konformasyonu, onun örneğin bir substrat ya da bir başka protein ile etkileşimini mümkün kılar. Bu yapısal bilgiye ek olarak yeni oluşmuş polipeptid bir **sinyal dizisi**, yani bu polipeptidin hücrenin neresine ait olduğunu gösteren bir "adres etiketi" de içerebilir. Protein sentezi daima sitoplazmadaki serbest ribozomlar üzerinde başlar. Ancak polipeptid zinciri yapıldığında, bunun amino asit dizisinin içerdiği bilgi ona iki talimat seti daha verir (**Şekil 14.19**):

- *"Translasyonu tamamla ve ya bir organele gitmek ya da sitozolde kalmak üzere ribozomdan ayrıl."* Bazı proteinler onları çekirdek, mitokondri, plastidler ya da peroksizom gibi




**14.19 Ökaryotik Hücrede Yeni Sentezlenmiş Polipeptidlerin Hedeflere Gönderilmesi** Yeni sentezlenmiş polipeptidler üzerindeki sinyal dizileri bu polipeptidlerin gideceği organel zarının dış yüzeyindeki özgül reseptörlere bağlanır. Proteinin bağlanması üzerine bu reseptör zar içinde bir kanal oluşturur ve protein organel içine girer.

organellere yönlendiren sinyal dizilerine sahiptir. Sinyal dizisinden yoksun olan proteinler kendiliğinden sitozolde kalırlar.

- *"Translasyonu durdur, endoplazmik retikuluma git ve sentezi orada tamamla."* Bazı proteinler translasyon tamamlanmadan onları endoplazmik retikuluma (ER) yönlendiren sinyal dizileri içerirler. Bu gibi proteinler ER lümeninde kalabilir, ya da Golgi aygıtına gönderilebilir. Golgi aygıtına gelen proteinler buradan lizozomlara ya da hücre zarına gönderilebilir. Buna alternatif olarak, eğer özgül talimatlardan yoksun iseler, plazma zarıyla kaynaşan veziküller aracılığı ile hücreden salgılanabilirler.

**HEDEF: ÇEKİRDEK, MİTOKONDRİ YA DA KLOROPLAST** Translasyondan sonra, katlanmış bazı polipeptidlerin içerdikleri kısa amino asit dizileri "posta kodu" gibi davranarak onları bir organele doğru yönlendirir. Bu tip sinyal (ya da lokalizasyon) dizileri amino asit zincirinin ya N-terminalinde ya da iç kısmında bulunur. Örneğin, aşağıdaki dizi bir proteini çekirdeğe yönlendirir:

—Pro—Pro—Lys—Lys—Arg—Lys—Val—

Nükleer lokalizasyon sinyali DNA'nın paketlenmesinde görev alan histon proteinlerinde bulunduğu halde, mitokondriye gönderilen sitrik asit döngüsü enzimlerinde bulunmaz. Belirli bir organel için olan sinyal dizisi değişebilir, dolayısıyla çekirdeğe gönderilen bütün polipeptidler aynı sinyal dizisini içermez.

Yukarıda verilen amino asit dizisinin bir sinyal dizisi olduğunu nasıl anlarız? Cambridge Üniversitesi'nden Stephen Dilworth ve arkadaşları bu soruyu yanıtlamak için hücrelere çekirdek proteinleri ve sitoplazmik proteinler enjekte ettiler (**Şekil 14.20**). Deneylerde çekirdek proteini olan nükleoplazmin, sitoplazmik protein olan piruvat kinaz, nükleer lokalizasyon sinyali (yukarıya bakınız) ve "karıştır-eşleştir" işlemi kullanıldı. Örneğin, nükleoplazminden her zaman taşıdığı nüklear lokalizasyon sinyali çıkarıldı ve bu sinyal normal olarak bunu taşımayan piruvat kinaza takıldı. Sonuçlar proteinin hücredeki normal yeri ne olursa olsun, eğer bu sinyali taşıyorsa çekirdeğe gittiğini, sinyali taşımıyorsa sitoplazmada kaldığını gösterdi.

Sinyal dizisi ilgili organelin zarının dışında yer alan **nakletme proteini** adı verilen özgül bir reseptöre bağlanır. Sinyal dizisi bağlandığında bu protein zar içinde bir por oluşturur; böylece sinyal taşıyan protein bu por içinden zarı geçerek organele girer. Bu süreç sırasında aktarılan protein genellikle bir şaperonin proteini (bakınız Şekil 3.12) tarafından katlanmamış halde tutulur ve bu şekilde kanaldan geçmesi sağlanır; daha sonra tekrar normal konformasyonunu kazanır.

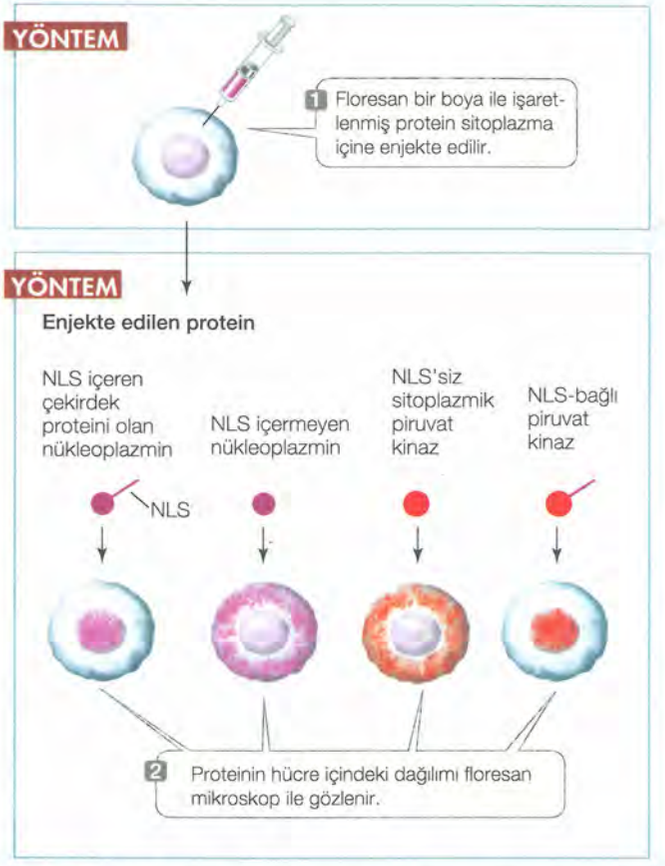
**HEDEF: ENDOPLAZMİK RETİKULUM** Eğer uzayan polipeptid zincirinin N terminalinde 15-30 amino asitten oluşan özgül bir hidrofobik dizi yer alıyorsa, bu polipeptid başlangıçta ER'ye gönderilir. Bu proteinlerden bazıları ER içinde kalmakla birlikte, çoğu Golgi'ye gider. Golgi'de değişikliğe uğratılan proteinler nihai hedef olan lizozomlara, plazma zarına ya da hücre dışına gönderilirler. Sitoplazma içinde, translasyon henüz tamamlanmamışken ve polipeptid hâlâ ribozoma bağlı iken, bu sinyal dizisi protein ve RNA'dan oluşan **sinyal tanıma partikülü**ne bağlanır (**Şekil 14.21**). Bu bağlanma ribozom kaba endoplazmik retikulum zarı üzerindeki özgül bir reseptör proteine bağlanana kadar protein sentezini bloke eder. Burada da yine reseptör protein uzayan polipeptidin içinden geçeceği bir kanala dönüşür. Kanal oluşumundan sonra, protein sentezi devam eder ve zincir gerçek uzunluğunu kazanır. Uzayan polipeptid ER zarının içinde kalabilir ya da

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 14.20 Sinyali Test Etmek

Çekirdeğe bir proteini yöneltmek için gereksinim duyulan nükleer lokalizasyon sinyali (NLS) sekansının tamamının bu olup olmadığını test etmek için bir seri deney yapılır.

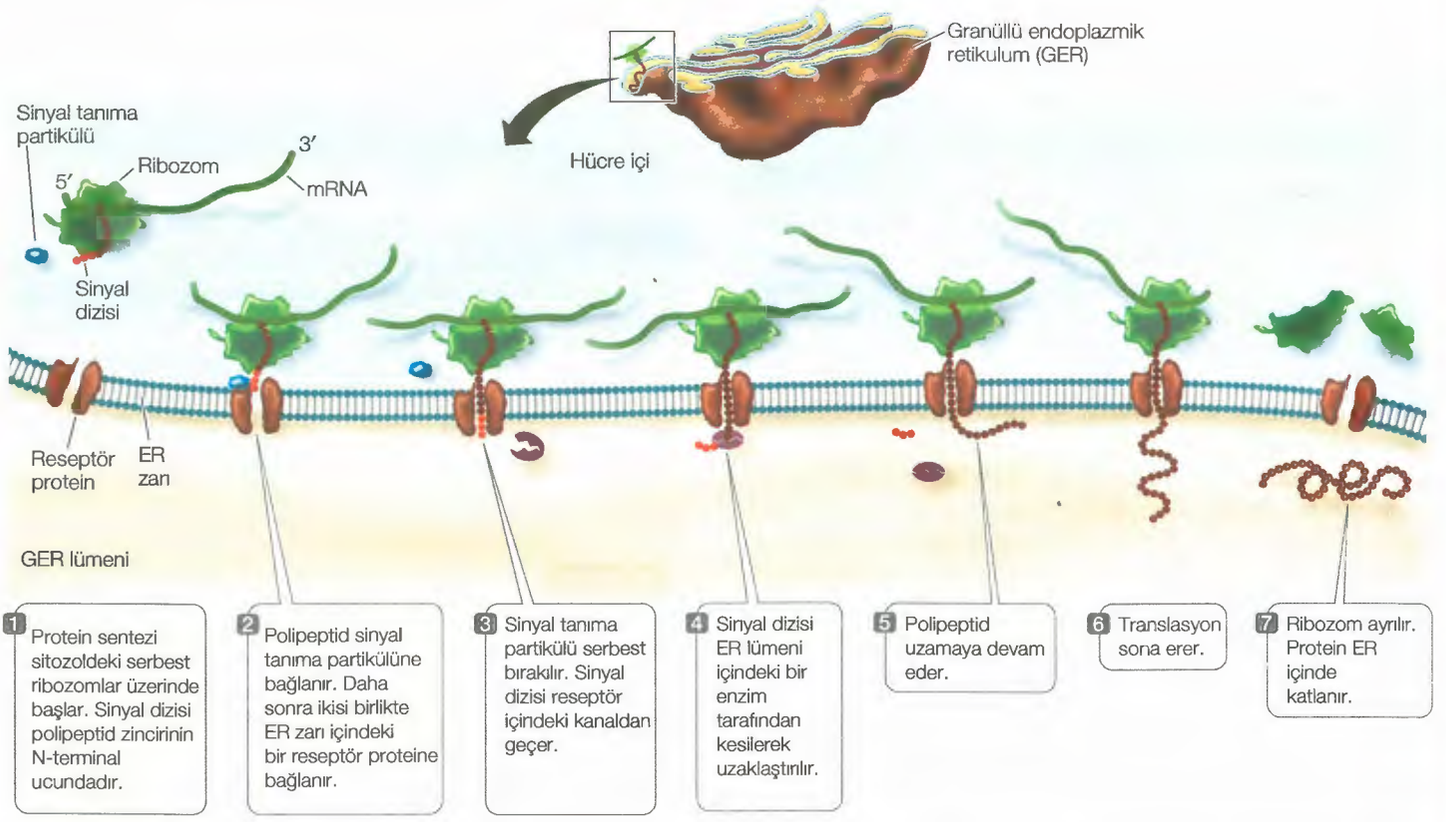
**HİPOTEZ** **Nükleer lokalizasyon sinyali (NLS), bir proteini çekirdeğe nakletmek için gereklidir.**




**SONUÇ** **NLS, çekirdek proteinlerinin içeriye alınmasında gereklidir ve normal olarak sitoplazmik olan bir proteini, çekirdek içerisine yönlendirecektir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Bir kloroplast sinyal sekansını nasıl test ederdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.




**14.21 Sinyal Dizisi Polipeptidi ER İçine Gönderir** Bir polipeptid zincirinin başlangıcında belirli amino asitlerden oluşan bir sinyal dizisi varsa, bu polipeptid endoplazmik retikulum (ER) içine alınır. Bitmiş haldeki protein bu yolla sitoplazmadan ayrılmış olur.

ER'nin iç kısmına –lümen– girebilir. Her iki durumda da, ER lümeni içindeki bir enzim sinyal dizisini polipeptid zincirinden uzaklaştırır.

Eğer tamamlanmış protein ER lümeni içine girerse, sitoplazmadaki diğer moleküllerle karışmaksızın ER ve Golgi aygıtı aracılığı ile uygun lokasyonuna –diğer hücre kompartmanlarına ya da hücre dışına–taşınabilir.

Terminal sinyal dizisinin ER lümeninde uzaklaştırılmasından sonra, proteini nihai hedefine yönlendirecek ek sinyaller gerekir. Bu sinyaller iki çeşittir:

- Bazıları proteinin ER içinde kalmasına izin veren amino asit dizileridir.
- Diğerleri ise, Golgi aygıtı içindeyken eklenen şekerlerdir. Sonuçta ortaya çıkan *glikoproteinler* eklenen şekerlerin tipine göre plazma zarına, lizozoma (ya da bitki kofuluna) gider ya da hücre dışına salgılanır.

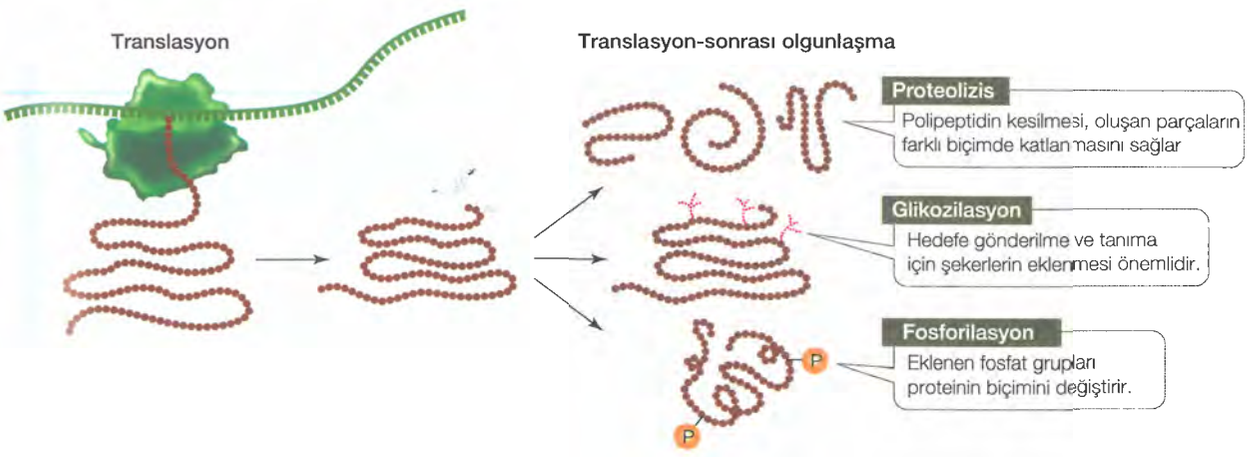
Ek sinyaller taşımayan proteinler ER'den Golgi aygıtına geçer ve hücreden salgılanır.

Sinyallerin ne kadar önemli olduğu İnklüzyon-hücre (I-cell) hastalığında gösterilmiştir. Kalıtsal olan bu hastalık çocukluk çağında ölümle sonuçlanır. Bu hastalığı taşıyan kişiler lizozomlara gidecek proteinlere uygun şekerleri takan Golgi enzimini kodlayan gende bir mutasyon taşırlar. Sonuçta, çeşitli makromoleküllerin hidrolize edilmesi için zorunlu olan enzimler lizozomlara ulaşamaz. Bu makromoleküllerin lizozomlar içinde birikmesi ve hücresel olarak yeniden döngüye sokulamamaları ölümle sonuçlanan ağır etkilere sahiptir.

## Birçok protein translasyondan sonra değişikliğe uğratılır

Olgun proteinlerin çoğu ribozomlar üzerinde mRNA'dan tercüme edildikleri şekilde kalmaz. Polipeptidlerin çoğu translasyondan sonra çeşitli yollarla değişikliğe uğratılır (**Şekil 14.22**). Bu değişiklikler proteinin işlevi açısından büyük önem taşır.

- **Proteoliz** bir polipeptid zincirinin kesilme işlemidir. ER içinde uzayan polipeptid zincirinden sinyal dizisinin kesilmesi bir proteoliz örneğidir; eğer sinyal dizisi kesilmemişse, bu protein zar içindeki kanal içinden geçerek ER'den tekrar geri çıkabilir. *Poliproteinlerin* (uzun polipeptidler) *proteazlar* adı verilen enzimler tarafından kesilmesiyle oluşturulan bazı protein ürünler de vardır. Bu proteaz enzimleri insanlardaki HİV gibi bazı viruslar için hayati önem taşır, çünkü büyük boyutlardaki viral poliprotein kesilmediği takdirde doğu biçimde katlanamaz. AİDS sendromunu tedavi amacıyla kullanılan bazı ilaçlar HİV proteazını inhibe ederek viral üreme için gerekli proteinlerin oluşumunu önler.
- **Glikozilasyon** glikoproteinleri oluşturmak üzere proteinlere şekerlerin eklenmesi işlemidir. Hem ER'de hem de Golgi aygıtı içinde yer alan bazı enzimler proteinler üzerindeki belirli amino asit R gruplarına çeşitli şekerlerin ya da şekerlerden oluşan kısa zincirlerin eklenmesini katalizler. Bu "şekerle kaplanma" işlemi yukarıda belirtildiği gibi,




**14.22 Proteinlerin Translasyon-Sonrası Modifikasyonu** Polipeptidlerin çoğu işlevsel bir protein haline gelmek için translasyon sonrasında değişikliğe uğratılır.

proteinlerin lizozomlara gönderilmesi için bir zorunluluktur. Diğer glikozilasyon tipleri proteinlerin konformasyon kazanmasını ve hücre yüzeyindeki tanıma işlevinin yerine getirilmesini sağlar. Glikozilasyon ile eklenen şekerler hücre-dışı proteinlerin stabilizasyonu ya da bitki tohumlarındaki kofullar içinde depolanan proteinler açısından da önemlidir.

- **Fosforilasyon** proteinlere fosfat grupları takılması işlemi olup, bu işi yapan enzimler *protein kinazlar*dır. Yük taşıyan fosfat grupları bir proteinin konformasyonunun değiştirilmesini, sıklıkla enzim aktif merkezinin hazır hale getirilmesi ya da bir başka protein ile bağlanma bölgesi oluşturulmasını mümkün kılar. Fosforilasyonun rolünü hücre haberleşmesini incelerken görmüştük (bakınız Bölüm 7).

## 14.6 ÖZET

**Polipeptidlerdeki sinyal dizileri onları hücrenin içindeki ya da dışındaki hedeflerine yönlendirir. Birçok polipeptid translasyondan sonra değişikliğe uğratılır.**

- Sinyal dizisi bir proteinin translasyondan sonra nereye gideceğini nasıl belirler? **Bakınız ss. 310-312 ve Şekil 14.21**
- Protein yapı ve işlevini translasyon-sonrası modifikasyonlarla değiştiren bazı yollar nelerdir? **Bakınız ss. 312-313 ve Şekil 14.22**

Buraya kadar açıkladığımız süreçlerin tümü işlevsel bir protein ile sonuçlanır. Ancak bu sonuç sadece proteinin amino dizisi doğru olduğunda mümkündür. Eğer dizi doğru değilse, hücre işlevlerinde aksaklıklar olabilir. Amino asit dizilerindeki hataların temel nedeni DNA'daki değişiklikler yani mutasyonlardır.

# BÖLÜM ÖZETİ

### 14.1 Genlerin Proteinleri Kodladığının Kanıtı Nedir?

- Beadle ve Tatum'un *Neurospora* küfünün metabolik enzimleri üzerine yaptıkları deneyler **bir-gen, bir-enzim hipotezi**ne yol açtı. Bugün artık **bir genin bir polipeptidi kodladığını** olduğunu biliyoruz. **İnceleyiniz Şekil 14.1**

### 14.2 Bilgi Genlerden Proteinlere Nasıl Akar?

- Moleküler biyolojinin **santral dogma**sı DNA'nın RNA'yı, RNA'nın da proteinleri kodladığını söyler. Proteinler ise diğer proteinleri, RNA'yı ya da DNA'yı kodlamaz.
- DNA'daki bilginin RNA'ya kopyalanma süreci transkripsiyon olarak adlandırılır. **İnceleyiniz Şekil 14.2, WEB AKTİVİTESİ 14.1**
- Belirli RNA virusleri santral dogma'nın istisnalarıdır. Bu **retroviruslar ters** (**reverse**) **transkripsiyon** adı verilen bir süreçle RNA'dan DNA sentezlerler.
- Transkripsiyonun ürünü **mesajcı RNA** (**mRNA**)dır. **Transfer RNA** (**tRNA**) molekülleri mRNA'daki genetik bilgiyi buna karşılık gelen polipeptidin amino asit dizisine tercüme eden adaptörlerdir.

### 14.3 DNA'daki Bilgi İçeriği RNA Oluşturmak Üzere Nasıl Transkribe Edilir?

- Belirli bir gendeki DNA iki zincirinden sadece bir tanesi (**kalıp zincir**) transkripsiyon için kalıplık eder. **RNA polimeraz** transkripsiyonun katalizörüdür.
- DNA'dan RNA transkripsiyonu üç basamak içerir: **başlama**, **uzama** ve **sonlanma**. **İnceleyiniz Şekil 14.4, ANİMASYONLA ÖĞRENME14.1**
- Başlama RNA polimerazın bağlanacağı bir **promotor** gereksinir. Transkripsiyon promotorun **başlama bölgesi** adı verilen kısmında başlar.
- RNA molekülünün uzaması 5′ uçtan 3′ uca doğru gerçekleşir.
- Belirli baz dizileri transkripsiyonun sona ereceği ve RNA transkriptinin DNA kalıbından ayrılacağı noktayı belirtir.
- RNA'daki üçlü nükleotid bazları (**kodonlar**) halinde okunan

**genetik kod**, 20 özgül amino asidi belirleyici tercüme "dilidir"; bunlara ek olarak **başla** ve **dur** kodonları da vardır. Genetik kodda bir amino asit birden fazla kodonla belirlenebilir, ancak tek bir kodon birden fazla amino asidi şifrelemez. **İnceleyiniz Şekil 14.5 ve 14.6, ANİMASYONLA ÖĞRENME14.2 VE WEB AKTİVİTESİ 14.2**

## 14.4 Ökaryotik DNA Nasıl Transkribe Edilir ve RNA Nasıl Olgunlaştırılır?

- Prokaryotlarda transkripsiyon ile translasyon sitoplazma içinde eşzamanlı olarak gerçekleştiği halde, ökaryotlarda transkripsiyon çekirdekte, translasyon ise sitoplazmada cereyan eder.
- Ökaryotik bir proteini kodlayan genin öncül transkripti **5′ şapka** ve **3′ poli A dizisi** ile modifiye edilir. Şekil 14.10'u gözden geçiriniz.
- Ökaryotik genler transkripsiyona uğrayan gen bölgeleri içinde kodlayıcı olmayan diziler yani **intronlar** içerir.
- Pre-mRNA intronlar içerir. Bu intronlar **küçük nükleer ribonükleoprotein partikülleri** aracılığı ile çekirdek içinde gerçekleşen ve **RNA-splaysı** denilen işlemle uzaklaştırılır. Bu işlemden sonra mRNA çekirdek porundan sitoplazmaya geçer ve buradaki **ribozomlar** üzerinde translasyona uğratılır. **İnceleyiniz Şekil 14.11, ANİMASYONLA ÖĞRENME 14.3**

## 14.5 RNA Proteinlere Nasıl Tercüme Edilir?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME14.4**

- Translasyon sırasında amino asitler mRNA'daki kodonların belirlediği sıra ile birbirlerine bağlanır. Bu görev özgül amino asitlere bağlı (yüklü) haldeki tRNA'lar tarafından yerine getirilir.
- Her tRNA tipi amino asidin bağlandığı bir bölge ve mRNA kodonuna komplemanter bir **antikodon** içerir. Özgül bir aktivasyon enzimi her tRNA'yı özgül amino aside bağlar. **İnceleyiniz Şekil 14.12 ve 14.13**
- **Ribozom** translasyonun gerçekleştiği moleküler çalışma tezgâhıdır. Ribozom her ikisi de **ribozomal RNA** ve proteinlerden oluşan bir tane küçük, bir tane de büyük alt birim içerir.
- Ribozomun büyük alt birimi üzerindeki üç bölge tRNA antikodonları ile etkileşir. Yüklü tRNA'nın antikodonu **A bölgesi**nde mRNA kodonuna bağlanır; tRNA'ya bağlı aminoasidin uzayan polipeptid zincirine eklendiği yer **P bölgesi**dir; **E bölgesi** ise tRNA'nın serbest bırakıldığı kısımdır.
- Translasyon üç basamakta gerçekleşir: **başlama, uzama** ve **sonlanma**.
- **Başlama kompleksi** ilk amino asidi taşıyan tRNA, küçük ribozomal altbirim ve mRNA'dan oluşur. Küçük ribozomal alt biriminin rRNA'sı üzerinde yer alan özgül komplementer dizi mRNA üzerindeki tanıma bölgesine bağlanır. **İnceleyiniz Şekil 14.15**
- Polipeptid zinciri amino asitler arasında peptid bağları kurulmasıyla uzar. Bu bağların kurulması rRNA tarafından katalizlenir. **İnceleyiniz Şekil 14.16**
- A bölgesine bir dur kodonu ulaştığında, translasyon sonlanır. Bu işlem bir protein faktörün bağlanması ile gerçekleşir. **İnceleyiniz Şekil 14.17**
- Birden fazla ribozomdan oluşan **polizom** mRNA üzerinde aynı anda hareket eder. **İnceleyiniz Şekil 14.18**

## 14.6 Translasyondan Sonra Polipeptidlere Ne Olur?

- **Sinyal dizileri** polipeptidleri hücredeki hedeflerine yönlendirir. **İnceleyiniz Şekil 14.19**
- Sitoplazmadaki organellere hedeflenen proteinler organel yüzeyindeki reseptörler (**nakletme proteinleri**) tarafından tanınır ve bunlara bağlanarak organel içine girerler.
- ER "adresine" gidecek olan proteinler **sinyal tanıma partikülü**ne bağlanırlar. **İnceleyiniz Şekil 14.21**
- Polipeptidlerde değişiklik yapan translasyon-sonrası modifikasyonlar arasında yer alan **proteolizis** polipeptidleri küçük parçalara keser; **glikozilasyon** işlemi şeker birimleri, **fosforilasyon** ise fosfat grupları ekler. **İnceleyiniz Şekil 14.22**

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi RNA ile DNA arasındaki farklardan biri *değildir*?
   *a.* RNA urasil, DNA ise timin içerir.
   *b.* RNA riboz, DNA ise deoksiriboz içerir.
   *c.* RNA beş baz, DNA ise dört baz içerir.
   *d.* RNA tek polinükleotid zinciri, DNA ise iki polinükleotid zincirinden oluşur.
   *e.* RNA molekülleri insanların kromozomal DNA'larından daha kısadır.
2. *Neurospora* normal olarak 20 amino asidi sentezler. Bu küfün belirli bir suşu minimal besi ortamında üreyemediği halde, lösin amino asidi eklenmiş besiyerinde üreyebilir. Bu suş,
   *a.* enerji eldesi için lösine bağımlıdır.
   *b.* karbohidratların sentezine yol açan biyokimyasal yolu etkileyen bir mutasyon taşımaktadır.
   *c.* 20 amino asidin tümünün sentezine yol açan biyokimyasal yolları etkileyen bir mutasyon taşımaktadır.
   *d.* lösin amino asidinin sentezine yol açan biyokimyasal yolu etkileyen bir mutasyon taşımaktadır.
   *e.* 20 amino asitten 19'unun sentezine yol açan biyokimyasal yolları etkileyen bir mutasyon taşımaktadır.
3. Bir mRNA 5′-AUGAAAUCCUAG-3′ dizisine sahiptir. Bu dizi için kalıp DNA zinciri nedir?
   *a.* 5′-TACTTTAGGATC-3′
   *b.* 5′-ATGAAATCCTAG-3′
   *c.* 5′-GATCCTAAAGTA-3′
   *d.* 5′-TACAAATCCTAG-3′
   *e.* 5′-CTAGGATTTCAT-3′
4. Dört-harfli nükleik asit dilini 20-harfli protein diline tercüme eden adaptörlere ne ad verilir?
   *a.* aminoaçil-tRNA sentetaz
   *b.* transfer RNA'lar
   *c.* ribozomal RNA'lar
   *d.* mesajcı RNA'lar
   *e.* ribozomlar
5. Aşağıdakilerden hangisi ökaryotik mRNA'nın transkripsiyonundan sonra *gerçekleşmez*?
   *a.* RNA polimerazın promotora bağlanması
   *b.* 5′ uca şapka yapısı eklenmesi
   *c.* 3′ uca poli A kuyruğu eklenmesi
   *d.* İntronların splaysı
   *e.* Sitozole aktarılma

6. Transkripsiyon,
   *a.* sadece mRNA oluşturur.
   *b.* ribozomları gereksinir.
   *c.* tRNA'ları gereksinir.
   *d.* 5′ uçtan 3′ uca doğru uzayan RNA oluşturur.
   *e.* sadece ökaryotlarda gerçekleşir.
7. Translasyon ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğru değildir*?
   *a.* Translasyon RNA tarafından yönetilen polipeptid sentezidir.
   *b.* Bir mRNA molekülü aynı anda sadece tek bir ribozom tarafından tercüme edilebilir.
   *c.* Hemen hemen bütün organizmalar ve organeller için aynı genetik kod geçerlidir.
   *d.* Herhangi bir mRNA'nın translasyonunda herhangi bir ribozom kullanılabilir.
   *e.* Translasyon için başla ve dur kodonları vardır.
8. RNA ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğru değildir*?
   *a.* Transfer RNA translasyonda görev alır.
   *b.* Ribozomal RNA traslasyonda görev alır.
   *c.* RNA'lar transkripsiyon ile oluşturulur.
   *d.* Mesajcı RNA'lar ribozom üzerinde oluşturulur.
   *e.* Üç tip RNA da (mRNA, tRNA ve rRNA) DNA tarafından kodlanır.
9. Genetik kod,
   *a.* prokaryot ve ökaryotlar için farklıdır.
   *b.* yakın zamandaki evrimsel süreç sırasında değişikliğe uğramıştır.
   *c.* amino asitleri kodlayan 64 kodon içerir.
   *d.* birçok amino asit için birden fazla kodon içerir.
   *e.* farklı amino asitler için aynı kodonu içerebilir.
10. RNA splaysı ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğru değildir*?
    *a.* İntronları uzaklaştırır.
    *b.* Küçük ribonükleoprotein partikülleri (snRNPs) tarafından gerçekleştirilir.
    *c.* İntronları ribozom üzerinde uzaklaştırır.
    *d.* Genellikle konsensus dizileri tarafından yönlendirilir.
    *e.* RNA molekülünün boyunu kısaltır.

## TARTIŞMA

1. Ratlarda bulunan 1,440 baz çifti (bç) uzunluğundaki bir gen 192 amino asitlik bir enzimi kodlamaktadır. Gözlenen bu uyumsuzluğu tartışınız. Başlangıçtaki ve sonraki mRNA transkriptlerinin boyları ne olmalıdır?
2. Wisconsin Üniversitesi'nden Har Robind Khorana poli CA (CACA...) ve poli CAA (CAACAACAA....) gibi yapay mRNA'lar sentezledi. Poli CA'nın birbirini izleyen treonin (Thr) ve histidin (His) rezidularından oluşan bir polipeptidi kodladığını buldu. Poli CA'da iki muhtemel kodon bulunur: CAC ve ACA. Bunlardan birinin histidini, diğerinin ise treonini kodlaması gerekir. Ama hangi kodon hangisini kodlar? Cevap poli CAA'dan elde edilen sonuçlardan geldi. Bu diziden üç farklı polipeptid elde edildi: poli Thr, poli Gln (glutamin) ve poli Asn (asparajin). (Yapay bir mRNA, zincirin herhangi bir noktasından okunmaya başlar ve özgül bir başlama sinyali yoktur. Dolayısıyla poli CAA hem CAA, hem ACA, hem de AAC şeklinde okunabilen bir polimerdir.) Poli CA ve poli CAA deneylerinin sonuçlarını karşılaştırın ve hangi kodonun treonine, hangisinin histidine ait olduğunu belirleyin.
3. Soru 2'ye yeniden bakınız. Khorana eğer yapay mRNA'lar olarak poli UG ve poli UGG kullansaydı, hangi sonuçları alacağını tahmin etmek için Şekil 14.6'daki genetik koddan yararlanınız. Aslına bakılırsa, bu gibi yapay mRNA'ların çok azı yararlı sonuçlar vermiştir. Örnek olarak, poli CG ve poli CGG durumunda ne gerçekleşeceğine bakalım. Eğer poli CG mRNA olsaydı, arjinin ve alanin karışımı (Arg-Ala-Arg-Ala...) bir polipeptid elde edilecekti; poli CGG ise üç tip polipeptid verecekti: poli Arg, poli Ala ve poli Gly (glisin). Sadece bu verilerden herhangi bir kodon saptanabilir mi? Açıklayınız.
4. Transkripsiyon sırasında ortaya çıkan hatalar DNA replikasyonu sırasında ortaya çıkanların 100,000 katı kadardır. RNA sentezindeki bu yüksek hata oranları tolere edilebildiği halde, DNA sentezi için böyle bir şey söz konusu olamaz. Bunun nedenini açıklayınız.

## EK ARAŞTIRMA

Beadle ve Tatum'un deneyleri bir biyokimyasal yolun mutant suşlardan yararlanarak bulunabileceğini gösterdi. Bakterilerde triptofan (T) amino asidinin öncül bileşik olan korizmattan (C) sentezi D, E, F ve G diye adlandıracağımız dört ara bileşik içerir. Tabloda çeşitli mutant suşların fenotipleri verilmiştir. Her suş farklı bir enzime ait gende mutasyon taşımaktadır; + işareti belirtilen bileşik eklenmiş besiyerinde üreme olduğu, 0 ise üreme olmadığı anlamına gelmektedir. Bu verilere dayanarak, bu biyokimyasal yoldaki bileşiklerin (C, D, E, F, G ve T) ve enzimlerin sırasını (1, 2, 3, 4 ve 5) yazınız.

| | Besiyerine eklenen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Mutant suş | C | D | E | F | G | T |
| 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | + | + |
| 2 | 0 | + | + | 0 | + | + |
| 3 | 0 | + | 0 | 0 | + | + |
| 4 | 0 | + | + | + | + | + |
| 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | + |

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Genetik Kodun Ortaya Çıkarılması** Özgül amino asitlere ait ilk mRNA kodonlarının tanımlanması moleküler biyolojide bir dönüm noktası oluşturur (Şekil 14.5). Bu egzersizde Nirenberg ve Matthaei'nin yapay mRNA'lar kullanarak elde ettikleri sonuçları analiz ettikleri deney protokolünü öğreneceksiniz.

# 15 Gen Mutasyonu ve Moleküler Tıp

## Bebek 81

26 Aralık, 2004'deki tsunami Sri Lanka'nın bir kıyı kasabası olan Kalmunai'yi vurdu ve 4 aylık Abilass Jeyerajah'ı annesinin kollarından koparıp aldı. Harabeye dönen kasabada ebeveynleri çaresizce küçük oğullarını ararken, o bu felaketten saatler sonra canlı olarak bir kilometre ötedeki sahile sürüklenmiş haldeydi. Bir öğretmen onu buldu ve hastaneye getirdi. Küçük oğlan o gün hastanenin seksen birinci hastasıydı. Hastanede çoğu çocuk 1.000'den fazla ölü vardı. Abilass canlı ve sağlıklı olduğu için, "Bebek 81, mucize bebek" olarak kaydedildikten sonra, yaralı ve ölmek üzere olan kişilerle uğraşmak için işlerinin başına dönecek olan hastane personeli tarafından kısa bir kutlama ile karşılandı.



Bu arada ebeveynleri aramayı sürdürüyordu. İki gün sonra bulduğu bir bebekten söz eden öğretmene rastladılar. Hemen hastaneye koşan Jeyarajah'lar oğullarını bulmanın sevinciyle havalara uçarken, bir anda şoke oldular. Çocuklarını kaybeden sekiz çift daha Bebek 81'in kendi oğulları olduğunu iddia ediyordu. Bu davanın mahkeme süreci boyunca bebek hastanede kaldı.

Hakim M. P. Mohaideen, Kral Solomon'un 3.000 yıl önce karşılaştığından farklı olmayan bir durumla karşı karşıya idi. Kral Solomon'dan iki kadından hangisinin bir bebeğin annesi olduğuna karar vermesi istenmişti. Kral Solomon'un gerçek anneyi saptama yöntemi İncil'deki ünlü bölümde şöyle anlatılır: Solomon bebeğin ikiye kesilmesini emreder ve gerçek anne bebeğinin ölmesi yerine onu vermeyi yeğler. Sri Lanka'lı hakim ise daha farklı bir yöntem uyguladı: moleküler biyologlara başvurdu.

Kırk altı kromozomun DNA'sında paketlenmiş 6 milyar baz çifti her bireyin kendine özgüdür. Her ne kadar proteinlerimizi kodlayan diziler benzer olsa da–sonuçta fenotiplerimiz birbirine benziyor–insan genomunun sadece yüzde 1.5'i proteinleri kodlar. Ökaryotik genom çok sayıda tekrar dizisi içerir ve bu dizilerin tekrar sayıları bireyler arasında farklılık taşır. Böylece bireyleri birbirinden ayırmak mümkün olur. Belirli bir bölgedeki bir baz çifti, DNA replikasyon hataları ya da rasgele mutasyonlar sonucu değişikliğe uğrayabilir. Her iki tip farklılık da DNA'daki kalıtsal değişiklikler olarak tanımlanan mutasyonlardır.

**Tsunamiden Sonra** 2004 Aralık ayında Hint Okyanusu'nda başlayan bir tsunami Güneydoğu Asya'daki birçok ülkeyi kapsayan büyük bir bölgeyi vurdu. Sonuç, çeyrek milyon insanın ölümüne ve bundan çok daha fazla insanın evsiz kalmasına neden olan emsali görülmemiş bir insanlık felaketiydi.



**Bebek 81** Abilass Jeyarajah tsunamide hayatta kaldı ve DNA testi ile doğrulandıktan sonra, mahkeme kararı ile gerçek ebeveynlerine kavuştu.

DNA dizilerindeki bu farklılıkları (PCR ile çoğaltıp) DNA parmakizi adı verilen bir yöntemle analiz ederek, kişileri teşhis etmek mümkündür. Günümüzde yaygın olarak kullanılan DNA parmakizi tekniği, genomun farklı kısımlarında yer alan tekrar dizilerindeki değişiklikleri saptama temeline dayanır. Bebeğin ebeveynleri olduklarını iddia eden dokuz çiftten alınan DNA örnekleri analiz edilerek Bebek 81'den alınan örnek ile karşılaştırıldığında, sadece bir ebeveyn çiftinin bebeğin dizileri ile aynı dizileri taşıdığı görülmüştür. 14 Şubat 2005'de hakim Jeyarajah'ların biyolojik ebeveyn olduklarına karar vermiş ve Bebek 81 gerçek ana-babasına geri dönmüştür.

**BU BÖLÜMDE** moleküler ve kromozomal düzeyde mutasyonların niteliğini ve saptanmasını tartışacağız. Anormal proteinlerin insanlardaki genetik hastalıklara nasıl neden olduklarını ve bu hastalıklara neden olan allelerin nasıl saptantığını açıklayacağız. En sonunda, mutasyonlar konusundaki bu bilgilerin yeni geliştirilen tedavilere nasıl uygulandığını göreceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


15.1 Mutasyon Nedir?
15.2 DNA Molekülleri ve Mutasyonlar Nasıl Analiz Edilir?
15.3 Hatalı Proteinler Hastalıklara Nasıl Yol Açar?
15.4 DNA'daki Hangi Değişiklikler Genetik Hastalıklara Yol Açar?
15.5 Genetik Tarama Hastalıkların Saptanmasında Nasıl Kullanılır?
15.6 Genetik Hastalıklar Nasıl Tedavi Edilir?


# 15.1 Mutasyon Nedir?

Bölüm 12'de mutasyonları genlerdeki kalıtsal değişiklikler olarak tanımladık ve farklı allellerin farklı fenotipler (örneğin, kısa boylu bezelye bitkilerine karşılık uzun boylular gibi) oluşturabileceğini gördük. Şimdi artık genlerin kimyasal niteliğinin ne olduğunu ve fenotipik (proteinler özelinde) nasıl ifade edildiklerini bildiğimize göre, mutasyon kavramına daha özel bir tanımlama için geri dönebiliriz. Bu bağlamda mutasyonları bir hücre ya da organizmadan diğerine aktarılabilen DNA'daki nükleotid dizisi değişiklikleri olarak tanımlayabiliriz.

DNA polimeraz tarafından yapılan hataların mutasyon nedenlerinden sadece biri olduğunu Bölüm 13'den hatırlayacaksınız. Provayı okuma gibi tamir sistemleri, bu gibi hataları düzeltmek için iş görür. Ancak bazı hatalar düzeltilmeden kalabilir ve yavru hücrelere aktarılabilir.

Çok hücreli organizmalardaki mutasyonlar iki tipe ayrılabilir:

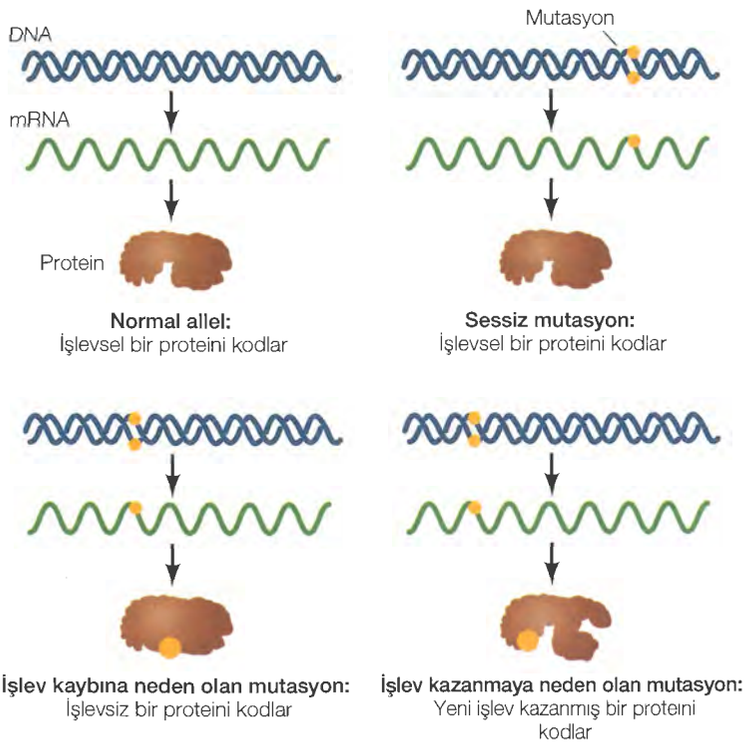
- **Somatik mutasyonlar** somatik hücrelerde (vücut hücrelerinde) ortaya çıkan mutasyonlardır. Bu mutasyonlar yavru hücrelere mitoz sırasında aktarılır ve sadece bu hücrelerden oluşturulan yavru hücrelere geçer; ancak eşeysel olarak oluşan yavrulara aktarılmaz. Örneğin, insan derisindeki tek bir hücrede ortaya çıkan bir mutasyon sadece bu hücreden oluşturulan yeni hücrelere aktarılır, bu kişinin çocuklarına aktarılmaz.
- **Üreme hücreleri hattındaki mutasyonlar** gametleri oluşturan özelleşmiş hücrelerde ortaya çıkar. Gametin döllenmesi sonucunda bu mutasyon yeni organizmaya aktarılır.

Her iki durumda da mutasyonlar fenotipik etkilere sahip olabilir ya da olmayabilir.

### Mutasyonlar farklı fenotipik etkilere sahiptir

Mutasyonların fenotipik etkilerini proteinler ve bunların işlevleri üzerinde gözlemleyebiliriz (**Şekil 15.1**).

- **Sessiz mutasyonlar** proteinin işlevini etkilemez. Bu tip mutasyonlar bölümün giriş kısmında anlatılan öyküdeki Bebek 81'i tanımlamak için kullanılan tekrar dizileri gibi kodlayıcı olmayan DNA üzerinde olabildiği gibi, kodlayıcı DNA üzerinde olduğu halde, protein üzerinde herhangi bir etki yaratmayabilir.
- **İşlev kaybına neden olan mutasyonlar** ise proteinin işlevini etkiler. Bu gibi mutasyonlara sahip yapısal proteinler ya da enzimler işlev yapamaz. Diploid organizmalardaki




**15.1 Mutasyon ve Fenotip** Mutasyonlar protein fenotipini etkiler ya da etkilemez.

bu tip mutasyonlar hemen hemen daima çekinik kalıtım gösterir; çünkü yabanıl tip allel genellikle hücrenin işlevsel proteini yeteri kadar üretmesini sağlar. Örneğin, Mendel'in üzerinde çalıştığı bezelye bitkilerindeki buruşuk tane alleli (bakınız Şekil 12.3) *SBE1* (*s*tarch *b*ranching *e*nzyme) geninde bir mutasyona sahiptir. Yabanıl tip *SBE1* geninin kodladığı protein normal olarak tanenin olgunlaşması sırasında nişastanın dallanmasını katalizler. Mutant SBE1 proteini ise işlevsel değildir ve buruşuk görünüme neden olan ozmotik değişikliklere yol açar.

- **İşlev kazanmaya yol açan mutasyon** proteinin işlevinde değişikliğe neden olur. Bu tip mutasyon genellikle baskın kalıtım sergiler; çünkü yabanıl tip allelin varlığı mutant allelin işlev görmesini engellemez. Bu durum kanser vakalarında oldukça yaygındır. Örneğin, büyüme faktörüne ait bir reseptör, hücrede bölünme döngüsünü aktive etmek için normal olarak büyüme faktörünün (ligand) bağlanmasını gereksinir. Bazı kanserlerin nedeni bu reseptörleri kodlayan genlerdeki mutasyonlardır. Mutant reseptörler, özel ligandların uyarmasına gereksinim duymaz ve daima "açık" oldukları için kanser hücrelerinin özelliği olan kontrolsüz bölünmeye neden olurlar.
- **Koşullu (kondisyonal) mutasyonlar** sadece belirli *kısıtlayıcı* koşullar altında ortaya çıkan fenotiplere neden olurlar. Bu fenotipler kısıtlayıcı olmayan koşullar altında fark edilmez. Koşullu mutasyonların çoğu sıcaklığa-duyarlıdır. Diğer bir deyişle bunlar sadece belirli sıcaklıklarda değişikliğe uğramış fenotip gösterirler (Şekil 12.11'deki tavşanı hatırlayınız). Böyle bir organizmadaki mutant allel, kısıtlayıcı sıcaklık derecesinde değişikliğe uğrayabilen kararsız üçüncül yapılı bir enzimi kodluyor olabilir.

Mutasyonların tümü DNA'nın nükleotid dizisindeki değişikliklerdir. Mutasyonları moleküler düzeyde iki kategoriye ayırabiliriz:

- **Nokta mutasyonu** tek bir nükleotidin kaybı, kazanılması ya da bir başka nükleotid ile yer değiştirmesi sonucu ortaya çıkar. Değişikliğe uğrayan bu nükleotid DNA replikasyonundan sonra mutant bir baz çifti haline gelir. Eğer bir nokta mutasyonu kodlayıcı-olmayan DNA kısmında değil de bir gen içinde ortaya çıkarsa, bu genin bir alleli (genellikle baskın olan) diğer allel (genellikle çekinik olan) haline gelir.
- **Kromozomal mutasyonlar** nokta mutasyonlarından daha geniş kısımları kapsar. Bunlar bir DNA parçasındaki genetik bilginin kaybına neden olmaksızın parçanın konumunu değiştirebildiği gibi, DNA segmentinin duplike olmasına ya da tamamen kaybına yol açabilir.

## Nokta mutasyonları tek nükleotid değişiklikleridir

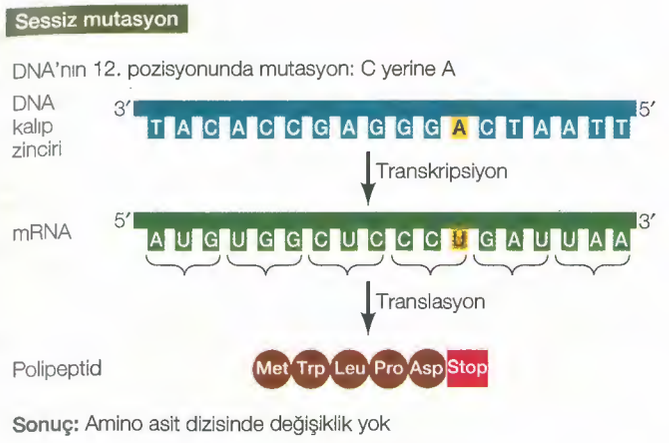
Nokta mutasyonları tek bir nükleotid bazının kaybı, kazanılması ya da bir başka baz ile yer değiştirmesi sonucu ortaya çıkar. Bu mutasyonların nedeni ya DNA replikasyonu sırasındaki düzeltilmemiş hatalar ya da çevresel **mutajenler**dir (mutajenler mutasyonlara neden olan kimyasal bileşikler ya da radyasyon gibi ajanlardır).

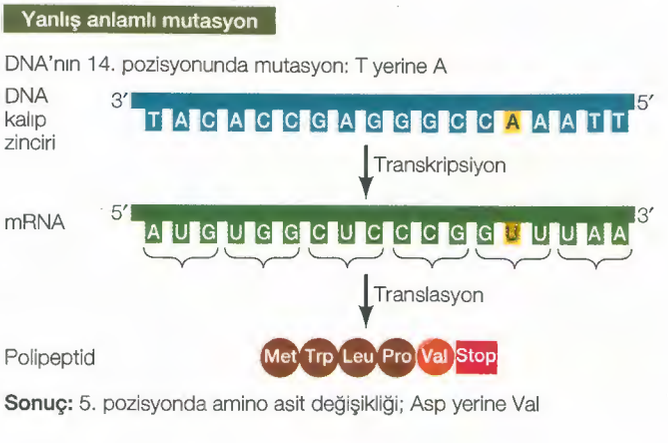
DNA'nın kodlayıcı kısımlarındaki nokta mutasyonları genellikle mRNA'da değişiklik yaratır. Ancak mRNA'daki değişiklik proteinde değişikliğe neden olabilir ya da olmayabilir. Sessiz mutasyon denilen mutasyonlar protein üzerinde etki yaratmaz. Buna karşılık, yanlış anlamlı ya da anlamsız mutasyonlar proteinde değişiklik ortaya çıkarır (Şekil 15.2).

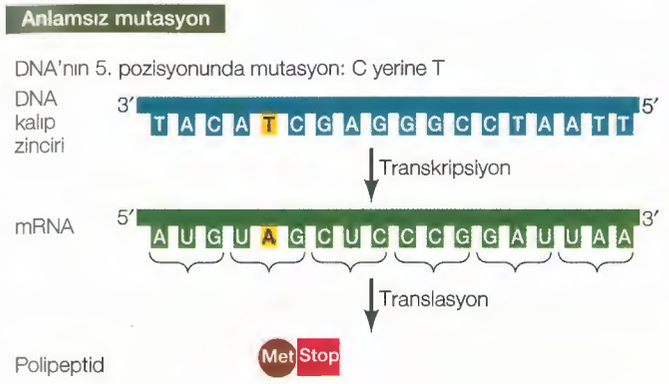
**SESSİZ MUTASYONLAR** Sessiz mutasyonlar amino asit dizisi üzerine etkili değildir. Bunun nedeni kodlayıcı olmayan DNA üzerinde olmalarıdır. Ayrıca, genetik kodda bir amino asidin birden fazla kodon tarafından şifrelenmesi nedeniyle, kodlayıcı bölgede bir baz değişikliği olsa bile, değişikliğe uğramış RNA'nın translasyonu sonucunda amino asit dizisinde mutlaka değişiklik olması gerekmez. Sessiz mutasyonlar oldukça sık ortaya çıkar ve fenotipik farklılık olarak ifade edilmeksizin, genetik çeşitlilik yaratırlar.

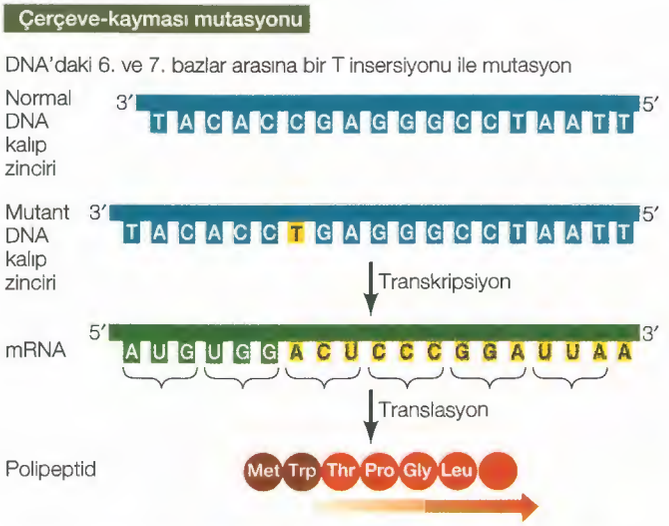
**YANLIŞ ANLAMLI MUTASYONLAR** Baz değişikliği mutasyonlarının bazıları proteindeki bir amino asidin bir başka amino asit ile yer değiştirmesine neden olacak şekilde genetik kod değişikliği ortaya çıkarır. Bu değişiklikler **yanlış anlamlı mutasyonlar** olarak adlandırılır. İnsanlarda ciddi bir kalıtsal kan bozukluğu olan orak-hücre, yanlış anlamlı mutasyonlara özgül bir örnek oluşturur. Bu hastalık β-globin (kanın oksijen taşıyıcı proteini olan hemoglobinin bir altbirimi) geninin her iki kopyasında da orak-hücre alleli taşıyan kişilerde ortaya çıkar. Orak-hücre alleli normal allelden bir baz çifti açısından farklılık taşır. Bunun sonucunda, polipeptidin bir amino asidi normal proteinden farklı olur. Hatalı çekinik allel bakımından homozigot olan bireylerin alyuvarları orak biçimindedir (Şekil 15.3).

Yanlış anlamlı bir mutasyon hatalı bir protein ile sonuçlanabilmekle birlikte, bu hata sıklıkla proteinin işlevi üzerin-

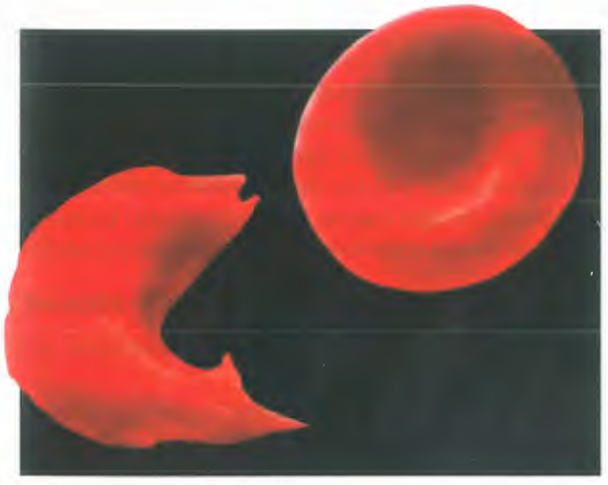



**15.2 Nokta Mutasyonları** Protein kodlayan bölgelerde gerçekleşen tek-baz çifti değişiklikleri anlamsız, yanlış anlamlı ya da çerçeve-kayması mutasyonlarına neden olabilirler. Bu mutasyonların bazıları sessiz iken, diğerleri proteinin amino asit dizisini etkiler.



**15.3 Orak Biçimini Almış ve Normal Kırmızı Kan Hücreleri** Soldaki kırmızı kan hücresi, hemoglobindeki iki polipeptidden birinde yer alan yanlış anlamlı bir mutasyonun neden olduğu yanlış amino asitten ötürü normal şeklini kaybetmiştir.

de etkili değildir. Örneğin, hidrofilik bir amino asit bir başka hidrofilik amino asit ile yer değiştirebilir; böylece, proteinin biçimi değişmeden kalır. Bir başka durumda, yanlış anlamlı mutasyon proteini tamamen inaktive etmeksizin, işlevinin etkinliğini azaltabilir. Dolayısıyla, hayatî öneme sahip bir proteindeki yanlış anlamlı mutasyon açısından homozigot olan bireyler, ancak proteinin işlevinde çok büyük bir kayıp yoksa, hayatta kalabilirler.

Bazı durumlarda, anlamsız mutasyon sonucunda protein bir işlev kazanabilir. İnsanlardaki tümör baskılayıcı *TP53* genindeki mutasyon buna örnek olarak verilebilir. TP53 proteini normal olarak hücre döngüsünü inhibe eder. *TP53* genindeki belirli mutasyonlar bu proteinin hücre bölünmesini inhibe etmek yerine teşvik etmesine ve programlı hücre ölümünü önlemesine neden olur. Mutant TP53 proteini bu yolla onkogenik (kansere neden olan) bir işlev kazanır.

**ANLAMSIZ MUTASYONLAR** **Anlamsız mutasyon** mRNA'nın herhangi bir yerinde translasyonun durmasına yol açacak bir "dur" kodonu ortaya çıkarır. Anlamsız mutasyon kısalmış bir protein ile sonuçlanır; çünkü translasyon mutasyon bulunan

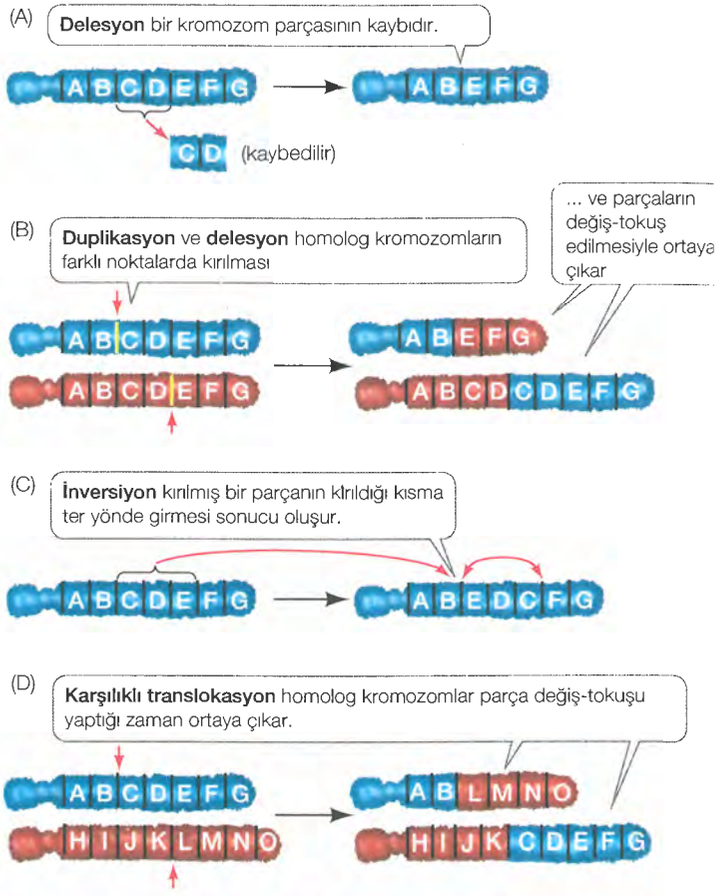
noktanın ötesine geçemez ve bu noktada durur. Örneğin, Akdeniz populasyonlarında talasemiye (hemoglobini etkileyen bir başka kan bozukluğu) neden olan yaygın bir mutasyon, α-globin altbiriminin boyunu büyük ölçüde kısaltan anlamsız bir mutasyondur. Boyu kısalmış protein genellikle işlevini yitirir; bununla birlikte, anlamsız mutasyon eğer genin 3′ ucu yakınında ise işlev üzerine etki etmeyebilir.

**ÇERÇEVE-KAYMASI MUTASYONLARI** Nokta mutasyonlarının hepsi baz değişiklikleri değildir. Bazı durumlarda DNA'ya bir ya da iki baz eklenebilir ya da ondan bir ya da iki baz çıkabilir. Kodlayıcı dizilerdeki bu gibi mutasyonlar **çerçeve-kayması mutasyonları** olarak adlandırılır; çünkü bunlar genetik mesajın olması gereken çerçeveden çıkmış halde translasyona uğramasına neden olur. Kodonların üç-harfli sözcükler olduğunu ve bu sözcüklerin her birinin belirli bir amino asidi ifade ettiğini hatırlayınız. Translasyon kodon kodon ilerler. Eğer mRNA'ya bir baz eklenmiş ya da ondan bir baz çıkmışsa, translasyon bu insersiyon ya da delesyonun olduğu noktaya kadar mükemmel şekilde ilerler. Bu noktadan itibaren genetik mesajdaki üç-harfli sözcükler artık ifade etmeleri gereken anlamı kaybetmiştir. Diğer bir deyişle, bu mutasyonlar mesajın "okuma çerçevesini" kaydırırlar. Çerçeve-kayması mutasyonları hemen hemen her zaman işlevsiz proteinler üretilmesine yol açarlar.

### Kromozomal mutasyonlar genetik maddede geniş kapsamlı değişiklikler yaratır

Tek nükleotid değişiklikleri genetik materyalde ortaya çıkan en dramatik değişiklikler değildir. Bütün DNA molekülleri genetik bilginin dizisini büyük ölçüde ortadan kaldıracak şekilde kırılarak yeniden birleşebilir. Dört tip kromozomal mutasyon vardır: *delesyonlar*, *duplikasyonlar*, *inversiyonlar* ve *translokasyonlar*. Bu mutasyonlar ya mutajenlerin ya da replikasyonlandaki önemli hataların neden olduğu kromozom hasarlarıdır.

- **Delesyonlar** genetik maddenin bir kısmının kaybından kaynaklanır (Şekil 15.4A). Çerçeve-kayması nokta mutasyonları gibi, bunların da kodlayıcı-olmayan DNA'yı ya da gereksiz genleri etkilemedikleri veya delesyona uğramış genlerin aynı hücrede normal allellerinin bulunması ile maskelenmedikleri sürece, çok ciddi sonuçları olur. Delesyona yol açan mekanizmayı tahmin etmek kolaydır: DNA molekülü iki noktadan kırılabilir ve aradaki DNA parçası çıktıktan sonra açıkta kalan iki uç yeniden birleşebilir.
- **Duplikasyonlar** delesyonlarla aynı zamanda oluşabilir (Şekil 15.4B). Duplikasyonun oluşma nedeni homolog kromozomların farklı pozisyonlarda kırılması ve yanlış partnerleri ile yeniden birleşmesidir. Bu mekanizma ile oluşturulan kromozomlardan biri kopan DNA parçasından yoksun olacak (delesyon), diğer kromozom ise ilk kromozomdan kopan parçayı iki kopya halinde içerecektir (duplikasyon).
- **İnversiyonlar** kromozomların kırılarak yeniden birleşmesi ile oluşabilir. Bir DNA parçası yerinden koptuktan sonra kendi yerine ters yönde yeniden dönebilir (Şekil 15.4C). Eğer kırılma bölgesi protein kodlayan bir DNA parçası ise, sonuçta oluşacak protein büyük ölçüde değişmiş ve kesinlikle işlevini yitirmiş olacaktır.




**15.4 Kromozomal Mutasyonlar** Kromozomlar replikasyon sırasında kırılabilir ve kromozom parçaları daha sonra yanlış biçimde birleşebilir. Kromozom çizimlerinin üzerindeki harfler büyük kromozomun parçalarını temsil etmektedir. Her parça hiç gen içermeyebileceği gibi, yüzlerce ya da binlerce geni de içerebilir.

- **Translokasyonlar** kırılan bir kromozom parçasının farklı bir kromozoma katılması sonucunda ortaya çıkar. Translokasyonlar kromozom parçalarının Şekil 15.4D'de olduğu gibi, birbirleri ile yer değiştirmelerini içerebilir. Translokasyonlar sıklıkla duplikasyon ve delesyonlara yol açabilir ve eğer mayoz sırasında normal kromozom eşleşmesi gerçekleşemezse, kısırlık ile sonuçlanabilir.

### Mutasyonlar kendiliğinden olabilir ya da indüklenebilir

Ortaya çıkma nedenleri açısından iki tip mutasyon ayırt etmek yararlı olacaktır:

- **Kendiliğinden oluşan mutasyonlar** herhangi bir dış etmen olmaksızın genetik maddede ortaya çıkan kalıcı değişikliklerdir. Diğer bir deyişle, bunlar hücresel süreçlerin mükemmel olmamasından kaynaklanırlar.
- **İndüklenmiş mutasyonlar** hücre dışındaki bazı ajanların – bir mutajenin– neden olduğu kalıcı DNA değişiklikleridir.

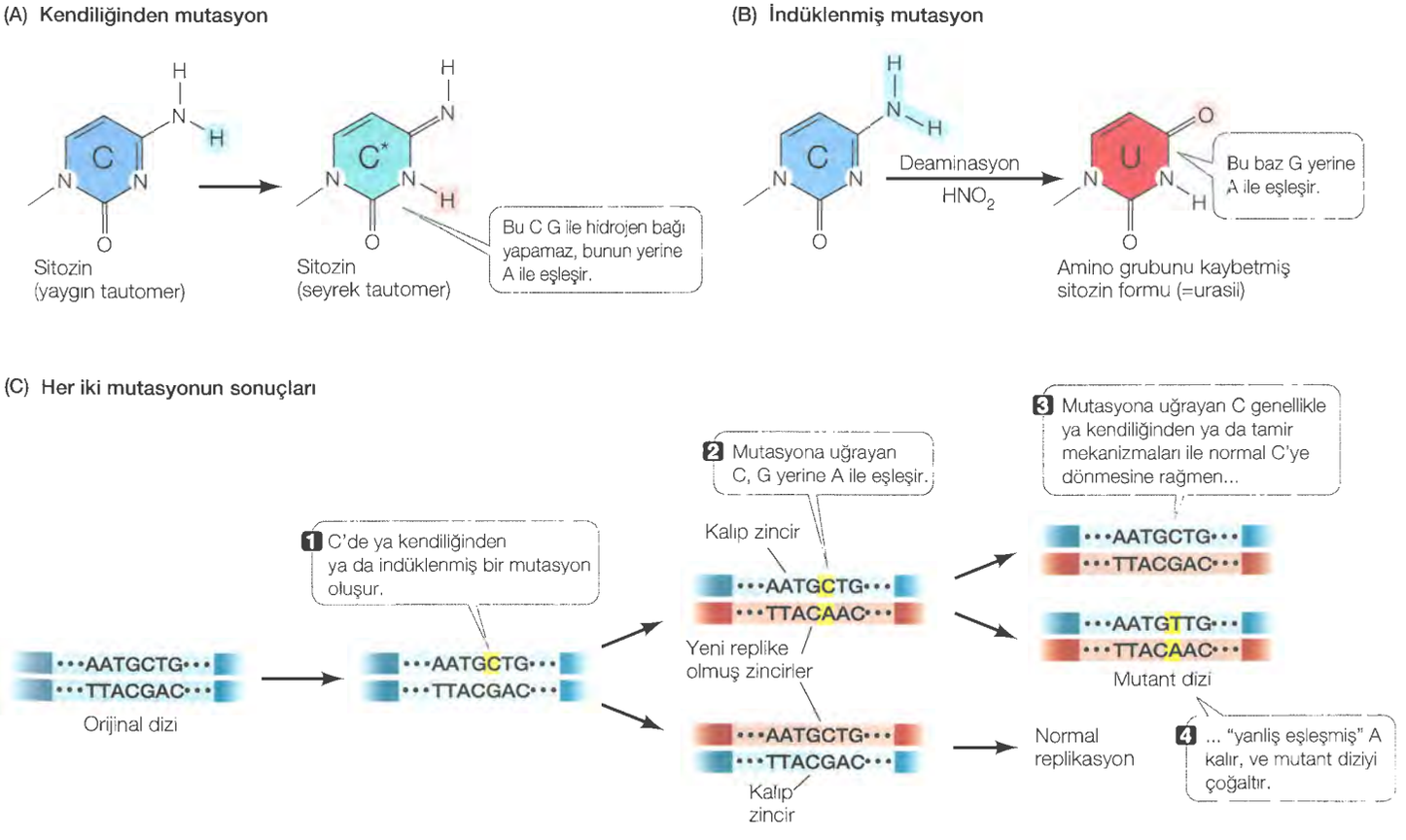
*Kendiliğinden* mutasyonlar çeşitli mekanizmalarla ortaya çıkabilir:

- *DNA'daki dört nükleotid bazı farklı yapılara sahip olabilir.* Her baz (*tautomer* adı verilen) iki farklı formda bulunabilir. Bunlardan biri yaygın, diğeri ise seyrek olarak bulunan formdur. Bir baz geçici olarak seyrek tautomerik formuna geçerse, yanlış baz ile eşleşebilir. Örneğin, C normal olarak G ile eşleşir. Ancak, C'nin seyrek tautomerik formu DNA replikasyonu sırasında A ile eşleşebilir (DNA polimeraz G yerine A takar). Sonuç bir nokta mutasyonudur: G → A (**Şekil 15.5A ve C**).
- *DNA'daki bazlar kimyasal olarak değişikliğe uğrayabilir*–örneğin sitozindeki amino grubunun kaybı *deaminasyon* olarak adlandırılır. DNA molekülünde bu tip bir hata oluştuğunda, genellikle tamir edilir. Ancak eğer tamir mekanizması iyi çalışmıyorsa, değişikliğe uğramış nükleotid replikasyon sırasında bu halde kalacaktır. Bu durumda DNA polimeraz normal olarak C ile eşleşen G yerine A takacaktır.
- *DNA polimeraz replikasyon sırasında hatalar yapabilir* (bakınız Kısım 13.4)–örneğin, T'nin karşısına G takabilir. Bu gibi hataların çoğu replikasyon kompleksinin prova okuma işlevi tarafından düzeltilir. Ama bazı hatalar gözden kaçabilir ve kalıcı olur.
- *Mayoz mükemmel değildir.* Ayrılamama–mayoz sırasında homolog kromozomların birbirinden ayrılamaması– gerçekleşebilir ve bu durum bir kromozomun ya çok fazla, ya da çok az sayıda (anöploidi; bakınız Şekil 11.12) olmasına yol açar. Kromozomların rastgele kırılarak yeniden birleşmesi delesyonlara, duplikasyonlara, inversiyonlara ya da translokasyonlara yol açabilir.

*İndüklenmiş* mutasyonlar mutajenlerin DNA'da yarattığı değişikliklerdir:

- *Bazı kimyasallar nükleotid bazlarını değiştirebilir.* Örneğin, nitröz asit ($HNO_2$) ve buna benzer bileşikler sitozin ile tepkimeye girer ve onun amino grubunu koparark urasile dönüşmesine neden olur. Daha açık deyimle bu bileşikler sitozin üzerindeki amino grubunu (—$NH_2$) keto grubuna (—C═O) dönüştürürler. Bu değişiklik kendiliğinden deaminasyon ile aynı sonuca neden olur: DNA polimeraz G yerine A sokar (**Şekil 15.5B ve C**).
- *Bazı kimyasallar bazlara yeni gruplar ekler.* Örneğin, sigara dumanındaki bileşenlerden biri olan benzopiren guanine büyük bir kimyasal grup ekleyerek, onu baz eşleşmesi yapamaz hale getirir. DNA polimeraz bu şekilde değişikliğe uğramış bir guanine rastladığında, dört bazdan herhangi birini ekler. Bu durumda eklenecek bazların sitozin olmama ihtimali dörtte üç olacak ve bir mutasyon ortaya çıkacaktır.
- *Radyasyon genetik maddede hasara neden olur.* Radyasyon DNA'ya iki şekilde zarar verir. Birinci durumda, iyonize radyasyon (X ışınları, gama ışınları ve kararsız izotopların yaydığı radyasyon) *serbest radikaller* denilen çok reaktif kimyasallar ortaya çıkarır. Serbest radikaller DNA'daki bazları değiştirerek, DNA polimeraz tarafından tanınamaz hale getirir. Bu radyasyon aynı zamanda DNA'nın şeker-fosfat

**15.5 Kendiliğinden ve İndüklenmiş Mutasyonlar** (A) DNA'daki dört bazın hepsi yaygın olan ya da seyrek formlardan birinde bulunur. Bir baz kendiliğinden seyrek olarak bulunduğu tautomerik forma geçtiği zaman, farklı bir bazla eşleşebilir. (B) Nitröz asit gibi mutajenler bazlardaki değişiklikleri indükler. (C) Hem kendiliğinden gerçekleşen, hem de indükenen mutasyonlar replikasyonu takiben DNA'da kalıcı olacak dizi değişiklikleri ile sonuçlanır.



omurgasını kırar ve kromozomal anomalilere yol açar. İkinci durumda, ultraviyole radyasyonu (güneş ışığı ya da bronzlaştırıcı lambadan yayılan) başka bir yolla DNA hasarı yaratır. Timin tarafından absorblanan ultraviyole radyasyonu, komşu timinler arasında kovalent bağlar kurulmasına neden olur. Bunun sonucu da sarmal yapının biçiminin bozulması ve DNA replikasyonunda harabiyettir.

### Bazı baz çiftleri mutasyonlara daha duyarlıdır

DNA dizi analizleri mutasyonların bazı baz çiftlerinde daha sık ortaya çıktığını göstermiştir. Bu "sıcak noktalar" genellikle sitozinlerin 5-metilsitozin haline geldiği kısımlarda yer almaktadır.

Yukarıda belirtildiği gibi, metillenmemiş sitozin ya kendiliğinden ya da bir kimyasal mutajen aracılığı ile amino grubunu kaybedebilir ve urasile çevrilir (bakınız Şekil 15.5B). Hücrede bu tip bir hata genellikle saptanır ve tamir edilir. DNA tamir mekanizması urasilin DNA'ya uygun bir baz olmadığını (çünkü urasil sadece RNA'da bulunur) tanır ve onu bir sitozin ile değiştirir.

Bununla birlikte, 5-metilsitozin amino grubunu kaybettiği zaman ortaya çıkan ürün, DNA'nın doğal bazı olan timindir. DNA tamir mekanizması bu timini reddeder (**Şekil 15.6**). Replikasyon sırasında yanlış-eşleşmeyi tamir eden mekanizma bu G-T çiftini saptar, ama iki bazdan hangisinin diziye yanlış sokulduğunu ayırt edemez. Dolayısıyla, bazı zamanlarda G ile yeni bir C'yi eşleştirirken, bazı durumlarda da T ile yeni bir A'yı eşleştirir ve bu durum bir mutasyon ile sonuçlanır. Hiç kuşkusuz, 5-metilsitozin rezidüları mutasyon için sıcak noktalardır.

### Mutajenler doğal ya da yapay olabilir

Çoğu kişi mutajenleri insanlar tarafından yapılan materyaller olarak düşünür. Ancak, insan-yapımı pek çok mutajen olmakla birlikte, doğal olarak bulunan mutajenler de vardır. Bitkiler ve az sayıda da olsa bazı hayvanlar kendi amaçları için kullanacakları (örneğin patojenlere karşı savunma) binlerce küçük molekül sentezler (bakınız Bölüm 39). Bunlardan bazıları mutajenik ve potansiyel olarak karsinojeniktir. İnsan-yapımı, mutajen örnekleri arasında etin bozulmasını önlemek üzere kullanılan nitritler yer alır. Memeli vücuduna alınan nitritler düz endoplazmik retikulum (ER) tarafından nitrozaminlere dönüştürülürler. Nitrozaminler sitozin deaminasyonuna neden oldukları için, çok güçlü mutajenlerdir (yukarıdaki kısma bakınız). Doğal olarak bulunan mutajenlerden biri *Aspergillus* küfü tarafından üretilen aflatoksindir. Memeli vücudunda bu aflotoksin sigara dumanındaki bileşenlerden biri olan benzopirene dönüştürülür. Benzopiren guanin rezidülarına bağlanarak mutasyonlara neden olur.

Radyasyon da insan-yapımı ya da doğal olabilir. Nükleer reaktörlerde üretilen ya da atom bombası atılmasından kaynaklanan bazı izotoplar kesinlikle çok zararlıdır. Örneğin, yapılan kapsamlı araştırmalar 1945'de Japonya'ya atılan atom bombaları sonrası sağ kalanlarda mutasyonların arttığını göstermiştir. Muhtemelen siz de güneş ışığındaki doğal ultraviyole radyasyonunun mutasyonlara neden olduğunu biliyorsunuz. Ultraviyole radyasyonu timin ve bir ölçüde de diğer DNA bazlarını etkileyerek mutasyonlara yol açar.

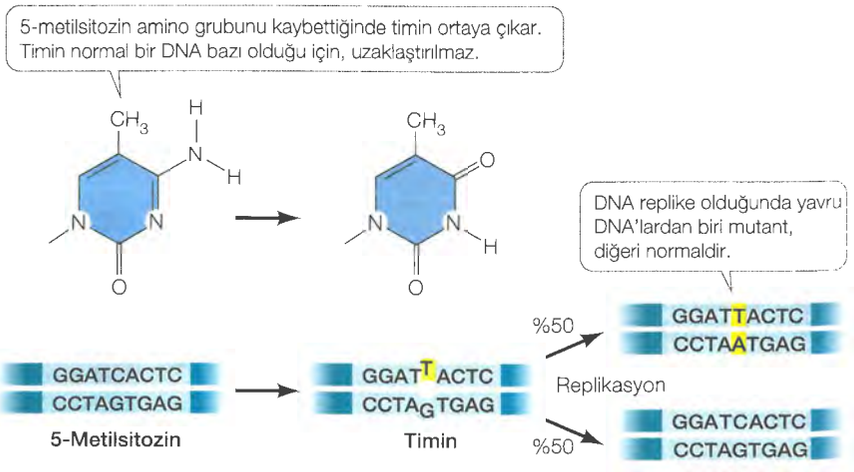
Biyokimyacılar normal koşullarda insan genomunda ne kadar DNA hasarı olacağını hesaplamışlardır. Buna göre, genomdaki 2.3 milyar baz çiftinde her gün her hücrede DNA hasarına neden olan yaklaşık 16.000 olay gerçekleşir ve bunların %80'i tamir edilir.

### Mutasyonların hem yararı hem zararı vardır

Mutasyonların toplam etkisi nedir? Bir organizma için yararları ve zararları vardır.

- *Mutasyonlar evrimin hammadesidir.* Mutasyon olmaksızın evrim olmaz. Bu kitabın Yedinci Kısmında göreceğimiz gibi, mutasyon tek başına evrimi gerçekleştirmez, ancak, doğal seçilimi mümkün kılan genetik çeşitlilik yaratır. Bu çeşitlilik iki açıdan yararlıdır. İlk olarak, somatik hücrelerdeki bir mutasyon o organizmaya yarar sağlayabilir. İkinci olarak, üreme hücreleri hattındaki bir mutasyon organizmaya hemen seçilim avantajı sağlamayabilir ama yavrularda fenotipik değişikliğe neden olabilir. Daha sonraki nesillerin karşılaşabileceği çevresel değişikliklerde bu mutasyon avantajlı olabilir ve dolaşısıyla bu koşullar altında seçilir.
- *Üreme hücreleri hattında ve somatik hücrelerde ortaya çıkan mutasyonlar zararlı olabilir.* Üreme hücreleri hattında ortaya çıkan ve bir sonraki generasyona aktarılan mutasyonlar genellikle zararlıdır. Bu durum özellikle zararlı çekinik allel bakımından homozigot olan yavrular için söz konusudur. Bu gibi mutasyonların en aşırı etkisi lethal fenotipler ortaya çıkarmasıdır. Lethal mutasyonlar bir organizmayı gelişiminin erken döneminde öldürebilir ya da bu organizma olgunluğa ve üreme çağına erişemeden ölür.

Bölüm 11'de somatik hücrelerdeki değişikliklerin nasıl kansere neden olduğunu anlatmıştık. Bu gibi mutasyonlar tipik olarak hücre bölünmesinin stimulasyonu ile sonuçlanan onkogenlerde ("gaz pedalı") ya da hücre bölünmesi inhibis-




**15.6 DNA'daki 5-Metilsitozin Mutasyonlar için "Sıcak Nokta"dır** Eğer sitozin 5-metilsitozine metile-nirse, bu mutasyon tamir edilemez ve C-G baz çifti T-A çifti ile yer değiştirir.

yonunun kaybı ile sonuçlanan tümör baskılayıcı genlerde ("fren") ortaya çıkarlar. Bu mutasyonlar ya kendiliğinden ya da indüklenmiş mutagenez ile gerçekleşir. Kendiliğinden mutagenez bizim kontrolümüzde olmamakla birlikte, bizler kesinlikle mutajenik bileşikleri ve radyasyonu önlemeye çalışabiliriz. Sürpriz olmayan bir şekilde, kansere neden olan birçok şey (karsinojenler) aynı zamanda mutajendir. Buna ait bir örnek (yukarıda tartıştığımız) sigara dumanında, mangalda pişirilen besinlerde, araba ekzoslarından çıkan dumanda ve kömür isinde bulunan benzopirendir.

Temel çevresel konulardan biri, hem insan-yapımı hem de doğal mutajenlerin toplum sağlığı üzerindeki etkisidir. İnsanların karşı karşıya kaldığı mutajenleri tanımlamak, mutajenik ve karsinojenik risklerini tahmin etmek asal bir toplumsal amaçtır. Buna ait son iki örnek şunlardır:

- Monreal Protokolü tüm ülkeler tarafından imza edilerek katılım sağlanan tek uluslararası çevresel anlaşmadır. Bu anlaşma Dünya'nın üst atmosferindeki ozon tabakasında incelmeye yol açan kloroflorokarbonları ve diğer bileşikleri yasaklamaktadır. Ozon tabakasındaki incelme deri kanserine yol açan somatik mutasyonlarda artışa neden olacaktır.
- Sigara kullanma yasakları da dünyada hızla yayılmıştır. Sigara içmek akciğerler ve gırtlaktaki somatik hücrelerin benzopiren ve diğer karsinojenlere maruz kalmasından ötürü kanserlere neden olur.

## 15.1 ÖZET

**Mutasyonlar DNA'daki nükleotid değişiklikleridir. Bu değişiklikler tek nükleotidler ya da kromozomlardaki kapsamlı yeniden düzenlenmeler şeklinde olabilir. Somatik hücrelerde ortaya çıkan mutasyonlar bu hücrelerin bölünmesiyle ortaya çıkan yavru hücrelere aktarılır; eğer mutasyonlar üreme hücreleri hattında ortaya çıkarsa, bir sonraki generasyona aktarılır.**

Nokta mutasyonlarının çeşitleri nelerdir? **Bakınız ss. 318-320 ve Şekil 15.2**

Kromozom mutasyonlarının çeşitleri olan delesyonlar, duplikasyonlar, inversiyon ve translokasyonlar arasındaki farklar nelerdir? **Bakınız s. 320 ve Şekil 15.4**

Kendiliğinden ve indüklenmiş mutagenez arasındaki farkı açıklayınız. **Bakınız ss. 320-322 ve Şekil 15.5**

Mutasyonların çoğu niçin G-C baz çiftlerini içerir? **Bakınız s. 322 ve Şekil 15.6**

Hem değişiklik tipleri hem de bunların ortaya çıkma mekanizmaları açısından DNA'yı değiştirebilen birçok farklı yol olduğunu gördük. Şimdi biyologların mutasyonları saptama yollarını inceleyelim.

## 15.2 DNA Molekülleri ve Mutasyonlar Nasıl Analiz Edilir?

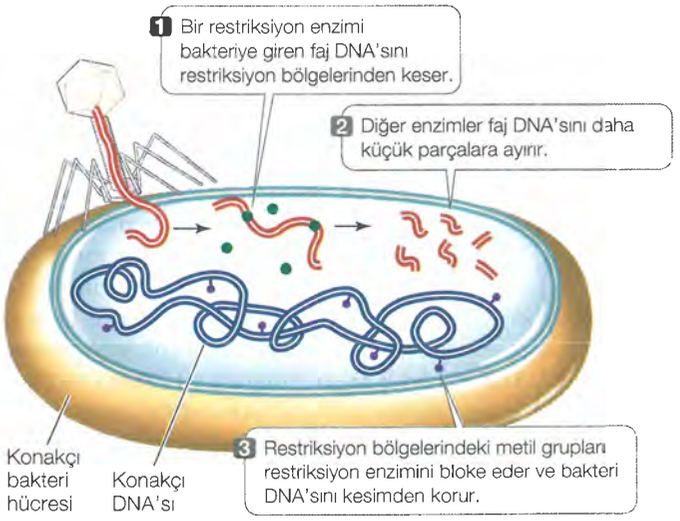
Biyologlar fenotip ile proteinler ve genlerle DNA arasındaki bağlantıyı anladıklarında, özgül protein değişikliklerine yol açan özgül DNA değişikliklerini doğrulukla tanımlama işine giriştiler. Bu araştırma alanı *moleküler genetik* olarak adlandırılır. Biyologlar bu araştırmalara başlamak için, DNA moleküllerindeki mutasyonları analiz edecek araçlara ihtiyaç duyuyordu. Bu kısımda doğal olarak bulunan ve DNA'yı kesen bazı enzimlerin nasıl moleküler genetik laboratuvalarında kullanılan en önemli araçlar haline geldiğini göreceğiz.

### Restriksiyon enzimleri DNA'yı özgül dizilerden keser

Bakteriler de dahil bütün organizmalar düşmanlarıyla baş etmek için çeşitli yollara sahip olmak zorundadır. Kısım 13.1'de gördüğümüz gibi, bakteriyofaj adı verilen virüsler bakterilere saldırır. Bu virüsler genetik maddelerini konakçı hücre içine enjekte eder ve onu virüs-üreten bir fabrika haline getirerek ölümüne neden olur. Bazı bakteriler bu tip istilâlara karşı kendilerini korumak için **restriksiyon enzimleri** (aynı zamanda *restriksiyon endonükleazlar* olarak bilinirler) üretir. Bu enzimler bakteriyofaj tarafından enjekte edilene benzer iki zincirli DNA moleküllerini enfeksiyon yapmayan daha küçük parçalara keser (**Şekil 15.7**). Bu enzimler DNA omurgasındaki bir nükleotidin 3′ hidroksil grubu ile bir sonraki nükleotidin 5′ fosfat grubu arasındaki bağları keser. Bu kesim işlemi **restriksiyon kesimi** olarak adlandırılır.

Pek çok restriksiyon enzimi vardır ve bunların herbiri **tanıma dizisi** ya da **restriksiyon bölgesi** denilen özgül baz dizilerinden DNA'yı keser. Tanıma dizilerinin çoğu 4-6 baz çifti uzunluğundadır. Bu dizi protein-DNA etkileşimleri aracılığı ile tanınır (bakınız Kısım 13.2). Şöyle ki, DNA ikili sarmalı içindeki baz çiftleri hafifçe biçim değiştirir ve böylece kısa baz çifti dizisi enzim üzerindeki özgül üç-boyutlu yapının içine yerleşir.

Restriksiyon enzimi kendisini üreten bakteri hücresinin DNA'sını neden kesmez? Hücrenin kendisini koruma yollarından biri kendi DNA'sı üzerindeki restriksiyon bölgelerini değiştirmektir. *Metilazlar* adı verilen özgül değiştirme enzimleri konakçı DNA'sının restriksiyon bölgelerindeki belirli bazlara replikasyon sonrasında metil grupları ($-CH_3$) ekler. Konakçıdaki bazların metilasyonu tanıma dizilerini restriksiyon enzimi için tanınmaz hale getirir. Ancak, metillenmemiş faj DNA'sı etkin bir şekilde tanınır ve kesilir.




**15.7 Bakteriler İstilâcı Virüslerle Restriksiyon Enzimleri Üreterek Savaşırlar**

Bakteriyel restriksiyon enzimleri onları sentezleyen hücrelerden izole edilerek diğer organizmaların DNA moleküllerinin nükleotid dizileri hakkında bilgi edinmek için biyokimyasal laboratuvar ajanları olarak kullanılabilir. Eğer herhangi bir organizmanın DNA'sı bir restriksiyon enzimi ile (enzimin işlev görmesine yardımcı olan tamponları ve tuzları içeren) bir tüp içinde inkube edilirse, enzim bu DNA'yı, üzerinde yer alan restriksiyon bölgelerinden keser. Özgül baz dizileri her restriksiyon bölgesini tanımlar. Örneğin, *E.coli* bakterisinin bir suşundan elde edildiği için *Eco*RI olarak adlandırılan enzim, ikili DNA sarmalını sadece aşağıdaki baz çifti dizisinin olduğu kısımlardan keser:

5'...GAATTC...3'
3'...CTTAAG...5'

Bu dizinin "mum" sözcüğü gibi palindromik olduğuna, yani her iki zincirin 5' yönde aynı şekilde okunduğuna dikkat ediniz. *Eco*RI enzimi iki altbirimi üzerinde birbirinin özdeşi olan iki aktif bölge içerir ve bu bölgeler iki zinciri aynı anda G ile A arasından keser.

*Eco*RI tanıma dizisi, tipik bir prokaryotik genomda ortalama olarak her 4.000 baz çiftinde bir ya da her dört prokaryotik gende bir tane bulunur. Dolayısıyla, *Eco*RI büyük bir DNA parçasını sadece birkaç gen içeren daha küçük parçalara keser. On binlerce baz çifti içeren virüs genomları gibi küçük genomları kesmek için *Eco*RI kullanılması sonucunda, az sayıda parça elde edilir. On milyonlarca baz çifti içeren büyük bir ökaryotik kromozom bu yolla çok daha fazla sayıda parçaya ayrılır.

Hiç kuşkusuz "ortalama" ifadesi bu enzimin her DNA parçasını düzenli aralıklarla keseceği anlamına gelmez. Örneğin, 40.000 baz çifti içeren T7 fajının genomunda bir tane bile *Eco*RI tanıma dizisi yoktur. Bu durum konakçısı *E. coli* olan bu fajın hayatta kalışı için kritik öneme sahiptir. Neyse ki, konakçısı *E. coli* olan diğer bakteriyofajların DNA'sı *Eco*RI tanıma dizisi içerir.

Çeşitli mikroorganizmalardan her biri kendine özgü bir diziyi tanıyan yüzlerce restriksiyon enzimi saflaştırılmıştır. Aynı kaynaktan elde edilmiş DNA örneklerini kesmek için farklı restriksiyon enzimleri kullanılabilir. Dolayısıyla, farklı restriksiyon enzimleri kullanılarak bir DNA örneğini çok farklı bölgelerden kesmek mümkün olur. Bu yolla elde edilen parçalar DNA molekülünün tamamının fiziksel haritasını oluşturmak için kullanılabilir. DNA dizileme teknolojisinin henüz otomatik olarak yapılamadığı dönemde, farklı organizmaların DNA haritaları ve karakterizasyonları bu yolla gerçekleştirilmiştir.

Restriksiyon enzim kesimi nokta mutasyonlarını tanımlamak ve analiz etmek için laboratuvarlarda çok yaygın olarak kullanılmaktadır. Farklı organizmalara ait DNA parçaları polimeraz zincir reaksiyonu kullanılarak çoğaltılabilir (PCR; bakınız Kısım 13.5). Çoğaltılan bu DNA parçaları birbirine yakın akraba bireylerde bile dizi farklılıkları (birçok durumda sessiz mutasyonlardan kaynaklanan) içerir. Eğer bu varyasyonlar restriksiyon bölgelerini etkilerse, fragmentlerin restriksiyon enzimleri ile kesimi, örnekleri birbirinden ayırt etmek için kullanılabilir. Restriksiyon enzimleri aynı zamanda genetik mühendisliği deneylerinde ve organizmaların moleküler düzeyde nasıl iş gördüklerini anlamak için yapılan çok farklı çalışmalarda kullanılacak DNA'yı kesmek için de kullanılır.

### Jel elektroforezi DNA parçalarını birbirinden ayırır

Laboratuvarda incelenecek DNA örneği bir restriksiyon enzimi ile kesildikten sonra, kesimlerin nereden yapıldığını saptamak (haritalamak) için DNA parçalarının birbirinden ayrılması gerekir. Tanıma dizisi düzenli aralıklarla yer almadığı için, ortaya çıkan parçalar aynı uzunlukta değildir. Bu özellik, parçaları birbirinden ayırmaya olanak verir. Ayırma işlemi oluşan parçaların sayısını ve molekül büyüklüklerini (baz çifti olarak) saptamak ya da bir deneyde kullanılmak üzere daha ileri analiz edilecek tek bir parçanın saflaştırılması için zorunludur.

**Jel elektroforezi** DNA parçalarını ayırmak ya da saflaştırmak için kullanılan bir yoldur. DNA parçalarını içeren örnek yarı-katı jelin (genellikle agaroz ya da poliakrilamid polimerleri olan) bir kenarındaki kuyucuklara yerleştirilir ve jele elektrik akımı uygulanır (**Şekil 15.8**). Fosfat gruplarından ötürü DNA negatif yük taşıdığı ve zıt yükler birbirini çektiği için, nötral pH'da DNA parçaları jel içinde elektriksel alanın pozitif kutbuna doğru hareket ederler. Jelin polimerleri arasındaki boşluklar küçük olduğu için, küçük DNA molekülleri jel içinde daha hızlı hareket ederler. Dolayısıyla, farklı boyutlardaki DNA parçaları birbirinden ayrılır ve boyanarak gözlemlenebilir. Bu bize üç tip bilgi verir:

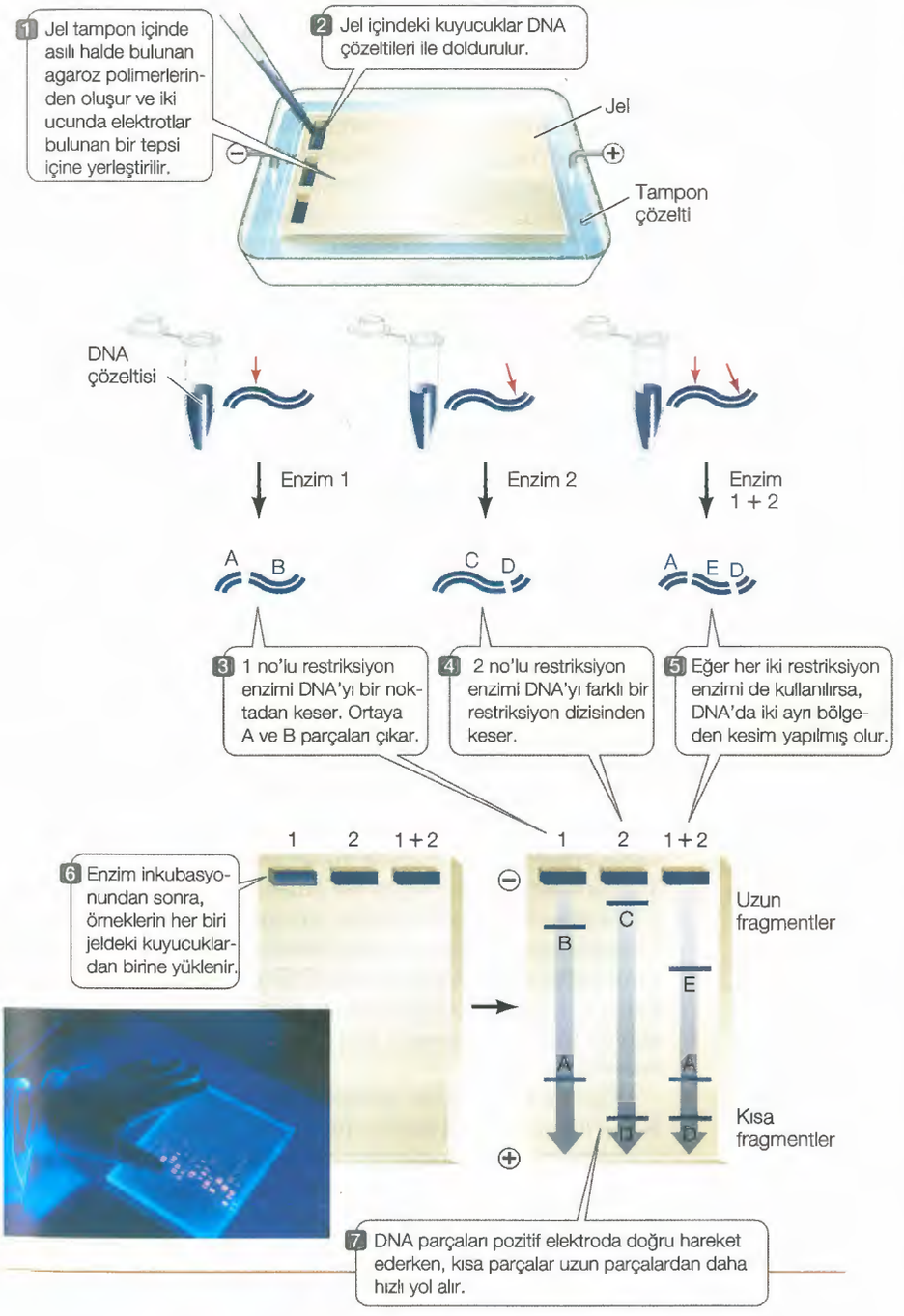
- *Parçaların sayısı*. Belirli bir restriksiyon enzimi ile kesilen DNA örneğinin oluşturduğu parçaların sayısı, bu örnekte bu enzime ait kaç tane tanıma bölgesi olduğuna bağlıdır. Dolayısıyla, jel elektroforezi DNA örneğinde mevcut özgül diziler hakkında bilgi sağlar.
- *Parçaların büyüklüğü*. Kuyucuklardan birine büyüklüğü bilinen DNA parçaları yerleştirilir ve diğer kuyucuklarda oluşan parçalar bu standart ile karşılaştırılabilir. Bu karşılaştırma sonucunda diğer kuyucuklardaki DNA parçalarının ne büyüklükte olduğu anlaşılabilir. İki ya da daha fazla restriksiyon enzimi kullanılarak elde edilen parça büyüklüklerinin karşılaştırılmasıyla, bunların tanıma bölgelerinin birbirine göre yerleşimleri saptanabilir (haritalanabilir).
- *Bir parçanın bağıl bolluğu*. Birçok araştırıcı mevcut DNA'nın miktarını bilmek ister. Belirli bir parçanın oluşturduğu bandın *yoğunluğu* o parçanın miktarını gösterir.

Özgül bir diziye sahip olan DNA parçası jel üzerinde ayrıştırıldıktan sonra tek-zincirli bir DNA probu ile tanımlanabilir (bu konu bölümün ilerleyen kısımlarında anlatılacaktır; bakınız Şekil 15.16). Büyüklüğü ya da dizisi açısından ilgilenilen parçayı içeren jel bölgesi kesilir ve az bir miktar su içine konularak saf DNA difüzyon yoluyla jelden alınabilir. Bu parça daha sonra ya dizisi açısından analiz edilebilir ya da çoğaltılarak deneylerde kullanılabilir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 15.8 DNA Parçalarının Jel Elektroforezi İle Ayrıştırılması

DNA parçalarından oluşan bir karışım jel içine yerleştirilir ve jele elektrik uygulanır. Negatif yük taşıyan DNA parçaları alanın pozitif ucuna doğru hareket eder. Küçük moleküllerin hareketi büyük olanlardan daha hızlıdır. Ayrım işlemi dakikalar ya da saatler sürebilir. Bu süre sonunda elektrik akımı kesilir ve ayrılan parçalar analiz edilir.




**yourBioPortal.com**

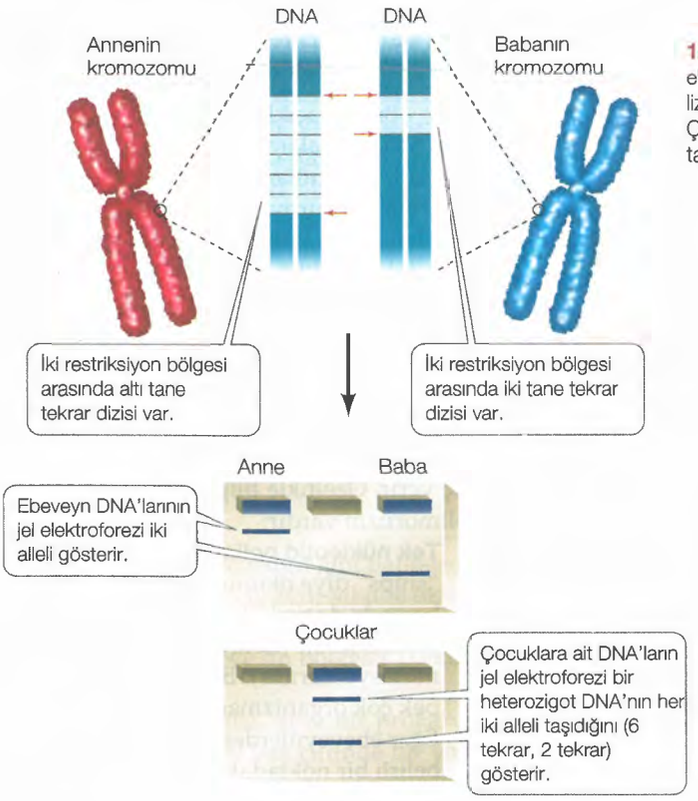
ZİYARET EDİNİZ **Animasyon Ödevi 15.1 • DNA Parçalarının Jel Elektroforezi İle Ayrıştırılması**

### DNA parmakizi tekniği restriksiyon analizini ve elektroforezi içerir

Biraz önce açıkladığımız iki yöntem –DNA'yı parçalara kesmek için restriksiyon enzimi kullanılması ve bu parçaları birbirinden ayırmak için jel elektroforezi uygulanması– **DNA parmakizi** için kullanılan iki tekniktir. Bu yolla bireyler DNA profilleri temel alınarak tanımlanır. DNA parmakizi fazla polimorfik dizilerle (organizmanın evrimi sırasında ortaya çıkan çok sayıda nokta mutasyonundan ötürü çoklu allellere sahip olan ve dolayısıyla bireyler arasında farklılık taşıyan diziler) çok iyi sonuç verir. Özellikle bilgi verici olan iki tip polimorfizm vardır:

- **Tek nükleotid polimorfizmleri** (**SNPs**; "snips" diye okunur) tek nükleotid bazında değişiklik içeren kalıtsal değişikliklerdir (dolayısıyla, SNPs nokta mutasyonlarıdır). Bu polimorfizmler pek çok organizmada haritalanmıştır. Eğer ebeveynlerden biri genomdaki belirli bir noktadaki A açısından homozigot iken, diğer ebeveyn bu noktada bir G içeriyorsa, yavru heterozigot olacaktır: bir kromozomu bu noktada A, diğer kromozomu ise G içerecektir. Eğer bir restriksiyon enziminin tanıma bölgesinde bir SNP söz konusu ise, bu varyantlardan biri enzim tarafından tanınırken, diğer varyant tanınmayacaktır. Dolayısıyla her bireyden total DNA izole edilerek, bu bölgeyi içeren parça çoğaltılır. Bu parçalar restriksiyon enzimi ile kesilerek elektroforeze tabi tutulur. Böylece bireyleri ayırt etmek mümkün olur.
- **Ardışık kısa tekrarlar** (**STRs**) genellikle kodlayıcı olmayan kromozom bölgelerinde yan yana yer alan kısa dizilerdir. 1-5 baz çifti içeren bu tekrar şeması da kalıtılır. Örneğin, 15. kromozom üzerindeki belirli bir lokusta bir "AGG" STR'si bulunabilir. Bir bireyin annesinden gelen allelde bu tekrar altılı kopya halinde (AGGAGGAGGAGGAGGA-GG) iken, babadan gelen allelde iki kopya halinde (AGGAGG) olabilir. Bu tekrar dizilerini içeren DNA parçaları yine PZR ile çoğaltılır ve jel elektroforezi ile ayrıştırılır (**Şekil 15.9**).

DNA parmakizi yöntemi için günümüzde en yaygın olarak kullanılan analiz budur. Her biri çeşitli alleller taşıyan bir kaç farklı STR lokusu analiz edildiğinde, o bireye özgü şema ortaya çıkar. Birleşik Devletler, Federal Araştırma Bürosu'nun Kombine DNA İn-



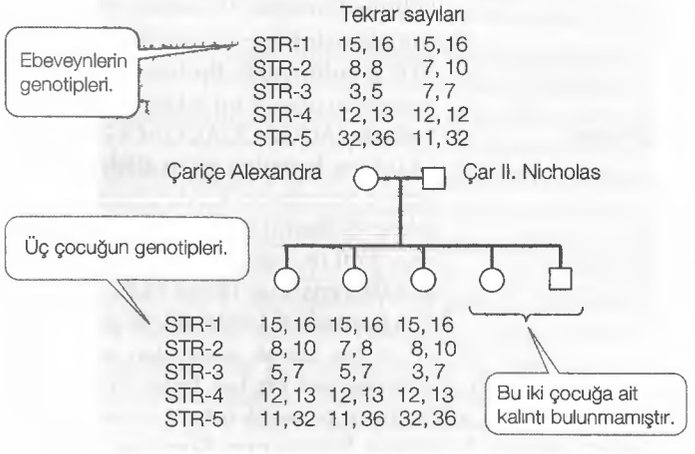

**15.9 Ardışık Kısa Tekrarlar İle Çıkarılan DNA Parmakizi** Bir bireyin her bir ebeveyninden aldığı tekrar dizisi sayısını saptamak için, belirli bir STR lokusu analiz edilir. Her iki allel jel elektroforezi ile büyüklüklerine göre ayrılarak tanımlanır. Çeşitli STR lokusları analiz edildiğinde ortaya çıkan şema, bu bireyi kesin olarak tanımlar.

deksi Sistemi'nin (CODIS) veri tabanında 13 STR lokusu kullanılmaktadır.

DNA parmakizi suç araştırmalarında şüpheli kişinin suçlu mu yoksa masum mu olduğunu kanıtlamaya yardımcı olmak için kullanılmaktadır. Bu yöntemin başka kullanım alanları da vardır.

DNA parmakizinin tarihsel olayların analizinde kullanımı da mümkündür. Buna ait hayranlık uyandıran bir örnek şudur: Rusya'daki Komünist Devrim sırasında Çar II Nicholas, eşi ve beş çocuklarının 16 Temmuz 1918'de bir tabur asker tarafından infaz edilmesi üç yüz yıllık Romanov hanedanlığının sonu oldu. Cesetlerin yakıldığına ilişkin bir rapor vardı ve bu raporun doğru olup olmadığı 1991 yılına kadar hiç sorgulanmadı. Tahmini infaz yerinden bir kaç mil uzaklıktaki sığ bir mezarda 1991 yılında bir kaç iskelet bulundu. Bu mezarda bulunan kemik parçalarının DNA parmakizi analizi sonucunda kemiklerin diğerlerinden daha yaşlı bir adam ile bir kadın ve üç kız çocuğa ait olduğu ortaya çıkarıldı. Bu kişilerin hem birbirleri, hem de Çar sülâlesinden gelen ve halen hayatta olan bazı kişilerle akraba olduğu bulundu (**Şekil 15.10**). Bu yöntemlerin kesinliği ve özgüllüğü yirminci yüzyıldaki çok önemli bir tarihsel ve kültürel olayı sonuçlandırmış oldu.



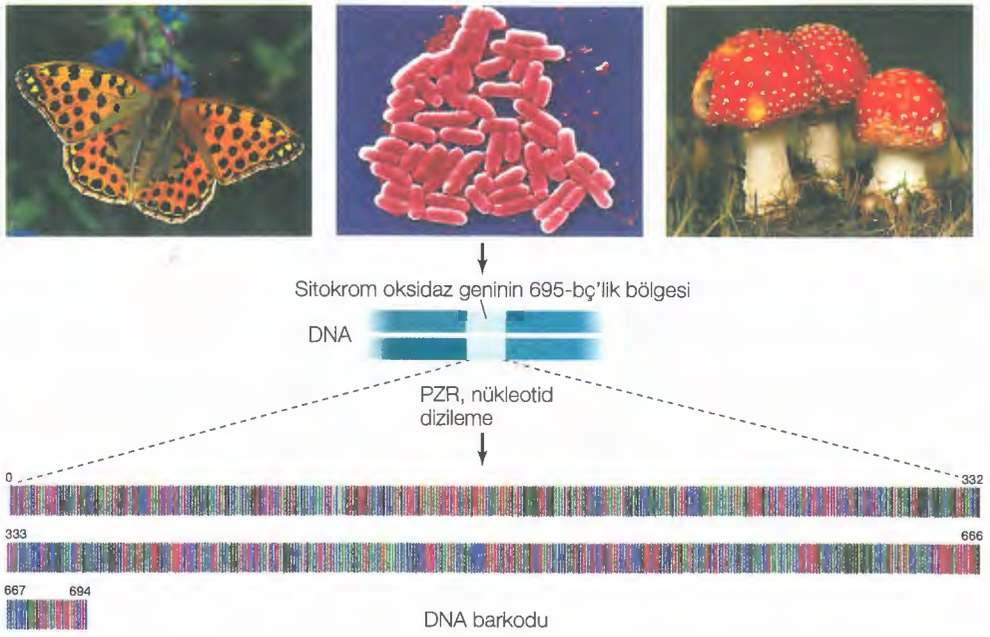



**15.10 Rus Kraliyet Ailesinin DNA Parmakizi** Çar II. Nicholas ve eşi Alexandra ile üç çocuklarının iskelet kalıntıları 1991'de bulundu ve DNA parmakizi ile incelendi. Bu amaçla beş adet STR test edildi. Sonuçlar her ebeveynden çocuklara geçen allellerin kalıtımına bakılarak açıklanabilir. Örneğin, STR-2'de ebeveynler 8,8 (homozigot) ve 7,10 (heterozigot) genotiplerine sahiptir. Üç çocuğun hepsi tip 8'i Alexandra'dan ve tip 7 ya da tip 10'dan birini Nicholas'dan almıştır.

## DNA barkod projesi Dünya üzerindeki tüm organizmaları tanımlamayı amaçlamaktadır

DNA teknolojisinin biyologlar için en heyecan verici yönlerinden biri, türleri, varyeteleri ve hatta tek tek organizmaları DNA temelinde tanımlama potansiyeli taşımasıdır. Deneylerin tekrarlanabilmesi ve bilimsel sonuçların rapor edilmesi için üzerinde çalışılan tür ya da varyetenin biyologlar tarafından kesin olarak bilinmesi gerekir. Oysa bazı durumlarda farklı organizmalar doğada birbirine çok benzer görünebilir. Yaklaşık olarak 1.7 milyon tür adlandırılmış ve tanımlanmış olmakla birlikte, muhtemelen bu sayının on misli kadar tür henüz tanımlanmamıştır. Canlıların barkodlanması için oluşturulan büyük bir bilimsel organizasyon (Consortium for the Barcode of Life=CBOL) bilinen türleri tanımlama ve bilinmeyen türleri saptamada DNA teknolojisinin kullanılmasını önermiştir.

Kanada'nın Ontario şehrindeki Guelph Üniversitesi'den evrim biyoloğu Paul Hebert 1998'de bir süpermarketin rafları arasında dolaşırken, tüm besin paketlerinin üzerinde barkodlar olduğunu gördü. Bu gözlem ona, her türün tek bir gendeki




**15.11 A DNA Barkodu** Herhangi bir organizmanın sitokrom oksidaz genindeki 650-750 baz çiftlik bir bölge PZR ile çoğaltılır ve dizisi saptanır. Bu bilgi dört adet DNA bazının farklı renklerde gösterildiği bir barkod oluşturmak için kullanılır. Bu tip bir barkod deneysel, ekolojik ya da evrimsel çalışmalarda kullanılacak belirli bir türün doğru ve hızlı bir biçimde tanımlanmasını mümkün kılar.

kısa bir diziyi temel alan "DNA barkodu" aracılığı ile tanımlanabileceği hakkında bir fikir verdi. Bu amaç için birçok organizmada solunum zincirinin bir bileşeni olan sitokrom oksidaz genini seçti. Bu gen kolaylıkla mutasyona uğradığından, türler arasında pek çok allel farklılıkları vardır. Bu gen içindeki 650-750 baz çiftlik bir parçanın tüm organizmalarda dizisi çıkarılmakta olup, bugüne kadar her türü tanımlamaya yetecek varyasyon olduğu saptanmıştır (**Şekil 15.11**).

Bilinen türlerin tümünde hedef gendeki DNA parçasının dizisi çıkarıldıktan sonra, arazideki analizlerde kullanılacak basit bir aygıt geliştirilebilir. Barkodlama projesi evrim üzerindeki biyolojik araştırmaları geliştirme, ekolojik olarak önemli alanlardaki tür çeşitliliğini izleme, yeni türler tanımlama ve hatta istenmeyen ya da biyoterör ajanı olan mikropları saptama potansiyeline sahiptir.

## 15.2 ÖZET

**Büyük DNA molekülleri restriksiyon enzimi ile daha küçük parçalara kesilebilir ve bu parçalar daha sonra jel elektroforezi ile birbirinden ayrılabilir. Karışım halindeki örneklerdeki ilgilenilen diziler PZR ile çoğaltılır. Bu teknikler DNA parmakizi analizlerinde kullanılır. DNA parmakizi yöntemi DNA'daki polimorfizmleri analiz ederek bireyleri tanımlamaya yarar. Bilim insanları DNA analizini kullanarak türleri tanımlamayı ümit etmektedir.**

- Bir restriksiyon enzimi DNA üzerindeki restriksiyon bölgesini nasıl tanır? **Bakınız s. 323**
- Jel elektroforezi DNA parçalarını nasıl ayırır? **Bakınız s. 324 ve Şekil 15.8**
- STRler nedir ve bireyleri tanımlamak için nasıl kullanılır? **Bakınız ss. 325-326**

DNA'larındaki mutasyonlar aracılığı ile bireyleri tanımlamada kullanılan moleküler yöntemleri gördük. Bu analizlerde kullanılan STR ve SNPler genellikle protein kodlayıcı bölgelerde yer almadıkları için, fenotipi etkilemez. Ancak bunlar mutasyon yani DNA'daki kalıtsal değişikliklerdir. Şimdi model organizma olarak insanı kullanarak, fenotipi etkileyen mutasyonları incelemeye başlıyoruz.

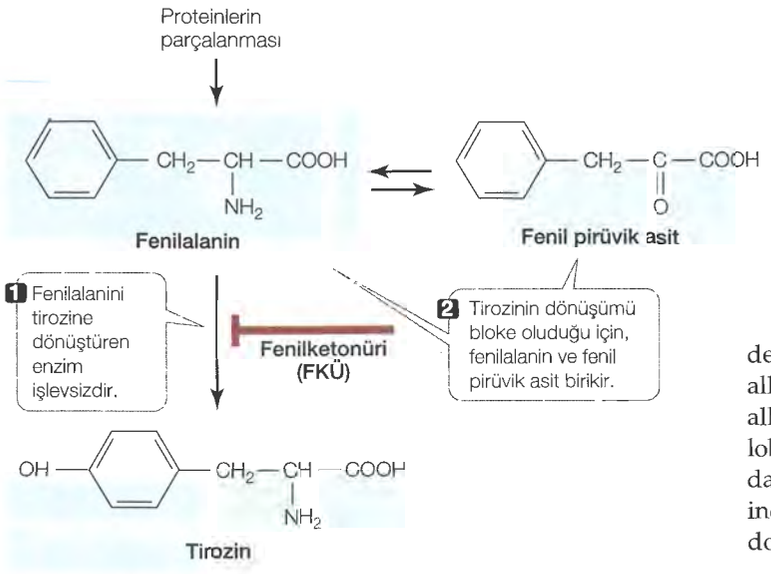
# 15.3 Hatalı Proteinler Hastalıklara Nasıl Yol Açar?

Genotip (DNA) ile fenotip (proteinler) arasındaki ilişkinin biyokimyası bir prokaryot olan *E.coli* ile ökaryotik olan maya ve *Drosophila* gibi model organizmalar için tamamen tanımlanmıştır. Ayrıntılarda bazı farklılıklar olsa da, bu canlı formları arasında temel süreçler açısından büyük bir benzerlik vardır. Bu benzerlikler model organizmalar kullanılarak elde edilen bilgi ve yöntemlerin insan biyokimyasal genetiğine uygulanabilmesine izin vermiştir. Bunlar arasında özellikle ilgi çeken araştırmalar, zaman zaman hastalıklara yol açan mutasyonların insan fenotipi üzerindeki etkileridir.

### Genetik mutasyonlar işlevsiz proteinler ortaya çıkarabilir

Genetik mutasyonların fenotipik olarak ifade edilmesi, çoğunlukla normal (yabanıl tip) proteinlerden farklı olan proteinlerin sentezlenmesi şeklinde olabilir. Enzimler, reseptör proteinler, taşıma proteinleri, yapısal proteinler ve diğer işlevlerde görev alan protein sınıflarının çoğundaki anormallikler genetik hastalıklara dahil edilmiştir.

**İŞLEV YAPAMAYAN ENZİMLER** 1934'de zekâ geriliği olan iki çocuğun idrarında fenilalanin amino asit metabolizmanın normal yan ürünü olmayan fenolpirüvik asit bulundu. Ancak *fenilketonüri* (*PKU*) adı verilen ve çocukları etkileyen bu hastalığın kompleks klinik fenotipinin moleküler nedeni yirmi yıl sonrasına kadar ortaya çıkarılamadı. Bu hastalık fenilalanin hidroksilaz enzimindeki bir anormallikten ileri gelir (**Şekil 15.12**). Bu enzim normal olarak diyetle alınan fenilalaninin tirozine çevrilmesini katalizler, ancak fenilketonüri hastalarının karaciğerinde aktif değildir. Bu çevrimin olmaması kanda fazla miktarda fenilalanin bulunmasına yol açar ve fenopirüvik asit birikimini açıklar. Daha sonraları, normal kişilerdeki fenilalanin hidroksilazın (PAH) amino asit dizisi fenilketonüri




**15.12 Bir Gen, Bir Enzim** Fenilketonüri fenilalanin amino asidini metabolize eden özgül bir enzimdeki anormallikten ileri gelir. Bu gibi bir-gen, bir-enzim kaynaklı metabolik hastalıkların moleküler nedenlerini bilmek, araştırıcıların tarama testleri ve tedavi yöntemleri geliştirmesine olanak verir.

hastalarındaki enzimin amino asit dizisi ile karşılaştırılmıştır. Fenilketonüri hastalarının çoğu 452 amino asitlik uzun polipeptid zincirinin 408. pozisyonunda arjinin yerine triptofan içerir (**Tablo 15.1**).

Bu bölümün ilerleyen kısımlarında göreceğimiz gibi, önlenebilir bir hastalık olan fenilketonürinin zekâ geriliğine yol açan kesin nedeni henüz açıklık kazanmamıştır. Bununla birlikte, fenilketonüri hastalarının çoğunun neden açık renk deri ve saça sahip olduklarını anlayabiliyoruz. Deri ve saçın koyu renginden sorumlu olan melanin pigmenti fenilketonürili kişilerin doğru biçimde sentezleyemediği tirozinden üretilir.

Enzim anomalilerinin sonucu olan yüzlerce insan genetik hastalığı saptanmış olup, bunların çoğu zekâ geriliğine ve erken ölüme neden olur. Bu hastalıkların çoğu seyrek görülür; örneğin, PKU yeni doğanlarda 12.000'de bir görülür. Ancak bu hastalıklardaki mutasyonlar buzdağının sadece görünen kısmını oluşturur. Bazı mutasyonlar belirgin klinik etkiler göstermeyen amino asit değişiklikleri ile sonuçlanabilir. Aslına bakılırsa, bireyler arasındaki amino asit farklılıkları, dizileri bilinen tüm insan proteinlerinin en az yüzde otuzunda saptanmıştır. Dolayısıyla polimorfizmler mutlaka hastalık anlamını taşımaz. Bir genin pek çok alleli bulunabilir ve bunların bazıları normal işlev gören proteinler, diğerleri ise hastalığa yol açan proteinler üretebilir. Şimdi bu durumu hemoglobin örneği üzerinde inceleyeceğiz.

**ANORMAL HEMOGLOBİN** Amino asit dizi anormalliğinin neden olduğu bilinen ilk genetik hastalık orak-hücre anemisidir. Bu kan bozukluğunu taşıyan insanların ataları tropik bölge ya da Akdeniz çevresinden gelir. Yaklaşık her 655 Afro-Amerikalıdan biri orak-hücre alleli açısından homozigot olup bu hastalığı taşır. Anormal allel orak-biçiminde alyuvarlara neden olan anormal hemoglobin oluşturur (bakınız Şekil 15.3). Bu hücreler özellikle kandaki oksijen konsantrasyonunun düşük olduğu durumlarda ince kan damarlarını tıkama eğilimindedir. Bunun sonucunda doku hasarı ve organ yetersizliği ortaya çıkar.

İnsan hemoglobini iki tane α zincir, iki tane β zincir olmak üzere dört globin altbirimi ve hem pigmenti içeren dördüncül yapıya sahip bir proteindir (bakınız Şekil 3.10). Orak-hücre hastalığında β-globin zincirindeki 146 amino asitten biri anormal olup, 6. pozisyondaki normal glutamik asit valin ile yer değiştirmiştir. Bu değişiklik proteinin yükünü değiştirir (glutamik asit negatif yüklü iken, valin nötral bir amino asittir) ve alyuvarlarda hemoglobinin uzun, ince agregatlar oluşturmasına neden olur. Bunun fenotipik sonucu anemidir. Anemi normal alyuvarların hatalı olması ve kanda yetersiz oksijen taşınması ile kendini gösterir.

Hemoglobini izole etmek ve üzerinde çalışma yapmak kolay olduğu için, insan populasyonlarındaki hemoglobin varyasyonları geniş çaplı araştırılmıştır (**Şekil 15.13**). β-Globindeki yüzlerce amino asit değişikliği rapor edilmiştir. Örneğin, orak-hücre hastalığına (ve hemoglobin S sentezine) yol açan mutasyon ile aynı pozisyondaki normal glutamik asidin lizin ile yer değiştirmesi hemoglobin C hastalığına neden olur. Bu durumun sonucu olan anemi genellikle ciddi boyutlarda değildir. Hemoglobindeki amino asit değişikliklerinin çoğu bu proteinin işlevini etkilemez. İyi ki de bu böyledir, çünkü tüm insanların yaklaşık yüzde beşi hemoglobin varyantlarından birini taşır.

Özgül mutasyonların anormal proteinlere yol açması nedeniyle ortaya çıkan birincil fenotiplerden kaynaklanan yüzlerce kalıtsal insan hastalığı vardır. Bunlara ait bazı yaygın örnekler **Tablo 15.2**'de listelenmiştir. Bu mutasyonlar dominant,

## TABLO 15.1

### Fenolketonüriye Neden Olan İki Yaygın Mutasyon

| | NORMAL 408. KODON | MUTANT 408. KODON (PKU VAK'ALARININ %20'Sİ) | NORMAL 280. KODON | MUTANT 280. KODON (PKU VAK'ALARININ %2'Sİ) |
|---|---|---|---|---|
| PAH proteininin uzunluğu | 452 amino asit | 452 amino asit | 452 amino asit | 452 amino asit |
| DNA kodonu | xxCGGxx<br>xxGCCxx | xxTGGxx<br>xxACCxx | xxGAAxx<br>xxCTTxx | xxAAAxx<br>xxTTTxx |
| mRNA kodonu | xxCGGxx | xxUGGxx | xxGAAxx | xxAAAxx |
| Kodlanan amino asit | Arjinin | Triptofan | Glutamik asit | Lizin |
| Aktif PAH enzimi? | Var | Yok | Var | Yok |

## TABLO 15.2

### İnsanlardaki Bazı Genetik Hastalıklar

| HASTALIK ADI | KALITIM MODELİ | MUTANT GEN; PROTEİN ÜRÜN | KLİNİK FENOTİP |
|---|---|---|---|
| Ailesel hiperkolesterolemia | Otozomal kodominant; 500 heterozigotta 1 | *LDLR*; düşük dansiteli lipoprotein reseptörü | Kanda yüksek, kolesterol, kalp hastalığı |
| Kistik fibrozis | Otozomal resesif; 4000'de 1 | *CFTR*; zardaki klor iyon kanalı | Bağışıklık, sindirim ve solunum sistemi hastalığı |
| Duchenne kas distrofisi | Cinsiyete-bağlı resesif; 3500 erkekte 1 | *DMD*; kastaki zar proteini olan distrofin | Kas zayıflığı |
| Hemofili A | Cinsiyete-bağlı resesif; 5000 erkekte 1 | *HEMA*; *kan pıhtılaşma* proteini faktör VIII | Yaralanma sonucu kanın, pıhtılaşmaması, kanama |

kodominant ya da çekinik olup, bazıları da cinsiyete bağlıdır. Bu hastalıkların moleküler düzeyde nasıl analiz edildiğini incelemeden önce, genlerle proteinler arasındaki muhteşem ilişkiye dönelim.

### Prion hastalıkları protein konformasyonundaki bozukluklardır

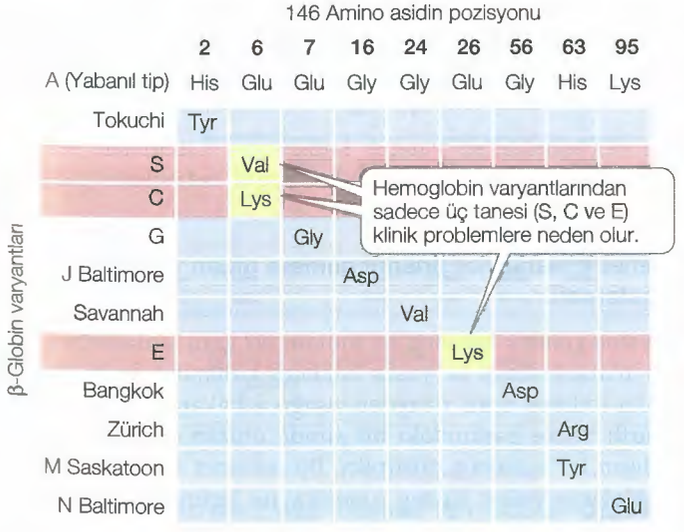
Aktarılabilen spongiform ansefalopatiler (*transmissible spongiform encephalopathies* =TSEs) insanların da dahil olduğu birçok memelide görülen dejeneratif beyin hastalıklarıdır. Bu hastalıklarda beyinde aşamalı olarak boşluklar oluşur ve beyin sünger görünümü alır. Scrapie 250 yıldır bilinen bir TSE'dir. Bu hastalıktan etkilenen koyun ve keçiler vücutlarındaki tüyleri ovalama gibi anormal davranışlar ve daha ciddi nörolojik problemler sergiler. 1980'lerde İngiltere'deki ineklerde ortaya çıkan TSE'nin, scrapie hastası koyunlardan hazırlanan ürünlerle beslenmeden kaynaklandığı saptandı. Bu inekler çırpınıyor ve vücutlarını çitlere sürtüyordu. Bu davranış nedeniyle çiftçiler bu inekleri "deli dana" olarak adlandırdı. 1990'larda bu ineklerin etini yiyen bireylerde medyada "deli dana hastalığı" olarak adlandırılan ve hastalığın insanlardaki versiyonu olan hastalık ortaya çıktı. Bu hastalar ne yazık ki hayatlarını kaybetti.

İlk önce hastalık nedeninin virüsler olduğundan şüphelenildi. Ancak Londra'daki Hammersmith Hastanesi'nde çalışan Tikva Alper, nükleik asitleri inaktive etmek için enfekte özütleri çok yüksek dozdaki ultraviyole ışığı ile muamele ettiği halde, bu özütlerin yine de TSE'ye neden olduğunu gösterdi. Dolayısıyla, hastalık etmeninin virüs değil bir protein olduğunu öne sürdü. Daha sonra, California Üniversitesi'nden Stanley Prusiner hastalıktan sorumlu olan proteini saflaştırdı ve bunun RNA ya da DNA içermediğini gösterdi. Bu proteine proteinöz enfektif partikül (*proteinaceous infective particle*) ya da **prion** adını verdi. Bu sonuç moleküler biyolojideki Santral Dogma'ya (DNA→RNA→protein; bakınız Bölüm 14) ters düşen bir olgu idi; çünkü "her şeyi yapan" etmen bir protein olup, herhangi bir genetik materyal işe karışmıyordu.

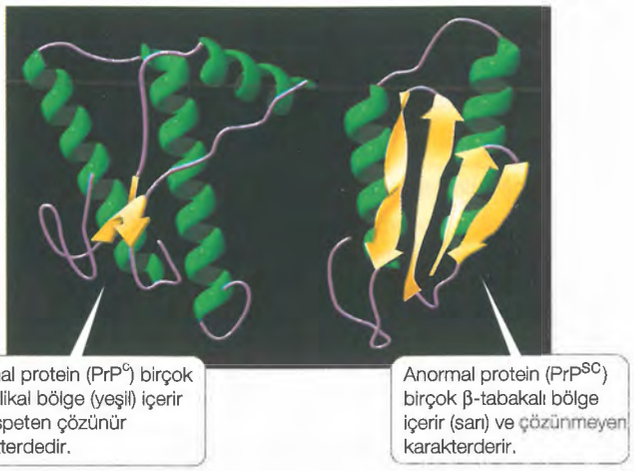
Bu nadir durum, mutant gen olmaksızın mutant bir fenotip ortaya çıkmasıdır. Normal beyin hücreleri $PrP^c$ adı verilen normal bir zar proteini içerir. TSE'den etkilenen beyin dokusunda normal protein ile *aynı amino asit dizisine* sahip bir protein vardır, ancak $PrP^{sc}$ denilen bu protein farklı bir üç-boyutlu yapıya sahiptir (**Şekil 15.14**). Dolayısıyla, TSE'ler bir mutant genden kaynaklanmaz (iki proteinin birincil yapıları aynıdır), protein konformasyonundaki bir değişiklik hastalığa yol açan nedendir. Bu proteinin üç-boyutlu yapısındaki değişiklik onun hücre içindeki işlevi üzerinde önemli etkiler ortaya çıkarır. $PrP^{sc}$ çözünmeyen karakterde olduğu için, beyin dokusunda ipliksi yapılar halinde üst üste yığılır ve hücre ölümüne neden olur.

$PrP^{sc}$ içeren bir materyal ile karşılaşan normal bir hücre, nasıl TSE ile sonuçlanır? Anormal $PrP^{sc}$ proteininin normal $PrP^c$ proteininde konformasyonel değişikliği indüklediği ve onun da anormal hale gelmesine neden olduğu görülmektedir. Ancak bu dönüşümün nasıl olduğu henüz açıklık kazanmamıştır.

TSE'lerin nasıl ortaya çıktığını anlamaya çalışan bilim insanları "Prion proteininin *normal* rolü nedir?" sorusuna cevap aramaktadır. Yakın zamanda prion proteininin beyindeki β-amiloid denilen bir proteinin sentezinde önemli olan bir enzimi bloke ettiği gösterilmiştir. β-Amiloid, Alzheimer hastalarının beyninde biriken proteindir. Erken yaştaki (40 yaşında) Al-




**15.13 Hemoglobin Polimorfizmi** Bu mutant allellerin her biri 146 amino asitlik β-globin zincirinde bir amino asit açısından farklı olan bir proteini kodlar. Bilinen binlerce β-globin varyantından sadece solda görülen üç tanesinin klinik anormalliklere yol açtığı bilinmektedir. "S" orak-hücre anemisi allelidir.




**15.14 Prion Hastalıkları ve Protein Konformasyon Bozuklukları** Beyin hücrelerindeki normal bir zar proteini ($PrP^C$, solda) hastalık yapan forma ($PrP^{SC}$, sağda) dönüşebilir. Hastalık yapan bu form farklı bir üç-boyutlu yapıya sahiptir.

zheimer hastalarının beyinlerinde daha az $PrP^C$ bulunur. O halde $PrP^C$'nin Alzheimer hastalığına karşı koruyucu bir rol oynadığı görülmektedir. Bu proteinin başka işlevleri olduğu da saptanmakla birlikte, TSE'nin yayılma mekanizması henüz anlaşılamamıştır.

Prionlar diğer insan hastalıklarından farklı bir olgudur. Kalıtsal hastalıkların büyük çoğunluğu protein ürünlerin düzeylerinde düşmeye neden olan ya da işlevsiz proteinler ortaya çıkaran mutasyonlardan kaynaklanır. Ancak diğer bütün genler gibi bu genlerin ifadesi de çevreden etkilenir.

### Birçok hastalığın nedeni çoklu genler ve çevredir

Değişikliğe uğramış tek bir proteine ve bunun değişikliğe uğramış genine bağlı klinik fenotiplere sahip insan hastalıklarının sayısı binleri bulur. Bu hastalıkların tümünün insan populasyonundaki frekansı yaklaşık yüzde birdir.

Ancak çok daha yaygın olan hastalıklar **çok faktörlü**dür; yani bunlar birçok gen ve proteinin bir ya da daha fazla çevresel etmen ile etkileşiminden kaynaklanır. Genetik araştırmalarda bireyleri normal (yabanıl tip) ya da anormal (mutant) olarak adlandırma söz konusudur. Bununla birlikte, gerçekte her birey mutasyonlar aracılığı ile ortaya çıkan binlerce ya da milyonlarca genetik varyasyon içerir. Hastalığa yatkınlığımız bu genotiplerle, yediğimiz yiyecekler ya da karşı karşıya kaldığımız patojenler gibi çevresel etmenlerin karmaşık etkileşimleri tarafından belirlenir. Örneğin, karmaşık genotipik özellikler bazı kişilerin yağ oranı yüksek besinler tükettiği halde kalp krizi geçirmemesine ya da enfeksiyon yapan bakterilere maruz kalan bazı bireylerin hastalığa yenilmesine neden olur. Yapılan hesaplamalar tüm insanların yaklaşık yüzde altmışının *genetiksel etkiye açık* hastalıklara yakalandıkları fikrini vermektedir. Moleküler tıp ve insan genom dizisi çalışmalarının temel amacı bu genetik etkileri açıklamaktır.

## 15.3 ÖZET

**Genetik mutasyonların çoğu işlevsiz enzimler, yapısal proteinler ya da zar proteinleri şeklinde ifade edilir. İnsan genetik hastalıkları dominant, kodominant ya da çekinik olarak kalıtılabilir ya da cinsiyete-bağlı olabilir.**

- İnsanlarda bir genetik mutasyondan kaynaklanan ve hastalığa neden olan anormal bir protein örneği veriniz. Bakınız ss. 327-328
- İnsanlarda bir genetik mutasyondan kaynaklanan ve hastalığa neden olmayan bir anormal protein örneği veriniz. Bakınız s. 328
- Beyin hücrelerinin zar proteini olan $PrP^C$ ile prionların oluşturduğu hastalıklar arasında nasıl bir ilişki vardır? Bakınız s. 329

Hastalığa (TSEler hariç) neden olan anormal proteinler genetik mutasyonlardan kaynaklanır. Şimdi moleküler tıbbın önemli uğraşlarından biri olan bu gibi mutasyonların tanımlanmasına geçiyoruz.

## 15.4 DNA'daki Hangi Değişiklikler Genetik Hastalıklara Yol Açar?

Fenilketonüri ve orak-hücre anemisi gibi kalıtsal hastalıklara ait klinik fenotiplerin hangi proteinlerle ilişkili olduğu takip edilebilmekte ve bunların genleri tanımlanabilmektedir. DNA varyasyonlarını tanımlama yöntemlerindeki yeni gelişmeler, insanların genetik analizinde yeni bir yol ortaya çıkarmıştır. Bu gibi vak'alarda öncelikle klinik fenotip ile DNA'daki varyasyon ilişkilendirilmekte, daha sonra da ilgili protein tanımlanmaktadır. Bu buluş **tersine genetik** olarak adlandırılır; çünkü burada izlenen yol 1980'lerin ortalarından önce yapılan genetik analizlerin ters yönünde ilerlemektedir. Örneğin, orak-hücre anemisinde önce hemoglobindeki protein anomalisi (tek bir amino asit değişikliği) tanımlanmış, daha sonra β-globin geni izole edilerek DNA'daki mutasyon ortaya konulmuştur.

klinik fenotip → protein fenotipi → gen

Diğer taraftan kistik fibrozis için (bakınız Tablo 15.2) öncelikle *CFTR* geninin mutant versiyonu izole edilmiş, daha sonra ilgili protein karakterize edilmiştir:

klinik fenotip → gen → protein fenotipi

Bu yaklaşımlardan hangisi kullanılırsa kullanılsın, sonuçta hastalık nedeni olan protein(ler) özgül tedavilerin geliştirilmesinde önemlidir.

### Genetik markörler önemli genlere giden yolu gösterebilir

Tersine genetik aracılığı ile mutant bir geni tanımlamak için, bir markör dizisi ile yakın bağlantı kullanılır. Bu bağlantıyı anlayabilmek için, uzaydan aşağıya bakarak, Chicago'nun North Shore parkındaki bir sırada oturan oğlunu görmeye çalışan bir astronot düşünün. Bu astronot ilk önce referans noktalarını bulur. Kuzey Amerika'nın biçimini tanır ve daha sonra Michigan Gölü'ne, Willis Kulesi'ne vs. doğru yaklaşır.

North Shore Parkı'nı bulduğunda, oğlunu görmek için gelişmiş optik aygıtlar kullanabilir. Gen izolasyonunun referans noktaları da **genetik markörlerdir.**

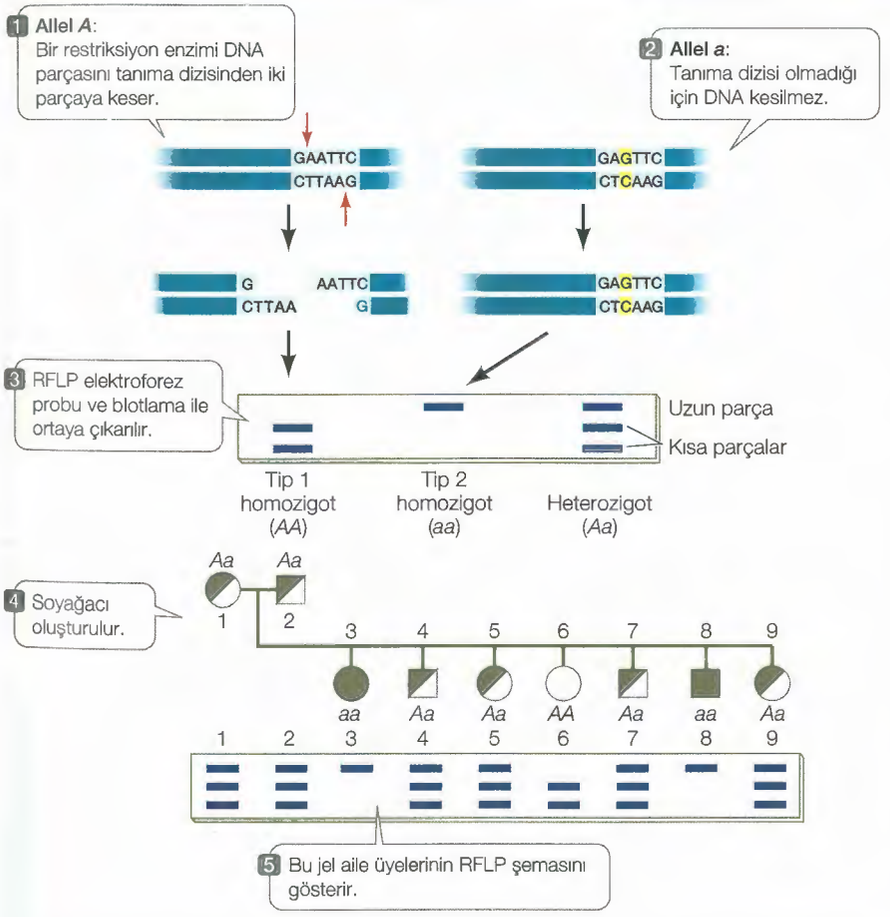
- En az *iki mutasyonunun* bilinmesi gereklidir. Mutasyonlardan biri hastalık fenotipini belirler, diğeri ise hastalık fenotipini etkilemediği halde tanımlaması kolay olan yakın bağlantılı "markör mutasyon"dur. İlk dönemlerdeki genetik çalışmalarda önemli karakterlerin kalıtımını izlemek için, görünür fenotipler ortaya çıkaran markörler kullanılmıştır. Günümüzde, tek nükleotid polimorfizmleri (SNPler) ya da STRler kullanılmaktadır.
- *Genetik linkaj*, markör ile hastalığa neden olan allelin birlikte kalıtımıdır. Eğer bunlar daima birlikte ise, kromozom üzerinde birbirine yakın konumda demektir.

Bir genetik belirtecin sahip olması gereken en önemli özellik, son zamanlarda kullanılan hızlı DNA analiz yöntemleri ile tanımlanabilen allelik polimorfizmlere (dizi farklılıkları) sahip olmasıdır. Kısım 15.2'de gördüğümüz gibi, bir STR farklı sayılarda kısa tekrar dizileri içerebildiği için, bu markörlerin çoklu allelleri vardır. Kısım 15.2'de aynı zamanda restriksiyon enzimlerinin kesim bölgesi içinde SNP yer alması durumunda, SNPleri tanımlamak için kullanılabileceğini de gördük. İnsanlardaki genleri ve bunlardaki anormallikleri tartışmaya başlamadan önce, genetik polmorfizmleri ve diğer SNP markörlerini tanımlamada restriksiyon enzimlerinin kullanılmasını daha ayrıntılı olarak gözden geçireceğiz.

## YAŞAMI ARAŞTIRMA İÇİN ALETLER

### 15.15 RFLP Markörleri

Restriksiyon parça uzunluğu polimorfizmi genetik markörleri olarak iş gören DNA dizilerindeki farklılıklardır. Linkaj çalışmaları hastalıklarla ilişkili genleri izole etmek için kullanışlıdır.




yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 15.1 • Allele – Özgü Kesim

### RESTRİKSİYON PARÇA UZUNLUĞU POLİMORFİZMLERİ

Kısım 15.2'de belirtildiği gibi, restriksiyon enzimleri DNA moleküllerini özgül tanıma dizilerinden keserler. Belirli bir restriksiyon enzimi herhangi bir insan kromozomu üzerinde binlerce kesim yaparak pek çok DNA parçası oluşturabilir. Örneğin *Eco*RI enzimi DNA'yı aşağıdaki diziden keser.

5'.... GAATTC ... 3'

Bu tanıma dizisinin insandaki 7. kromozomun belirli bir yerinde bulunduğunu düşünelim. Restriksiyon enzimi DNA'yı bu kısımdan bir kez keserek iki parça oluşturacaktır. Şimdi bazı kişilerde bu dizinin bir SNP içerdiğini ve aşağıdaki şekilde mutasyona uğradığını düşünelim:

5'.... GAGTTC ... 3'

Bu dizi restriksiyon enzimi tarafından tanınmayacak ve kesilmediği için daha büyük tek bir DNA parçası ortaya çıkacaktır.

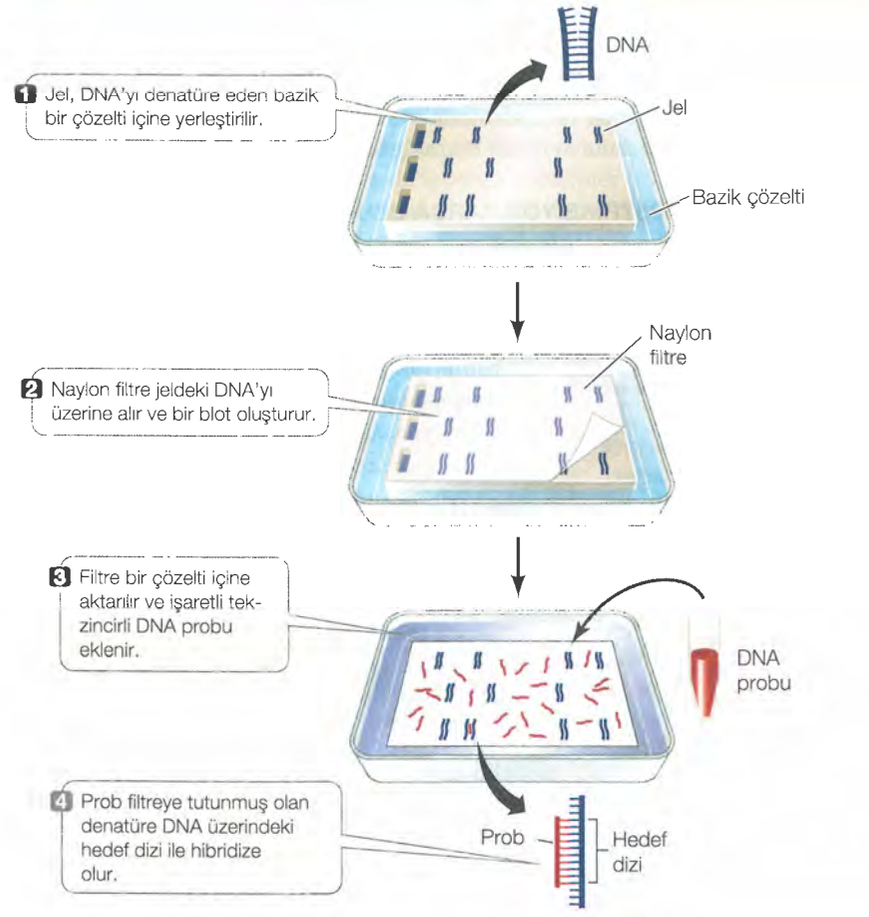
Restriksiyon bölgelerindeki mutasyonlardan kaynaklanan DNA dizi farklılıkları **restriksiyon parça uzunluğu polimorfizmleri** (restriction fragment length polymorphisms= **RFLPler**) olarak adlandırılır (**Şekil 15.15**). Bu polimorfizmler elektroforez jeli üzerinde bantlar halinde kolayca gözlemlenebilir. Bir RFLP bant şeması, Mendel tarzı kalıtımla aktarılabilir ve soyağacı aracılığı ile takip edilebilir. İnsanlar ve diğer organizmalar için bu markörlerden binlercesi tanımlanmıştır.

PCR teknolojisinin geliştirilmesinden önce, RFLPleri analiz etmenin tek yolu total DNA örneklerini restriksiyon enzimleri ile kesmekti. Bu örnekler farklı uzunluklarda binlerce DNA parçası içerir. Belirli bir parçayı görünür hale getirmek için jel üzerindeki DNA naylon bir zara aktarılır (blotlanır), iki zincirin ayrılması için denatüre edilir ve üzerinde çalışılan RFLP parçasının en azından bir kısmına komplemanter olan tek-zincirli bir DNA parçası (*prob*) ile karıştırılır (**Şekil 15.16**). Prob RFLP'yi içeren DNA bandı ile hibridize olur (baz eşleşmesi yapar). Prob ya

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 15.16 DNA Parçalarının DNA Jel Blotlaması İle Analiz Edilmesi

Özgül bir DNA parçasının elektroforez jeli üzerindeki yerini saptamak için prob kullanılır.




radyoaktif bir izotop ya da kimyasal bir etiket ile "işaretli" olduğu için, RFLP'yi içeren parça blot üzerindeki diğer binlerce parça arasında görünür hale gelir. Bu teknoloji hem insan genomunun hem de çok sayıda başka organizma genomunun "RFLP haritalarını" oluşturmak için kullanılmıştır.

**TEK NÜKLEOTİD POLİMORFİZMLERİ** Kısım 15.2'de belirtildiği gibi, tek nükleotid polimorfizmleri (SNPler) ökaryotik genomlarda yaygındır. İnsan genomunda kabaca her 1.330 baz çiftinde bir tek nükeotid polimorfizmi bulunur. Tüm SNPler restriksiyon bölgeleri içinde yer almaz, ancak bunlar da markör olarak kullanılabilir. SNPler doğrudan dizi karşılaştırılması ile gözlenebildiği gibi, SNP'nin versiyonlarından birini içeren bir primerin kullanılması ve böylece sadece bir allelin PZR ile çoğaltılması ile de saptanabilir. SNPler kütle spektrometrisi gibi karmaşık kimyasal yöntemlerle de belirlenebilir (bakınız Kısım 17.5).

STRler, RFLPler ve SNPler ilgilenilen genleri bulmada genetik markörler olarak kullanılabilir; ancak bu genlerin aynı zamanda polimorfik alleller içermesi gerekir. Bu yöntemin dayandığı temel, iki genin aynı kromozom üzerinde birbirine yakın konumda bulunması ve bu nedenle genellikle ebeveynden yavruya birlikte aktarılmasıdır. Aynı durum herhangi bir markör çifti için de geçerlidir. Buradaki ana fikir, kromozom üzerinde ilgili gene yakın konumda olan markörler bulmaktır.

Araştırıcı *daima birlikte kalıtılan* bir markör ve bir gen bulmak zorundadır. Bunu yapmak için, ailelerin tıbbi öyküleri öğrenilir ve soyağaçları oluşturulur. Eğer bir genetik markör ve bir genetik hastalık birlikte kalıtılıyorsa, bunlar mutlaka aynı kromozom üzerinde birbirine yakın durumda demektir. Ancak ne yazık ki bu ikisi "birbirine yakın" oldukları halde, aralarında bir kaç milyon baz çifti mesafe bulunması ihtimali de vardır. Dolayısıyla, bir genin yerini bulmak, bir astronotun parktaki oğlunu uzaydan görmeye çalışmasına benzer.

Araştırılan gen ile daha yakın bağlantı içinde olan markörler nasıl tanımlanır? İnsan genomunun tüm dizisi çıkarılmış olduğundan, (bakınız Bölüm 17) bunu yapmak 10 yıl öncesine göre çok daha kolaydır. Linkaj yapan belirtecin yakınındaki kromozom bölgesinin dizi bilgisi, ek SNP ya da STR markörleri oluşturmak için kullanılır. Bu markörler hastalık fenotipi ile sıkı sıkıya bağlı markörlerin tanımlanması için test edilirler. Sonuç olarak, geni içeren DNA bölgesi birkaç yüz bin baz çifti sınırlarına kadar daraltılmış olur.

Linkaj yapan DNA bölgesi tanımlandıktan sonra, genetik hastalıktan sorumlu olan asıl geni tanımlamak için kullanılabilecek birçok yöntem vardır. Genom dizisi veritabanında bulunan bilgi kullanılarak, bu bölgenin tüm dizisi aday genler açısından taranabilir. Araştırıcı hem hastalık, hem de buna neden olmaya aday genlerin işlevleri hakkındaki biyokimyasal ya da fizyolojik bilgisine dayanarak, hastalıktan sorumlu gen hakkında doğru bir tahmin yapabilir. Hasta ve sağlıklı bireyler arasında aday genler içindeki DNA polimorfizmlerinin tanımlanması, araştırmanın daha da dar bir bölgeye indirgenmesini sağlar. Hasta ve sağlıklı bireylerdeki aday genlere ait mRNA düzeylerinin analizi gibi bazı teknikler kullanılarak, doğru genin tanımlandığı teyit edilebilir.

Genetik hastalıklardan sorumlu olan genlerin izole edilmesi, insan biyolojisini anlamamızda dikkate değer gelişmelere yol açmıştır. Örneğin, kistik fibrozisten sorumlu olan gen ilk önce bir SNP belirteci ile olan birlikteliği sayesinde tanımlanabildi. Hasta olan ve olmayan insanlardaki gen dizileri karşılaştırıldıktan sonra, hastaların çoğunda bulunan bir mutasyon tanımlandı. Bu sonuç insanlarda bu mutasyonunun olup olmadığını test etmeye olanak verdi. Bunun yanı sıra, gen dizisinin bilinmesi bunun kodladığı proteinin tanımlanmasına ve anormal proteinin karakterizasyonuna yol açar. Şimdi artık özel olarak bu proteini hedef alan tedaviler geliştirilmektedir. Normal insanlardaki protein üzerinde yapılan çalışmalar bu

proteinin vücuttaki rolünü anlamamızı sağlamıştır. Dolayısıyla tersine genetik hastalığın tanısı, tedavisi ve biyolojisi için bir araç olmaktadır.

### Hastalığa neden olan mutasyonlar herhangi bir sayıda baz çiftini kapsayabilir

Hastalığa neden olan mutasyonlar tek bir baz çiftini kapsayabildiği gibi (hemofili örneği), uzun bir DNA parçasını (Duchenne kas distrofisi örneği), çok sayıda DNA segmentini (kırılgan-X sendromu örneği) ve hatta kromozomun tümünü (Kısım 11.5'de gördüğümüz Down sendromu) kapsayabilir.

**NOKTA MUTASYONLARI** İnsanlardaki genetik hastalıkların birçoğunda nokta mutasyonu örnekleri bulunur. Bazı durumlarda hasta kişilerin tümünde aynı genetik mutasyon vardır. Orak-hücre anemisinde durum böyledir. Bu hastalıkta β-globin genindeki tek bir baz çifti değişikliği söz konusudur ve bu değişiklik anormal protein ve fenotipe yol açar. Ancak diğer genetik hastalıkların çoğunda durum bundan farklıdır. Örneğin, farklı fenolketonüri (PKU; Tablo 15.1) hastalarında 500'den fazla farklı *PAH* (fenilalanin hidroksilaz) gen mutasyonu saptanmıştır. Bir enzim proteininin üç-boyutlu yapısı ve aktiviteyi etkileyebilecek çok sayıda amino asit değişikliği düşünüldüğünde, bu durum oldukça önemlidir.

**BÜYÜK DELESYONLAR** Büyük delesyonlar DNA'daki çok sayıda baz çiftini etkileyebilir. Örneğin, X kromozomundaki distrofin genini kapsayan delesyonlar Duchenne kas distrofisi ile sonuçlanır. Distrofin kasların yapısal organizasyonunda önemli olduğudan, sadece anormal distrofin formunu içeren kişilerde önemli ölçüde kas zayıflığı vardır. Bazı hallerde distrofin geninin sadece bir kısmı kaybolmuş olup, bunun sonucunda tamamlanmamış olmasına rağmen kısmen işlevsel protein ortaya çıkar ve hastalığın daha hafif bir formu söz konusu olur. Buna karşılık, başka bazı durumlarda genin tüm dizisi delesyonla kaybedilmiş olduğu için, protein hiç yoktur. Bu durum ağır hastalık formuna yol açar. Hatta bazı durumlarda delesyona uğrayan bölge milyonlarca baz çiftini içerir ve sadece distrofin genini değil, komşu genleri de kapsar. Bunun sonucu aynı anda birkaç hastalığın birden ortaya çıkmasıdır.

**KROMOZOMAL ANOMALİLER** Kromozomal anomaliler de insan hastalıklarına neden olur. Bu gibi anomaliler bir ya da daha fazla kromozomun kaybı ya da kazanılması (anöploidi) (bakınız Şekil 11.12), bir kromozom parçasının kaybı (delesyon) ve bir kromozom parçasının bir başka kromozoma aktarılması (translokasyon) ile ortaya çıkar (bakınız Şekil 15.4). Yeni doğan her 200 çocuktan birinde kromozom anomalisi görülür. Bu anomalilerin bazıları ebevenlerden birinde veya her ikisinde birden daha önce var olan aberasyonlar olduğu için kalıtılır. Diğer anomaliler ise ebeveynlerden birinde gamet oluşumu sırasında gerçekleşen ayrılmama (nondisjunction) gibi mayotik olayların sonucu olabilir.

Zekâ geriliğinin en yaygın nedenlerinden biri *kırılgan-X-sendromu*dur (Şekil 15.17). Yaklaşık olarak her 1.500 erkekten ve her 2.000 dişiden biri bu durumdan etkilenir. Bu kişilerin X kromozomunun ucuna yakın kısımda bir daralma söz konusudur. Bu karakterin temel kalıtım modeli X'e bağlı çekinik olmakla birlikte, buna uymayan durumlar da olabilmektedir. Kırılgan-X kromozomu taşıyan kişilerin tümünde zekâ geriliği görülmez.

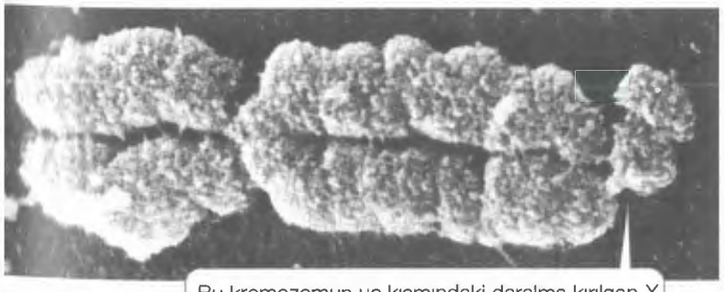
### Sayıca artmış triplet tekrarları bazı insan genlerinde kırılganlık gösterir

Kırılgan-X kromozomu anomalisine sahip erkeklerin yaklaşık beşte biri ve bunların kızlarının çoğu fenotipik olarak normaldir. Ancak, bu kızların erkek çocuklarının birçoğunda zekâ geriliği görülür. Kırılgan-X sendromu görülen bir ailede daha sonraki nesillerde bu hastalık erken dönemde, daha ağır belirtilerle ortaya çıkma eğilimindedir. Anormal allel hemen hemen tümüyle değişmekte ve daha kötü hale gelmektedir.

Kırılgan-X sendromundan sorumlu olan genin (*FMR1*) promotor bölgesinin belirli bir kısmında CGG tekrarları vardır. Normal kişilerde bu triplet 6 ile 54 (ortalama 29) kez tekrarlanır. Kırılgan-X sendromu taşıyan zekâ geriliğine sahip kişilerde ise CGG dizisi 200 ile 2.000 kez tekrarlanmaktadır.

Ara değerler olan 55-200 tekrar taşıyan erkekler hastalık belirtileri göstermez ve ön-mutant (premutant) olarak adlandırılırlar. Bu erkeklerin kız çocuklarında tekrarların sayısı artar (Şekil 15.18). İki yüzden fazla tekrar durumunda CGG tripletlerindeki sitozin metilasyonunun artması ve *FMR1* geni transkripsiyonunun inaktive olma olasılığı söz konusudur. Bu genin protein ürününün normal rolü, nöron fonksiyonu ile ilgili mRNA'lara bağlanarak bunların ribozomdaki translasyonunu düzenlemektir. FMR1 proteini normal düzeylerde yapılmadığı zaman, bu mRNA'lar olması gereken şekilde translasyona uğrayamaz ve sinir hücreleri ölür. Bu hücrelerin kaybı sıklıkla zekâ geriliği ile sonuçlanır.

**Sayıca artmış triplet tekrarları** olgusu, miyotonik distrofi (CTG triplet tekrarları içeren) ve Huntington hastalığı (CAG tekrarları içeren) gibi bir düzineden fazla başka hastalıkta da bulunmuştur. Protein kodlayıcı bölge içinde ya da dışında bulunabilen bu gibi tekrarların herhangi bir bozukluğa neden olmaksızın birçok başka gen içinde de yer alabileceği görülmektedir. Bu tekrarların nasıl arttığı bilinmemektedir. Buna ilişkin teorilerden biri DNA polimerazın tekrarlardan birini kopyaladıktan sonra geri kaydığı ve bu tekrarı yeniden kopyaladığıdır.



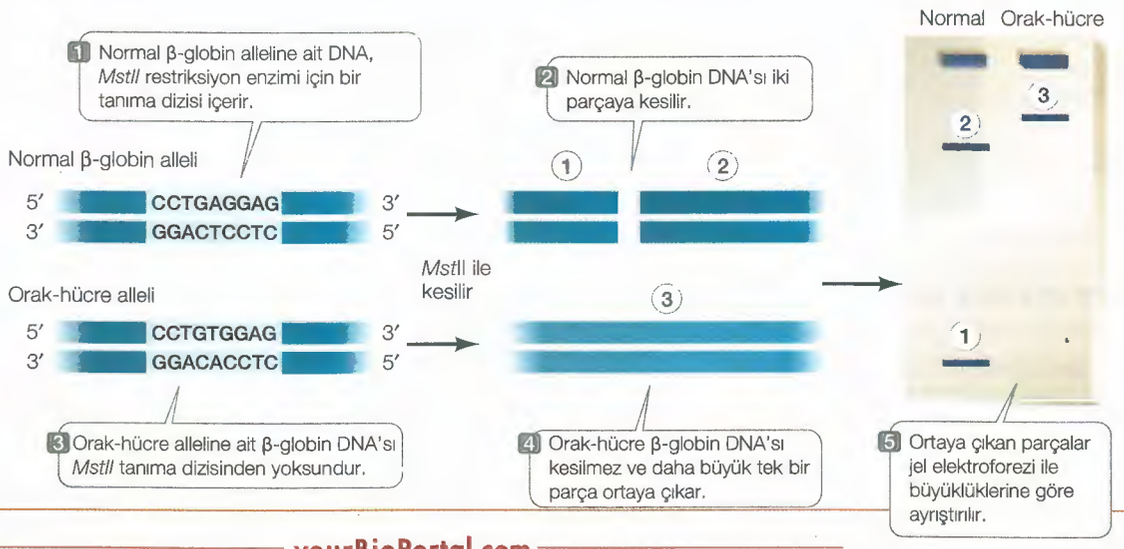
Bu kromozomun uç kısmındaki daralma kırılgan-X anomalisi lokasyonudur.

**15.17 Metafazdaki Kırılgan-X Kromozomu** Kırılgan-X sendromu ile ilişkili olan kromozomal anomali mikroskop altında kromozom üzerindeki bir daralma şeklinde gözlenir. Bu oluşum kromozomun mikroskobi için hazırlanması sırasında ortaya çıkar.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

## 15.20 Allele-Özgü-Kesim İle DNA Testi

Allele-özgü kesim örneğin orak-hücre hastalığına neden olan mutasyonların saptanması için kullanılabilir.



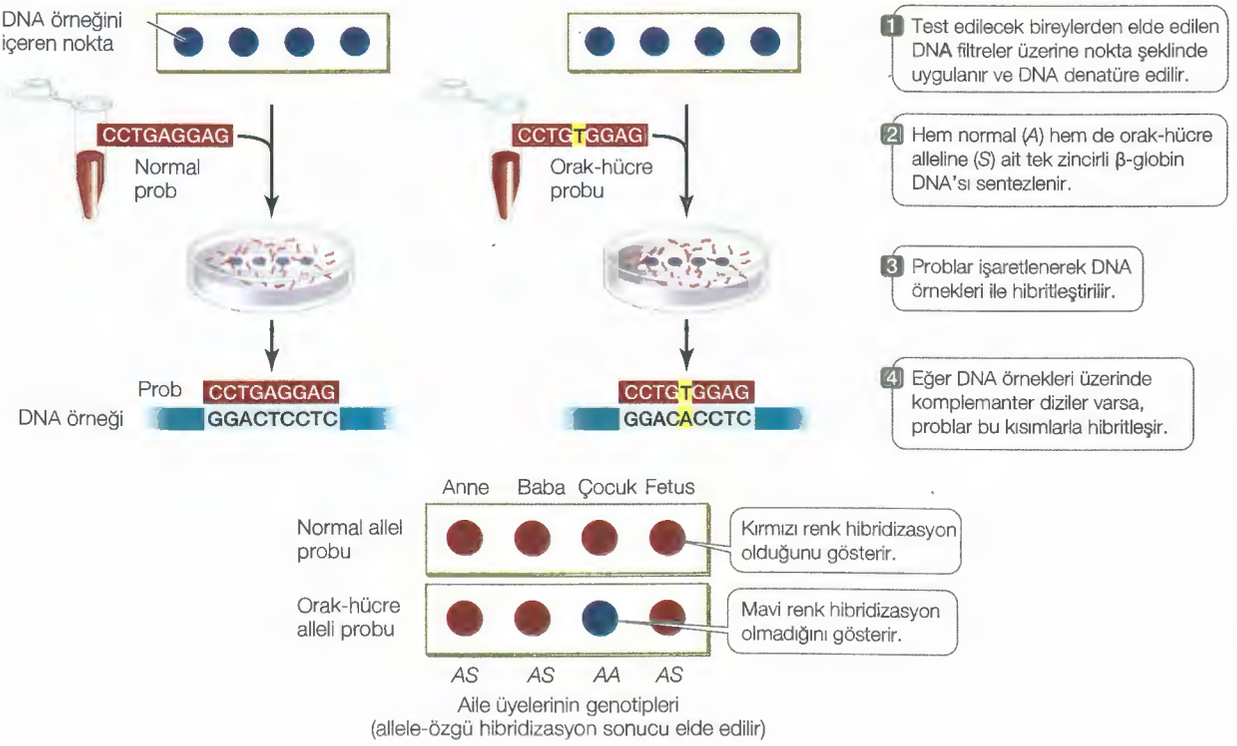

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 15.2 • Allele -Özgü Kesim İle DNA Testi**

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

## 15.21 Allele-Özgü Oligonükleotid Hibridizasyonu İle DNA Testi

Bu ailenin test edilmesi, onlardan üçünün orak-hücre allelinin heterozigot taşıyıcısı olduklarını ortaya çıkarmıştır. Buna karşılık ilk çocuk kalıtımla iki tane normal allel aldığı için, hem hastalıktan etkilenmez, hem de hastalığın taşıyıcısı değildir.



## 15.5 ÖZET

**Genetik tarama genetik hastalığı olan, hastalığa yakalanma riski olan ya da taşıyıcı olan kişilerin tanımlanması için kullanılır. Örneğin, aktivitesi değişmiş bir enzim gibi anormal proteinin tanımlanmasıyla fenotipik düzeyde tarama yapılabildiği gibi, doğrudan DNA testleri aracılığı ile genotip düzeyinde de yapılabilir.**

- Yeni doğan bebekler PKU açısından nasıl taranır? **Bakınız s. 334 ve Şekil 15.19**
- Allele-özgü oligonükleotid hibridizasyonu ile mutasyon taramanın allele-özgü kesim farklılıkları ile taramaya göre ne gibi bir avantajı vardır? **Bakınız s. 335, Şekil 15.20 ve 15.21**

Devam eden araştırmalar giderek artan doğruluktaki tanı testlerinin geliştirilmesi ve çeşitli genetik hastalıkların moleküler düzeyde daha iyi anlaşılmasıyla sonuçlanmıştır. Bu bilgi genetik hastalıklar için yeni tedaviler geliştirilmesine uygulanmaktadır. Bir sonraki kısımda tedaviye yönelik çeşitli yaklaşımları gözden geçireceğiz. Bu yaklaşımlar arasında mutant fenotipin değiştirilmesi ve mutant gen yerine normal versiyonunun takılması yer almaktadır.

# 15.6 Genetik Hastalıklar Nasıl Tedavi Edilir?

Genetik hastalıkların çoğunun tedavisi, hastadaki belirtileri hafifletmeye çalışmak şeklindedir. Ancak bu hastalıklar ister PKU gibi tüm hücreleri, isterse kanser gibi sadece somatik hücreleri etkiliyor olsun, etkili bir tedavi için hekimin hastalığı doğrulukla teşhis etmesi ve moleküler düzeyde hastalığın nasıl etki ettiğini anlaması gereklidir; böylece hastalığa erken müdahele mümkün olabilir. Genetik hastalıklara müdahele etmede iki temel yaklaşım vardır: hastalığın fenotipini değiştirmek, ya da hasarlı geni çıkarmak.

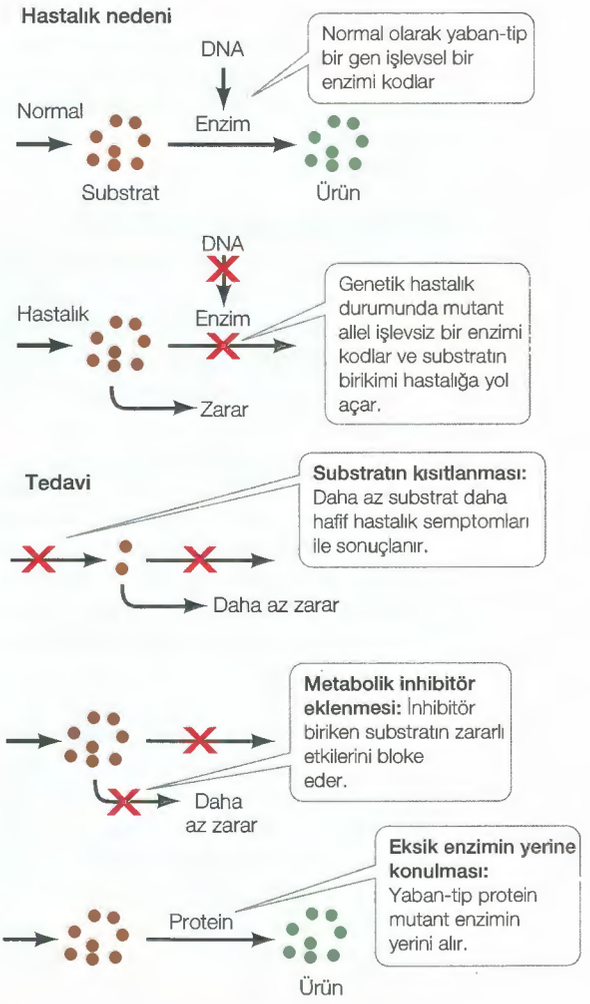
### Genetik hastalıklar fenotipin değiştirilmesiyle tedavi edilebilir

Bir genetik hastalığın fenotipini değiştirmek ve böylece onun bireye daha fazla zarar vermesini önlemek şu üç yoldan biriyle yapılır: eksik olan enzimin substratını kısıtlamak, zararlı bir metabolik tepkimeyi inhibe etmek, eksik olan protein ürünü yerine koymak (**Şekil 15.22**).

**SUBSTRATIN KISITLANMASI** Eksik olan bir enzimin substratının kısıtlanması PKU tanısı alan yenidoğanlarda kullanılan bir yaklaşımdır. Bu durumda eksik olan enzim fenilalanin hidroksilaz, substrat ise fenilalanindir. Bebeğin besin içindeki fenilalanini parçalayamaması, klinik belirtilere neden olan substratın birikmesine yol açar. Bu nedenle bebek kısa sürede kullanmaya yetecek kadar fenilalanin içeren özel bir diyetle beslenir. Bu bebeklerin beslenmesinde az miktarda fenilalanin içeren süt-temelli bir ürün olan Lofenelac kullanılır. Daha sonraları fenilalanin düzeyi düşük belirli meyve, sebze ve tahıllar diyete eklenebilir. Özellikle beyin gelişiminin en hızlı olduğu çocukluk döneminde çok miktarda fenilalanin içeren et, balık, yumurta, süt ürünleri ve ekmeğin bu hastanın diyetinde olmaması gerekir. Yapay tatlandırıcı olan aspartam da fenilalanin amino asidi içerdiği için bu hastalar tarafından kullanılmamalıdır.

PKU hastalarına hayatları boyunca düşük fenilalanin içeren diyet ile beslenmeleri tavsiye edilir. Beslenmedeki bu kısıtlamaları uygulamak güç olmakla birlikte, oldukça etkilidir. Yenidoğanlardaki taramaların başlamasından bu yana sürdürülen takip çalışmaları, özel diyetle beslenen feniketonürili bireyler ile populasyonun geri kalanı arasında zekâ yetenekleri bakımından bir fark olmadığını göstermiştir. Tedavi edilmeyen hastaların ciddi bir sonuç olan zekâ geriliği ile karşı karşıya kalacağı düşünüldüğünde, elde edilen bu sonuç toplum sağlığı açısından etkileyici bir başarıdır.

**METABOLİK İNHİBİTÖRLER** Kısım 11.7'de hücre döngüsündeki çeşitli süreçleri inhibe eden ilaçların kanser tedavisinde nasıl kullanıldıklarını açıkladık. İlaçlar aynı zamanda birçok




**15.22 Genetik Hastalıkları Tedavi Stratejileri**

genetik hastalığın belirtilerini tedavi amacıyla da kullanılır. Biyologlar bu hastalıkların moleküler özellikleri ve bunlarla ilişkili özel proteinler hakkında daha ayrıntılı bilgi sahibi oldukça, daha özgül tedavi yaklaşımları mümkün olabilecektir.

Bu tip yaklaşıma ait örneklerden biri, kronik miyolojen lösemi tedavisidir. Bu kanser çeşidinde, belirli bazı akyuvar hücreleri diğer hücrelerde bulunmayan tamamen yeni bir protein üretecek şekilde mutasyona uğrarlar. Bu yeni protein izole edilmiş, bunu hedef alarak inhibe eden ve böylece kanser hücrelerinin çoğalmasını önleyen bir ilaç geliştirilmiştir. Sonuç bu hastaların hayatta kalışını büyük ölçüde uzatmıştır.

**EKSİK OLAN PROTEİNİN YERİNE KONULMASI** İşlevsel bir proteinin olmadığı bir hastalık fenotipini tedavi etmenin yolu, bu eksik proteini yerine koymaktır. Bu yaklaşım hemofili tedavisinin temelini oluşturur. Hemofili hastalarına kanlarında bulunmayan faktör VIII dışarıdan verilir. İlk başlarda bu protein kandan elde ediliyor ve genellikle virüs ya da başka patojenlerle kontamine olabiliyordu. Ancak günümüzde, insanlardaki kan pıhtılaştırıcı proteinlerin rekombinant DNA teknolojisi (bakınız Bölüm 18) ile üretimi, bunların çok daha saf halde elde edilmelerini sağlamıştır.

Ne yazık ki, genetik mutasyonların neden olduğu birçok hastalığın fenotipi son derece karmaşıktır. Bu gibi durumlarda, biraz önce açıkladığımız basit önlemler işe yaramaz. Aslına bakılırsa, tek-gen mutasyonlarının neden olduğu 351 hastalık ile ilgili yakın zamanda yapılan bir değerlendirme, en yeni tedavi uygulamalarının hastaların yaşam süresini sadece yüzde 15 oranında uzatabildiğini göstermiştir.

### Gen terapisi özgül tedaviler için bir umut olabilir

Şurası açık ki, eğer bir hücre işlevsel bir allelden yoksunsa, bu alleli ona kazandırmak akıllıca bir yaklaşım olur. Gen terapisinin amacı budur. Tek-gen mutasyonlarının neden olduğu seyrek görülen kalıtsal bozukluklardan kansere kadar uzanan hastalıklar, gen terapisi uygulamaları geliştirmek için yoğun araştırmalara konu olmaktadır.

**Gen terapisi**nin amacı konakçıda ifade edilecek yeni bir geni o konakçının genomuna sokmaktır. Bu yeni DNA, insan hücrelerinde aktif olabilecek bir promotora takılmak zorundadır. Bu gibi uygulamalar geliştirme çabası içinde olan hekimler çeşitli zorluklarla karşılaşmaktadır. Bu araştırıcılar, konakçı hücrelerinin yeni geni alabilmesi, bu genin konakçı DNA içine doğru biçimde katılabilmesi ve ifade edilebilmesi için etkili bir yol bulmak zorundadırlar.

Hangi insan hücreleri gen terapisi için hedef olarak seçilmelidir? En iyi yaklaşım, vücuttaki her hücrede işlevsel olmayan allelin işlevsel allel ile yer değiştirmesi olacaktır. Ancak bir genin her hücreye sokulması çok büyük zorluk taşır. Yakın zamana kadar, gen terapisi konusundaki girişimlerde *in vivo* teknikler kullanılmıştır. Şöyle ki, hekimler hastanın vücudundan aldıkları hücrelere laboratuvarda yeni geni eklemiş ve bu hücreleri doğru gen ürününün üretileceğini umarak hastaya geri vermişlerdir. **Şekil 15.23** bu tekniğin başarılı bir örneğini göstermektedir.

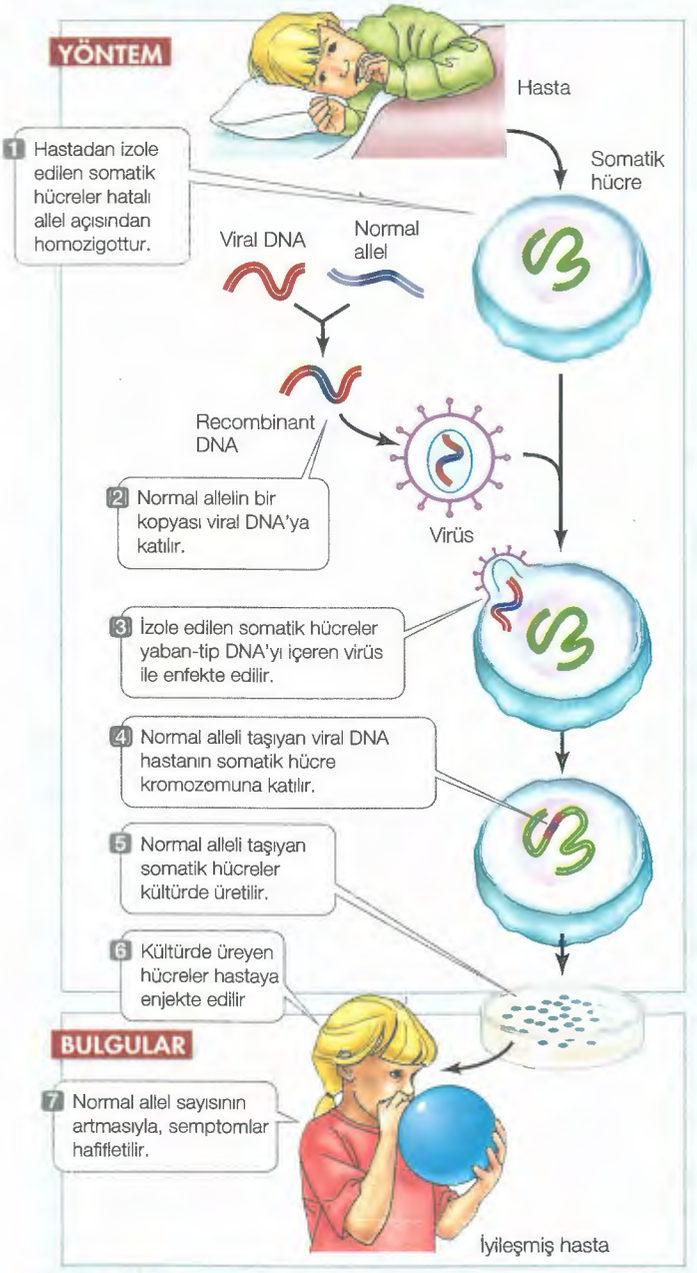
Adenozin deaminaz akyuvarların olgunlaşması için gereklidir. Bu enzimin mutant alleli açısından homozigot olan bir kişide genetik hastalık ortaya çıkar. Bu enzimi içermeyen

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

**15.23 Gen Terapisi: Ex Vivo Yaklaşım**

Hastanın vücudundan alınan somatik hücrelere yeni genler eklenir. Daha sonra bu hücreler eksik gen ürününü yapmak üzere hastanın vücuduna geri verilir.

**HİPOTEZ** **Normal bir allelin eklenmesi ve ifadesi önemli bir genin iki allelinde de hata taşıyan hastaya yardım edebilir.**




**SONUÇ** **Gen terapisi genetik hastalıkların neden olduğu semptomların hafifletilmesinde etkili olabilir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

bireylerin bağışıklık sistemi ciddi ölçüde eksiklikler taşır. Yabanıl tip adenozin deaminaz geni izole edilmiş ve bir virüs genomuna takılarak, enzimden yoksun hasta bireyin akyuvar hücrelerine sokulmuştur. Bu rekombinant virüs hücre içinde üremesini sağlayacak genleri içermemekle birlikte, hücrenin kendisini alması ve genomuna entegre etmesini sağlayacak genlere sahiptir. Rekombinant virüs, kalıtımsal olarak mutant adenozin deaminaz formunu taşıyan hastadan elde edilen akyuvar hücrelerine eklenmiştir. Yaban-tip adenozin deaminaz geni viral DNA ile birlikte hücrelerin genomuna katılmıştır. Yabanıl tip gen ile transforme edilmiş olan bu akyuvar hücreleri hastaya geri verilmiş ve hücreler adenozin deaminaz sentezleyerek bu kişinin durumu iyileştirilmiştir.

Gen terapisindeki bir diğer yaklaşım, genin hastanın hücrelerine doğrudan katılmasıdır. Bu *in vivo* yaklaşım çeşitli kanser tiplerinde denenmektedir. Örneğin, eğer DNA bir aeresol halinde solunum sistemine verilirse, bu muamele ile akciğerdeki kanser hücrelerine ulaşabilmektedir. Yarısından fazlası kanserli olan binlerce hasta bu uygulamaya tabi tutulmuştur. İlk klinik deneylerde kişiler üzerindeki uygulama, bu tedavinin toksik etkisi olup olmadığını ve yeni genin hastaların genomuna katılıp katılmadığını anlamak amacıyla yapılmıştır. Daha ileride yapılacak deneylerde, hastalığın yok olması ya da en azından düzelmesi beklentisiyle daha çok sayıda hastaya bu tedavi uygulanacaktır.

## 15.6 ÖZET

**İnsanlardaki bir genetik hastalığın tedavisi eksik enzimin substratını kısıtlayarak, zararlı bir metabolik tepkimeyi inhibe ederek ya da eksik bir proteini yerine koyarak anormal fenotipi değiştirme girişimlerini içerir. Diğer taraftan, gen terapisi normal alleli hastanın hücreleri içine sokarak, genetik hatayı hedef almayı amaçlamaktadır.**

- Kemoterapide kullanılan metabolik inhibitörler kanser hücrelerini nasıl tedavi eder? **Bakınız ss. 337-338 ve Şekil 15.22**
- İn vivo gen terapisi nasıl çalışır? Buna ait bir örnek verebilir misiniz? **Bakınız s. 338 ve Şekil 15.23**

Bu bölümde genel olarak mutasyonlar üzerinde durduk ve özgül protein ürünler aracılığı ile fenotipi etkileyen DNA değişiklikleri üzerine odaklandık. Ancak moleküler genetik kapsamında genler ve proteinlerden çok daha fazlası vardır. Genomun en temel işlevi hangi genlerin ne zaman ve nerede ifade edileceğini belirlemektir. Bölüm 16'da gen düzenlenmesini ele alacağız.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 15.1 Mutasyon Nedir?

- **Mutasyonlar** DNA'daki kalıtsal değişikliklerdir. **Somatik mutasyonlar** yavru hücrelere aktarılır, ancak sadece **üreme hattındaki mutasyonlar** eşeysel olarak oluşturulan yavrulara geçer.
- **Nokta mutasyonları** DNA'daki tek baz çiftlerinde ortaya çıkan değişikliklerin sonucudur. **Sessiz mutasyonlar** kodlayıcı olmayan DNA'da ya da proteinlerdeki amino asit dizilerini etkilemeyen kodlayıcı gen bölgelerinde ortaya çıkar. **Yanlış anlamlı**, **anlamsız** ve **çerçeve-kayması** mutasyonlarının tümü protein dizilerinde değişikliklere neden olur. **İnceleyiniz Şekil 15.2**
- Kromozomal mutasyonlar (**delesyonlar**, **duplikasyonlar**, **inversiyonlar** ya da **translokasyonlar**) geniş kromozom bölgelerini kapsar. **İnceleyiniz Şekil 15.4**
- **Kendiliğinden oluşan mutasyonlar** DNA ya da kromozomlardaki kararsızlıklar nedeniyle ortaya çıkarlar. **İndüklenen mutasyonlar** bir mutajenin DNA'yı hasara uğratmasından kaynaklanır. **İnceleyiniz Şekil 15.5**
- Mutasyonlar sitozinlerin 5-metilsitozine metillendiği sıcak noktalarda ortaya çıkabilir. **İnceleyiniz Şekil 15.6**
- Mutasyonlar birey olarak organizmalar üzerinde sıklıkla zararlı olmakla birlikte, evrimin hammaddesidir.

### 15.2 DNA Molekülleri ve Mutasyonlar Nasıl Analiz Edilir?

- Mikroorganizmalar tarafından virüslere karşı savunma aracı olarak sentezlenen **restriksiyon enzimleri** özgül **tanıma dizilerinden** (ya da **restriksiyon bölgelerinden**) DNA'ya bağlanır ve onu keserler. Bu enzimler restriksiyon kesimi adı verilen teknik ile DNA'yı küçük parçalara keserek incelemede kullanılırlar. **İnceleyiniz Şekil 15.7**
- DNA fragmentleri **jel elektroforezi** kullanılarak, büyüklüklerine göre ayrıştırılabilir. **İnceleyiniz Şekil 15.8 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 15.1**
- **DNA parmakizi**, bireyleri birbirinden ayırt etmek ya da birbiriyle yakın akraba olan bireyleri ortaya çıkarmak için kullanılır. Bu işlem **tek-nükleotid polimorfizmleri** (**SNPler**) ve **ardışık kısa tekrarları** (**STRler**) incelemede kullanışlıdır. **İnceleyiniz Şekil 15.9**
- DNA barkodlama projesinin amacı tüm canlı türlerindeki tek bir bölgenin dizisini bulmaktır. Bütün bu türlerin tanımlanması bu projenin hedefidir.

### 15.3 Hatalı Proteinler Hastalıklara Nasıl Yol Açar?

- Enzimler, taşıyıcı proteinler, reseptör proteinler ve yapısal proteinler de dahil olmak üzere, hemen hemen bütün protein sınıflarındaki anomaliler genetik hastalıklarla ilişkilidir.
- Tek bir amino asit değişikliği hastalık nedeni olabildiği gibi, işlevsel proteinlerin pek çoğunda amino asit değişiklikleri olduğu gözlemlenmiştir. **İnceleyiniz Şekil 15.13**
- Aktarılabilen spongiform ansefalopatiler (TSEler) enfekte dokuların besin olarak tüketilmesi aracılığı ile bir hayvandan diğerine geçebilen dejeneratif beyin hastalıklarıdır. Enfeksiyon etmeni, anormal konformasyona sahip bir **prion** proteinidir.
- **Çok-faktörlü** hastalıklar birçok gen ve proteinin çevre ile etkileşimlerinin sonucudur. Bu hastalıklar tek bir gende ortaya çıkan mutasyonların neden olduğu hastalıklardan çok daha yaygındır.
- Tahmin edilebilen kalıtım modelleri insanlardaki bazı genetik hastalıklarla ilişkilendirilebilir. Otozomal resesif, otozomal dominant ve cinsiyete-bağlı modeller en yaygın kalıtım modelleridir.

### 15.4 DNA'daki Hangi Değişiklikler Genetik Hastalıklara Yol Açar?

- İnsanlardaki hastalıklardan sorumlu olan mutant genleri ve anormal proteinleri izole etmek mümkündür. **İnceleyiniz Şekil 15.15 ve WEB ATİVİTESİ 15.1**

- Kırılgan-X sendromunun etkileri nesilden nesile daha kötü hale gelir. Bu görünüm **sayıca artan triplet tekrarı**nın sonucudur. İnceleyiniz Şekil 15.18

## 15.5 Genetik Tarama Hastalıkların Saptanmasında Nasıl Kullanılır?

- **Genetik tarama** insanlardaki genetik hastalıkları, bu hastalıklara yakalanma riskini artıran allelleri ya da bu hastalıkların taşıyıcısı olan bireyleri saptamada kullanılır.
- Genetik tarama anormal protein ifadesine bakılarak yapılabilir. İnceleyiniz Şekil 15.19
- DNA testleri mutant allelleri doğrudan belirler. Hücre döngüsünün herhangi bir zamanında herhangi bir hücre bu yolla test edilebilir.
- En yaygın olarak kullanılan iki DNA testi, allele-özgü kesim yöntemi ve allele-özgü oligonükleotid hibridizasyon yöntemidir. İnceleyiniz Şekil 15.20 ve 15.21, ANİMASYONLA ÖĞRENME 15.2

## 15.6 Genetik Hastalıklar Nasıl Tedavi Edilir?

- Bir genetik hastalığın fenotipi üç yolla değiştirilir: eksik enzimin substratının kısıtlanması, zararlı metabolik tepkimenin inhibisyonu ve eksik proteinin yerine konulması. İnceleyiniz Şekil 15.22
- Kanser metabolik inhibitörlerle tedavi edilir.
- **Gen terapisi**nde mutant bir gen yerine normal bir gen yerleştirilir. Bu amaçla hem ex vivo hem de in vivo tedaviler geliştirilmektedir. İnceleyiniz Şekil 15.23

## DENEME TESTİ

1. Fenolketonüri ne tip bir genetik hastalık örneğidir?
   *a.* tek bir enzim işlevsizdir.
   *b.* cinsiyete-bağlı kalıtılır.
   *c.* hasta olmayan iki ebeveyn hasta olan bir çocuk sahibi olamaz.
   *d.* hangi tedavi uygulanırsa uygulansın, daima zekâ geriliği ortaya çıkar.
   *e.* bir taşıyıcı protein gerektiği gibi çalışmamaktadır.

2. β-globin genindeki mutasyonlar,
   *a.* daima öldürücüdür.
   *b.* sadece 6. pozisyondaki amino asitte meydana gelir.
   *c.* yüzlerce sayıda olabilir.
   *d.* daima kırmızı kan hücrelerinin orak şekli kazanmasına yol açar.
   *e.* her zaman jel elektroforezi ile saptanabilir.

3. Çok-faktörlü (kompleks) hastalıklar ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Tek-gen hastalıklarından daha az yaygındırlar.
   *b.* Birçok genin çevre ile etkileşiminden kaynaklanırlar.
   *c.* İnsanların yüzde 1'inden azını etkilerler.
   *d.* Çeşitli mRNA'ların etkileşiminden kaynaklanırlar.
   *e.* Orak-hücre hastalığı bunlara bir örnek oluşturur.

4. Kırılgan-X sendromunda,
   *a.* dişiler erkeklerden daha fazla etkilenirler.
   *b.* kısa bir DNA dizisi kırılgan bir bölge oluşturacak şekilde birçok kez tekrarlanır.
   *c.* mikroskobi için hazırlanan hem X hem de Y kromozomları kırılma eğilimindedir.
   *d.* bu sendroma yol açan geni taşıyan tüm bireylerde zekâ geriliği vardır.
   *e.* temel kalıtım modeli otozomal dominanttır.

5. Genetik hastalıkların birçoğu niçin seyrek görülür?
   *a.* Bireylerin zararlı allelleri taşıma olasılığı düşüktür.
   *b.* Genetik hastalıklar genellikle cinsiyete bağlı oldukları için dişilerde çok seyrektir.
   *c.* Genetik hastalıklar daima dominanttır.
   *d.* İki ebeveynin aynı resesif alleli taşıma olasılığı düşüktür.
   *e.* İnsanlardaki mutasyon hızları düşüktür.

6. İnsan DNA'sındaki mutasyonal "sıcak noktalar",
   *a.* daima transkribe edilen genlerde yer alırlar.
   *b.* sıklıkla 5-metilsitozine modifiye edilmiş sitozinlerde söz konusudur.
   *c.* uzun nükleotid bölgelerini içerirler.
   *d.* sadece uzun tekrarların bulunduğu kısımlarda yer alırlar.
   *e.* proteinleri kodlayan genlerde çok seyrek olarak bulunurlar.

7. PKU için yenidoğanlarda yapılan genetik tarama,
   *a.* çok pahalıdır.
   *b.* idrardaki fenilketonları saptar.
   *c.* bu hastalıktan kaynaklanan zekâ geriliğinin önlenmesini sağlamaz.
   *d.* bebeğin doğumunun ikinci ya da üçüncü günü içinde yapılmalıdır.
   *e.* kandaki fazla fenilketonları saptamak için bakteri üremesini kullanır.

8. DNA testleri ile yapılan genetik tanılar,
   *a.* normal allelleri değil sadece mutant allelleri saptar.
   *b.* sadece sperm ya da yumurta üzerinde yapılabilir.
   *c.* rRNA hibridizasyonları ile yapılır.
   *d.* genellikle restriksiyon enzimlerini ve polimorfik bölgeleri kullanır.
   *e.* PCR ile yapılamaz.

9. Aşağıdakilerden hangisi genetik hastalıkların tedavisinde kullanılan bir yol *değildir*?
   *a.* Zararlı bir biyokimyasal tepkimenin inhibisyonu.
   *b.* Mutasyonu ifade eden hücrelere yaban-tip allelin eklenmesi.
   *c.* Zararlı bir biyokimyasal tepkimenin substratının kısıtlanması.
   *d.* Döllenmiş yumurtadaki mutant bir allelin yabanıl tip allel ile yer değiştirmesi.
   *e.* Mutasyon nedeniyle eksik olan yabanıl tip proteinin yerine konulması.

10. Aşağıdakilerden hangisi genetik hastalıkların tedavisinde kullanılan en son yaklaşımlardan biri *değildir*?
    *a.* Diyetle alınan substratın kısıtlanması.
    *b.* Tüm hücrelerdeki mutant genin normal gen ile yer değiştirmesi.
    *c.* Hastadaki semptomların hahfifletilmesi.
    *d.* Zararlı bir metabolik tepkimenin inhibisyonu.
    *e.* Eksik olan proteinin verilmesi.

## TARTIŞMA

1. Geçmişte fenilketonürili kişilerin doğumdan sonra düşük fenilalanin diyetine tabi tutulmalarına rağmen, ergenlik yaşına geldiklerinde normal diyete geçmelerine izin verilirdi. Bu ergenlerin kanındaki fenilalanin düzeyi yüksek olduğu halde, beyinlerinin bundan zarar görme evresini aştığı düşünülürdü. Ancak, PKU hastası bir kadın hamile kalırsa, bir sorun ortaya çıkar. Fetus tipik olarak heterozigot olmakla birlikte, gelişiminin erken döneminde annenin kanından gelen yüksek düzeydeki fenilalanini metabolize etmesi mümkün değildir. Fetüsün heterozigot olma ihtimali niçin düşüktür? Annesinin PKU'lü olmasından ötürü bu fetüse ne olacağını düşünürsünüz? Çocuk sahibi olmak isteyen PKU'lü bir anneye ne gibi tavsiyelerde bulunursunuz?
2. Kistik fibrozis otozomal resesif bir hastalık olup, akciğer ve solunum yollarında yoğun mukus üretimi ile kendini gösterir. Bu hastalıktan sorumlu olan gen 1.480 amino asitlik bir proteini kodlar. Kistik fibrozis hastalarının çoğunda 508. pozisyondaki fenilalanin eksik olduğu için, bu protein 1.479 amino asit içerir. Kistik fibrozis ile doğan bir bebeğin bu hastalıktan etkilenmeyen daha büyük bir erkek kardeşi olduğunu düşünelim. Büyük erkek kardeşin kistik fibrozis taşıyıcısı olup olmadığını saptamak için nasıl bir DNA testi yaparsınız? Küçük kardeşin akciğer ve solunum yollarındaki hücreleri gen terapisi ile tedavi etmek için nasıl bir protokol tasarlarsınız?
3. Diyabet, kalp hastalıkları ve kanser gibi çok-faktörlü hastalıklarla insanlardaki genetik polimorfizmler arasındaki korelasyonu tanımlamak için birçok araştırma yapılmaktadır. Bu konuda elde edilecek bilgiler ne gibi yararlar sağlayacaktır? Bu tip genetik testlere karşı ne gibi yaklaşımlar olabileceğini düşünürsünüz?

## EK ARAŞTIRMA

Tay-Sachs hastalığı, GM2 gangliyozit adı verilen bir lipidi normal olarak parçalayan hekzosaminidaz A (HexA) enzimini kodlayan gendeki resesif olarak kalıtılan bir mutasyondan kaynaklanır. Bu lipidin beyinde birikimi, sinir sisteminin giderek zarar görmesine ve genellikle 4 yaşında ölüme neden olur. Kan serumundaki HexA aktivitesi homozigot resesiflerde %0-6, taşıyıcılarda %7-35 iken, taşıyıcı olmayanlarda %100'dür. *HexA* genindeki en yaygın mutasyonlardan biri, muhtemelen prematüre dur kodonu ortaya çıkaran dört bazlık bir insersiyondur. Bu hastalığın taşıyıcılarını saptayabilmek için, enzim testleri ve DNA testleri ile nasıl bir genetik tarama yaparsınız? Prematüre dur kodonu hipotezini nasıl araştırırsınız?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Gen Terapi: Ex Vivo Yaklaşım** Bu ödevde, adenozin deaminaz eksikliği olan iki hastayı gen terapisi ile iyileştirmede kullanılan protokolu incelemek için orijinal bir araştırma makalesinden yararlanacaksınız (Şekil 15.23). Bu hastaların hücrelerindeki yabanıl tip geni belirlemek için kullanılan kanıtları gözden geçirecek ve sonuçları bağışıklık sistemi hücrelerinin işlevleri açısından analiz edeceksiniz.

# 16 Gen İfadesinin Düzenlenmesi

## Alkolizm ve gen ifadesinin kontrolü

Çoğu insan alkollü içecekler içer; fakat görece onların çok azı alkol bağımlısı (alkolik) olur. Onlar bunu yaptıkları zaman, sonuç sıklıkla hem sosyal yönden hem de fizyolojik olarak felakettir. Alkolizm, sıklıkla, aile, arkadaşlar ve meslektaşlar ile olan ilişkileri bozar. Kaybedilen üretkenliğin bedeli, sadece Birleşik Devletlerde yıllık olarak 100 milyar doların üzerinde olduğu tahmin edilmektedir. Fizyolojik alkolizm, alkol tüketimine zorlama, tolerans (aynı etkiyi elde etmek için dozu artırma ihtiyacı), ve bağımlılık (tüketimin ani kesilmesi ciddi yoksunluk belirtilerine yol açar) ile karakterizedir. Bu insanların çoğunda, alkol sadece keyif verici (pozitif takviye) olarak iş görmez aynı zamanda kaygı gibi hoşlanılmayan durumları da hafifletir (negatif takviye).

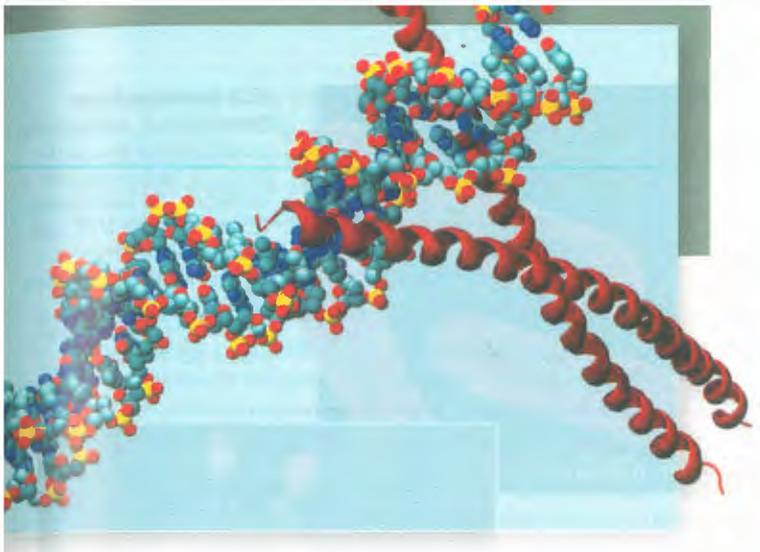



Niçin sadece bazı insanlar alkolik olur? Alkolizm, karmaşık bir davranışsal bozukluktur. Psikologlar, bazen "bağımlı kişiliklerden" söz ederler; ve genetik çalışmalar, bu durumun kalıtsal yönünün olabileceğine işaret etmektedir. Eğer alkolik ve alkolik olmayan insanların beyin kimyalarındaki farklılıkları anlayabilirsek bu hem alkoliklere ve hem de onları tedavi edenlere yardımcı olacaktır. Fakat gerekli deneyleri insanlar üzerinde yapamayız; bunun yerine, alkolizmi moleküler düzeyde çalışmak için hayvan modeller kullanılır. Indiana Üniversitesinden James Murphy, P sıçanları adını verdiği bir sıçan soyu yetiştirdi; bu sıçanlar alkol içeren ya da alkolsüz su verildiğinde alkollü olanı tercih ediyordu. Bu sıçanlar, gerçek bağımlılık belirtilerinin pek çoğunu göstermekteydi: Bu belirtiler arasında alkol tüketimini zorlama, tolerans ve bağımlılık vardı. Aslında, onlar alkolik hayvanların bir genetik soyudur.

İnsanlar sıklıkla kaygılarını rahatlatmak için alkollü içki içerler; ve alkolizm ile anksiyete bozuklukları arasında açık bağlantılar vardır. Benzer soruna sahip pekçok insan gibi, P sıçanları, yabanıl sıçanlara göre daha endişeli görünmektedirler ve zamanlarını açık alanlardan daha çok kapalı alanlarda geçirmektedirler. Alkol içilmesi, bu davranışı değiştirmekte ve onların endişesini rahatlatmaktadır.

Transkripsiyon faktörü CREB ve alkol tüketimi arasında bir bağlantı olabilir. CREB (ya da siklik AMP tepki elemanını bağlayan protein), özellikle beyinde bol miktarda bulunmaktadır ve metabolizmada önemli olan yüzlerce genin ifade edilmesini düzenlemektedir. CREB, enzim protein kinaz A tarafından fosforlandığında aktif hale gelir; protein kinaz A ise, ikinci messenger siklik AMP tarafından aktif hale getirilir. Alkolizmin ve anksietenin moleküler temelini anlamaya yönelik çabada, İllionis Üniveristesinden nörolog Subhash Pandey ve arkadaşları, P sıçanlarının ve yabanıl tip sıçanların

**Alkolizm** Çok büyük sosyal ve ekonomik bedeller, alkolün kötüye kullanımıyla yakında ilişkilidir. Bilim insanları, bunun moleküler temelini anlamaya çalışmaktadır.



**Alkolizm İçin Bir Açıklama** Bir transkripsiyon faktörü olan CREB, DNA'ya bağlanır ve alkolizmde bağımlılık davranışlarında işe karışan genlerin promotörlerini aktifleştirir.

beyinlerindeki CREB düzeylerini karşılaştırdı. Onlar, P sıçanlarının beyinlerinin belirli kısımlarında doğal olarak düşük düzeylerde CREB bulunduğunu saptadılar.Bu sıçanlar alkol kullandıkları zaman, CREB'in toplam düzeyleri artmadı; fakat fosforlanmış CREB düzeyleri arttı.DNA'ya bağlanan CREB'in fosforlanmış versiyonudur ve gen transkripsiyonunu düzenler.

Gen ifadesini düzenleyen bir transkripsiyon faktörü olan CREB'in, alkolizm için genetik eğilimde bir anahtar element olması önemlidir; çünkü o, bir kompleks davranışsal bozukluğun moleküler özelliğini açıklamaya başlar. Bu anlayış, alkolü kötüye kullanmanın daha etkin bir şekilde tedavi edilmesine ya da önlenmesine izin verir. Burada bizim amacımız, biyolojik süreçlerdeki gen ifadesinin düzenlenmesinin önemini vurgulamaktır.

**BU BÖLÜMDE** Birçok çeşit organizmada gen ifadesinin kontrolü üzerine odaklanacağız. En basit sistemler olan virüsler ile başlayacağız. Virüsler, bir konakçı hücreyi enfekte ettikleri zaman sıralı bir seri moleküler olay başlar. Sonra, prokaryotlara döneceğiz. Prokaryotlar, çevrelerindeki değişikliklere gen ifadesinde koordineli değişikliklerle yanıt verirler. Ökaryotlarda, gen ifadesini kontrol etmek için benzer prensipler kullanılır, fakat olay biraz daha komplekstir. Son olarak, genomun modifikasyonu ile gen ifadesinin düzenlenmesini inceleyeceğiz –bu, epigenetiğin inceleme alanıdır.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


16.1 Virüsler Gen İfadesini Nasıl Düzenler?
16.2 Prokaryotlarda Gen İfadesi Nasıl Düzenlenir?
16.3 Ökaryotik Gen Transkripsiyonu Nasıl Düzenlenir?
16.4 Epigenetik Değişiklikler Gen İfadesini Nasıl Düzenler?
16.5 Transkripsiyondan Sonra Ökaryotik Gen İfadesi Nasıl Düzenlenir?


# 16.1 Virüsler Gen İfadesini Nasıl Düzenler?

"Virüs, protein içerisinde paketlenmiş kötü bir haberdir". Bir bağışıklık uzmanı olan Sir Peter Medawar'dan alınan bu alıntı, virüsün enfekte ettiği hücreler için kesinlikle doğrudur. Bölüm13'de anlattığımız gibi, virüs kalıtsal maddesini bir konakçı hücreye enjekte eder ve o hücreyi virüs fabrikası haline dönüştürür (bakınız Şekil 13.3). Virüslerle ilgili yaşam döngüleri, çok verimlidir. Belki de rekoru poliovirüs elinde tutmaktadır: bir memeli hücresini enfekte eden tek bir poliovirüs, 100.000'den fazla yeni virüs üretebilir.

Organizmaların aksine **virüsler,** *hücresizdir* (*acellular*); yani, hücre değildirler, hücreden oluşmazlar ve canlılar için karakteristik olan süreçlerin çoğunu gerçekleştirmezler. **Viroid** adı verilen çoğu virüs partikülü, sadece nükleik asitten ve birkaç proteinden oluşmuştur. Virüsler, hücresel organizmaların iki temel işlevini yerine getiremezler: zarlar tarafından bünyelerine madde alınmasını ve dışarıya madde naklini gerçekleştirmeyi düzenleyemezler ve besin maddelerini içeriye almada onları yeniden biçimlendirme ve atıkları dışarıya atma olaylarında yer alan metabolik işlevleri yerine getiremezler. Fakat virüsler, bu metabolik işlevleri yerine getiren sistemlerde –yani canlı hücrelerde- çoğalabilirler. Biyologlar, görece basit olan virüs çoğalma döngülerini çalışarak gen ifadesinin prensiplerini ve onun düzenlenmesini keşfettiler; ve bu düzenlemeleri çok daha kompleks olabilen hücresel sistemlere uyguladılar.

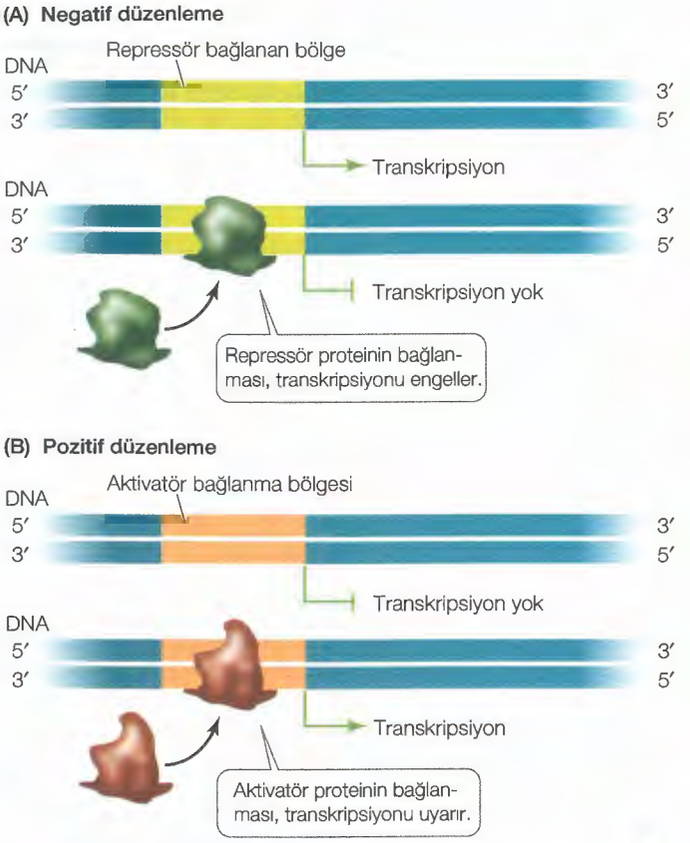
Bölüm 14'de anlattığımız gibi, gen ifade edilmesi olayı, RNA polimerazın transkripsiyonu başlatmak için bağlandığı yer olan *promotörde* başlar. Birçok genin yer aldığı genomda, herhangi bir zamanda tüm promotörler aktif değildir –*seçici gen transkripsiyonu* vardır. Hangi genin aktif olacağına ilişkin "karar" için DNA'ya bağlanan iki tip düzenleyici protein görev alır: repressör proteinler ve aktivatör proteinler. Her iki durumda da bu proteinler, geni düzenleyen promotöre bağlanırlar (**Şekil 16.1**):

- **Negatif düzenlemede** gen, normal olarak transkripsiyona uğrar. Bir repressör proteinin bağlanması, transkripsiyonu önler.
- **Pozitif düzenlemede** gen, normal olarak transkripsiyona uğramaz. Bir aktif protein, transkripsiyonu uyarmak için bağlanır.

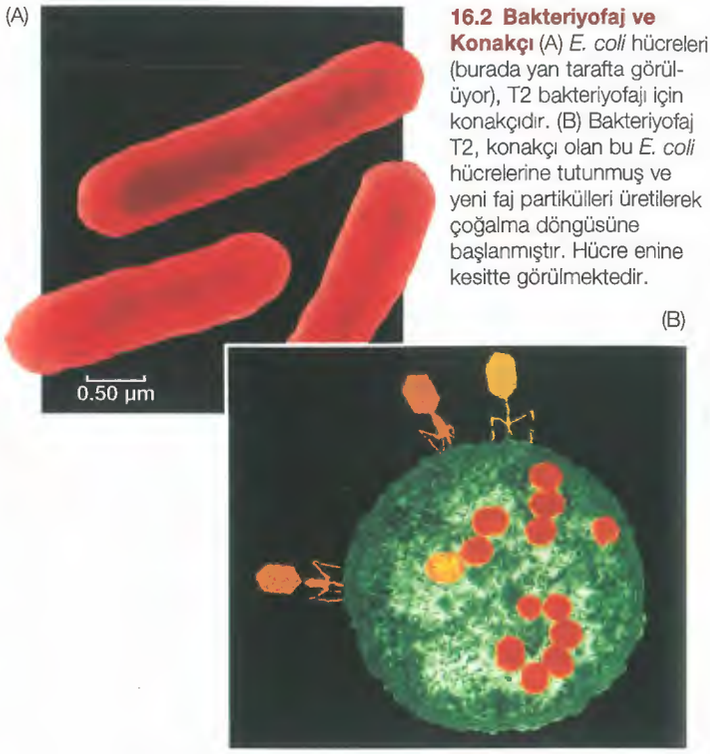
Virüslerde, prokaryotlarda ve ökaryotlardaki düzenlemeyi incelediğimizde bu mekanizmaları ya da onların kombinasyonlarını göreceksiniz.

### Bakteriyofaj bir litik döngü geçirir

Hershey-Chase deneyi (bakınız Şekil 13.4), tipik virüs çoğalma döngüsünü kapsamaktadır; bunun **litik döngü** olarak isimlendirilmesinin nedeni, enfekte olmuş konakçı hücrenin lizize uğra-




**16.1 Pozitif ve Negatif Düzenleme** Proteinler DNA'ya bağlanarak gen ifadesini düzenlerler ve transkripsiyonu kontrol etmek için RNA polimerazın promotör bölgesinde DNA'ya bağlanmasını ya önlerler ya da izin verirler.

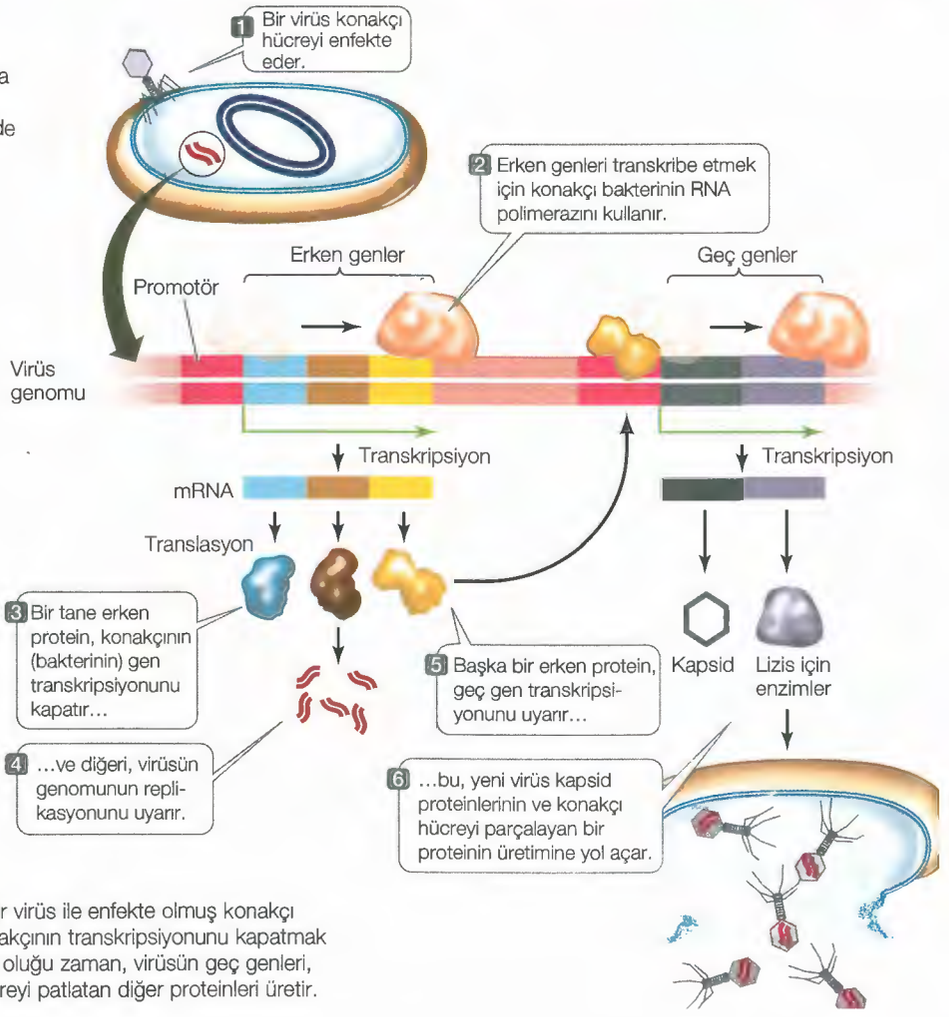



**16.2 Bakteriyofaj ve Konakçı** (A) *E. coli* hücreleri (burada yan tarafta görülüyor), T2 bakteriyofajı için konakçıdır. (B) Bakteriyofaj T2, konakçı olan bu *E. coli* hücrelerine tutunmuş ve yeni faj partikülleri üretilerek çoğalma döngüsüne başlanmıştır. Hücre enine kesitte görülmektedir.

ması (parçalanması) ve oluşan yeni virüslerin salınmasıdır. Bir virüs, nükleik asidini bir hücreye enjekte ettiğinde, bu nükleik asit, konağın sentez makinesini devralır. Bazı **bakteriyofajlarda** (bakteriyi enfekte eden virüsler) olduğu gibi, süreç son derece hızlıdır -15 dakika içerisinde yeni faj partikülleri bakteri hücresi içerisinde görülmeye başlar (**Şekil 16.2**). On dakika sonra "oyun biter" ve bu partiküller, parçalanan hücreden dışarıya salınır. Bu hızlı yaşam döngüsü boyunca ne olmuştur?

Litik bir virüsün moleküler düzeyde iki evresi vardır: erken ve geç evreler (**Şekil 16.3**). Bu olaylardaki gen ifadesinin pozitif ve negatif düzenleme olaylarının her ikisini de bulmaya çalışalım:

- Virüs genomu, konağın RNA polimerazına bağlanan bir promotör içerir. *Erken evrede* (faj DNA'sının girmesinden 1-2 dakika sonra), bu promotörün




**16.3 Litik Döngü: Viral Çoğalma için Bir Strateji** Bir virüs ile enfekte olmuş konakçı hücrede, virüs genomu, kendi kendini kopyalarken konakçının transkripsiyonunu kapatmak için kendi erken genlerini kullanır. Virüs genomu replike oluğu zaman, virüsün geç genleri, genomu paketleyen kapsid proteinlerini ve konakçı hücreyi patlatan diğer proteinleri üretir.

yakınında yer alan viral genler, transkripsiyona uğrar. Bu erken genler, sıklıkla, konakçıdaki transkripsiyonu sonlandıran, viral genomun replikasyonunu ve viral geç genlerin transkripsiyonunu uyaran proteinleri kodlar. DNA girişinden üç dakika sonra, virüsün nükleaz enzimleri konağın kromozomunu sindirerek virüs genomunun sentezi için nükleotidler sağlar.

- *Geç evrede* viral geç genler, transkripsiyona uğrar; bu genler, virüsün kılıf proteinlerini ve konakçı hücreyi parçalayarak yeni virionların salınmasını sağlayan enzimlerini kodlar. Bu olay, ilk yeni faj partikülünün ortaya çıkmasından 6 dakika önce ve DNA girişinden 9 dakika sonra başlar.

Tüm süreç –bağlanma ve enfeksiyondan yeni fajın salınmasına kadar- yaklaşık yarım saat alır. Bu süre boyunca, transkripsiyonla ilgili olayların sırası, tam ve enfeksiyon yapabilen virionların üretilmesi dikkatlice kontrol edilir.

### Bazı bakteriyofajlar bir hücreden diğerine bakteri genlerini taşıyabilir

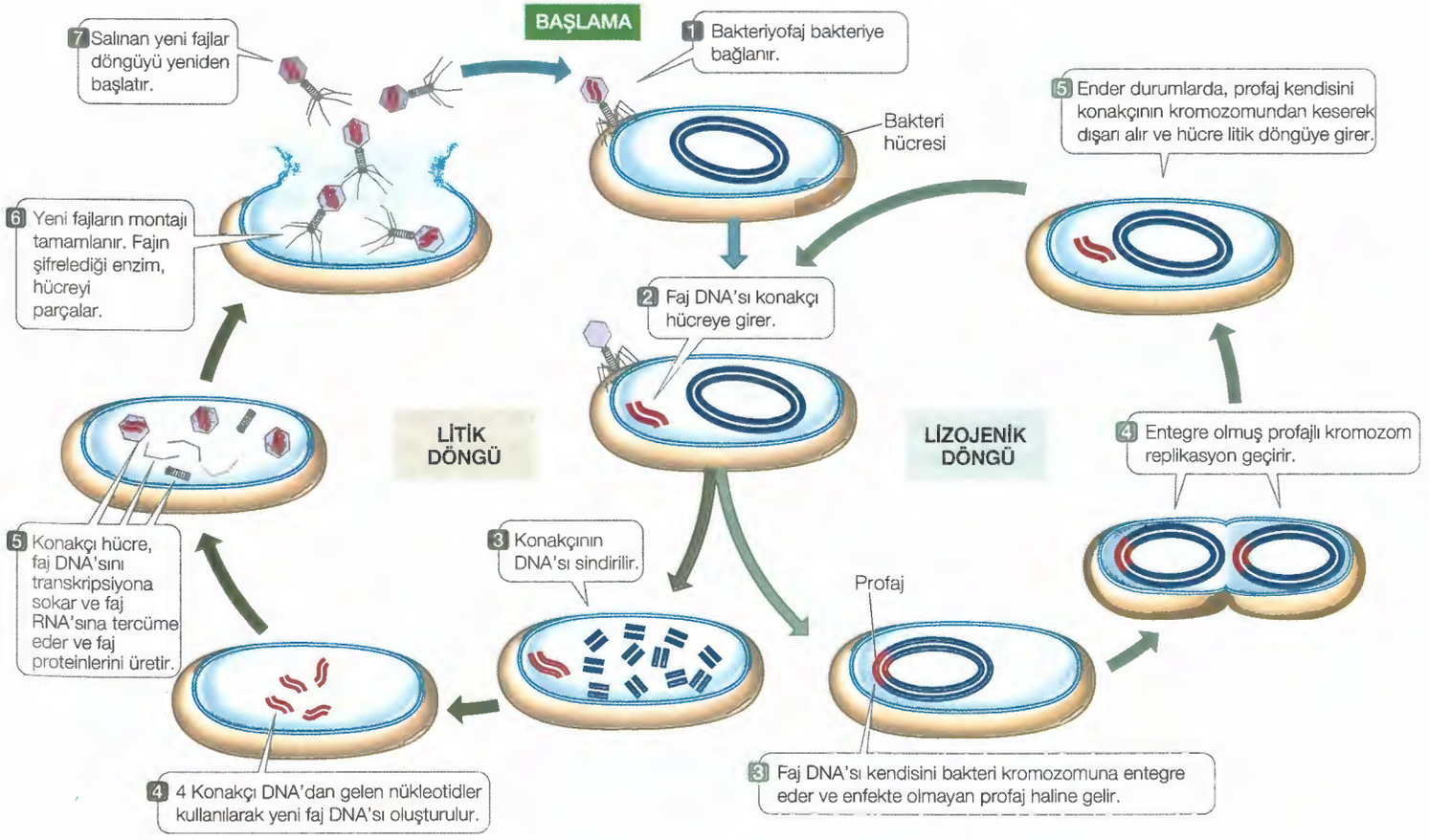
Litik döngü boyunca bazı bakteriyofajlar, kendi DNA'larını **kapsid (kılıf)** içerisinde paketlerler. Nadir durumlarda, bir bakteri DNA parçası, faj DNA'sı yerine ya da onunla birlikte kapsid içerisine sokulur. Böyle bir virion başka bir bakteriyi enfekte ettiğinde, bakteri DNA'sı yeni konakçı hücre içerisine enjekte edilir; bu mekanizmayla gen aktarılmasına **transdüksiyon** adı verilir. Viral enfeksiyon, yeni virüsler üretmez. Bunun yerine, gelen DNA parçacığı, konağın kromozomuyla rekombinasyon yapabilir, yani virüsün daha önceki konağından aldığı genler şimdiki konağın genlerinin yerini alır. Alıcı hücre, bu koşullar altında yaşamını sürdürür; çünkü virüs replikasyonu yoktur.

### Bazı bakteriyofajlar lizojenik döngü geçirebilir

Tüm nükleik asit genomları gibi, virüslerinkiler de mutasyona uğrayabilir ve doğal seçme yoluyla evrilebilir. Bazı virüsler, litik döngüyü erteleyen, **lizojeni** adı verilen bir avantajlı süreç geliştirmiştir. Lizojeni olayında, virüs DNA'sı konağın DNA'sına entegre olur ve **profaj** adını alır (**Şekil 16.4**). Konakçı hücre bölündüğünde, virüs DNA'sı konağın DNA'sıyla birlikte replikasyon geçirir. Profaj, bakteri genomu içerisinde binlerce kuşak boyunca inaktif kalabilir ve orijinal virüs DNA'sının çok sayıda kopyasını oluşturur.

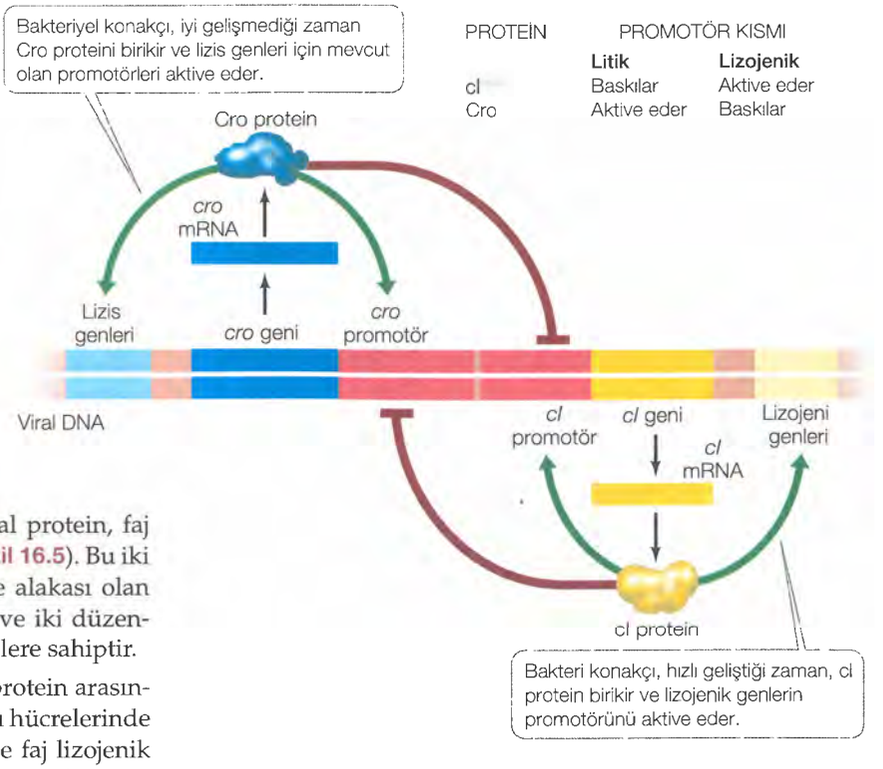
Ancak, eğer konakçı hücre iyi büyümüyorsa, virüs "kayıplarını keser". Virüs bu durumda hemen bir litik döngüye geçer; bu döngüde, kendisini konağın kromozomundan keserek alır ve çoğalır. Başka bir değişle, virüs, kendi DNA'sını konağın kromozomuna yerleştirerek çoğalma ve yaşamını sürdürme şansını kuvvetlendirebilir; koşullar litik döngü için uygun oluncaya kadar yerleştiği yerde sessiz bir partner gibi oturmaktadır.

**16.4 Bakteriyofajın Litik ve Lizojenik Döngüleri** Litik döngüde, viral DNA tarafından bir bakterinin enfeksiyonu, doğrudan virüsün çoğalmasına ve konak hücrenin parçalanmasına yol açar. Lizojenik döngüde, bir inaktif profaj, konakçının DNA'sına entegre olur ve bakterinin yaşam döngüsü boyunca orada replikasyon geçirir.



**16.5 Bakteriyofaj λ'da Lizis ve Lizojeninin Kontrolü** Cro ve cI adı verilen iki düzenleyici protein, birbirinin ifadesini kontrol için; virüsün lizis ve lizojenik döngüsünden sorumlu genleri kontrol etmek için yarışır.

Lizis/lizojeni geçişinin temelinde yatan gen ifadesinin düzenlenmesinin ortaya çıkarılması, moleküler biyologların büyük başarısıdır. Biz burada, olayda yer alan pozitif ve negatif düzenleme mekanizmaları hakkında süreçle ilgili sadece kısa bir özet sunduk (**Şekil 16.5**). Model virüs olan *bakteriyofaj* λ (lambda), lizojenik mekanizmayı çalışmak için yaygın olarak kullanılmıştır.




Bir faj, litik döngüye ne zaman geçeceği zamanı nasıl "bilir"? Bir çeşit "genetik anahtar", konağın içerisindeki koşulları algılar. Cro ve cI adı verilen düzenleyici iki viral protein, faj DNA'sı üzerindeki iki promotör için yarışır (**Şekil 16.5**). Bu iki promotör, sırasıyla litik ve lizojenik döngülerle alakası olan viral genlerin transkripsiyonunu kontrol eder; ve iki düzenleyici protein, her bir promotör üzerinde zıt etkilere sahiptir.

Faj enfeksiyonu, aslında bu iki düzenleyici protein arasındaki bir "soydur". Hızla büyüyen *E. coli* konakçı hücrelerinde Cro sentezi düşüktür, onun için cI "kazanır"; ve faj lizojenik döngüye girer. Eğer konakçı hücre yavaş büyüyorsa Cro sentezi yükselir ve litik döngüde iş gören genler aktive edilir. Düzenleyici iki protein, faj enfeksiyonunun çok erken evresinde yapılır; ve her biri özgül bir DNA dizisine bağlanır.

Bakteriyofaj λ'nın çoğalma döngüsü, virüslerin yaşam döngüleri hakkında bildiklerimiz için genel bir örnektir. Görece basit olan bu sistem, aralarında HIV'in de yer aldığı diğer virüslerin karmaşık çoğalma döngülerinin nasıl kontrol edildiğini anlamamıza bir model olarak yardım etmiştir.

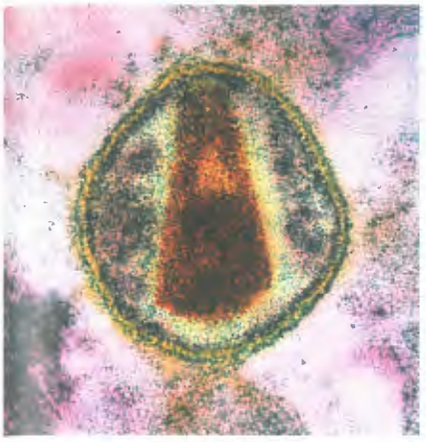
## Ökaryotların virüsleri karmaşık düzenleme mekanizmalara sahiptir

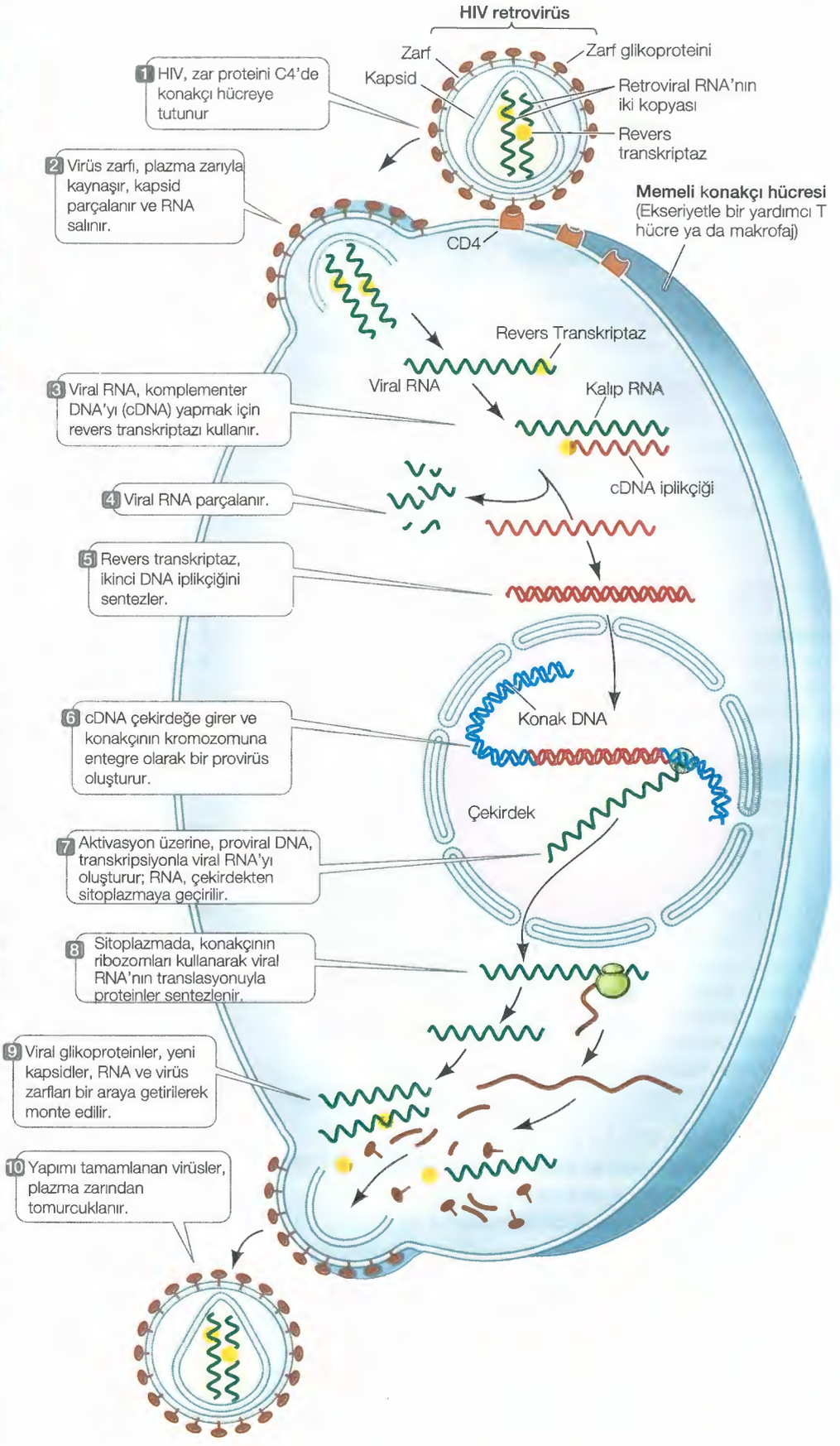
Birçok ökaryot, RNA ve DNA virüsleri ya da retrovirüsler gibi değişik virüs çeşitleriyle enfekte olmaya elverişlidir (bakınız Kısım 26.6).

- *DNA virüsleri.* Birçok viral partikül, iki iplikçikli DNA içerir. Ancak, bazıları tek iplikçikli DNA içerir; ve komplementer iplikçik, viral genom konakçı hücre içerisine enjekte edildikten sonra yapılır. Bazı bakteriyofajlar gibi, ökaryotları enfekte eden DNA virüsleri, hem litik ve hem de lizojenik yaşam döngüsünü geçirme yeteneğine sahiptir. Buna örnek olarak herpes virüslerini ve papillomavirüsü (siğile neden olan) verebiliriz.
- *RNA virüsleri.* Bazı viral genomlar, her zaman değil ama ekseriyetle tek iplikçikli RNA'dan yapılmıştır. Bu RNA, viral proteinleri üretmek üzere konağın makinesi tarafından tercüme edilir; bu proteinlerin bazıları, RNA'dan oluşmuş genomun replikasyonunda gereklidir. İnfluenza virüsü (grip virüsü), RNA'dan oluşmuş bir genoma sahiptir.
- *Retrovirüsler.* Retrovirüslerin genomu, RNA'dır; ve **retrovirüs**, RNA'ya komplementer olan bir DNA iplikçiğini yapan bir proteini kodlar. DNA, konağın kromozomuna entegre olur ve hem mRNA için ve hem de yeni viral genomlar için kalıp olarak iş görür. İnsan bağışıklık yetmezliği virüsü (HIV), bir retrovirüs olup kazanılmış bağışıklık yetmezliği sendromuna (AIDS) neden olur.

**HIV GENLERİNİ DÜZENLEME** Viral genom düzenlemesinin bir örneği olarak, HIV'in çoğalma döngüsünü göz önüne alacağız (**Şekil 16.6**). HIV, bir **zarflı virüstür**; kendi konakçı hücresinden kökenlenen bir fosfolipid zar içerisinde yer alır. Zardaki proteinler, yeni konakçı hücreleri enfekte etmeyle alakalıdırlar; HIV, konağın plazma zarıyla viral zarfın doğrudan kaynaşmasıyla hücre içerisine girer.

Yukarıda işaret edildiği gibi, retroviral yaşam döngüsünün ayırt ettirici özelliği, RNA-yönetimli DNA sentezidir. Bu süreç, bir viral enzim olan **revers transkriptaz** (**ters transkriptaz**) adı verilen bir enzim tarafından katalizlenir. Bu enzim, bir komplementer DNA (cDNA) iplikçiği üretmek için RNA'yı kalıp olarak kullanır; aynı zamanda viral DNA'yı yıkar. Revers transkriptaz, aynı zamanda, cDNA'nın bir komplementer kopyasını yapar ve bu kopya, konağın kromozomuna entegre olan iki iplikçikli DNA'dır. Entegre olmuş DNA, profaj da olduğu gibi **provirüs** olarak isimlendirilir; bu provirüs, konakçı hücrenin transkripsiyon aygıtı tarafından tanınan bir promotör içerir. Hem revers transkriptaz ve hem de integraz, enfeksiyonun çok erken evreleri için gereklidir; ve HIV virionu içinde taşınırlar.



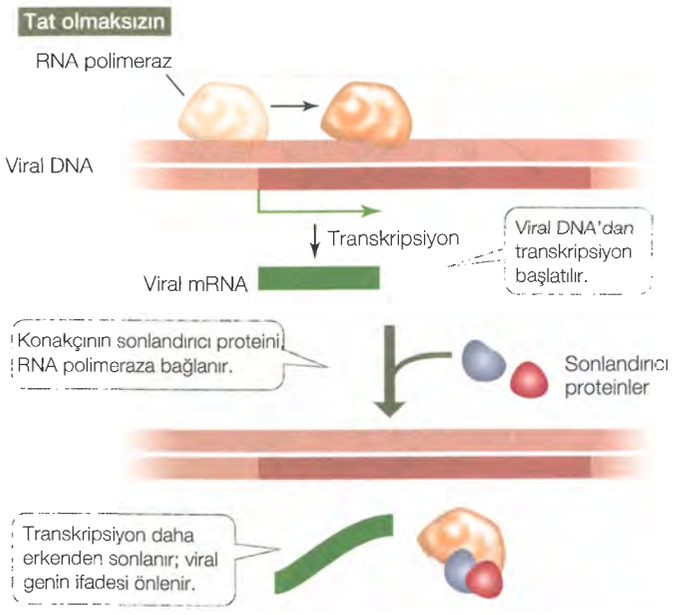



**16.6 HIV'in Çoğalma Döngüsü** Bu retrovirüs, konakçının plazma zarıyla kendi zarfını kaynaştırmak suretiyle konakçı hücreye girer. Ondan sonra retroviral RNA'nın tersine transkripsiyonu bir DNA provirüs üretir; DNA provirüs, konakçının genomuna kendisini sokan bir komplementer DNA molekülüdür.

Provirüs, konakçının kromozomuna kalıcı olarak yerleşir ve yeni virionları üretmek üzere bazen aktive edilir. Bu gerçekleştiği zaman, provirüs, mRNA olarak transkripsiyona uğrar ve bu mRNA daha sonra, konakçı hücrenin protein sentez makinesi tarafından tercüme edilir.

Normal koşullar altında konakçı hücre, saldıranlara karşı bir savunma mekanizması olarak ortaya çıkmış olabilen proteinleri kullanarak viral gen ifadesini düzenleyebilir. Konakçı proteinler, viral mRNA yapıldıkça onlara bağlanır ve RNA polimerazın viral DNA'yı yıkmasına neden olur; böylece transkripsiyonu sonlandırır. Ancak, HIV, bu düzenlemeye, virüs tarafından şifrelenen tat (transkripsiyonun transaktivatörü) adı verilen proteinle karşılık verilebilir; tat proteini, terminatör proteinlere bağlanır ve onların işlevini engeller. Bu *antiterminasyon* (sonlandırmayı engelleme), viral genin transkripsiyonuna izin verir ve viral çoğalma döngüsünün arta kalan kısmı ilerler (**Şekil 16.7**).

HIV'in karmaşık çoğalma döngüsündeki hemen hemen her basamak, kural olarak, AIDS'i tedavi etmede kullanılacak ilaçlar için bir potansiyel hedeftir.




**16.7 HIV tarafından Transkripsiyonun Düzenlenmesi** Tat proteini, HIV genomunun transkripsiyonuna izin veren bir antiterminatör gibi davranır.

## 16.1 ÖZET

**Virüsler hücre değildir. Onlar, nükleik asit ve birkaç proteinden oluşmuştur; ve çoğalmak için bir konakçı hücreye gereksinim duyarlar. Litik döngüde, viral genom, konakçı hücreyi yeni virionlar üretmesi için yönlendirir; ve konakçı hücre lizize uğrar. Lizojenik döngüde viral DNA, konağın genomuna entegre olur. Bu DNA, konakçı hücre ile birlikte çoğalır; fakat uzunca bir süre inaktif kalabilir. Konakçı ile etkileşime giren özel virüs proteinleri ve virüs DNA dizileri, virüs gen ifadesinin düzenlenmesinin anahtarlarıdır.**

- Gen ifadesinin pozitif ve negatif düzenlenmesi arasındaki fark nedir? Bakınız Şekil 16.1
- Bakteriyofajın litik ve lizojenik döngüleri nedir? Bakınız s.345 ve Şekil 16.4
- Bakteriyofajda gen ifadesinin pozitif ve negatif düzenlenmesini tanımlayınız ve HIV yaşam döngüsünü açıklayınız. Bakınız ss. 346-347 ve Şekil 16.5 ve 16.7

Prokaryotik hücreleri çevreleyen ortam, aniden değişebilir ve bu durumda hücrenin hızlı yanıt vermesi gerekir. Biz şimdi bu yanıtlara dönüyoruz; bu yanıtlar virüslerde de olduğu gibi sıklıkla, DNA'ya bağlanan proteinler sayesinde pozitif ve negatif düzenlemeyi içerir.

## 16.2 Prokaryotl . N Düzenleni

Prokaryotlar, sadece ihtiyaç duyulduklarında belirli proteinleri yapmak suretiyle enerji ve kaynakları korurlar. Bir bakterinin protein içeriği, koşullar gerektirdiği zaman hızla değişebilir. Bir prokaryotik hücrede, gereksinim duyulmayan bir proteinin sağlanmasını durduran birkaç yol vardır. Hücre,

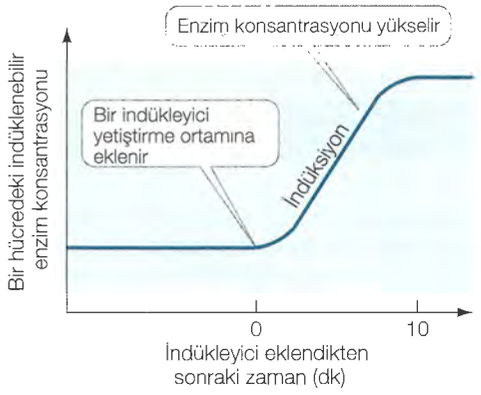
- o protein için mRNA transkripsiyonunu baskılayabilir,
- yapıldıktan sonra mRNA'yı hidroliz edebilir; böylece translasyonu önler,
- ribozomda mRNA translasyonunu önleyebilir,
- yapıldıktan sonra proteini hidroliz edebilir; ya da
- proteinin işlevini inhibe edebilir.

Hangi mekanizma kullanırsa kullanılsın, çevresel sinyallere ve etkinliğe karşı cevap verici olmalıdır. Hücre, protein sentezindeki sürece ne kadar önce müdahale ederse o kadar az enerji harcar. Transkripsiyonun seçici olarak engellenmesi, genin transkripsiyonundan, mesajın tercüme edilmesinden, proteinin yıkılmasından ya da inhibe edilmesinden çok daha verimlidir. Doğada protein düzeyinde düzenleme için tüm beş mekanizma mevcut olmasına karşın prokaryotlar, genellikle en etkili olanı, yani transkripsiyonal düzenlemeyi, kullanır.

### Gen transkripsiyonunu düzenlemek enerjiyi korur

Normal olarak insan bağırsağında yaşayan *E. coli*, kendi kimyasal çevresindeki ani değişikliklere karşı kendisini ayarlayabilmesi gerekir. Onun konağındaki besin maddeleri günün bir saatinde glukoz içerikli, diğer bir saatinde laktoz içerikli olabilir. Besin maddelerindeki böyle değişiklikler, bakterileri bir metabolik sorun ile karşı karşıya getirir. Glukoz, tercih edilen enerji kaynağıdır ve en kolay metabolize edilen şekerdir; fakat konağın besinlerin tümü, bol miktarda glukoz içermez. Örneğin, bakteri aniden, bol miktarda süt ile karşılaşabilir; sütteki ana şeker, laktozdur. Laktoz, bir β-galaktozidtir –glukoza β-bağıyla bağlanmış galaktoz içeren bir disakkarit (bakınız Kısım 3.3). Laktozun *E. coli* tarafından metabolize edilip içeri alınmasında üç tane protein işlev görür:

- β-*galaktozid permeaz*, bakteri plazma zarında bulunup şekeri hücre içerisine taşıyan bir taşıyıcı proteindir.




**16.8 Bir İndükleyici, Bir Enzim İçin Bir Genin İfade Edilmesini Uyarır** Bir hücre için en ekonomik olan, bir enzimi sadece ihtiyaç olduğu zaman üretmektir. Bazı enzimler, üzerine etki edecekleri maddelerin varlığında indüklenirler (örneğin, β-galaktozidaz, laktozun varlığıyla indüklenir).

- β-galaktozidaz, laktozu glukoz ve galaktoza parçalayan bir enzimdir.
- β-*galaktozid transasetilaz*, asetil CoA'dan asetil gruplarını belirli β-galaktozidlere taşır. Laktozun metabolizmasındaki rolü, açık değildir.

*E. coli*, glukoz içeren fakat laktoz ya da diğer β-galaktozidleri içermeyen bir ortamda yetiştirilirse, bu üç proteinin düzeyleri son derece düşüktür –hücre, gereksinim duymadığı enzimleri yapmak için boşuna enerji ve madde harcamaz. Fakat eğer ortam değişerek ortamda çok az miktarda glukoz kalırsa ve ortamdaki kullanılabilir durumdaki baskın şeker laktoz olursa, bakteri hemen bu üç enzimi de yapmaya başlar. Glukoz ortamda mevcut olduğu zaman *E. coli* hücresinde sadece iki molekül β-galaktozidaz vardır. Fakat glukoz olmadığı zaman, laktozun varlığı, hücre başına 3.000 molekül β-galaktozidaz sentezlenmesini uyarır.

Eğer laktoz, *E. coli*'nin bulunduğu ortamdan uzaklaştırılacak olursa bu üç enzimin sentezlenmesi hemen hemen anında durur. Mevcut olan enzim molekülleri, gözden kaybolmaz; onların konsantrasyonları izleyen hücre bölünmeleri sırasında, her bir bakterideki orijinal düşük seviyesine düşünceye kadar seyreltilir.

Laktoz gibi protein sentezini uyaran bileşiklere, **indükleyici** adı verilir (**Şekil 16.8**). Üretilen proteinlere, **indüklenebilir proteinler** adı verilir; her zaman sabit bir hızda üretilen proteinler ise **konstitütif proteinler** denir. (Bir ülkenin anayasasını düşünün; bu metin, normal koşullar altında değişmez).

Şimdi, metabolik yolun hızının düzenlenmesine ilişkin iki temel yolunu görmüş durumdayız. Kısım 8.5'de, enzim aktivitesinin allosterik düzenlenmesini (enzim-katalizli reaksiyonların hızı) tanımladık; bu mekanizma, metabolizmanın hızlı bir şekilde ince ayarının yapılmasına izin verir. Protein sentezinin düzenlenmesi –yani, enzimlerin konsantrasyonunun düzenlenmesi- daha yavaştır; fakat daha büyük enerji ve kaynak kazanımıyla sonuçlanır. Protein sentezi, yüksek derecede endergonik bir süreçtir; çünkü mRNA'yı monte etme, tRNA'nın yüklenmesi ve ribozomların mRNA boyunca hareketi ATP'nin hidrolizini gerektirir. **Şekil 16.9**, bu iki düzenleme biçimini karşılaştırmaktadır.

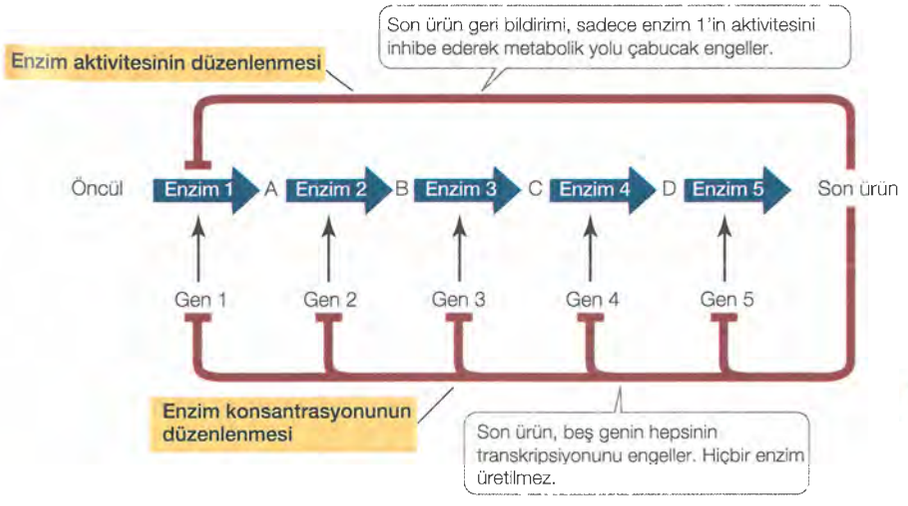
## Operonlar prokaryotlardaki transkripsiyonel düzenlemenin birimleridir

*E. coli*'deki laktoz işleme olayı ile ilgili üç enzimi kodlayan genler, **yapısal genlerdir**; onlar, bir protein molekülünün birincil yapısını (amino asit dizilimini) belirlerler. Yapısal genler, transkripsiyon geçirerek mRNA'yı meydana getiren genlerdir.

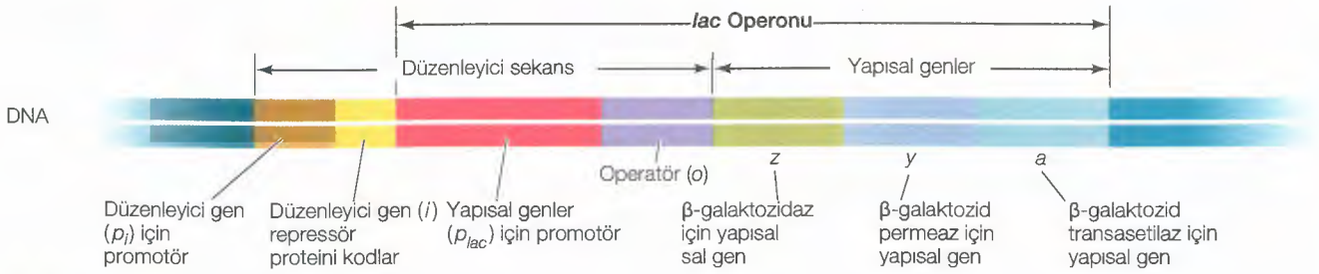
Laktozun metabolizmasında rol alan üç yapısal gen, *E. coli* kromozomu üzerinde yan yana yer alırlar. Bu düzenleme, bir tesadüf değildir: bu genler, tek bir promotörü paylaşırlar ve onların DNA'sı devamlılık gösteren tek bir mRNA molekülüne transkribe edilir. Çünkü bu özel mRNA, laktozu metabolize eden bu üç enzimin sentezini kontrol eder; hücrede bu enzimler için ortak mesajın –onların mRNA'sı- olup olmadığına bağlı olarak enzimlerin ya üçü de sentezlenir ya da hiçbiri sentezlenmez.

Tek bir promotörü olan gen grubuna **operon** adı verilir; ve *E. coli*'de laktozu metabolize eden üç enzimi kodlayan operon, *lac operonu* adını alır. *lac* operon promotörü, çok verimli olabilir (mRNA sentezinin maksimum hızı yükse olabilir); fakat enzimlere ihtiyaç duyulmadığı zaman mRNA sentezi sonlandırılabilir. Negatif düzenlemenin bu örneği, Nobel Ödülünü kazanan François Jacob ve Jacques Monod tarafından hassas bir şekilde çalışıldı.

Bir operon, promotöre ilave olarak, transkripsiyona uğramayan başka düzenleyici dizilere sahiptir. Tipik bir operon, bir promotör, bir operatör, iki ya da daha faz-




**16.9 Bir Metabolik Yolu Düzenlemek İçin İki Yol** Bir metabolik yolun son ürününden geribildirim, enzim aktivitesini engelleyebilir (allosterik düzenleme) ya da metabolik yoldaki enzimler için şifre veren genlerin transkripsiyonu durdurulabilir (transkripsiyonal düzenleme).




**16.10 *E. coli*'nin *lac* Operonu** *E. coli*'nin lac operonu, bir promotör, bir operatör ve laktoz metabolizması enzimlerini şifreleyen üç tane yapısal geni içeren bir DNA parçasıdır.

la sayıda yapısal genden meydana gelir (**Şekil 16.10**). **Operatör**, promotör ve yapısal genlerin arasında uzanan kısa bir DNA parçasıdır. Operatör, transkripsiyonu baskılayan ya da aktive eden düzenleyici proteinlere sıkıca bağlanabilir. Operonların transkripsiyonunu kontrol eden çok sayıda mekanizma vardır; biz burada üç örnek üzerine odaklanacağız:

- Bir repressör protein tarafından düzenlenen indüklenebilir operon
- Bir repressör protein tarafından düzenlenen baskılanabilir operon
- Bir aktivatör protein tarafından düzenlenen operon

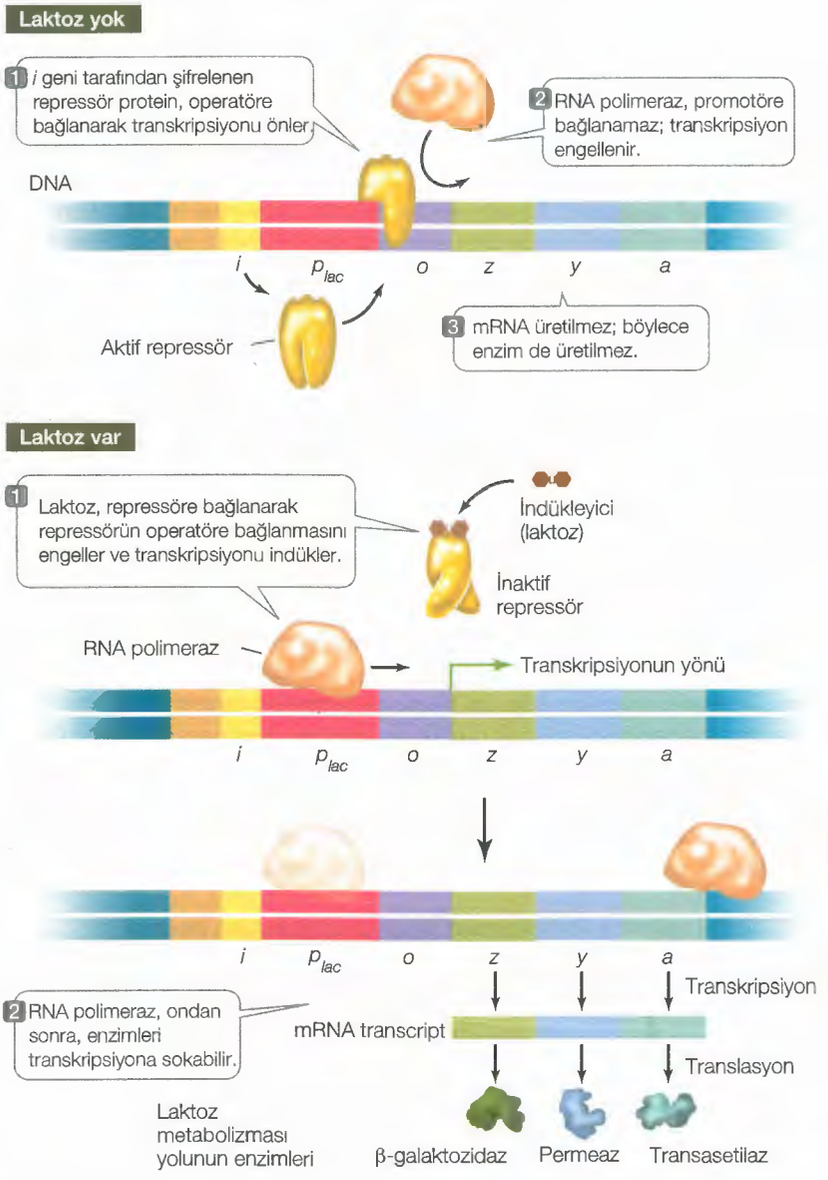
## Operatör-repressör etkileşimleri, *lac* ve *trp* operonlarındaki transkripsiyonu kontrol eder

*lac* operonu, RNA polimerazın bağlandığı bir promotör ve bir **repressör** proteinin bağlanabildiği bir operatör içerir. Repressör bağlandığı zaman, operonun transkripsiyonu engellenir.

Repressör protein, iki tane bağlanma bölgesine sahiptir: bir tanesi operatör için ve diğeri indükleyici (allolaktoz) için. İndükleyiciye bağlanma, repressör proteinin biçimini değiştirir. Üç boyutlu yapıdaki (konformasyon) bu değişiklik, repressörün operatöre bağlanmasını önler (Şekil 16.11). Sonuç olarak, RNA polimeraz, promotöre bağlanabilir ve *lac* operonunun yapısal genlerinin transkripsiyonunu başlatır.

Bu negatif kontrolün özellikleri için Şekil 16.11'i inceleyin. Fark edeceğiniz gibi:

- indükleyicinin yokluğunda, operon kapalıdır;
- bir düzenleyici protein –repressör- operonu kapatarak kontrolü ele alır;
- indükleyici mevcut olduğu zaman, bağlanır ve repressörün biçimini değiştirir; böylece artık o operatöre bağlanmaz ve operonu açar;




**16.11 *lac* Operonu: Bir İndüklenebilir Sistem** Laktoz (indükleyici), repressör proteine bağlanarak ve onun operatöre bağlanmasını önleyerek laktoz metabolizması yolunda yer alan enzimlerin sentezine yol açar.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 16.1 • *lac* Operonu

- düzenleyici gen, işlevi sadece diğer genlerin ifade edilmesini düzenleyen bir protein üretir, ve
- bazı DNA dizileri (operatörler ve promotörler), proteinleri kodlamaz; fakat düzenleyici olan ya da diğer proteinler için bağlanma yeridir.

*lac* operonunun indüklenebilir sistemine zıt olarak, *E. coli*'deki diğer operonlar, baskılanabilirdir; **ko-repressör** adı verilen moleküller onların repressörlerine bağlandığında, baskılanırlar. Bu bağlanma, repressörün biçim değiştirmesine yol açar ve operatöre bağlanma, böylece transkripsiyonu inhibe eder.

Bir örnek, triptofan amino asidinin sentezini katalizleyen yapısal genlerin operonudur:

5 enzim-katalizli reaksiyonlar

Öncül moleküller → → → → → triptofan

Hücrede yeterli konsantrasyonda triptofan var olduğu zaman, triptofan sentezinde işlev gören enzimlerin yapımını durdurmak avantajdır. Hücre, bunu yapmak için, *try* operonu genlerinin yukarısındaki bir operatöre bağlanan bir repressörü kullanır. Fakat *trp* operonunun repressörü, normal olarak operatöre bağlanmaz; sadece, ko-repressör olan triptofana bağlanarak biçimi değiştiği zaman bağlanır. Bu iki tip operon arasındaki farklılıkları özetleyecek olursak:

- İndüklenebilir sistemlerde, bir metabolik yolun substratı (indükleyici), bir düzenleyici protein ile (repressör) etkileşime girer ve repressörü operatöre bağlanamaz duruma getirir ve böylece transkripsiyona izin verir.
- *Baskılanabilir* sistemlerde, bir metabolik yolun ürünü (ko-repressör), düzenleyici proteine bağlanır; bu düzenleyici protein ondan sonra operatöre bağlanabilir ve transkripsiyonu engeller.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 16.2 • *trp* Operonu**

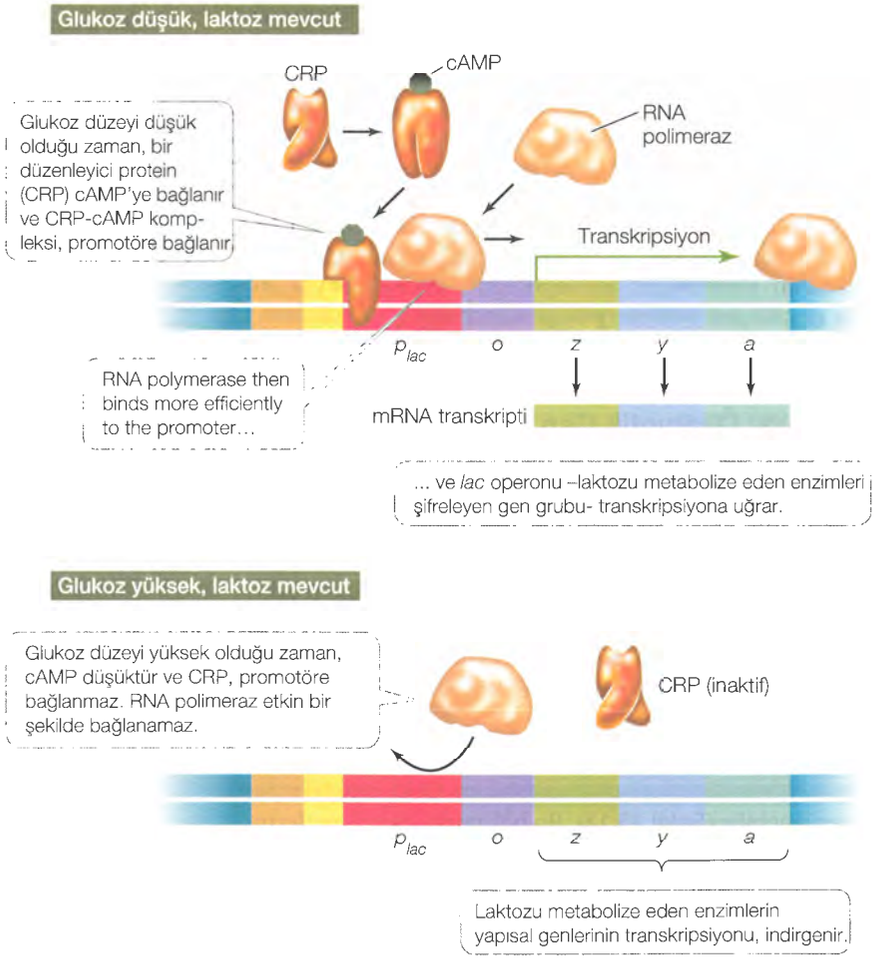
Genellikle, indüklenebilen sistemler, katabolik yolları (bu yollar sadece substrat mevcut olduğu zaman çalışmaktadır) kontrol eder; oysa, baskılanabilir sistemler anabolik yolları (bu yollar, ürün konsantrasyonu aşırıya ulaşıncaya kadar açıktır). Burada tanımlanan sistemlerin her ikisinde de düzenleyici protein bir repressördür ve operatöre bağlanarak işlev görür. Şimdi, bir aktivatörün yer aldığı pozitif kontrolün bir örneğini göreceğiz.

**16.12 Katabolit Repressiyonu *lac* Operonunu Düzenler** *lac* operonu için promotör, cAMP yokluğunda, glukoz düzeyi yüksek olduğunda olduğu gibi, etkin bir şekilde işlev görmez. Yüksek glukoz düzeyleri, böylece, laktozu metabolize eden enzimleri baskılar.

### Protein sentezi promotörün etkinliği artırılarak kontrol edilebilir

Önceki kısımda tanımlanan örnekler, bir repressör proteinin varlığında transkripsiyon *azaldığından* dolayı negatif kontrol olarak isimlendirilir. *E. coli*, bir **aktivatör** proteinin varlığında transkripsiyonu *artıran* pozitif kontrolü de kullanır. Örneğin biz *lac* operonuna dönecek olursak, orada glukozun ve laktozun göreceli düzeyleri, transkripsiyonun miktarın belirler. Laktoz mevcut ve glukoz az olduğu zaman, *lac* operonu cAMP reseptör proteini (CRP) adı verilen bir protein *lac* operon promotörüne bağlanarak *lac* operonu aktive edilir. CRP, transkripsiyonun bir aktivatörüdür; çünkü onun bağlanması, RNA polimerazın promotöre daha etkili biçimde bağlanmasıyla sonuçlanır. Böylece yapısal genlerin transkripsiyonu artar (**Şekil 16.12**).

Glukoz bol miktarda bulunduğunda, CRP promotöre bağlanmaz ve onun için *lac* operonunun transkripsiyonun verimliliği azalır. Bu bir **katabolit baskılama** örneğidir; bu gen düzenleme sisteminde tercih edilen enerji kaynağının varlığı, diğer katabolik yolları baskılar. *lac* operonunun katabolit baskılamasını kontrol eden sinyal yolu, ikinci messsenger cAMP'yi ister (bakınız Kısım 7.3). *lac* operonunun pozitif ve negatif düzenlemesini kontrol eden mekanizmalar, **Tablo 16.1**'de özetlenmiştir.



## TABLO 16.1

### *lac* Operonunda Pozitif ve Negatif Düzenleme[a]

| GLUKOZ | cAMP DÜZEYLERİ | RNA POLİMERAZIN PROMOTÖRE BAĞLANMASI | LAKTOZ | LAC REPRESSÖR | *lac* GENLERİNİN TRANSKRİPSİYONU | HÜCRELER TARAFINDAN KULLANILAN LAKTOZ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Var | Düşük | Yok | Yok | Aktif ve operatöre bağlı | Hayır | Hayır |
| Var | Düşük | Var, etkili değil | Var | İnaktif ve operatöre bağlı değil | Düşük düzeyde | Hayır |
| Yok | Yüksek | Var, çok etkili | Var | İnaktif ve operatöre bağlı değil | Yüksek düzeyde | Evet |
| Yok | Yüksek | Yok | Var | Aktif ve operatöre bağlı | Hayır | Hayır |

[a]Negatif düzenleme, kırmızı harflerle yazılmıştır.

## 16.1 ÖZET

**Prokaryotlardaki gen ifadesi, çok yaygın olarak, transkripsiyonun kontrolüyle düzenlenir. Bir operon, birbirine yakından bağlı olan bir takım yapısal genler ve onların transkripsiyonunu kontrol eden DNA sekanslarından (promotör ve operatör) oluşur. Operonlar, hem negatif ve hem de pozitif kontrollerle düzenlenebilir.**

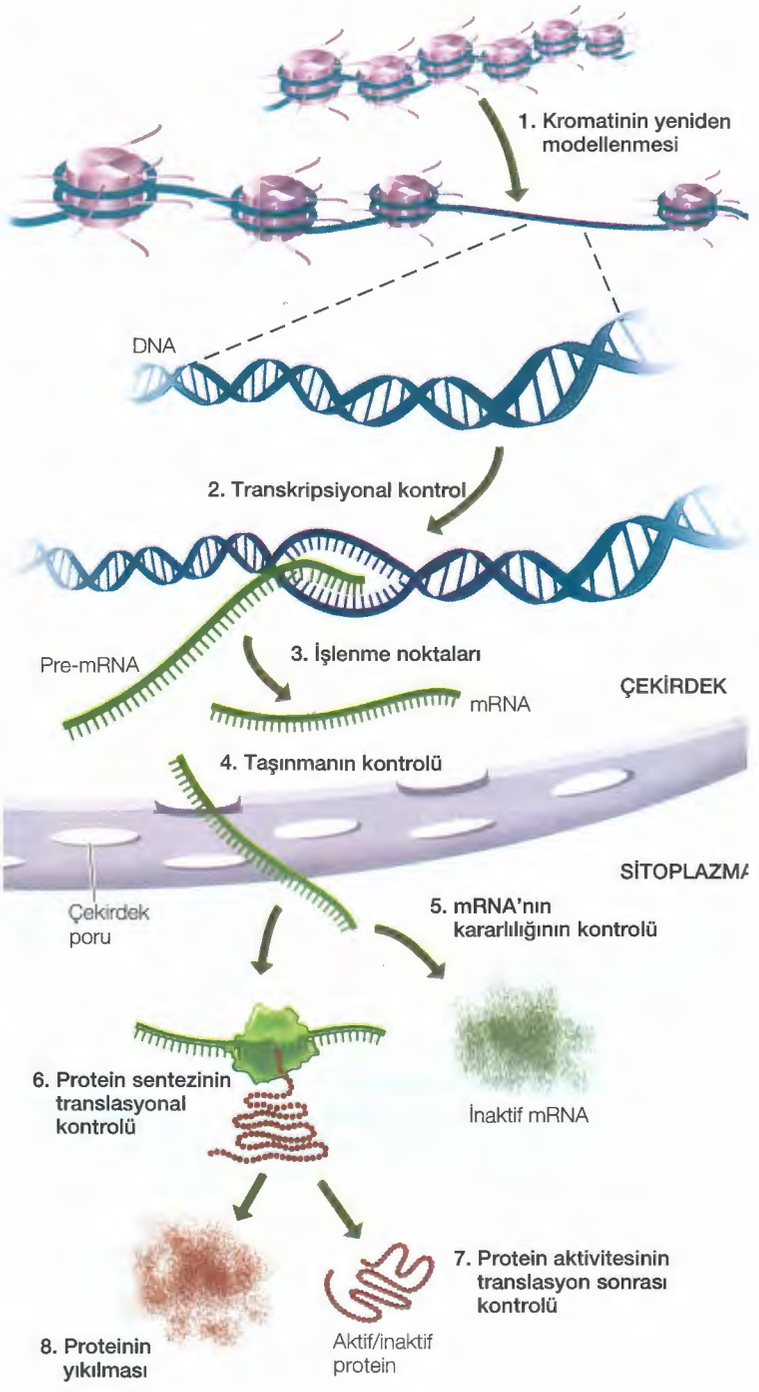
- Laktozun varlığında ve yokluğunda lac operon promotöründeki moleküler koşulları tanımlayınız. **Bakınız Şekil 16.11**
- İndüklenebilir sistem ve baskılanabilir sistem arasındaki anahtar farklılık nedir? **Bakınız s. 351**
- Transkripsiyonun pozitif ve negatif kontrolü arasındaki farklılıklar nelerdir? **Bakınız s. 351 ve Tablo 16.1**

Virüsler ve bakteriler üzerinde yapılan çalışılmalar, genlerin ifade edilmesini düzenleyen mekanizmalar ve hem pozitif ve hem de negatif düzenlemede işlev gören düzenleyici proteinlerin rolleri hakkında temel düzeyde bilgi edinmemizi sağlamıştır. Şimdi, ökaryotlardaki gen ifadesinin kontrolünü inceleyeceğiz. Transkripsiyonun hem negatif ve hem de pozitif kontrolünü ve düzenlemenin transkripsiyon sonrası (posttranskripsiyonal) mekanizmalarını göreceksiniz.

## 16.3 Ökaryotik Gen Transkripsiyonu Nasıl Düzenlenir?

Döllenmiş bir yumurtadan ergin evreye kadar bir organizmanın normal gelişimi ve her bir hücrenin uygun özelleşmiş fonksiyonlarını kazanması ve koruması için, belirli proteinlerin doğru zamanda ve doğru hücrelerde yapılması gerekir. Bu proteinler, başka hücrelerde başka zamanlarda yapılmamalıdır. Böylece, ökaryotik genlerin ifade edilmesi çok hassas ve kusursuz bir şekilde düzenlenmelidir.

Prokaryotlarda olduğu gibi ökaryotik genlerin ifade edilmesi, gen transkripsiyonu ve genin bir proteine translasyonu süreçlerindeki bir takım farklı noktalarda düzenlenebilir (**Şekil 16.13**). Bu bölümde, özgül genlerin




**16.13 Gen İfadesinin Düzenlenmesi İçin Potansiyel Noktalar** Gen ifadesi, transkripsiyondan önce (1), transkripsiyon sırasında (2), transkripsiyondan sonra fakat translasyondan önce (4, 5), translasyonda (6) ya da translasyondan sonra (7) düzenlenebilir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 16.1 • Ökaryotik Gen İfadesinin Kontrol Noktaları**

## TABLO 16.2

### Prokaryotlarda ve Ökaryotlarda Transkripsiyon

| | PROKARYOTLAR | ÖKARYOTLAR |
|---|---|---|
| İşlevsel olarak ilişki genlerin yerleşimi | Çoğunlukla operonlarda gruplanmış olarak | Çoğunlukla ayrı promotörlü olup birbirlerinden uzakta yer alırlar |
| RNA polimeraz | Bir tane | Üç tane::<br>I, rRNA'yı transkribe eder<br>II, mRNA'yı transkribe eder<br>III, tRNA ve küçük RNA'ları transkribe eder |
| Promotörler ve düzenleyici diğer sekanslar | Birkaç tane | Çok sayıda |
| Promotörler ve düzenleyici diğer sekanslar | Birkaç tane | Çok sayıda |
| Transkripsiyonun başlaması | RNA polimerazın promotöre bağlanmasıyla | RNA polimeraz dahil, birçok proteinin bağlanmasıyla |

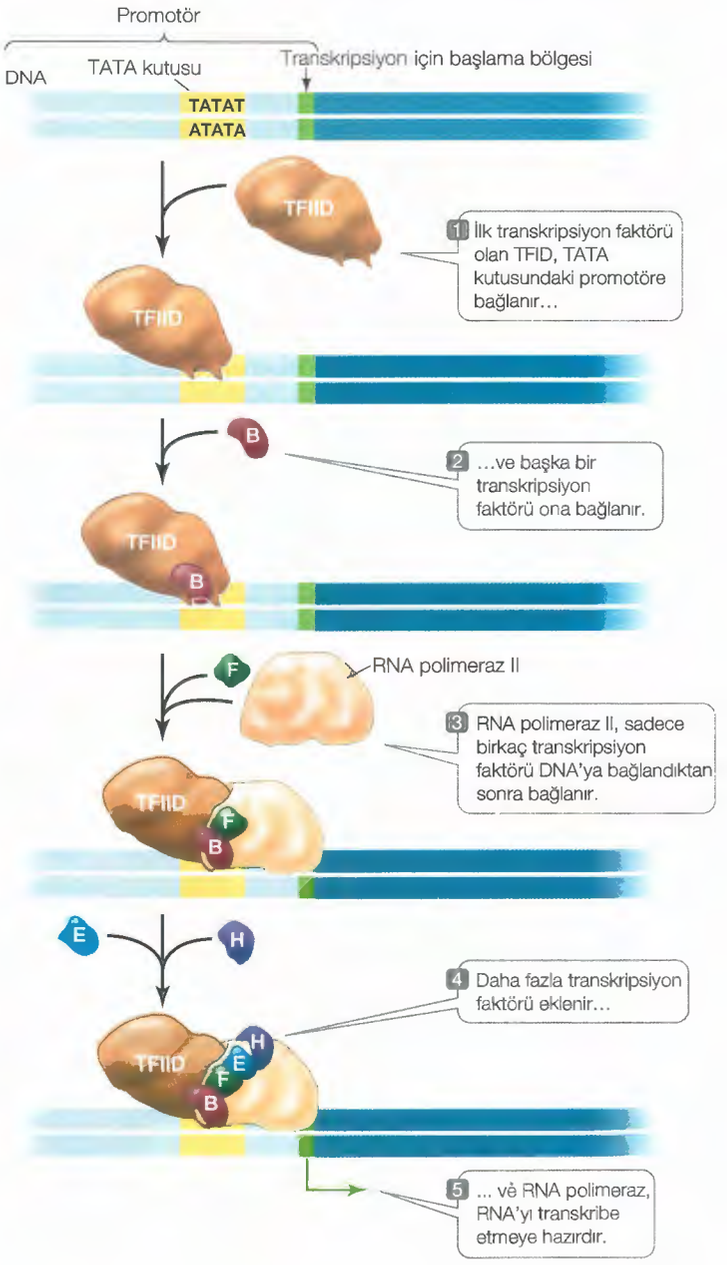
seçici transkripsiyonuyla sonuçlanan mekanizmaları tanımlayacağız. Ökaryotlardaki gen ifadesinin düzenlenmesi içerik olarak için mekanizmalar, prokaryotlarınkine benzer. Bu hücrelerin her iki tipi de, DNA-protein etkileşimlerini, negatif ve pozitif kontrolü kullanır. Bununla birlikte, birçok farklılık vardır; onların bazıları mevcut çekirdek tarafından belirlenmektedir; çekirdek, transkripsiyonu ve translasyonu fiziksel olarak birbirinden ayırır (**Tablo 16.2**).

### Transkripsiyon faktörleri ökaryotların promotörlerinde çalışır

Prokaryotlarda olduğu gibi, ökaryotlardaki promotör, bir genin şifreleme bölgesinin 5′ ucunun yakınındaki bir DNA dizisidir; buraya RNA polimeraz bağlanır ve transkripsiyonu başlatır. Bir promotörde tipik olarak iki tane önemli dizi (sekans) vardır: Bir tanesi **tanıma sekansıdır** –RNA polimeraz tarafından tanınan dizi. İkincisi, transkripsiyon başlama bölgesine daha yakın olan **TATA kutusudur** (böyle isimlendirilmesinin nedeni AT baz çifti bakımından zengin olmasıdır). Burada, kalıp iplikçik açığa çıksın diye DNA denatüre olmaya başlar.

Ökaryotik RNA polimeraz II, basit bir şekilde promotöre bağlanamaz ve transkripsiyonu başlatamaz. Ancak, **transkripsiyon faktörleri** adı verilen çeşitli düzenleyici proteinler, kromozom üzerinde bir araya geldikten sonra bunu yapabilir (**Şekil 16.14**). İlk olarak TFIID ("TF", transkripsiyon faktörünü temsil eder) adı verilen protein, TATA kutusuna bağlanır. TFIID'ın bağlanması, hem onun kendi biçimini ve hem de DNA'nınkini değiştirir; böylece diğer transkripsiyon faktörlerinin bir transkripsiyon kompleksi oluşturmak üzere bağlanmasını cezp eden yeni bir yüzey sunar. RNA polimeraz II, ancak birkaç başka protein bu komplekse bağlandıktan sonra bağlanır.

TATA kutusu gibi bazı düzenleyici DNA dizileri, birçok ökaryotik genin promotörleri için ortaktır ve bir organizmanın tüm hücrelerinde bulunan transkripsiyon faktörleri tarafından




**16.14 Ökaryotlarda Transkripsiyonun Başlatılması** TATA kutusuna bağlanan TFID'dan ayrı olarak, bu transkripsiyon kompleksindeki her bir transkripsiyon faktörü, komplekstekı sadece diğer genler için bağlanma bölgelerine sahiptir ve doğrudan DNA'ya bağlanmaz. B, E, F ve H, transkripsiyon faktörleridir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 16.3 • Transkripsiyonun Başlatılması**

tanınır. Promotörlerde bulunan diğer diziler, sadece birkaç gene özgüdür ve sadece belirli hücre tiplerinde bulunan transkripsiyon faktörleri tarafından tanınır. Bu özgül transkripsiyon faktörleri, hücre farklılaşmasında, yani gelişim sırasında hücrelerin yapısal ve işlevsel olarak özelleşmesinde önemli rol oynar.

### Diğer proteinler DNA dizilerini tanıyabilir ve onlara bağlanarak transkripsiyonu düzenler

Promotöre ilave olarak, düzenleyici proteinlere bağlanan başka kısa DNA dizileri (elemanları) vardır; bunlar, transkripsiyon hızını düzenlemek için RNA polimeraz ile etkileşirler (**Şekil 16.15**). Bu DNA elemanlarının bazıları, pozitif düzenleyicilerdir [arttırıcı (enhansır) olarak adlandırılan bu proteinler, aktivatör proteinlere bağlanır] ve diğerleri negatif düzenleyicidir (sessizleştirici denen bu proteinler, repressör proteinlere bağlanırlar). Bazıları, promotörün yanında bulunur; diğerleri 20.000 baz çifti olacak kadar uzakta yer alırlar. Transkripsiyon faktörünün bir örneği, bu bölümün başlangıcındaki açılış metninde okuduğunuz CREB'dir. Aktivatörler ve/ya da baskılayıcılar (topluca transkripsiyon faktörleri olarak anılırlar) bu elemanlara bağlanırlar, onlar, RNA polimeraz kompleksi ile etkileşime girerler ve DNA'nın bükülmesine neden olurlar. Sıklıkla çok sayıda böyle bağlanan protein işe karışır; ve *mevcut faktörlerin kombinasyonu, transkripsiyonun hızını belirler.*

Örneğin, kemik iliğindeki olgun olmayan kırmızı kan hücreleri, çok miktarda β-globin yapar. En azından on üç tane farklı transkripsiyon faktörü, bu hücrelerdeki β-globin geninin transkripsiyonunu düzenlemede rol alır. Bu faktörlerden hiçbiri, aynı kemik iliği tarafından üretilen olgun olmayan beyaz kan hücreleri dahil diğer hücrelerde bulunmaz ya da aktif değildir. Sonuç olarak, β-globin geni, o hücrelerde transkripsiyona uğramaz. Böylece, aynı genler tüm hücrelerde bulunmasına karşın, hücrenin geleceği onun hangi genlerinin ifade edileceği ile belirlenir. Transkripsiyon faktörleri, özgün DNA dizilerini nasıl tanır?

### Özgün protein-DNA etkileşimleri bağlanmanın temelini oluşturur

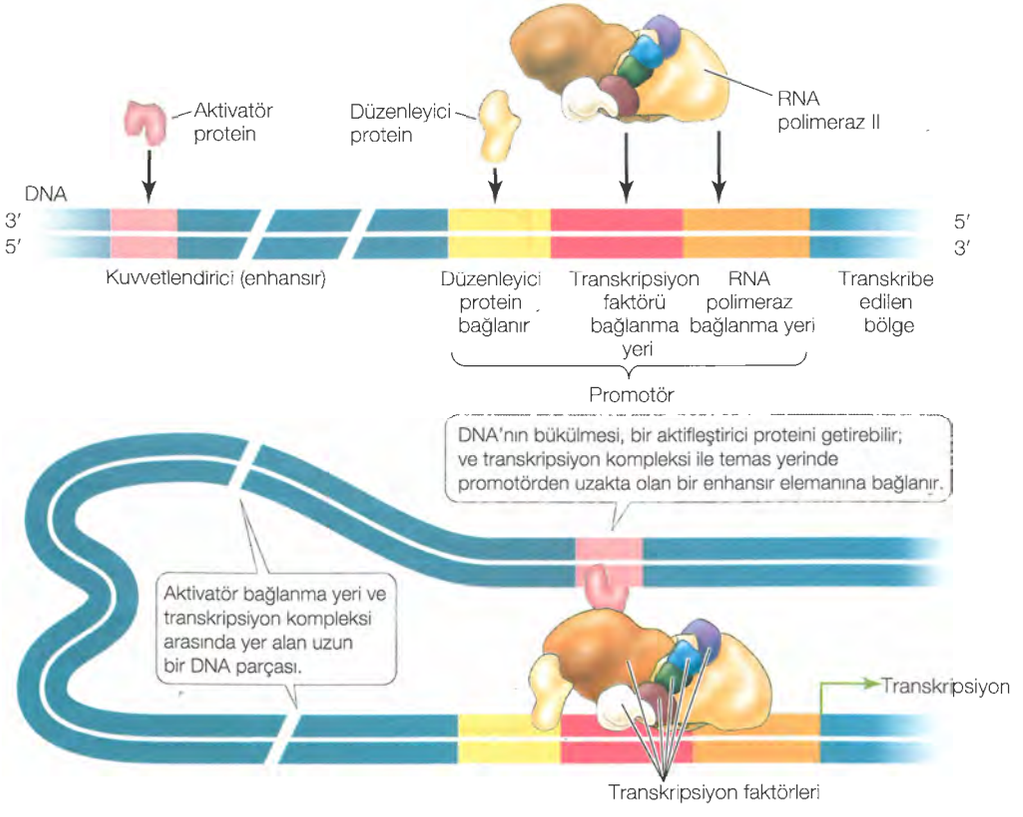
Görmüş olduğumuz gibi, özgün DNA bağlama domainleriyle birlikte yer alan transkripsiyon faktörleri, özgün genlerin aktivasyonunda ve inaktivasyonunda rol alır. DNA'ya bağlanan protein domainlerinde, yaygın olarak dört tane yapısal tema vardır. Bu temalar ya da **yapısal motifler,** yapısal elemanların farklı kombinasyonlarından (protein konformasyonları) oluşmuştur ve çinko gibi özel elemanlar içerebilir. DNA bağlanma domainlerinde, yaygın olan dört tane yapısal motif vardır: heliks-dönüş-heliks, lösin fermuar, çinko parmak ve heliks – ilmek- heliks (**Şekil 16.16**).

Şimdi bu motiflerden bir tanesinin nasıl çalıştığına bakalım. Kısım 13.2'de işaret edildiği gibi, DNA'daki komplementer bazlar, sadece birbirleriyle hidrojen bağları oluşturmazlar; aynı zamanda, özellikle küçük ve büyük oluklarda belirli noktalarda açıkta kalan proteinlerle de hidrojen bağları oluşturabilir. Bu şekilde, bozulmamış olan DNA, yapısı aşağıdaki gibi olan bir protein motif tarafından tanınabilir:

- büyük ve küçük oluk içerisine sığabilen;
- ikili sarmalın iç kısmına doğru uzanabilen amino asitlere sahip olan; ve
- içerideki bazlarla hidrojen bağları oluşturabilen amino asitlere sahip olan

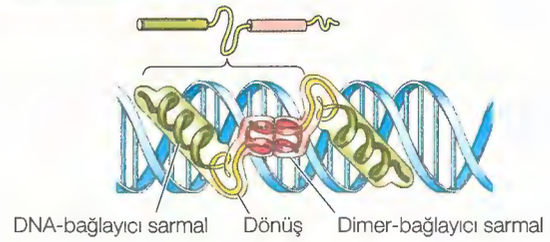
İki α-heliksin heliks olmayan bir dönüşle birbirine bağlandığı heliks-dönüş-heliks motifi, bu üç kritere uyar. İçeriye bakan "tanıma" sarmalı, amino asitleri DNA'nın iç tarafındaki bazlar ile etkileşim içinde olandır. Dışarıya bakan sarmal, şeker-fosfat omurga üzerine oturarak içteki sarmalın, bazlara doğru konfigürasyonda sunulmasını sağlar. Birçok baskılayıcı protein, kendi yapılarında bu heliks-dönüş-heliks motifine sahiptir.

Repressörler, transkripsiyonu birkaç farklı yolla inhibe edebilir. Onlar, transkripsiyonla ilgili aktifleştiricilerin DNA'ya bağlanmasını önleyebilir; ya da transkripsiyon hızını azaltmak için DNA bağlayıcı diğer proteinlerle etkileşebilir.



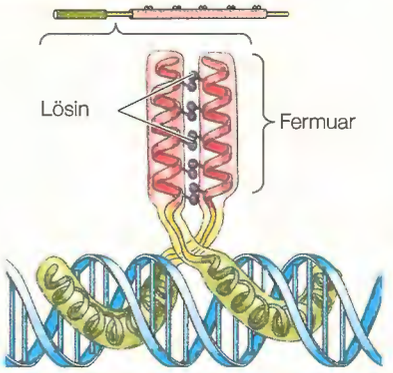

**16.15 Transkripsiyon Faktörleri, Repressörler ve Aktivatörler** Birçok proteinin faaliyeti, RNA polimeraz II'nin DNA'yı nerede transkribe edeceğini ya da edip etmeyeceğini belirler.

**Heliks-dönüş-heliks motifi**



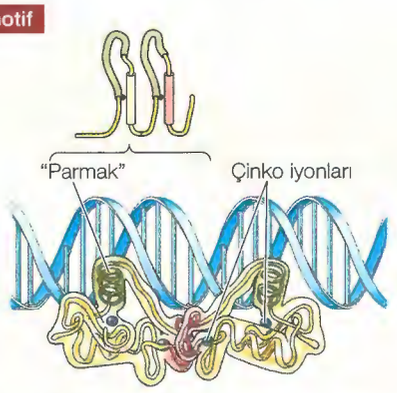

**Bu proteinler, gelişimde rol alan genleri düzenler.**

**Lösin fermuar motifi**



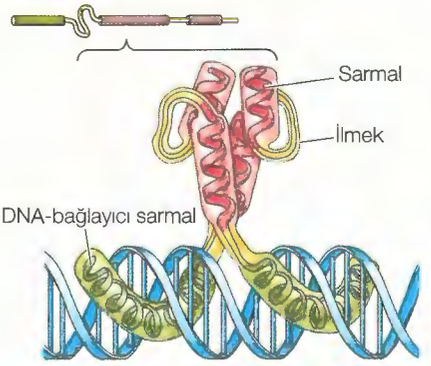

**Bu proteinler, hücre bölünme genlerini düzenler.**

**Zinc finger motif**




**Bu proteinler, steroid hormon reseptörleridir.**

**Helix-loop-helix motif**



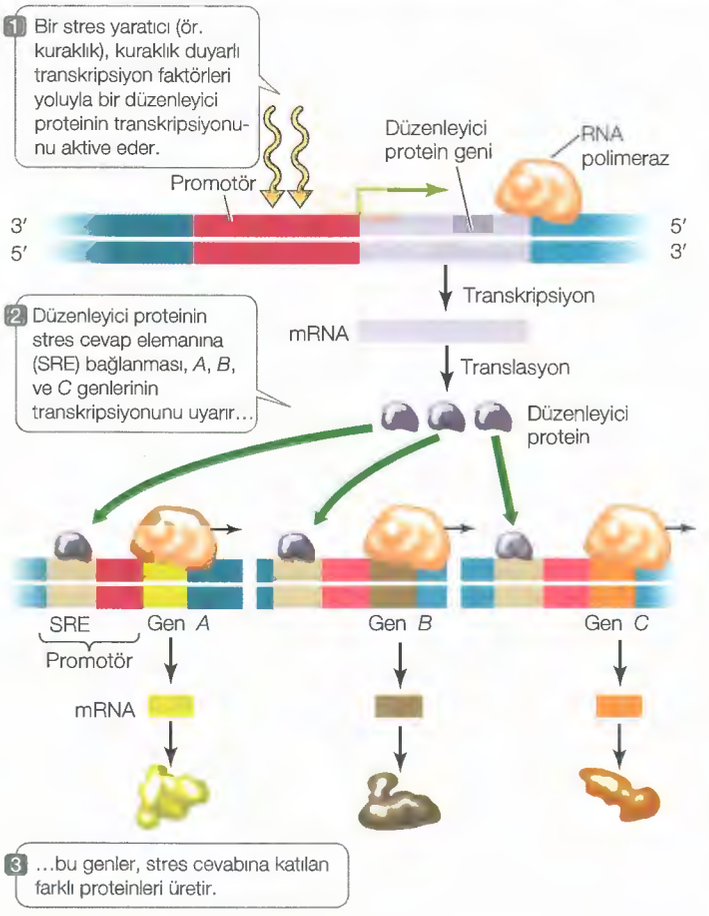

**Bu proteinler, bağışıklık sistemi genlerini düzenler.**

**16.16 Protein-DNA Etkileşimleri** Çoğu düzenleyici proteinin DNA-bağlanan domainleri, dört tane yapısal motiften bir tanesini içerir.

## Gen takımlarının ifade edilmesi transkripsiyon faktörleri tarafından koordineli olarak düzenlenebilir

Transkripsiyonları aynı anda olması gereken birkaç genin düzenlenmesini, ökaryotik hücreler nasıl koordine eder? Prokaryotlar bu sorunu, birden fazla geni tek bir promotör tarafından kontrol edilen bir operonda dizerek çözmüştür. Fakat çoğu ökaryotik gen, kendi ayrı operonlarına sahiptir; ve koordineli biçimde düzenlenen genler birbirinden uzakta olabilir. Bu durumda, eğer onlar, aynı transkripsiyon faktörlerine bağlanan düzenleyici sekansları paylaşıyorlarsa, genlerin ifade edilişi koordine edilebilir.

Bu tip koordinasyon, strese cevap veren organizmalar tarafından kullanılır –örneğin, kuraklığa cevap veren bitkiler tarafından. Kuraklık stresi koşulları altındaki bir bitki, kendilerini kodlayan genler genom içerisine serpiştirilmiş olan birçok proteini eş zamanlı olarak sentezlemesi gerekir. Bu proteinlerin sentezi, stres cevabını kapsar. İfade edilmeyi koordine etmek için bu genlerin her biri, kendi operatörlerinin yanında özgül düzenleyici dizilere sahiptir, bunlara *stres cevap elemanı (SRE)* adı verilir. Bir transkripsiyon faktörü, bu elemana bağlanır ve mRNA sentezini uyarır (**Şekil 16.17**). Stres cevap




**16.17 Gen İfadesinin Koordinasyonu** Kuraklık stresi gibi tek bir çevresel sinyal, birçok gen üzerinde etkili olan bir transkripsiyonal düzenleyici proteinin sentezine neden olabilir.

proteinleri, bitkinin sadece su korumasına yardım etmez aynı zamanda topraktaki aşırı tuza ve donmaya karşı da bitkiyi korur. Bu bulgu, tarım için oldukça önemlidir; çünkü ürünler sıklıkla, ideal olmayan koşullar altında yetiştirilir.

## 16. 3 ÖZET

**Bir takım transkripsiyon faktörü, RNA polimeraz ona bağlanıp transkripsiyonu başlatmadan önce ökaryotik promotöre bağlanmalıdır. Bu, transkripsiyonu artırmak ya da azaltmak için bir takım yollar sağlar.**

- Gen transkripsiyonunu düzenleyen bazı farklı yollar ı tanımlayınız. Bakınız ss. 353-354 ve Şekil 16.15
- Aynı anda birden fazla sayıda gen nasıl düzenlenebilir? **Bakınız s. 355 ve Şekil 16.17**

Şimdiye kadar tartıştığımız gen ifadesinin kontrolü için mekanizmalar, proteinlerle özgül DNA elemanları arasındaki doğrudan etkileşimleri içerir. Eğer DNA elemanlarının dizileri değiştirilecek olursa o zaman genin transkripsiyonu etkilenecektir. Bununla birlikte, gen ifadesini kontrol etmek için özgül DNA dizilerine bağlı olmayan başka mekanizmalar da vardır. Gelecek kısımda bu mekanizmaları tartışacağız.

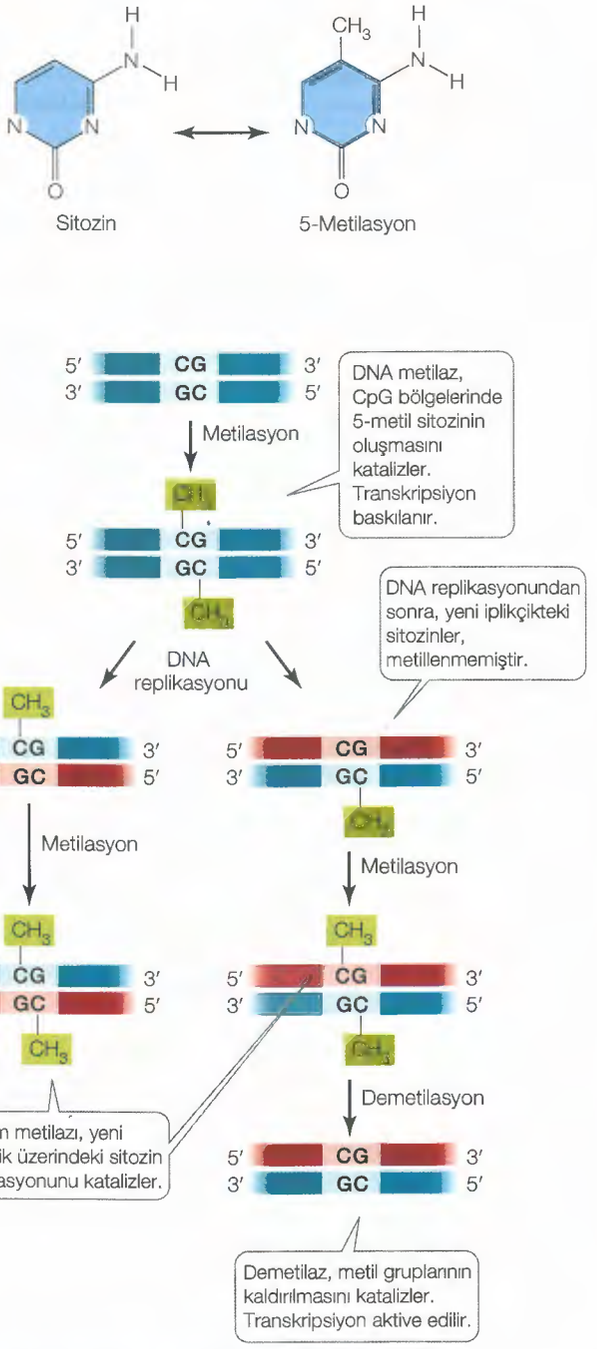
# 16.4 Epigenetik Değişiklikler Gen İfadesini Nasıl Düzenler?

Yirminci yüzyılın ortasında, gelişim üzerinde çalışan bir biyolog Conrad Hal Waddington, "epigenetik" terimini ortaya attı ve fenotipi veren genler ile onların ürünleri arasındaki olası etkileşimleri çalışan biyolojinin bir dalı" olarak tanımladı. Günümüzde **epigenetik**, daha özgül olarak, DNA sekansında herhangi bir değişiklik olmaksızın bir genin ya da gen takımının ifadesinde değişiklikler olması şeklinde tanımlanır. Bu değişiklikler, tersinirdir; fakat bazen kararlıdır ve kalıtılabilir. Onlar, iki süreç içerir: DNA **metilasyonu** ve kromozomal protein değişikliği.

### DNA metilasyonu promotörlerde ve sessiz transkripsiyonda olur

Organizmalara bağlı olarak, DNA'daki sitozin rezidülerinin %1-5'i, 5-metil sitozin oluşturmak üzere 5'-karbona bir metil grubunun (–$CH_3$) ilave edilmesiyle kimyasal olarak değiştirilir (**Şekil 16.18**). Bu kovalent bağlanma, **DNA metiltransferaz** adı verilen bir enzim tarafından katalizlenir ve memelilerde ekseriyetle, G rezidülerine komşu olan C rezidülerinde olur. Bu ikililer bakımından zengin DNA bölgeleri, **CpG adaları** olarak isimlendirilir; bunlar özellikle promotörlerde boldur.

DNA'daki bu kovalent değişiklik, kalıtılabilir: DNA replikasyon geçirdiği zaman, bir **onarım metilazı** yeni DNA iplikçiğindeki 5-metilsitozinin oluşumunu katalizler. Bununla birlikte sitozin metilasyonunun tarzı, aynı zamanda değiştirilebilir; çünkü metilasyon dönüştürülebilir: **demetilaz** olarak isimlendirilen üçüncü bir enzim, metil gruplarının sitozinden uzaklaştırılmasını katalizler (bakınız Şekil 16.18).




**16.18 DNA Metilasyonu: Epigenetik Değişim** DNA'daki 5-metil sitozinin tersinir olarak oluşması, transkripsiyon oranını değiştirebilir.

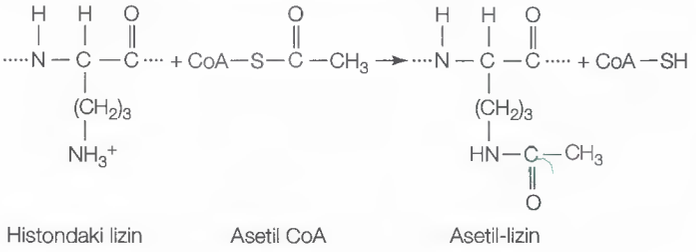
DNA metilasyonunun etkisi nedir? Replikasyon ve transkripsiyon boyunca, 5-metil sitozin sanki yalın bir sitozin gibi davranır: guanin ile baz çifti oluşturur. Fakat, bir promotördeki ilave metil grupları, metillenmiş DNA'ya bağlanan proteinleri çeker. Bu proteinler, genellikle, gen transkripsiyonunun baskılanmasında işe karışırlar; böylece yoğun bir şekilde metillenmiş olan genler inaktif olmaya eğilimlidirler. Genetik düzenlenmenin bu şekli, epigenetiktir; çünkü DNA dizisini değiştirmeksizin genin ifade edilme şeklini etkiler.

DNA metilasyonu, yumurtadan embriyo gelişmesinde önemlidir. Örneğin, bir memeli spermi bir yumurtaya girdiği zaman, ilk olarak erkek ve daha sonrada dişi genomundaki birçok gen demetilasyon geçirir. Böylece, ekseriyetle inaktif olan birçok gen, gelişimin erken dönemi boyunca ifade edilir. Embriyo geliştiğinde ve onun hücreleri biraz daha özelleştiğinde, ürünlerine belirli hücre tiplerinde gereksinim duyulmayan genler, metillenir. Bu metillenmiş genler, "sessizleştirilmiştir"; onların transkripsiyonu baskılanır. Bununla birlikte, alışılmadık ya da anormal olaylar, bazen sessiz genleri geri döndürebilir.

Örneğin, bazı kanserlerin ortaya çıkmasında DNA metilasyonu rol oynayabilir. Kanser hücrelerindeki onkogenler, aktifleşir ve hücre bölünmesini teşvik eder; ve tümör baskılayıcı genler (normal olarak hücre bölünmesini baskılarlar), kapanır (bakınız Bölüm 11). Bu yanlış düzenleme, tümör baskılayıcı genlerin promotörleri metillenirken onkogenlerin promotörleri demetilasyona uğradığında meydana gelir. Bu, kolorektal kanserdeki durumdur.

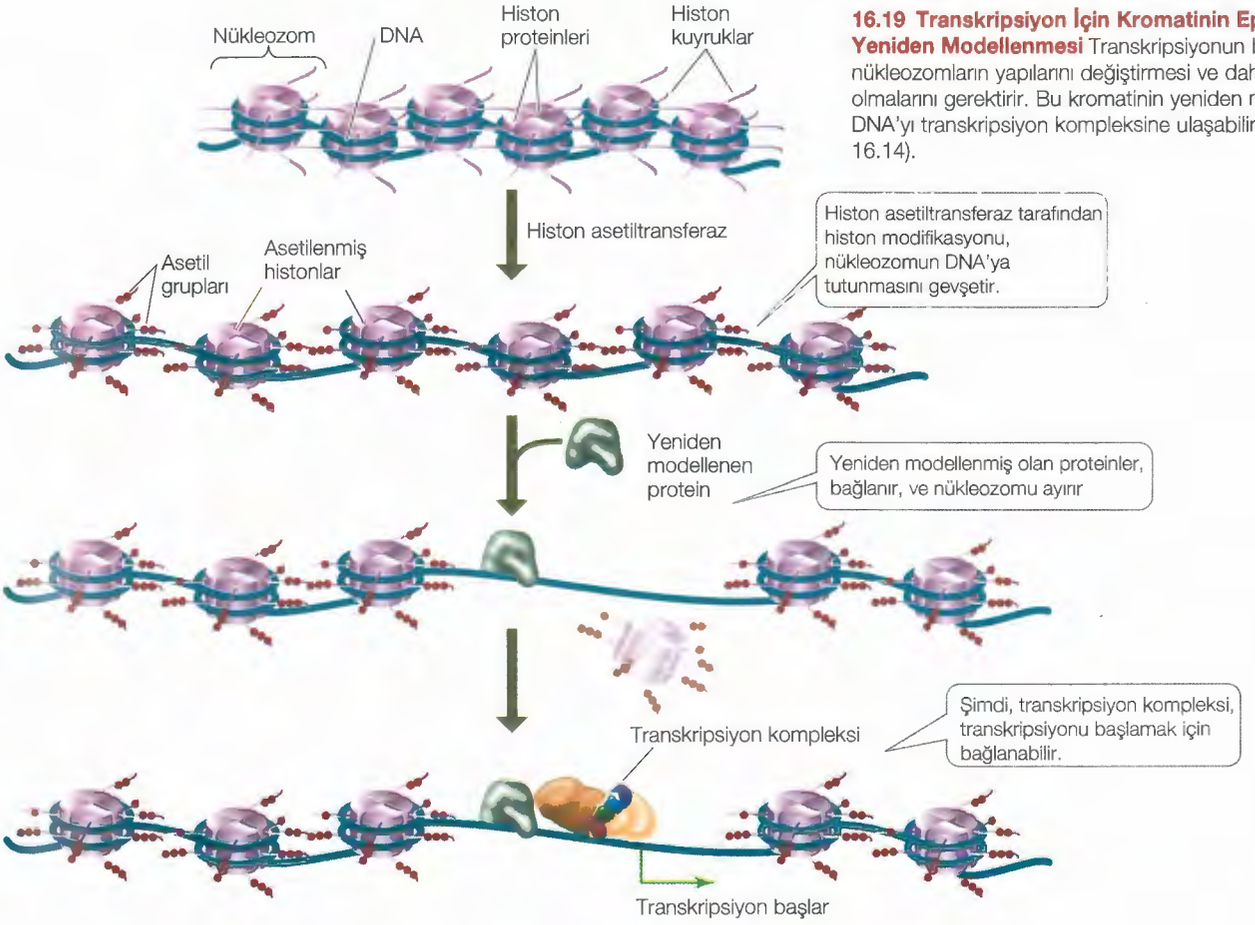
### Histon protein modifikasyonları transkripsiyonu etkiler

Epigenetik gen düzenlemesinin başka bir mekanizması, kromatin yapısının değiştirilmesidir; buna *kromatini yeniden modelleme* de denir. DNA, histon proteinleri ile nükleozomlar şeklinde paketlenir; nükleozomlar, DNA'yı RNA polimeraz ve diğer transkripsiyon elemanları için fiziksel olarak erişilmez kılabilir. Her histon proteini kendi N ucunda, sıkı yapıdan dışarıya doğru uzanan ve pozitif yüklü belirli amino asitleri (özellikle lizin) taşıyan yaklaşık 20 amino asitten oluşmuş bir "kuyruğa" sahiptir. Histon asetiltransferaz adı verilen enzim, asetil gruplarını bu pozitif yüklü amino asitlere ekleyebilir ve böylece onların yüklerini değiştirir:




Genellikle, pozitif yüklü histon proteinleri ile fosfat gruplarından dolayı negatif yüklü olan DNA arasında kuvvetli bir elektrostatik çekim vardır. Histon kuyrukların pozitif yükleri azaltılarak DNA için histonların ilgisi azaltılır ve sıkı bir şekilde olan nükleozom açılır. İlave edilen kromatin yeniden modelleme proteinleri, gevşemiş olan nükleozom-DNA kompleksine bağlanabilir ve gen ifadesi için DNA'yı açar (**Şekil 16. 19**). Histon asetiltransferaz, böylece, transkripsiyonu aktive edebilir.

Kromatin yeniden modelleme proteininin bir başka çeşidi olan histon deasetilaz, asetil gruplarını histonlardan kaldırabi-




**16.19 Transkripsiyon İçin Kromatinin Epigenetik Olarak Yeniden Modellenmesi** Transkripsiyonun başlatılması, nükleozomların yapılarını değiştirmesi ve daha az sıkı durumda olmalarını gerektirir. Bu kromatinin yeniden modellenmesi, DNA'yı transkripsiyon kompleksine ulaşabilir kılar (bakınız Şekil 16.14).

lir ve dolayısıyla transkripsiyonu baskılar. Histon deasetilazlar, bazı kanser çeşitlerini tedavi amacıyla ilaç geliştirmek için hedeflerdir. Yukarıda not ettiğimiz gibi, belirli genler özelleşmiş normal dokulardaki hücre bölünmesini engeller. Bazı kanserlerde bu genler, normaldekinden daha az aktiftir ve onların yanındaki histonlar, aşırı derecede deasetilasyon gösterirler. Teorik olarak, bir histon deasetilaz inhibitörü gibi davranan bir ilaç, dengenin asetilasyona doğru kaymasını sağlayabilir ve bu olay, normal olarak hücre bölünmesini inhibe eden genleri aktive edebilir.

Histon modifikasyonun diğer tipleri, gen aktivasyonunu ve baskılanmayı etkileyebilir. Örneğin, gen inaktivasyonu ve histon fosforilasyonu ile yakından ilişkili olan histon metilasyonu aynı zamanda gen ifade edilmesini etkiler; bu özgül etki, hangi amino asidin değişikliğe uğratıldığına bağlıdır. Bu etkilerin tümü, tersinirdir ve bir ökaryotik genin aktivitesi, histon modifikasyonunun çok kompleks modelleri tarafından belirlenebilir. Rockefeller Üniversitesi, New York City'den David Allis, bu epigenetik sistemi "histon kod" olarak isimlendirmiştir.

### Çevre tarafından indüklenmiş epigenetik değişiklikler, kalıtılabilir

Epigenetik değişiklikler tersinir olmalarına karşın, DNA metilasyonu ve histon modifikasyonu gibi birçok epigenetik değişiklik, bir hücrede gen ifade edilme şeklini kalıcı olarak değiştirebilir. Eğer hücre, gametleri üretecek üreme hattı hücresiyse, epigenetik değişiklik, gelecek kuşağa geçirilebilir. Fakat bu epigenetik değişiklikleri ne belirler? Bununla ilgili bir ipucu, tek yumurta ikizleri kullanılarak yakın zamanda yapılan bir çalmadan gelmektedir.

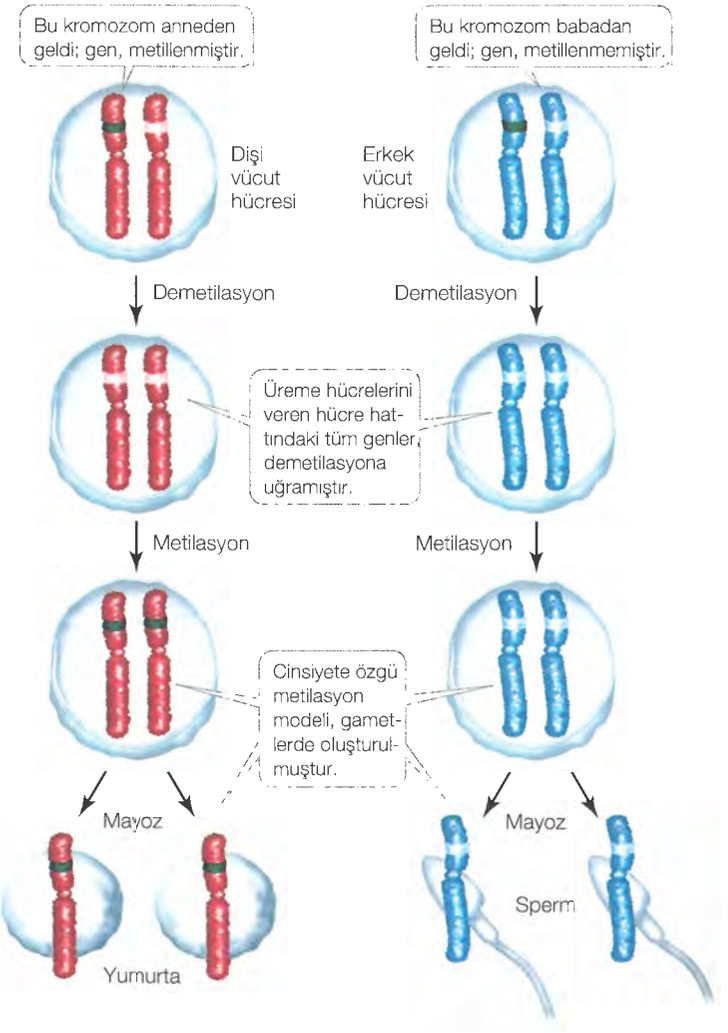
Tek yumurta ikizleri, döllenmiş tek bir yumurtanın bölünmesiyle oluşan iki ayrı hücreden gelişirler; bu hücrelerin her biri, ayrı birer birey olmak üzere gelişimlerini sürdürür. İkiz erkek kardeşler ya da kız kardeşler, böylece, birbirinin aynı genoma sahiptirler. Fakat onlar, *epigenomları* bakımından da özdeş midir? Yüzlerce böyle ikiz çiftin DNA'larının karşılaştırılması göstermektedir ki onların üç yaşındaki dokularındaki DNA metilasyon örüntüsü, hemen hemen aynıdır. Fakat 50 yaşına gelindiğinde, farklı ortamlarda birbirlerinden on yıl ayrı kalarak yaşamını sürdüren ikizlerde, bu örüntü oldukça farklıdır. Bu durum, *epigenetik modifikasyonda çevrenin önemli bir rol oynadığını* göstermektedir; ve onun için genlerin modifikasyonunda bu modifikasyonlar etkilidir.

Çevredeki hangi faktörler, epigenetik değişikliklere yol açar? Bir tanesi, stres olabilir: fareler stresli bir duruma sokuldukları zaman, beyindeki metabolik yollarda yer alan önemli genler, yoğun bir şekilde metillenir (ve transkripsiyon olarak inaktif hale gelirler). Antidepressan ilaçlarla tedavi edilen stresli fareler, "geri düğmesine dokunur" ve bu değişiklikleri tersine çevirir. Bağımlılığa aracılık eden CREB gibi transkripsiyon faktörleri (bu bölümün açılışındaki hikayeye bakınız), histon asetilasyonunda rol oynar; bu, sonradan gen aktivasyonuna yol açar. Psikozlu adamların spermi, psikozlu olmayan adamlarınkinden farklı metilasyon örüntüsüne sahiptir. Bir kısmı yaşam süresinde oluşabilen epigenetik örüntünün, sonraki kuşağa aktarılabileceğini akla getirildiğinde, bu son gözlem, özellikle etkileyici olmaktadır. Bu bir organizmanın yaşamı boyunca edindiği bazı fenotipik özelliklerin kalıtılabileceği demektir; bu durum, biyologların uzunca bir süredir kabul ettikleri görüşe zıttır. Epigenetik değişikliklerin kalıtılabildiği fikri, tartışmalı durumunu korumaktadır.

### DNA metilasyonu genomik damgalanma ile sonuçlanabilir

Memelilerdeki özgül metilasyon örüntüleri, gamet oluşumu sırasında her bir eşey için gelişir. Bu, iki evrede olur: ilk olarak, mevcut metil grupları demetilaz enzimi tarafından 5-metil sitozinlerden kaldırılır; ve ondan sonra DNA metilaz, metil gruplarını uygun sitozinlere ekler. Gametler meydana geldiği zaman, bu yeni metilasyon örüntüsünü (epigenetik bilgiyi) taşır.

Erkek gametlerdeki (spermlerde) DNA metilasyon örüntüsü, memeli genomundaki yaklaşık 200 gende dişi gametlerindekinden (yumurtalar) farklıdır. Yani, bu grupta belirli bir gen, yumurtada metillenmişken spermde metillenmemiş olabilir (**Şekil 16.20**). Bu durumda, yavrular anneden transkripsiyon bakımından inaktif (metillenmiş) olan geni, babadan ise transkripsiyon bakımından aktif (metillenmemiş) olan geni kalıtım yoluyla alacaktır. Bu olay, **genomik damgalanma** olarak adlandırılır.




**16.20 Genomik Damgalanma** Bazı genler için epigenetik DNA metilasyonu, erkek ve dişi gametlerde farklıdır. Sonuç olarak, bir birey, transkripsiyonal olarak sessizleştirilmiş bir alleli dişi ebeveynden alabilir; fakat erkek ebeveynden gelen aynı allel, ifade edilebilecektir.

Damgalanmanın bir örneği, insanın 15. kromozomu üzerindeki 15q11 adı verilen bölgede bulunur. Bu bölge, erkek ve dişi gametlerin oluşumu sırasında farklı şekilde damgalanır; ve yavrular normal olarak her iki ebeveynden türemiş örüntüleri kalıtım yoluyla alır. Nadir rastlanan durumlarda, gametlerin bir tanesinde bir kromozom delesyonu meydana gelir ve yeni doğan bebek, bu özel kromozom bölgesindeki damgalanma örüntüsünü ya sadece anneden ya da sadece babadan kalıtım yoluyla alır. Eğer bebek, sadece babada damgalanmış örüntüyü alacak olursa (annedeki bu bölge delesyonla kaybolmuş), bebekte Angelman Sendromu ortaya çıkar. Bu sendrom, epilepsi, titreme ve sürekli gülümseme ile karakterize bir hastalıktır. Eğer bebek, sadece annede damgalanmış örüntüyü alacak olursa (babadaki bu bölge delesyonla kaybolmuş), bebekte Prader-Willi Sendromu adı verilen tamamen farklı bir rahatsızlık ortaya çıkar. Bu sendrom, kaslardaki zayıflık ve obezite (şişmanlık) ile karakterizedir. *Bu iki durumda da gen sekanslarının aynı olduğuna dikkat ediniz; ancak epigenetik örüntüler farklıdır.*

Özgül genlerin damgalanması, özellikle memelilerde ve çiçekli bitkilerde olur. En fazla damgalanmış genler, embriyonik gelişim ile ilişkili olanlardır. Bir embriyo, uygun bir şekilde gelişmesi için hem annede hem de babada damganmış olan gen örüntülerine sahip olması gerekir. Gerçektende, sadece bir cinsiyetten gelen kromozomlara sahip bir embriyo yapma girişimleri (örneğin, bir yumurtayı kimyasallar ile işleme tabi tutup onun kromozomlarını iki katına çıkarmak suretiyle) genellikle başarısızlıkla sonuçlanmıştır. Onun için damgalanma, genetikçiler için önemli bir ders niteliğindedir: *erkekler ve dişiler, aynı genetik yapıya (X ve Y kromozomları dışında) sahip olabilir; fakat onlar, epigenetik olarak farklıdırlar.*

### Geniş çaplı kromozom değişiklikleri DNA metilasyonunu gerektirir

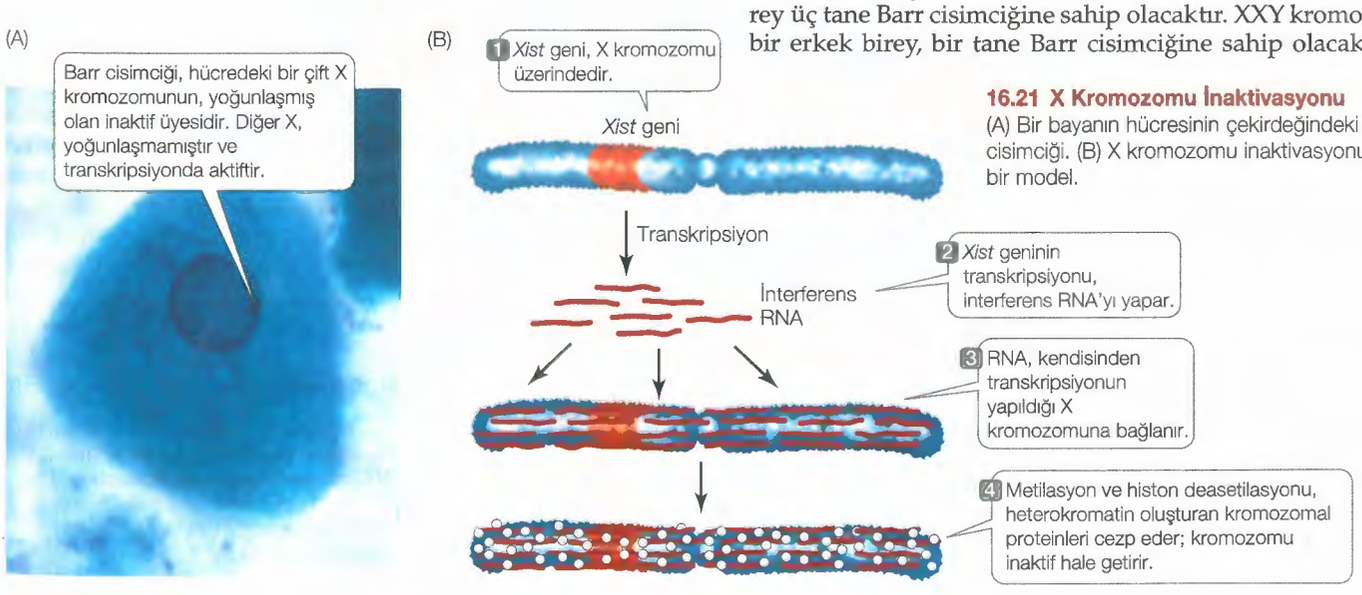
Tek genler gibi, kromozomların büyük bölgeleri ya da hatta tüm kromozom, DNA metilasyonunun ayrı bir tarzına sahip olabilir. Mikroskop altında, boyanmış interfaz çekirdeğinde iki çeşit kromatin ayırt edilebilir: ökromatin ve *heterokromatin*. Ökromatin, dağınık olarak görünür ve açık renkte boyanmıştır; bu kısım, transkripsiyonla mRNA'yı veren DNA'yı içerir. Heterokromatin, yoğundur ve koyu renkte boyanır; bu bölgenin içerdiği hiçbir gen genellikle transkripsiyona uğramaz.

Heterokromatinin belkide en çarpıcı örneği, memelilerin inaktif X kromozomudur. Memelilerin normal dişi bireyleri, iki tane X kromozomuna sahiptir; erkek bireyleri ise bir tane X ve bir tane Y kromozomuna sahiptir (bakınız Kısım 12.4). X ve Y kromozomları, muhtemelen 300 milyon yıl öncesinde bir çift otozomdan (eşey kromozomu olmayanlar) ortaya çıkmıştır. Zamanla, Y kromozomundaki mutasyonlar, erkekliği-belirleme genleriyle sonuçlanmıştır; ve Y kromozomu, bir zamanlar kendi X homologuyla paylaşmış olduğu genlerin çoğunu kademe kademe kaybetmiştir. Sonuç olarak, dişiler ve erkekler, X-bağlı genlerin "dozajı" bakımından büyük ölçüde farklıdırlar. Dişi bireylerin her bir hücresi, X kromozomu üzerindeki her bir genin iki kopyasına sahiptir; onun için dişi birey, her bir protein ürünün iki katı kadarını üretme potansiyeline sahiptir. Bununla birlikte, X kromozomu üzerindeki genlerin yüzde 75'i için transkripsiyon genellikle erkeklerde ve dişilerde aynıdır. Bu nasıl olmaktadır?

Mary Lyon, Liane Russell ve Ernest Beuter, birbirlerinden bağımsız olarak 1961 yılında, dişi bireylerin her bir hücresindeki X kromozomlarından bir tanesinin embriyonik gelişimin erken dönemlerinde transkripsiyonal olarak önemli ölçüde inaktif hale getirildiği hipotezini ileri sürdüler. Onlar, X kromozomunun bir kopyasının her bir embriyonik hücrede inaktif olduğunu ve o hücreden türeyen tüm hücrelerde aynı X kromozomunun inaktif kaldığını önerdiler. Bazı deliller, bu hipotezi doğrulamıştır.

Belirli bir embriyonik hücredeki X kromozomu çiftinden hangisinin inaktif olacağı rastgeledir. Dişi bireylerdeki X kromozomlarından bir tanesinin anneden bir tanesinin babadan geldiğini hatırlayınız. Böylece, bir embriyonik hücrede babadan gelen X, transkripsiyon bakımından aktif olarak varlığını sürdürebilir; fakat komşu hücrede, anneden gelen X aktif olabilir.

İnaktif hale getirilmiş olan X kromozomu, yok olmaz; varlığı çekirdek içerisinde saptanabilir. İnterfaz boyunca, insanların dişi bireylerinin hücrelerinde ışık mikroskobu altında gözlenebilen, boyanabilir tek bir nükleer cisim, Barr cisimciği (Murray Barr'ın ismine atfen) olarak isimlendirilir (**Şekil 16.21A**). Normal erkeklerde mevcut olmayan heterokromatinden oluşmuş bu küme, inaktif duruma getirilmiş olan X kromozomudur; ve yoğun bir şekilde metillenmiş olan DNA'dan oluşmuştur. İki X kromozomlu normal bir dişi birey, bir tane Barr cisimciğine sahipken üç tane X kromozomlu nadir rastlanan dişi birey, iki tane; ve dört tane X kromozomlu dişi birey üç tane Barr cisimciğine sahip olacaktır. XXY kromozomlu bir erkek birey, bir tane Barr cisimciğine sahip olacaktır. Bu




**16.21 X Kromozomu İnaktivasyonu**
(A) Bir bayanın hücresinin çekirdeğindeki Barr cisimciği. (B) X kromozomu inaktivasyonu için bir model.

gözlemler, erkek ya da dişi olsun, her bir bireyin interfaz hücrelerinin sadece bir tane aktif X kromozomuna sahip olduğu fikrini akla getirmektedir; böylece ifade edilen X kromozomu genlerinin sabit bir dozu mevcuttur.

İnaktif X kromozomunun yoğunlaşması, onun DNA sekansını, transkripsiyon makinesi için fiziksel olarak elverişsiz hale getirir. İnaktif X'in genlerinin çoğu, yoğun bir şekilde metillenir. Bununla birlikte, *Xist* (X inaktivasyonu için özgül transkript) geni, sadece çok az metillenir ve transkripsiyon bakımından aktiftir. Aktif X kromozomu üzerindeki *Xist*, yoğun bir şekilde metillenmiştir ve transkripsiyona uğramaz. *Xist* geninin transkripsiyonundan elde edilen RNA, kendisinin transkribe edildiği X kromozomuna bağlanır; bu bağlanma, inaktivasyonun kromozom boyunca yayılmasına yol açar. *Xist* RNA transkripti, **interferens RNA**'nın bir örneğidir **(Şekil 16.21B)**.

## 16.4 ÖZET

**Epigenetik, DNA sekanslarında değişikliklerin yer almadığı gen ifadesindeki kararlı değişiklikleri tanımlar. Bu değişiklikler, DNA'ya bağlanmış olan histon proteinlerin ya da DNA'nın (sitozin metilasyonu) modifikasyonlarını içerir. Epigenetik değişiklikler, çevre tarafından etkilenebilir; ve aynı zamanda genomun damgalanmasıyla sonuçlanabilir. Bu durumda bazı genlerin ifade edilmesi, onların ebeveynsel kökenine bağlıdır.**

- DNA metilasyon örüntüleri nasıl oluşturulur ve bunlar, gen ifade edilmesini nasıl etkiler? **Bakınız s. 356 ve Şekil 16.18**
- Histon modifikasyonlarının transkripsiyonu nasıl etkilediğini açıklayınız. **Bakınız ss. 357-358 ve Şekil 16.19**
- X kromozomu inaktivasyonu nasıl ve niçin olur? **Bakınız s. 359**

Gen ifadesi, transkripsiyonu ve daha sonrada translasyonu kapsar. Şimdiye kadar, ökaryotik gen ifadesinin transkripsiyon düzeyinde nasıl düzenlendiğini tanımladık. Fakat Şekil 16.13'de görüldüğü gibi, başlangıçtaki gen transkripti yapıldıktan sonra düzenlemenin olabildiği birçok nokta vardır.

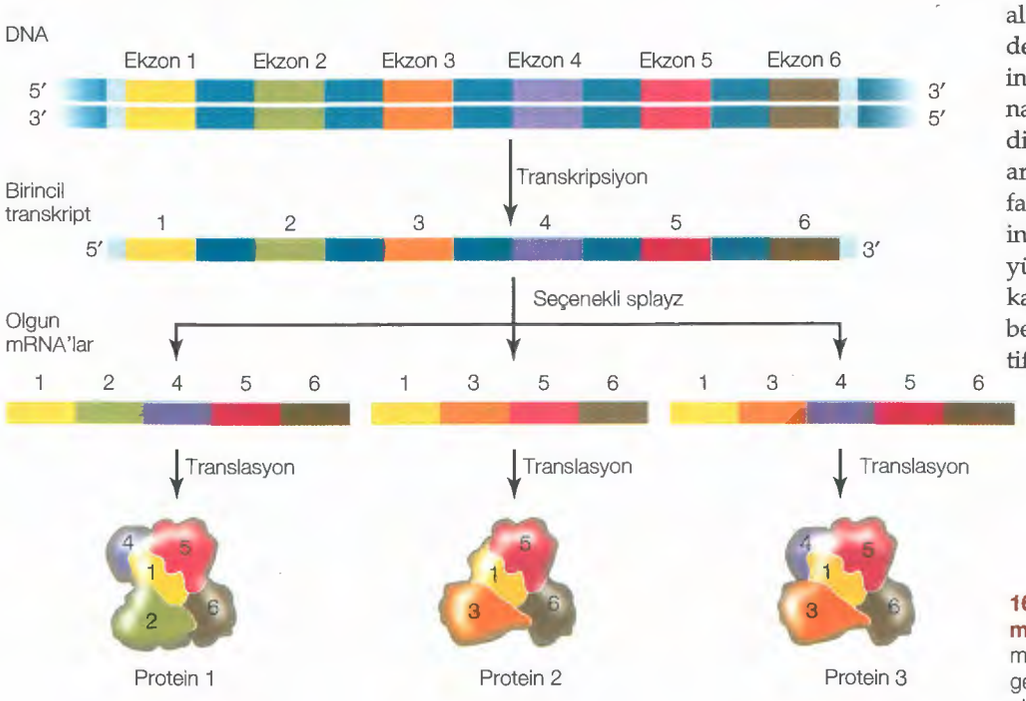
## 16.5 Transkripsiyondan Sonra Ökaryotik Gen İfadesi Nasıl Düzenlenir?

Ökaryotik gen ifadesi, hem mRNA sitoplazmaya verilmeden önce çekirdek içerisinde ve hem de çekirdeği terk ettikten sonra mRNA düzeyinde düzenlenebilir. Transkripsiyon sonrası kontrol mekanizmaları, pre-mRNA'nın seçenekli splayzını, mikroRNA'ları, translasyonun baskılanmasını ya da proteozomlarda protein yıkımının düzenlenmesini kapsar.

### Aynı genden alternatifli splayzla farklı mRNA'lar yapılabilir

Çoğu primer mRNA transkriptleri, birkaç intron içerir (bakınız Şekil 14.7). Splayz mekanizmasının ekzonlar ve intronlar arasındaki sınırları nasıl tanıdığını gördük. Eğer iki introna sahip olan β-globin pre-mRNA'sı, ilk intronun başlangıcından ikincinin sonuna kadar splayza uğratılsaydı ne olurdu? Ortadaki ekzon, iki intron dışarı çıkartıldıktan sonra ekzonların uçlarını birbirine bitiştirecekti. Tamamıyla yeni bir protein (kesinlikle β-globin olmayan) yapılacaktı; ve normal β-globinin işlevleri kaybedilecekti. Böyle **alternatif splayz** olayı, tek bir genden farklı aktiviteleri ve işlevleri olan farklı protein ailesi meydana getirmek için tasarlanmış bir mekanizma olabilir **(Şekil 16.22)**.

İnsan genomunun sekansı çıkarılmadan önce çoğu bilim insanı, protein kodlayan 80.000-150.000 arasında gen bulacaklarını tahmin ediyordu. Gerçek sayının sadece 24.000 civarında olduğu ortaya konunca onların karşılaştıkları sürprizi hayal edebilirsiniz! Gerçi, insan genlerinden çok daha fazla sayıda mRNA vardır; bu varyasyonların çoğu, alternatifli splayzdan gelir. Gerçekten de, yakın zamandaki incelemeler, tüm insan genlerinin yaklaşık yarısı alternatifli splayz geçirdiğini göstermektedir. Alternatifli splayz, organizmalar arasındaki komplekslik seviyelerindeki farklılığın anahtarı olabilir. Örneğin, insanlar ve şempanzeler, benzer büyüklükte genomlara sahip olmalarına karşın insan beyninde şempanzenin beynindekine göre daha fazla alternatifli splayz gerçekleşir.




**16.22 Seçenekli Splayz Farklı Olgun mRNA'lar ve Proteinlerle Sonuçlanır** Pre-mRNA, farklı dokularda farklı şekilde splayz geçirebilir ve bu durum, farklı proteinlerin oluşmasıyla sonuçlanır.

### MikroRNA'lar gen ifade edilmesinin önemli düzenleyicileridir

Bir sonraki bölümde tartışacağımız gibi, çoğu bitki ve hayvanda genomun yüzde beşinden daha azı, proteinleri şifrelemek içindir. Genomun bir kısmı, ribozomal RNA'yı ve transfer RNA'ları kodlar, fakat yakın zamana kadar biyologlar, genomun arta kalan kısmının transkripsiyona sokulmadığını düşünüyordu. Hatta kimileri "değersiz" diyordu. Ancak, yakın zamandaki incelemeler, bu şifrelenmeyen bölgelerin bazılarının transkripsiyon geçirdiğini gösterdi. Şifre vermeyen RNA'lar, çoğunlukla çok küçüktür ve bu yüzden saptanmaları zordur. Bu küçük RNA molekülleri, **mikroRNA** (miRNA) olarak isimlendirilir.

İlk miRNA sekansları, bir solucan olan *Caenorhabditis elegans* türünde bulundu. Canlıların gelişimi üzerinde çalışan biyologlar tarafından yoğun bir şekilde çalışılmış olan bu model organizma, birkaç larval evre geçirir. Massachusetts Üniversitesinden Victor Ambros, bu evrelerin ilerlemesi üzerinde farklı etkilere sahip olan iki gende mutasyonlar buldu:

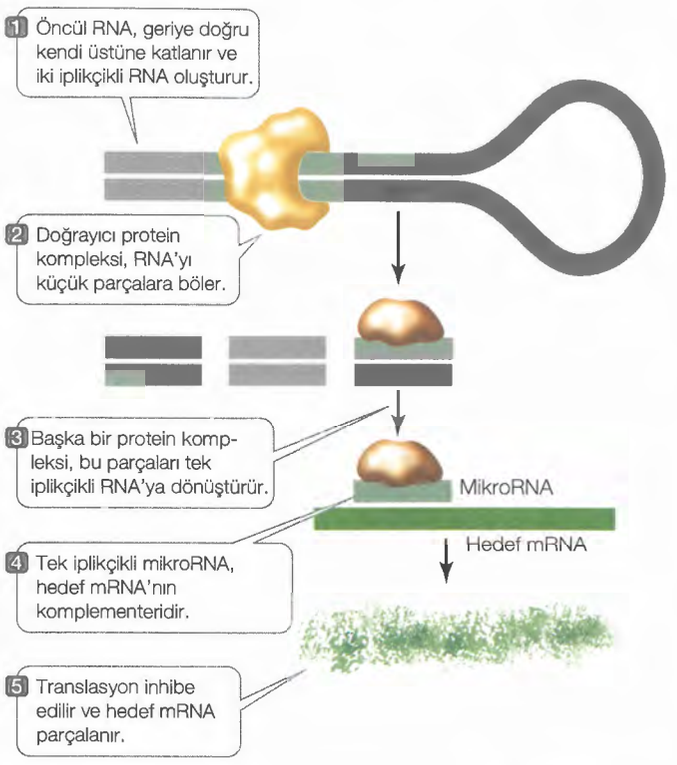
- *lin-14* mutasyonları (anormal hücre soyhattı esas alınarak isimlendirilmiş), larvaların ilk evreyi atlamasına ve doğrudan ikinci larval evreye geçmesine neden olmaktadır. Böylece, genin normal rolü, ilk larval evredeki olayları kolaylaştırmaktır.
- *lin-14* mutasyonları, daha sonraki larval evredeki belirli hücrelerin, ilk larval evrede normal olarak görülen gelişim modelini tekrarlamasına neden olmaktadır. Hücreler sanki o evrede tutulmaktaydı. Onun için bu genin normal rolü, hücrelerin bir sonraki evreye ilerleyebilmesi için onun ifadesini ayarlamak suretiyle *lin-14'ü negatif olarak düzenlemektir*.

Daha ileri çalışmaların, *lin-4* geninin, larval hücre gelişiminde rol alan genlerin transkripsiyonunu etkileyen bir transkripsiyon faktörünü şifrelediğini göstermesi şaşırtıcı değildir. Aslında beklenen, bir negatif düzenleyici olan *lin-4* geninin, lin-14 proteini tarafından aktifleştirilen genleri baskılayan bir proteini şifrelemesiydi. Fakat bunun yanlış olduğu ortaya çıktı. Bunun yerine, *lin-4* geni, 22-bazlık bir miRNA'yı şifrelemekte ve bu miRNA, kendi mRNA'sına bağlanarak *lin-14* ifade edilmesini posttranskripsiyonal olarak inhibe etmektedir.

Birkaç yüz miRNA, birçok ökaryotta şimdi tanımlanmış durumdadır. Her biri, yaklaşık 22 baz uzunluktadır ve ekseriyetle düzinelerce mRNA hedeflerine sahiptirler. Bu miRNA'lar, daha uzun öncüller olarak transkribe edilirler ve daha sonra bir seri basamakta çift-iplikçikli miRNA'lara bölünürler. Bir protein kompleksi, miRNA'nın kendi hedefi olan ve translasyonun inhibe edileceği yer olan mRNA'ya gitmesine rehberlik eder ve mRNA yıkılır (**Şekil 16.23**). Ökaryotlarda miRNA geni susturucu mekanizmasının dikkat çekici bir şekilde korunmuş olması, onun evrimsel olarak çok eski ve biyolojik olarak önemli olduğuna işaret eder.

### mRNA'nın Translasyonu düzenlenebilir

Bir hücredeki bir proteinin miktarı, onun mRNA'sının miktarı tarafından belirlenir mi? Son zamanlarda, bilim insanları, maya hücrelerindeki mRNA bolluğu ile protein bolluğu arasındaki ilişkiyi inceledi. Çok sayıdaki genin yaklaşık üçte biri incelendi; mRNA ve protein arasında açık bir bağıntı vardı:

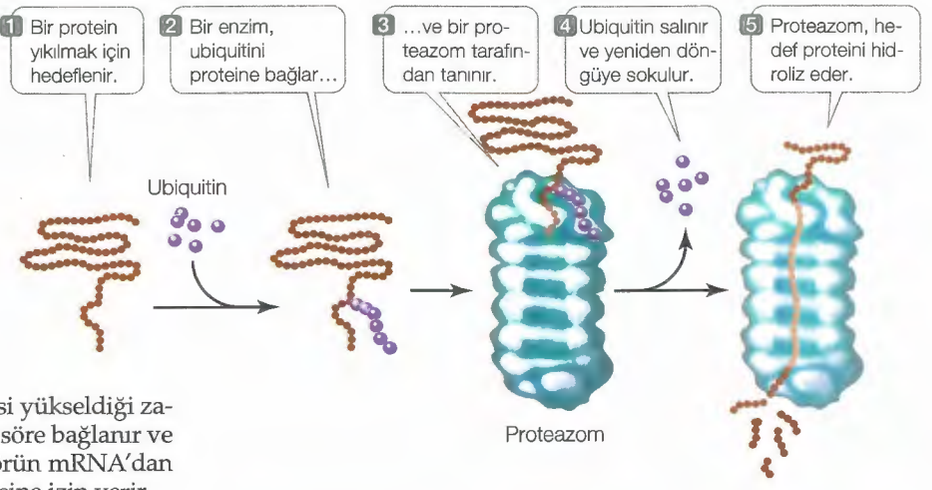



**16.23 MikroRNA'lar tarafından mRNA inhibisyonu** MikroRNA'lar, translasyonun inhibisyonuna ve hedef mRNA'nın yıkılmasına yol açar.

birinin fazla olması, diğerinin fazla olmasına yol açmıştı. Fakat proteinlerin üçte ikisi için, bu iki şey arasında görünür bir ilişki yoktu: çok miktarda mRNA varken çok az protein vardı ya da hiç yoktu; ya da çok fazla protein varken çok az mRNA vardı. Onun için bu proteinlerin konsantrasyonları, mRNA yapıldıktan sonra etki eden faktörler tarafından belirlenmelidir. Hücreler bunu iki önemli şekilde yapar: mRNA'nın translasyonunu engelleyerek, ya da yeni sentezlenmiş olan proteinlerin hücre içerisinde ne kadar süre varlığını koruyacağını (protein ömrünü) değiştirerek.

**TRANSLASYONUN DÜZENLENMESİ** mRNA'nın translasyonun düzenlendiği üç yol bilinmektedir. Bir tanesi, önceki kısımda görmüş olduğumuz miRNA'lar ile translasyonun inhibe edilmesidir. İkinci yol, mRNA'nın 5' ucundaki guanozin trifosfat başlığın modifikasyonunu içerir (bakınız Kısım 14.4). Bir değişikliğe uğramamış GTP molekülü ile başlık takılmış olan mRNA, translasyona uğramaz. Örneğin, *Menduca sexta* isimli kelebek türünün yumurta hücrelerinde depolanmış olan mRNA'lara, değişikliğe uğramamış GTP moleküllerinden oluşmuş başlık takılmıştır ve translasyona uğramazlar. Bununla birlikte yumurta döllendikten sonra, başlık değişikliğe uğratılarak mRNA'nın translasyon geçirip erken embriyonik gelişim için gereksinim duyulan proteinlerin üretilmesine izin verilir.

Başka bir sistemde, repressör proteinler translasyonu doğrudan engeller. Örneğin, memeli hücrelerinde bulunan ferritin proteini serbest demir iyonlarını ($Fe^{2+}$) bağlar. Demir aşırı miktarda bulunduğu zaman, ferritin sentezi belirgin biçimde yükselir fakat, ferritin mRNA miktarı sabit kalır; bu, ferritin sentezindeki artışın mRNA translasyonunun hızındaki bir artışa uygun olduğuna işaret eder. Gerçektende demir seviyesi hücrede düşük olduğu zaman bir translasyon baskılayıcı protein, ferritin mRNA'ya bağlanır ve onun ribozoma tutunmasını en-




**16.24 Proteazom Proteinleri Yıkar** Yıkılmak için hedeflenmiş olan proteinler, ubiquitine bağlanırlar; ubiquitin, daha sonra, hedeflenen proteinleri bir proteazoma bağlar. Proteazom, birkaç güçlü proteaz tarafından proteinlerin sindirildiği bir kompleks yapıdır.

gelleyerek translasyonunu önler. Demir seviyesi yükseldiği zaman, fazla olan $Fe^{2+}$ iyonlarının bazıları, repressöre bağlanır ve onun üç boyutlu yapısını değiştirerek repressörün mRNA'dan ayrılmasına yol açar ve translasyonun ilerlemesine izin verir.

**PROTEİN ÖMÜR UZUNLUĞUNUN AYARLANMASI** Belirli bir zamanda herhangi bir hücrenin protein içeriği, hem protein sentezinin ve hem de protein yıkımının bir fonksiyonudur. Belirli proteinler, bir enzim 76-amino asitlik bir protein olan **ubiquitini** (her yerde bulunan, yaygın olduğu için bu isim verilmiştir), yıkılacak proteinin lizin rezidüsüne tutundurduğu zaman başlayan olaylar zincirinde yıkım için hedef olabilirler. Başka ubiquitinler, daha sonra, çoklu ubiquitin zinciri oluşturmak üzere birinci olana tutunurlar. Protein-poliubiquitin kompleksi ondan sonra, **proteazom** (*proteaz* ve *soma*, vücut kelimelerinden geliyor) denen büyük protein kompleksine bağlanır (**Şekil 16.24**). Proteazoma girdikten sonra poliubiquitin kaldırılır ve hedef proteinin kıvrımlarını açmak için ATP enerjisi kullanılır. Ondan sonra üç farklı proteaz, proteini küçük peptidlere ve amino asitlere sindirir.

Siklinlerin, hücre döngüsünün belirli noktalarında anahtar enzimlerin aktivitelerini düzenleyen proteinler olduğunu Kısım 11.2'den hatırlayabilirsiniz. Siklinler, tam doğru zamanda yıkılmalıdır ve bu iş, proteazomlar tarafından yapılır. Virüsler, bu sistemi gasp edebilir. Örneğin, insan papillomavirüsünün bazı suşları, proteazomal yıkım için normal olarak hücre döngüsünü inhibe eden p53 proteinini ve retinoblastoma proteinini hedef alır ve bu durum, kontrol edilemeyen hücre bölünmesiyle (kanser) sonuçlanır.

## 16.5 ÖZET

**Transkripsiyon sonrası düzenlemenin en önemli anlamlarından biri, seçenekli RNA splayzıdır; bu olay, tek bir genden birden fazla proteinin yapılmasına izin verir. Sitoplazmadaki mRNA'nın kararlılığı da düzenlenebilir. MikroRNA'lar, mRNA modifikasyonları, ve translasyonu baskılayıcılar, mRNA translasyonunu önleyebilir. Hücredeki proteinler, ubiquitin tarafından yıkılmaları ve ondan sonrada proteazomlarda hidrolize uğratılmaları için hedeflenebilirler.**

- Tek bir pre-mRNA sekansı, birkaç farklı proteini nasıl şifreleyebilir? **Bakınız s. 360 ve Şekil 16.22**
- miRNA'lar gen ifadesini nasıl düzenler? **Bakınız s. 361 ve Şekil 16.23**
- Proteazomun rolünü açıklayınız. **Bakınız s. 362 ve Şekil 16.24**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 16.1 Virüsler Gen İfadesini Nasıl Düzenler?

- **Virüsler**, hücre değildir; ve çoğalmak için konakçı hücreye güvenirler.
- Bir virüsün, temel birimi **viriondur**; virion, bir nükleik asitten oluşmuş genom (DNA ya da RNA) ve **kapsid** adı verilen bir protein kılıftan meydana gelir.
- Virüsler, konakçı hücrenin patlamasına ve yeni virionların ortama salınmasına yol açan **litik döngü** geçirirler.
- Bazı virüsler, konağın RNA polimerazına bağlanan promotörlere sahiptir; onlar transkripsiyon için kendi genlerini ve proteinleri kullanır. **İnceleyiniz Şekil 16.3**
- Nadir olarak bir faj, **transdüksiyon** adı verilen olayda bakteriyel genleri yeni bir konağa nakledebilir.
- Bazı virüsler, aynı zamanda, **lizojenik döngü** geçirir; bu döngüde, **profaj** adı verilen kendi DNA molekülü konağın kromozomu içerisine yerleştirilir. Orada, çoğalmak için replikasyon geçirir. **İnceleyiniz Şekil 16.4**
- Hücresel ortam, bir fajın litik ya da lizojenik döngü geçirip geçirmeyeceğini belirler. Faj DNA'sı üzerindeki promotörler için yarışan düzenleyici proteinler, iki yaşam döngüsü arasındaki anahtarı kontrol eder. **İnceleyiniz Şekil 16.5**
- Bir **retrovirüs**, kendi RNA genomundan bir cDNA **provirüs** yaratmak için revers transkriptaz enzimini kullanır. Provirüs, konağın DNA'sına yerleştirilir ve yeni virionlar üretmek için aktive edilebilir. **İnceleyiniz Şekil 16.6**

### 16.2 Prokaryotlarda Gen İfadesi Nasıl Düzenlenir?

- Bazı proteinler, sadece gereksinim duyulduklarında sentezlenir. Sadece belirli bir bileşiğin varlığında –**indükleyici**- yapılan proteinler, **indüklenebilir** proteinlerdir. Koşullara bakmaksızın sabit bir hızda üretilen proteinler, **konstitütif** proteinlerdir.
- Bir **operon**, bir promotör, bir **operatör** ve iki ya da daha fazla sayıda **yapısal genden** oluşur. Promotörler ve operatörler, proteinler için şifre vermez; fakat, düzenleyici proteinlerin bağlanma yerleri olarak hizmet ederler. **İnceleyiniz Şekil 16.10**

- **Düzenleyici genler, baskılayıcılar** (**repressörler**) gibi düzenleyici proteinleri kodlar. Bir repressör bir operatöre bağlandığı zaman, yapısal genin transkripsiyonu inhibe edilir. İnceleyiniz Şekil 16.11, ANİMASYONLA ÖĞRENME 16.1 VE 16.2
- *lac* operonu bir indüklenebilir sistem için örnektir, bu sistemde bir indükleyicinin (laktoz) varlığında, repressörün operatöre bağlanmasını engeller ve laktoz metabolizması için yapısal genlerin transkripsiyonuna izin verir.
- Transkripsiyon, bir **aktivatör** proteinin promotöre bağlanmasıyla artırılabilir. İnceleyiniz Şekil 16.12
- **Katabolit baskılama**, tercih edilen farklı bir enerji kaynağı tarafından bir enerji kaynağı için katabolik yolun inhibisyonudur.

## 16.3 Ökaryotik Gen Transkripsiyonu Nasıl Düzenlenir?

- Ökaryotik gen ifadesi, hem transkripsiyon sırasında hem de transkripsiyondan sonra düzenlenir. İnceleyiniz Şekil 16.13, WEB AKTİVİTESİ 16.1
- **Transkripsiyon faktörleri** ve diğer proteinler, DNA'ya bağlanır ve promotörde transkripsiyonun başlama hızını etkiler. İnceleyiniz Şekil 16.14 ve 16.15, ANİMASYONLA ÖĞRENME 16.3
- Bu proteinlerin DNA ile etkileşimleri, oldukça özgüldür ve protein domainlerine ve DNA sekanslarına bağlıdır.
- Bir diğerinden uzak mesafelerde yer alan genler, ortak transkripsiyon faktörleri ve promotör elemanları tarafından koordineli olarak düzenlenebilirler. İnceleyiniz Şekil 16.17

## 16.4 Epigenetik Değişiklikler Gen İfadesini Nasıl Düzenler?

- **Epigenetik**, DNA sekanslarında değişikliklerin olmadığı gen ifadesindeki değişiklikleri ifade eder.
- Sitozin rezidülerinin **metilasyonu**, genellikle transkripsiyonu inhibe eder. İnceleyiniz Şekil 16.18
- Nükleozomlardaki histon proteinlerinin modifikasyonları, transkripsiyonu ya daha kolay ya da daha zor yapar. İnceleyiniz Şekil 16.19
- Epigenetik değişiklikler, çevre (ortam) nedeniyle olabilir.
- DNA metilasyonu, **genomik damgalanmayı** açıklayabilir; burada, bir genin ifade edilmesi, orun ebeveynsel orijinine bağlıdır. İnceleyiniz Şekil 16.20

## 16.5 Transkripsiyondan Sonra Ökaryotik Gen İfadesi Nasıl Düzenlenir?

- Pre-mRNA'nın **seçenekli splayzı**, farklı proteinler üretebilir. İnceleyiniz Şekil 16.22
- **MikroRNA'lar** protein şifrelemeyen küçük RNA'lardır; fakat mRNA'nın translasyonunu ve ömrünü düzenler. İnceleyiniz Şekil 16.23
- mRNA'nın proteinlere translasyonu, translasyonla ilgili baskılayıcılar tarafından düzenlenebilir.
- **Proteozom**, proteinleri parçalayabilir; böylece proteinlerin ömrünü etkiler. İnceleyiniz Şekil 16.24

Bu bölümün kavram özeti için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 16.2

# DENEME TESTİ

1. *lac* operonu ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Laktoz repressöre bağlandığı zaman, repressör artık operatöre bağlanamaz.
   *b.* Laktoz repressöre bağlandığı zaman, transkripsiyon uyarılır.
   *c.* Repressör operatöre bağlandığı zaman, transkripsiyon inhibe edilir.
   *d.* Laktoz repressöre bağlandığı zaman, repressörün biçimi değişir.
   *e.* Repressör, hem DNA için hem de laktoz için bağlanma yerlerine sahiptir.
2. Aşağıdakilerden hangisi bir virüs çoğalma tipi *değildir*?
   *a.* Litik döngüdeki DNA virüsü
   *b.* Lizojenik döngüdeki DNA virüsü
   *c.* İki iplikçikli DNA aracısı olan DNA virüsü (tek iplikçikli)
   *d.* cDNA yapan revers transkriptaz enzimine sahip olan RNA virüsü
   *e.* tRNA olarak davranan RNA virüsü
3. Bakteriyofaj λ'nın lizojenik döngüsünde,
   *a.* bir repressör olan cI, litik döngüyü engeller.
   *b.* bakteriyofaj, bakteri hücreleri arasında DNA taşır.
   *c.* erken ve geç faj genlerinin her ikisi de transkripsiyona uğrar.
   *d.* RNA şeklinde yapılan viral genom, konakçı içerisinde kalır.
   *e.* konağın sağlık durumuna bakılmaksızın hemen çok sayıda yeni virüs yapılır.
4. Bir operon,
   *a.* genleri, açıp yada kapayan bir moleküldür.
   *b.* bir repressöre bağlanan indükleyicidir.
   *c.* protein kodlayan genlerin transkripsiyonunu kontrol eden düzenleyici sekans serisidir.
   *d.* DNA'nı herhangi bir uzun sekansıdır.
   *e.* bir promotör, bir operatör ve bağlantılı bir grup yapısal gendir.
5. Aşağıdakilerden hangisi, hem pozitif ve hem de negatif gen düzenlemesi için doğrudur?
   *a.* Belirli genlerin transkripsiyon oranını azaltırlar.
   *b.* DNA'ya bağlanmak için düzenleyici proteinlere (ya da RNA'ya) gereksinim duyarlar.
   *c.* Genomdaki tüm genlerin transkripsiyonda yer alırlar.
   *d.* Aynı organizmada ya da virüste, her ikisi de aktif değildir.
   *e.* Promotörden uzakta yer alarak etki ederler.
6. DNA'daki 5-metil sitozin,
   *a.* adenin ile baz çifti oluşturur.
   *b.* DNA polimeraz tarafından tanınmaz.
   *c.* genlerin transkripsiyonal olarak susturulmasıyla ilişkilidir.
   *d.* promotörlerde bulunmaz.
   *e.* sitozinin dönüşümsüz modifikasyonudur.
7. Ökaryotlardaki seçicin gen transkripsiyonu ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Düzenleyici proteinler, promotörden uzakta DNA üzerindeki bir yere bağlanabilir.
   *b.* Transkripsiyon, transkripsiyon faktörlerini ister.
   *c.* Genler, ekseriyetle, operon adı verilen gruplar olarak transkripsiyona uğrar.
   *d.* Hem pozitif ve hem de negatif düzenleme olur.
   *e.* Birçok protein promotörde bağlanır.
8. Ökaryotlardaki gen ifade edilmesinin kontrolü, aşağıdakilerden hangisini kapsamaz?
   *a.* Seçenekli RNA splayzını.
   *b.* Proteinlerin DNA'ya bağlanmasını.
   *c.* Transkripsiyon faktörlerini.
   *d.* miRNA tarafından mRNA'nın kararlı hale getirilmesini.
   *e.* DNA metilasyonunu.

9. *lac* operonundaki promotör,
   *a.* repressöre bağlanan bölgedir.
   *b.* RNA polimeraza bağlanan bölgedir.
   *c.* repressörü kodlayan gendir.
   *d.* bir yapısal gendir.
   *e.* bir operondur.

10. Epigenetik değişiklikler,
    *a.* DNA metilasyonunu içerebilir.
    *b.* histon olmayan protein asetilasyonuna uygun olarak gelişir.
    *c.* genetik koddaki değişikliklere uygun olarak gelişir.
    *d.* translasyonun pozitif kontrolünün bir örneğidir.
    *e.* hiçbir zaman tersinir değildir.

## TARTIŞMA

1. HIV'in ve bir lizojenik bakteriyofajın yaşam döngülerini (Şekiller 16.4 ve 16.6), aşağıdakiler bakımından karşılaştırınız
   *a.* Virüsün hücreye nasıl girdiği
   *b.* Virionun hücreden dışarıya nasıl salındığı
   *c.* Virüs genomunun nasıl replikasyon geçirdiği
   *d.* Yeni virüslerin nasıl üretildiği
2. Bakteriyofajın litik döngüsündeki erken ve geç genlere komşu promotörleri karşılaştırınız.
3. *E. coli*'nin *lac* operonu üzerine etki eden repressör protein, bir düzenleyici gen tarafından şifrelenir. Repressör, küçük miktarlarda ve sabit bir hızda yapılır. Bu repressör protein için promotörün verimli ya da verimsiz olduğu şeklinde sizde şüphe uyandırır mı? Repressörün sentezi konstitütif midir ya da çevresel kontrol altında mıdır?
4. Bir ökaryotta protein şifreleyen bir gen, üç tane introna sahiptir. Bu genden pre-mRNA'nın seçenekli splayzı sayesinde kaç tane farklı protein yapılabilir?

## EK ARAŞTIRMA

Kolorektal kanserdeki tümör repressör genleri, aktif değildir. Bu, kontrolsüz hücre bölünmesiyle sonuçlanan önemli bir faktördür. İnaktif genler için olası iki açıklama aşağıdaki gibidir: şifre veren bölgedeki bir mutasyon, inaktif protein oluşumuyla sonuçlanır; ya da genin promotöründeki epigenetik susturma, transkripsiyonun indirgenmesiyle sonuçlanır. Bu iki olasılığı, nasıl araştırırsınız?

# 17 Genomlar

## Köpek Genomu

Bilimsel adı *Canis lupus familiaris* olan köpek, binlerce yıl önce insanlar tarafından gri kurttan evcilleştirilmiştir. Birçok kurt çeşidi olmasına karşın bunların hepsi az ya da çok aynıdır. Ama bu durum "insanın en iyi dostu" için geçerli değildir. Amerikan Köpek Kulübü, 155 farklı köpek ırkı olduğunu tespit etmiştir. Köpek ırkları sadece farklı görünüşlere sahip değillerdir, aynı zamanda büyüklük olarak da farklılık gösterirler. Örneğin bir İskoç tazısı 70 kg ağırlığında olabilirken yetişkin bir Chihuahua sadece 1,5 kg gelir. Diğer hiçbir memeli böylesine büyük fenotipik çeşitlilik göstermez ve bu yüzden biyologlar da bunun nasıl olduğunu merak etmektedirler. Ayrıca köpeklerde yüzlerce genetik hastalık da görülmektedir ve bu hastalıkların birçoğunun insanlarda da benzerleri bulunmaktadır. Fenotipik çeşitliliğin arkasındaki genleri ortaya çıkarmak ve genler ile hastalıklar arasındaki ilişkileri açıklamak için 1990'ların sonunda Köpek Genomu Projesi başlatılmıştır. O günlerden beri çok sayıda genom dizilimi yayınlanmıştır.



**Köpeklerde Varyasyon** Chihuahua (altta) ve Brezilya mastiff köpekleri (yukarıdaki) aynı türlerdir. *Canis lupus familiaris* büyüklük bakımından çok büyük varyasyon gösterir. Genom dizileme çalışmaları büyüklüğün genlerle nasıl kontrol edildiğine ilişkin önemli bakış açıları ortaya koymuştur.

Tüm genomlarının dizilimi ortaya konan ilk iki köpek, bir boksör ve bir kaniştir. Bir köpek genomu, 39 çift kromozomunda 2.8 milyar DNA bazı çifti içerir. Bunlar 19.000 tane protein kodlayıcı gendir; bu genlerin çoğu, aralarında insanların da yer aldığı diğer memelilerde yakın benzerleri bulunur. Tüm genom dizilimi, genetik markörlerin -yani köpek bireyleri ya da ırklar arasında farklılık gösteren ve genomda belli bölgelerde bulunan kısa DNA dizileri veya özgün nükleotidlerin- haritasını çıkarmayı kolaylaştırır.

Genetik markörler, belli özellikleri kontrol eden genlerin yerlerini saptamak (ve böylece bunları tanımlamak) için kullanılır. Örneğin Dr. Elaine Ostrander ve Ulusal Sağlık Enstitüleri'ndeki meslektaşları, vücut büyüklüğünü kontrol eden genleri tanımlamak için Portekiz yüzücü köpekleri üzerinde araştırmalar yapmışlardır. DNA izolasyonu için hücre örneklerini almak, oldukça kolaydı: yanağın içini bir pamuk bezle silmek bu iş için yeterliydi. Dr. Ostrander'in söylediğine göre "eğer tedavi edileceklerini düşünüyorlarsa ya da diğer elinizde bir tenis topu varsa köpekler bunu umursamıyorlardı". İnsülin-benzeri büyüme faktörü 1 (IGF-1) geninin, vücut büyüklüğünü belirlemede önemli olduğu, iri vücutlu ırklar aktif bir IGF-1'i kodlayan bir allele sahipken küçük ırkların da daha az aktif olan bir IGF-1'i kodlayan farklı bir allele sahip olduğu ortaya çıktı.

Fenotipik çeşitlilik için önemli olan diğer bir gen de tazılarda bulunmuştur. Besili olan köpekler daha hızlı koşmakta ve genelde yarıştırılmaktadır. Kasların aşırı gelişimini engelleyen bir protein olan miyostatinden



**Genetik zorbalık** Bu köpeklerin ikisi de tazıdır ama sağdaki kaslı köpek kas yapımını sınırlayan geninde bir mutasyona sahiptir.

sorumlu olan gendeki bir mutasyon, tazının daha kaslı olmasına ve daha hızlı koşmasına yol açar. Miyostatin ayrıca insan kaslarında da önemlidir.

Kaçınılmaz olarak, bazı bilim insanları, duyarlı hayvan sahipleri ve hayvan yetiştiricileri aracılığı ile temin edilen DNA'ları kullanarak genetik çeşitlilik için testler yapmak üzere şirketler kurmuşlardır. Bazı klasik hayvan yetiştiricileri, bu uygulamaya razı olmamışlar diğerleri ise bu tip çalışmaların ırkları geliştireceğini ve sahiplerine de daha fazla başarı (ve prestij) vereceğini belirtmişlerdir. Bu nedenle Köpek Genomu Projesi ile ilgili sorunlar, İnsan Genomu Projesi kapsamında gelişenlerden çok farklı değildir.

DNA dizilerini analiz etmek için etkin yöntemler geliştirilmiş ve ortaya çıkan bilgiler büyük bir oranda birikmektedir. Dizilenen genomların karşılaştırılması, evrimsel ilişkilere yeni bakış açıları kazandırmakta ve eskileri de doğrulamaktadır. Bizler yeni bir biyoloji çağına girmekteyiz.

**BU BÖLÜMDE** genomları inceleyeceğiz. Öncelikle büyük DNA moleküllerinin nasıl kesildiğine ve dizilendiğine ve bu genomların ne tür bilgiler sağladıklarına bakacağız. Daha sonra hem ökaryotlarda hem de prokaryotlarda sürmekte olan dizileme çalışmalarının sonuçlarına döneceğiz. Sonrasında da insan genomunu ve insan genomundaki bilgilerin gerçek ve potansiyel kullanımlarından bazılarını değerlendireceğiz. Sonunda da bir hücrenin proteinlerinin ve metabolik aktivitelerinin bütün bir envanterini çıkarmayı amaçlayan, yeni ortaya çıkan proteomik ve metabolomik alanlarını tanımlayacağız.

## BÖLÜMÜN ANA BAŞLIKLARI


17.1 Genomlar Nasıl Dizilenir?
17.2 Prokaryotik Genomların Dizilenmesinden Neler Öğrendik?
17.3 Ökaryotik Genomların Dizilenmesinden Neler Öğrendik?
17.4 İnsan Genomunun Karakteristik Özellikleri Nelerdir?
17.5 Yeni Disiplinler Olan Proteomik ve Metabolomik, Neyi Ortaya Koyar?


# 17.1 Genomlar Nasıl Dizilenir?

Köpekler üzerine yazılmış olan baştaki hikayede de görebileceğiniz gibi genomları dizilemenin bir nedeni, farklı organizmaları karşılaştırmaktır. Bir diğeri ise hastalıklarla sonuçlanan genomdaki değişiklikleri belirlemektir. 1986 yılında Nobel ödüllü Renato Dulbecco ve diğerleri, dünya bilim camiasının insan genomunun dizilenmesi konusunda harekete geçmesi gerektiğini ileri sürmüştür. O zamanlarda tartışılan, atom bombası mağduru olan ve II. Dünya Savaşı sırasında Japonya'da radyasyona maruz kalıp hayatta kalmış insanların DNA'larındaki hasarları tespit etme sorunuydu. Ancak insan genomundaki değişiklikleri belirlemek için bilim insanlarının ilk önce genomların normal dizilerini bilmesi gerekiyordu.

Sonuç olarak 2003'te başarılı bir şekilde tamamlanan büyük bir girişim olan İnsan Genomu Projesi'ne kamu tarafından yatırım yapıldı. Bu çalışmaya yardımlar yapıldı ve çalışma özel fonlu gruplar tarafından tamamlandı. Proje, ilk olarak prokaryot ve basit ökaryotların daha küçük olan genomlarının dizilenmesinde kullanılmış olan birçok yeni yöntemin geliştirilmesinden faydalanmıştır.

### İnsan genomlarını dizilemek için iki yaklaşım kullanılmıştır

Ökaryotlar birkaç tane ya da çok sayıda kromozoma sahipken birçok prokaryot tek bir kromozoma sahiptir. Farklı boyutları yüzünden kromozomlar birinden diğerine ayırt edilebilir, ayrılabilir ve deneysel olarak kullanılabilirler. Bir kromozomun dizilemesine yönelik en doğrudan yaklaşımın, bir uçtan başlayıp tüm DNA molekülünün dizilemek olduğu görülebilir. Ancak güncel yöntemleri kullanarak bir seferde sadece 700 kadar baz çifti dizilenebileceği için bu pratik bir yaklaşım değildir. Prokaryotik kromozomlar 1-4 milyon arası baz çiftinden ve 1 numaralı insan kromozomu da 246 milyon baz çiftinden oluşur.

Tüm bir genomun dizilenmesi için ayrılan ve dizilen kromozomal DNA yaklaşık 500 baz çifti uzunluğunda kısa parçalara kesilmelidir. Yaklaşık 3.3 milyar baz çiftine sahip olan haploid insan genomu için, bu şekilde 6 milyondan fazla parça vardır. Tüm parçaların dizilimi tamamlandığında bu milyonlarca dizilimin nasıl bir araya getirileceği sorunu ortaya çıkar. Bu görev, daha büyük olan *üst üste gelen parçaların* kullanılmasıyla başarılabilir.

Bu süreci 10 baz çiftli (bç) tek bir DNA molekülü kullanarak gösterelim (Bu bir çift sarmallı molekül, ama kolay anlaşılır olması için sadece şifreleme yapmayan zincirin dizilimini

göstereceğiz). Bu molekül üç şekilde kesilir. İlk kesik aşağıdaki parçaları oluşturur:

TG, ATG ve CCTAC

Aynı molekülün ikinci kesimi aşağıdaki parçaları oluşturmaktadır:

AT, GCC ve TACTG

Üçüncü kesim ise aşağıda belirtildiği şekilde sonuçlanmaktadır.

CTG, CTA ve ATGC

Parçaları doğru sırayla dizebilir misiniz? (Cevap ATGCCTACTG şeklindedir). Elbette ki her biri 500 bç uzunluğunda olan 6 milyon parçayı sıraya dizmek çok daha zor! **Biyoinformatik** alanı, karmaşık matematik ve bilgisayar programları kullanılarak DNA dizilimlerini analiz etmek için geliştirilmiştir.

Yakın zamana kadar başlıca iki yaklaşım olan, hiyerarşik dizileme ve shotgun dizileme açısından DNA parçalarının sıralanmasını analiz etmek için kullanılmıştır. Bunlar İnsan Genomu Projesi için geliştirilmişler ama diğer organizmalar için de kullanılmıştır.

**HİYERARŞİK DİZİLEME** Kamu tarafından fonlanan insan genom projesi araştırma takımı, **hiyerarşik dizileme** olarak bilinen bir yöntem geliştirdi. Bu yöntemde ilk adım, kromozomların üzerindeki kısa markör dizileri sistematik olarak tanımlamaktı. Bu, dizilimi yapılan DNA'nın her parçasının bir markör içermesini garantilemektedir (**Şekil 17.1A**). Genetik markörler, kısa tekrar dizileri (STRs: Short Tandem Repeats), tek nükleotid polimorfizmleri (SNPs: Single Nucleotide Polymorphisms) ya da belli dizilimlerde DNA'yı tanıyan ve kesen *restriksiyon enzimlerinin* tanıma bölgeleri olabilir (bakınız Bölüm15).

Bazı restriksiyon enzimleri, 4-6 baz çiftinden oluşan dizileri tanır ve büyük bir DNA molekülünden çok sayıda fragment meydana getirir. Örneğin, *Sau*3A enzimi, GATC ile karşılaştığı zaman DNA'yı keser. Diğer restriksiyon enzimleri 8-12 baz çiftli dizilimleri tanır (örneğin *Not*I, GCGGCCGC'de keser) ve daha az ama daha büyük fragmentler oluşturur.

Hiyerarşik dizilemede genomik DNA, oldukça büyük olan bir dizi fragmente (55.000'den 2 milyon baz çiftine kadar) kesilir. Eğer farklı enzimler, ayrı kesimlerde kullanılıyorlarsa fragmentler üst üste gelecektir ve böylelikle bazı fragmentler belli markörleri paylaşacaklardır. Daha sonra her bir fragment bakteriyel bir plazmide aktarılarak **bakteriyel yapay kromozom** (**BAC**) oluşturulur ve bunu takiben bakteriye transfer edilir. Her bakteri, insan genomunun sadece bir fragmentini (örneğin) içeren bir plazmid alır ve her bakterinin ("klon" olarak adlandırılan) genetik olarak benzer milyonlarca bakteriden oluşan bir kolonide büyümesine izin verilir. Her biri insan genomundaki farklı bir fragmente sahip olduğu için klonlar birbirinden farklıdır. Bir genomun birçok farklı fragmentinden oluşan bir klon topluluğu, **genomik kütüphane** olarak adlandırılır.

Daha sonra her klondaki DNA izole edilir ve sırasıyla klonlanacak, saflaştırılacak ve dizilenecek olan daha küçük üst üste çakışan parçalara ayrılır. Dizilimlerin üst üste binen parçaları, BAC klonunun tüm dizisini oluşturmak için (bilgisayarlar yardımıyla) araştırmacılara yardımcı olur. Her BAC klonundaki genetik markörler, daha büyük olan parçaların kromozom haritasındaki doğru sıraya göre düzenlenmesinde kullanılır. Bu yöntem çalışır, ancak süreç yavaştır. Alternatif bir yaklaşım olan shotgun dizileme, dizileri sıralamak için bilgisayar kullanılması konusunda daha fazla yararlar sağlamaktadır.

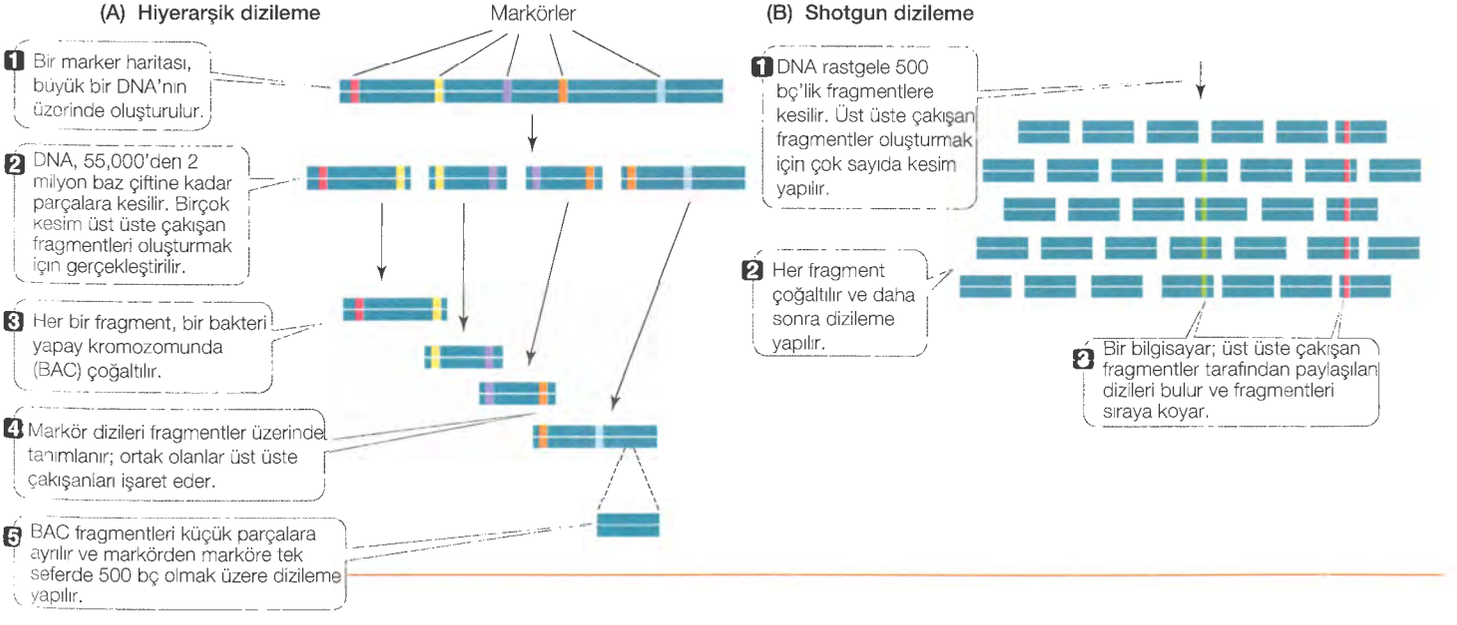
**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 17.1 • Genom Dizileme

## YAŞAMI İNCELEME ARAÇLARI

### 17.1 Genom Dizileme Üst Üste Çakışan Fragmentleri Gerektirir

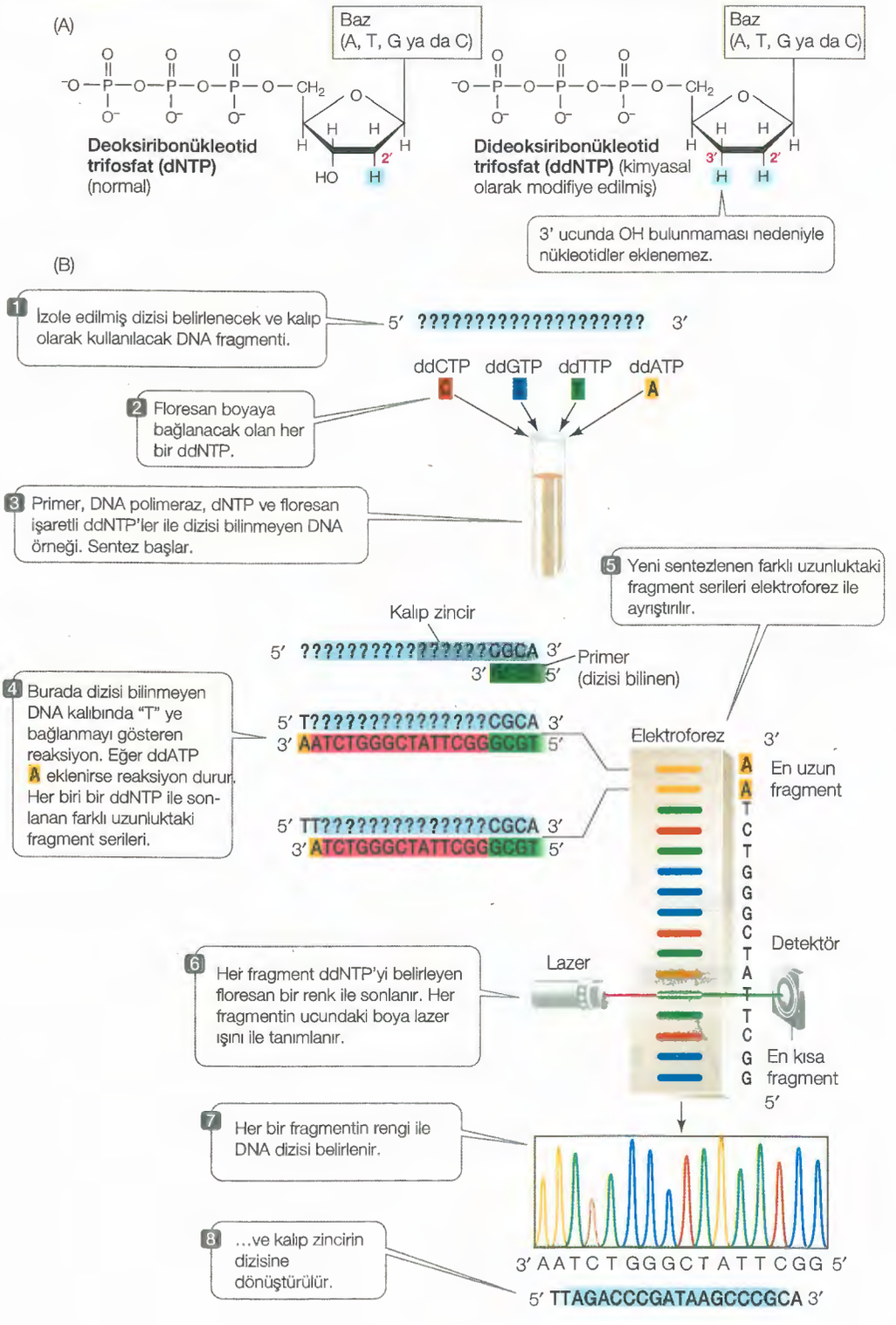
Tüm genomun kısa parçalarının dizi analizi yapılabilir ama daha sonra parçalar doğru bir sırayla dizilmelidir. Tarihsel olarak ıkı yaklaşım kullanılmıştır. İkisi de bireysel DNA fragmentlerinin ayrılması ve çoğaltılması için bakteri klonlarının kullanılmasını gerektirmektedir.



# YAŞAMI İNCELEME ARAÇLARI

## 17.2 DNA Dizileme

(A) DNA replikasyonunun normal substratı, dNTP'lerdir. ddNTP'lerin, kimyasal olarak değiştirilmiş yapısı, DNA sentezinin durmasına yol açar. (B) Etiketlenmiş ddNTP'ler, bilinmeyen bir dizinin bir DNA örneğini kopyalamak için bir tepkime karışımına katıldığında sonuç, elektroforez ile tarafından ayırt edilebilen değişik uzunluklardaki fragmentlerin toplamıdır.




**SHOTGUN DİZİLEME** Genomu haritalamak ve bir BAC kütüphanesi yaratmak yerine **shotgun dizileme** yöntemi, DNA'yı doğrudan küçük parçalara ayırmayı, klonlanan ve dizilen parçaları kesiştirmeyi amaçlar. Etkin bilgisayarlar, kesişen bölgelerdeki dizi homolojilerini bularak parçaları sıraya koyar (**Şekil 17.1B**). Dizilim teknolojileri ve bilgisayarlar geliştikçe shotgun yaklaşımı, hiyerarşik yaklaşımdan daha hızlı ve daha ucuz bir hale geldi.

Bir kanıt olarak, araştırmacılar sadece birkaç ayda 1.8 milyon baz çiftli bir prokaryotik genomu dizilemek için bu yöntemi kullandılar. Bunu takiben sıra daha büyük olan genomlara geldi. Meyve sineğinin 180 milyon baz çiftli tüm genomu, bir yıldan biraz fazla uzun bir sürede shotgun yöntemi kullanılarak dizilendi. Bu başarı, shotgun yönteminin daha büyük olan insan genomunda da kullanılabileceğini kanıtladı; ve aslında bu yöntem, insan genomunu dizilemek için hiyerarşik yönteme oranla oldukça hızlı bir şekilde kullanıldı.

### DNA'nın nükleotid dizilimi belirlenebilir

Bireysel DNA parçaları, hiyerarşik ve shotgun yöntemleri ile nasıl dizileniyor? Güncel olarak kullanılan yöntemler, 1970'lerin sonunda Frederick Sanger tarafından geliştirilen bir yöntemin çeşitleridir. Bu yöntemde, aslında kanserdeki hücre bölünmesini durdurmak için geliştirilmiş olan kimyasal olarak değiştirilmiş nükleozitler kullanır. Bölüm 13'de tartıştığımız üzere deoksiribonükleozit trifosfatlar (dNTP'ler) DNA replikasyonunun normal substratlarıdır ve deoksriboz şeker içerir. Eğer şeker 2,3 dideoksiriboz ile yer değiştirirse ortaya çıkan dideoksiribonükleosit trifosfat (ddNTP), DNA polimeraz tarafından büyüyen bir polinükleotide eklenir. Ancak ddNTP'nin 3' ucunda hidroksil grubu olmadığı için (-OH) bir sonraki nükleotid eklenemez (**Şekil 17.2A**). Böylece sentez, ddNTP'nin DNA sarmalının büyüyen ucuna eklendiği yerde durur.

Genelde 700 baz çifti uzunluğundan fazla olmayan bir DNA parçasının dizilimine karar vermek için DNA parçası izole edilir ve aşağıdakilerle karıştırılır:

- DNA polimeraz
- DNA dizilimi için uygun olan kısa bir oligonükleotid
- Dört tip dNTP (dATP, dGTP, dCTP ve dTTP)
- Her biri farklı floresan boya ile işaretlenmiş az miktarda dört tip ddNTP

Reaksiyonun ilk adımında denatürasyon için DNA ısıtılır (DNA'yı iki tek zincire ayırmak için). Bu zincirlerden sadece birisi primerin bağlanıp dizilimin gerçekleştirileceği kalıp olarak davranacaktır. DNA replikasyonu ilerler ve test tüpü daha sonra orijinal DNA sarmalının ve daha kısa ve yeni olan tamamlayıcı sarmalların bir karışımını içerir. Her biri bir floresan ddNTP ile sonlanan yeni sarmallar, farklı uzunlukta olurlar. Örneğin bir T, kalıp zincire eriştiği her seferde DNA polimeraz büyüyen tamamlayıcı sarmala ya bir dATP ya da bir ddATP ekler. Eğer dATP eklenirse sarmal büyümeye devam eder. Eğer ddATP eklenirse büyüme durur (Şekil 17.2B).

DNA replikasyonunun bir süre ilerlemesine izin verildikten sonra yeni DNA parçaları denatüre edilir ve tek zincirli DNA fragmentleri elektroforez ile ayrılır (bakınız Şekil 15.8). Elektroforez esnasında fragmentler floresan boyaları uyaran bir lazer ışınından geçer ve her ddNTP tarafından emilen ışığın ayırt edici rengi belirlenir. Renk, her zincirin sonunda hangi ddNTP'nin olduğunu belirler. Bir bilgisayar, bu bilgiyi işler ve parçanın DNA dizisini ortaya koyar (Şekil 17.2B).

Üstün yetenekli otomatize cihazlar, bu cihazlara uygun kimyasal maddeler ve gelişmiş analiz yöntemlerinin varlığı, DNA dizilimini hiç olmadığı kadar hızlı bir hale getirmiştir. Büyük laboratuvarlar genelde aynı anda çalışabilen 80 dizi analizi sistemlerine sahiptir. Bunların her biri tipik bir 4 saatlik çalışmada 70.000 bç'ne kadar dizilimi çıkarabilir ve analiz edebilir. Bu işlem, 1.5 milyon baz çiftli (20 analiz reaksiyonu) bir prokaryotik genom için yeteri kadar hızlı olabilir. Ama 3.3 milyar baz çiftli insan genomu gibi daha büyük genomların rutin dizilemelerine geldiğinde daha hızlı olması gerekir.

### Yüksek verimli dizileme, büyük genomlar için geliştirilmiştir

Yeni milenyumun ilk on yılında daha büyük olan genomları dizilemek ve analiz etmek için hızlı ve ucuz yollar olan **yüksek verimli dizileme** yöntemlerinde hızlı gelişmeler görülmüştür. Birçok değişik yaklaşım kullanılmıştır. Bunlar genellikle polimeraz zincir reaksiyonuyla (PCR; bakınız Kısım 13.5), DNA kalıbının çoğaltımını ve kalıp DNA'nın katı bir yüzeye veya mikroboncuk olarak adlandırılan boncuklara bağlanmasını gerektirir. Bu tekniklere genelde *çok büyük ölçekte paralel DNA dizilimi* denir. Çünkü binlerce veya milyonlarca dizileme reaksiyonu süreci hızlandırmak için tek seferde gerçekleştirilir. Böyle bir yüksek verimli dizileme yöntemi, Şekil 17.3'te gösterilmiştir. 7 saatlik bir çalışmada bu sistemler DNA'nın 50.000.000 baz çiftinin dizilimini çıkarabilir! Peki sistem nasıl çalışır?

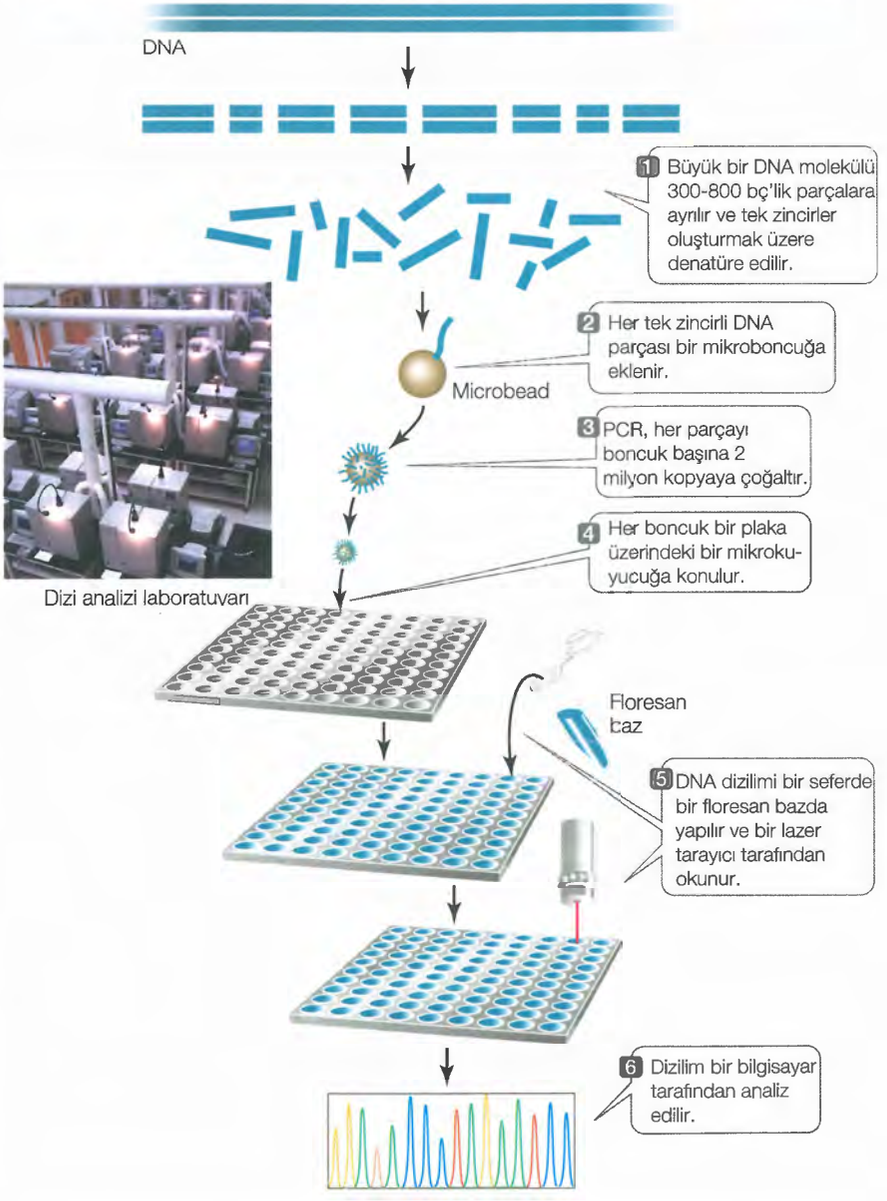
yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 17.2 • Yüksek Verimli Dizileme

## YAŞAMI İNCELEME ARAÇLARI

### 17.3 Yüksek Verimli Dizileme

Yüksek hızlı dizileme, geleneksel yöntemlerden daha hızlı ve daha ucuzdur ve DNA parçalarının kimyasal çoğaltımını gerektirir. Yüksek verimli dizilemenin bir örneği burada gösterilmiştir.



Mikro boncukları kullanan çok büyük ölçekte paralel dizilim için genomik DNA önce 300bç'den 800 bç'ne kadar parçalara ayrılır. Parçalar tek zincirler oluşturmak üzere denatüre edilir ve çapı 20 µm'den az olan küçük boncuklara boncuk başına bir DNA parçası (örneği) olmak üzere bağlanırlar. Her bir boncuk üzerindeki fragmentin milyonlarca aynı kopyasını oluşturmak üzere PCR gerçekleştirilir. Daha sonra her ışın çok kuyulu bir tabakadaki küçük bir tabakaya (40 µm çaplı) yüklenir ve dizileme başlar.

Otomatik dizi analiz sistemi, yukarıda açıklandığı gibi bir reaksiyon karışımı ekler; ancak floresanla etiketlenmiş dört dNTP'den sadece birini içerir. Bu nükleotid sadece kalıp zincirin ilk nükleotidi ile baz eşleşmesi yapacağı kuyularda tamamlayıcı zincirin ilk nükleotidi olarak yapıya girer. Örneğin eğer kuyu #1'deki kalıp zincirde bulunan ilk nükleotid T bazına sahipse o zaman bu kuyuya A bazlı bir floresan nükleotid bağlanır. Daha sonra reaksiyon karışımı çıkartılır ve bir tarayıcı, kuyuların floresan nükleotid içeriğini gösteren tabakanın görüntüsünü alır. Bu işlem etiketlenmiş farklı bir nükleotidle tekrarlanır. Cihaz, dört dNTP'nin tümünü kullanarak birçok tekrar boyunca döngüsünü devam ettirir ve her döngü sonrasında kuyuların kazandığı yeni nükleotidleri kaydeder. Daha sonra bir bilgisayar her kuyudan elde edilen nükleotidlerin dizilimlerini tanımlar ve genomun tüm dizisini elde etmek için parçaları sıraya dizer.

Bu yöntem, DNA çift sarmalının keşfini gerçekleştiren bilim insanlarından biri olan James Watson'ın genom dizilenmesi için kullanılmıştır. Bu yöntem, 2 aydan daha kısa sürer ve maliyeti 1 milyon $'dan biraz daha azdır. Dizileme yöntemleri, hızı ve doğruluğu artırmak ve maliyeti azaltmak için sürekli geliştirilmektedir.

### Genom dizileri birkaç tipte bilgiler ortaya koyar

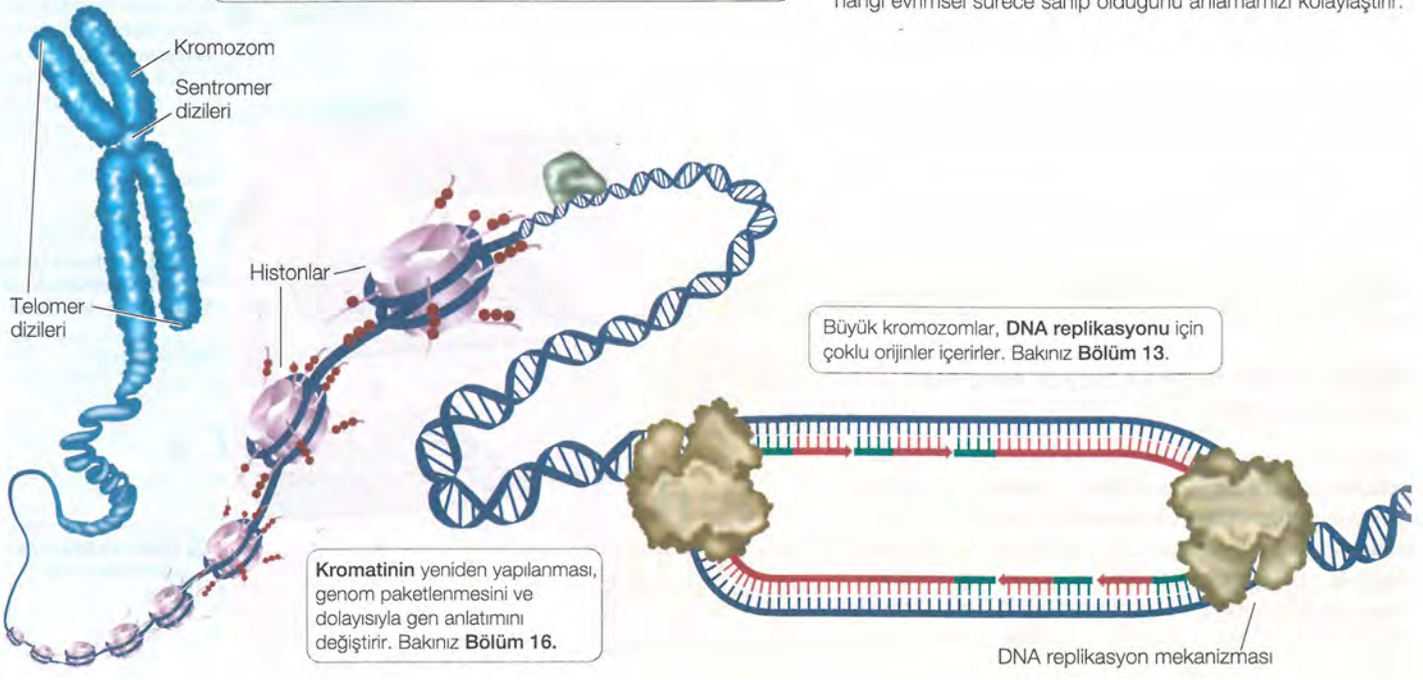
Yeni genom dizileri, gittikçe daha da sıklıkla yayınlanmaktadır. Bu da bir biyolojik bilgi seli oluşturmuştur (**Şekil 17.4**). Genelde biyologlar şunları belirlemek için dizileme bilgilerini kullanırlar:

- Genlerin kodlama alanları olan *açık okuma çerçeveleri.* Protein kodlayan genler için bu bölgeler, translasyonun başlangıç ve son kodonları ve intronların yerini belirten intron konsensus dizileri tarafından tanınabilir.
- Bir genetik kod uygulayarak açık okuma çerçevelerinin DNA dizilimlerinden çıkarılabilen proteinlerin *aminoasit dizilimleri* (bakınız Şekil 14.6).
- Transkripsiyonun promotör ve terminatör gibi *düzenleyici diziler.*
- rRNA, tRNA ve küçük çekirdek RNA genlerini (snRNA) içeren *RNA genleri.*
- Sentromerik ve telomerik bölgeleri, nükleer matriksi bağlama bölgeleri, transpozonları ve kısa tekrar dizileri gibi tekrarlı dizileri kapsayan farklı kategorilerde sınıflandırılabilen *diğer kodlama yapmayan diziler.*

Ayrıca dizi bilgisi, dizisi (veya bu nedenle parçaları) yeni ortaya konulmuş bir genom ile diğer organizmalardaki dizilerin karşılaştırılması olan *karşılaştırmalı genom* çalışmalarında da kullanılır. Bu, dizilerin işleyişi hakkında bilgi verebilir ve farklı organizmalar arasındaki evrimsel ilişkilerin anlaşılmasında kullanılabilir.

Bir **kromozom**, DNA replikasyonunun başlaması için, mitozda iğ ipliklerinin etkileşimleri (sentromerler) için ve uçların entegrasyonunun sağlanması (telomerler) için özelleştirilmiş bir DNA dizilimine sahip tek bir DNA molekülüne sahiptir. Bakınız **Bölüm 11 ve 12.**

**17.4 Yaşamın Genomik Kitabı** Genom dizilerinin birçok özelliği vardır. Bunlardan bazıları bu genel açıklama metninde özetlenmiştir. Bir genom diziliminde bulunan tüm bilgiyi derinlemesine incelemek, bir organizmanın nasıl çalıştığını ve onun hangi evrimsel sürece sahip olduğunu anlamamızı kolaylaştırır.



## 17.1 ÖZET

**Genomların dizilimi, büyük kromozomların fragmentlere parçalanması, fragmentlerin dizilenmesi ve daha sonra dizisi belirlenen bu fragmentlerin kromozom boyunca sıraya dizilmesi için gerekli yöntemlerin geliştirilmesini gerektirir. Bunu yapmanın iki yolu, hiyerarşik dizileme ve shotgun dizilemedir. Bugün otomasyon ve etkin bilgisayarlara ihtiyaç duyan yeni yöntemler geliştirilmektedir. Güncel DNA dizileme, büyüyen polinükleotid zincirlerinin uçlarında belirlenen işaretli nükleotidleri gerektirir.**

- Genom analizi için kullanılan hiyerarşik ve shotgun dizileme yaklaşımları nelerdir? **Bakınız s. 367-368 ve Şekil 17.1**
- DNA dizi analizi için kullanılan dideoksi yöntemi nedir? **Bakınız s. 368-369. ve Şekil 17.2**
- Yüksek verimli dizileme yöntemlerinin nasıl çalıştığını açıklayın. **Bakınız s. 369-370 Şekil 17.3**
- Bir genomik dizide açık okuma çerçeveleri nasıl tanınır? Bir açık okuma çerçevesinden ne tür bilgiler elde edilebilir? **Bakınız s. 370**

Biz şimdi dizisi belirlenen ilk organizmalar olan prokaryotlara ve bu dizilerin sağladığı bilgilere dönelim.

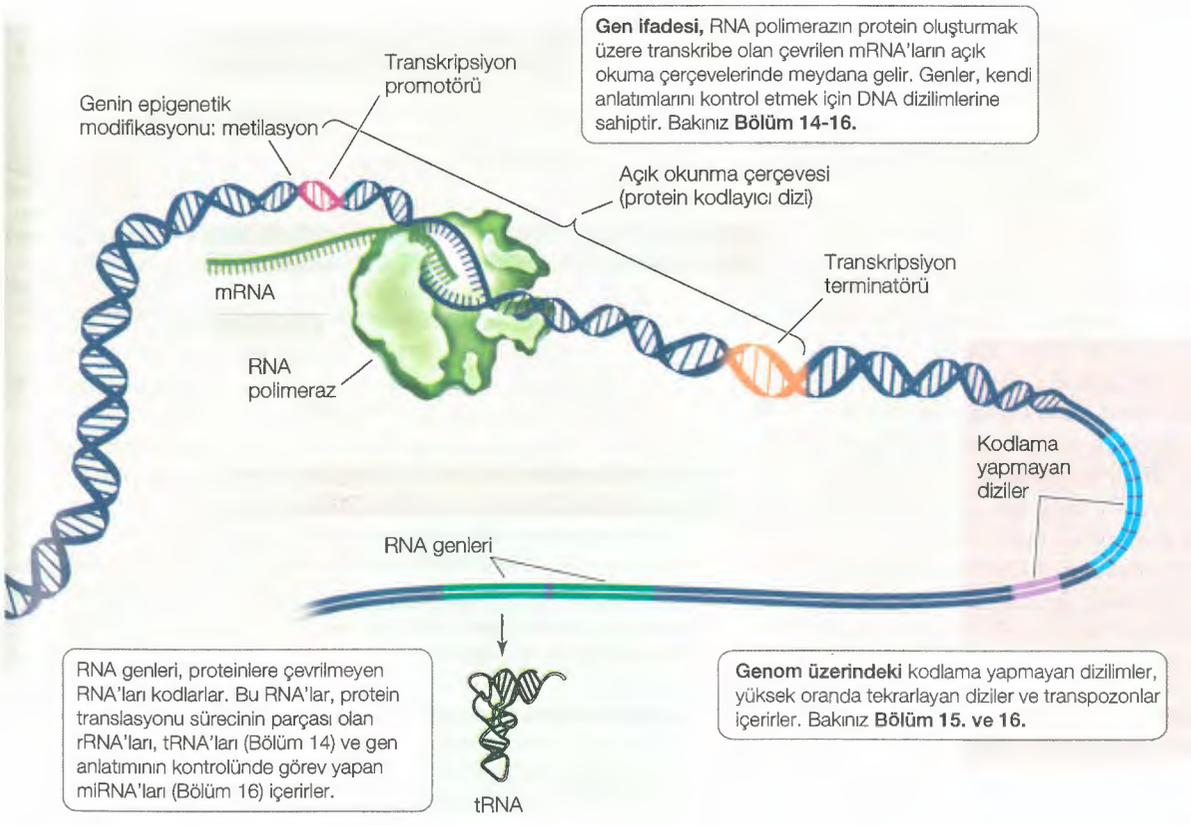
# 17.2 Prokaryotik Genomların Dizilenmesinden Neler Öğrendik?

DNA'nın dizilenmesi, 1970'lerin sonlarında mümkün hale geldiğinde dizilenen ilk yaşam formları oldukça küçük genomları olan en basit virüslerdi. Bu dizilimler, bu virüslerin konaklarına nasıl bulaştığıyla ve nasıl kopyasını çıkardığıyla ilgili yeni bilgileri ortaya koymuştu. Ama virüsler üzerinde uygulanan manuel dizileme teknikleri, prokaryot ve ökaryotların genomlarının incelenmesi için yeterli değildi. Henüz tanımladığımız daha yeni olan otomatik dizilim teknikleri, bu çalışmaları mümkün kılmıştır. Şimdilerde birçok prokaryotun genom dizilimine sahibiz ve bu da mikrobiyolojiye ve tıbba büyük yararlar sağlamıştır.

### Prokaryotik genomların dizilerinin belirlenmesi yeni genomik disiplinlerin oluşmasına yol açtı

1995'de Craig Venter ve Hamilton Smith'in liderliğini üstlendiği bir ekip, serbest yaşayan hücresel organizma *Haemophilus influenza* bakterisinin ilk tüm genom dizilimini belirlemiştir. Bunu birçok prokaryotik dizilimin belirlenmesi takip etti ve bu da sadece prokaryotların farklı hücresel işlevlerinin genler tarafından nasıl paylaşıldığını değil aynı zamanda kendi özelleştirilmiş işlevlerinin nasıl çalıştığını da ortaya çıkardı. Artık canlı bir hücrenin en minimal ihtiyaçlarının ne olduğu konusundaki ilginç soruyu da sorabiliriz.

**İŞLEVSEL GENOMİK İşlevsel genomik**, işlevleri, genlerin ürünlerine atayan biyolojik bir disiplindir. 15 yıldan az bir süredir






**17.5 *H. influenzae* Genomunun İşlevsel Organizasyonu** Tüm DNA dizisi 1.830.137 baz çiftidir. Farklı renkler farklı tipte gen işlevlerini gösterir.

var olan bu alan, şimdilerde biyologların büyük bir uğraş alanı olmuştur. İşlevsel genomik yöntemlerinin önceden dizisi bilinen *H. influenza* bakterisine nasıl uygulandığına bir bakalım.

*H. influenza*'nın tek konak canlısı insanlardır. Üst solunum yollarında yaşar ve kulak enfeksiyonlarına ya da çocuklarda daha ciddi olan menenjite neden olabilir. Tek zincirli dairesel kromozomu 1.830.138 baz çiftinden oluşur (**Şekil 17.5**). Replikasyonun orijini ve rRNA ve tRNA'ları kodlayan genlerinin yanı sıra bu bakteriyel kromozom, yakınında promotörleri bulunan 1.738 açık okuma çerçevesine sahiptir.

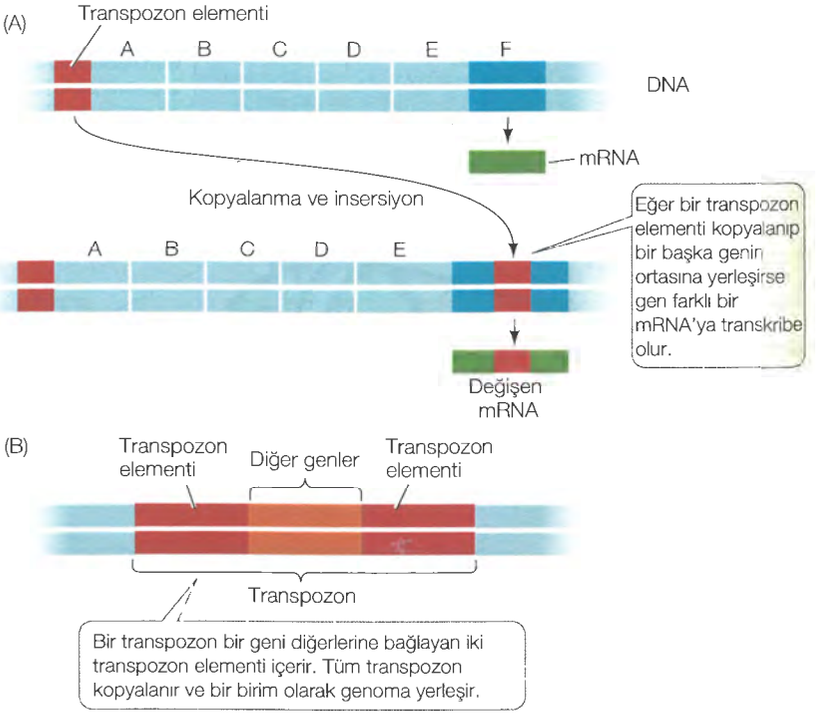
Bu dizilim ilk açıklandığında, açık okuma çerçevelerinin sadece 1.007'si (%58'i) işlevleri bilinen proteinleri kodluyordu. Geri kalan %42'si ise görevleri bilinmeyen proteinleri kodluyordu. O zamandan bu yana bilim insanları bu proteinlerin işlevlerinin çoğunu belirlediler. Örneğin glikoliz, fermentasyon ve elektron transportu enzimleri için olan genleri buldular. Diğer genler, aktif taşımada görev yapan zar proteinlerini şifrelerler. Önemli bir bulgu da *H. influenza*'nın patojen olmayan suşlarından değil de, ancak yüksek derecede patojen olan suşlarında insan solunum yollarına bağlanan yüzey proteinlerini şifreleyen genlerin varlığıdır. Bu yüzey proteinleri, şimdilerde *H. influenza* enfeksiyonlarının olası tedavileri üzerine yapılan araştırmaların odağı olmuştur.

**KARŞILAŞTIRMALI GENOMİK** *H. influenza*'nın genom dizilimi açıklandıktan kısa bir süre sonra daha küçük (580.073 baz çiftli *Mycoplasma genitalium*) ve daha büyük (4.639.221 baz çiftli *E.coli*) prokaryotik diziler tamamlandı. Böylece biyolojide karşılaştırmalı genomik olarak adlandırılan ve farklı organizmalardaki genom dizilimlerini karşılaştıran yeni bir çağ başladı. Bilim insanları, bir bakteride bulunan ama diğerinde eksik olan genleri belirleyebilirler. Bu da bu genleri bakteri işlevleriyle ilişkilendirmeye olanak verir.

Örneğin *M. genitalium*, *E. coli* ve *H. influenza*'da bulunan, aminoasitleri sentezlemek için gerekli olan enzimlere sahip değildir. Bu bulgu, *M. genitalium*'un, aminoasitleri çevresinden (genelde de insanların boşaltım yollarından) edinmesi gerektiğini ortaya çıkarır. Dahası, *E. coli*, transkripsiyonel aktivatörleri kodlayan 55 düzenleyici gene ve 58 tane de baskılayıcı gene sahiptir. *M. genitalium* ise aktivatörler için sadece 3 gene sahiptir. Bu bulgular bize bir organizmanın yaşam biçimi hakkında neler anlatabilir? Örneğin *M. genitalium*'un biyokimyasal esnekliği, gen anlatımı üzerinde kontrolünün olmamasıyla sınırlandırılabilir mi?

## DNA'nın bazı dizileri genom üzerinde hareket edebilir.

Genom dizilimi, yıllar öncesinden genetikçiler tarafından bulunan DNA dizilimlerinin bir sınıfı hakkında bilim insanlarına geniş kapsamlı bir araştırma yapma fırsatı vermiştir. **Yer değiştirebilen elementler** olarak adlandırılan DNA segmentleri, genom içinde bir yerden bir yere hareket edebilir ve aynı hücrede DNA'nın başka bir parçasına eklenebilirler (örneğin bir plazmid). Yer değiştirebilen bir element, bir *E.coli* sarmalının genomunda bir yerde olabilir ve diğer sarmalında da farklı bir yerde olabilir. Bu hareket edebilir DNA diziliminin genomdaki bir yerden protein kodlayan bir genin ortasına eklenmesi,




**17.6 DNA Dizileri Hareket Edebilir** Bir yerden başka bir yere hareket edebilen DNA dizileri transpozon elementleridir. (A) Transpozisyonun bir şeklinde DNA dizisi replike olur ve kopyalanan dizi genomda herhangi bir yere gire. (B) Transpozonlar transpozon elementlerini ve diğer genleri içerir.

bu geni bozar (Şekil 17.6A). Bozulmuş gende ifade edilen her mRNA, ekstra dizilime sahip olacak ve protein normal yapıda olmayacaktır. Bu şekilde yer değiştirebilen elementler, genlerin aktivitelerini sonlandırarak önemli fenotipik etkilere neden olabilirler.

Yer değiştirebilen elementler genelde 1000-2000 baz çiftine sahip kısa dizilere sahiplerdir ve prokaryotik genomların birçok bölgesinde bulunurlar. Hareket etmelerini sağlayan mekanizmalar değişiktir. Örneğin bir yer değiştirebilen element, replike olabilir ve daha sonra da replikasyonla oluşan kopya genomun başka bir bölgesine eklenebilir. Ya da element bir yerden kopabilir ve başka bir yere hareket edebilir.

Daha uzun olan yer değiştirebilen elementler (5.000 baz çiftine kadar uzunlukta olanlar) ekstra genler taşıyabilirler ve bunlar **transpozon** olarak adlandırılır (Şekil 17.6B). Bazen bu DNA bölgeleri, bir antibiyotik direnç geni içerir.

### Prokaryotik ve viral genomların dizilenmesinin birçok olası yararları vardır

Prokaryotik genom dizilimi, insanlarda hastalıklara yol açan mikroorganizmalara açısından yeni bakış açıları sağlar. Genom dizileme, izolasyon ve işlevsel çalışmalar için hedeflenebilen proteinleri ve bilinmeyen genleri açığa çıkarmıştır. Böyle çalışmalar, patojenler ve onların enfeksiyonlarıyla savaşmak için yeni yöntemler ortaya çıkarmaktadır. Dizi analizi yapmak, genlerin farklı ırklar arasında taşınabileceğini gösteren bazı patojenik organizmalar arasındaki ilişkileri de ortaya çıkarmıştır.

- *Chlamydia trachomatis*, Birleşik Devletlerdeki cinsel yolla bulaşan en yaygın hastalığa neden olur. Bir hücre içi parazit olduğu için çalışılması çok zordur. Bu patojenin 900 geni arasında birkaç tane ATP sentezi için gerekli olan vardır. Bilim insanlarının düşündüğü şey, bu bakterinin kendi başına hayatta kalamadığıdır.
- *Rickettsia prowazekii*, tifüse neden olur. Bitle ve bitin ısırdığı insanlar tarafından taşınır. 634 geninden 6 tanesi virülanslık için gerekli olan proteinleri kodlar. Bu virülans proteinleri, aşı geliştirmek için kullanılmaktadır.
- *Mycobacterium tuberculosis*, tüberküloza neden olur. Oldukça büyük olan ve 4.000 protein kodlayan bir genoma sahiptir. Bunların 250'sinden fazlası yağları metabolize etmek için kullanılmaktadır. Onun için bu, bakterinin enerji elde etmesi için temel yol olabilir. Genlerinden bazıları daha önce tanımlanmamış olan hücre yüzeyi proteinlerini kodlar. Bu proteinler, potansiyel aşıların hedefleridir.
- *Streptomyces coelicolor* ve yakın akrabaları, şimdilerde kliniklerde kullanımda olan tüm doğal oluşumlu antibiyotiklerin üçte ikisi için bir kaynaktır. Bu antibiyotikler, streptomisin, tetrasiklin ve eritromisini içerir. *S. coelicolor*'un genom dizilimi, antibiyotik üretiminden sorumlu olan 22 gen kümesini ortaya çıkarmıştır. Bunlardan sadece dördü daha önceden bilinmekteydi. Bu bulgu, geleneksel antibiyotiklere direnç göstermiş olan patojenlerle savaşmak için yeni antibiyotiklerin üretilmesinde kullanılabilir.
- *E. coli* suşu O157:H7, Birleşik Devletlerde bir yılda en az 70.000 insanın hasta olmasına neden olmaktadır. Bazen de bu hastalıklar ciddi olmaktadır. Genomunda 5.416 gen bulunur. Bunlardan 1.387'si, bu bakterinin benzer ve zararsız olan laboratuvar suşlarından farklıdır. Bu farklı genlerin birçoğu ayrıca *Salmonella* ve *Shigella* gibi diğer patojenik bakterilerde de bulunur. Bu bulgu, türler arasında geniş bir genetik alışveriş olduğunu ve antibiyotik direnç için genlerini paylaşan "süper organizmaların" bu kapsamda değerlendirilebileceklerini göstermektedir.
- *Ağır akut solunum yolu yetersizliği sendromu* (*SARS*), ilk olarak 2002'de Çin'in güneyinde tespit edilmiştir ve 2003'te hızlı bir şekilde yayılmıştır. Etkili bir tedavisi bulunmamaktadır ve hastalığın bulaştığı insanların yüzde 10'u ölmektedir. Hastalığa neden olan etkin maddenin ve virüsün izole edilmesi ve genomunun dizilenmesi, antiviral ilaçların ya da aşıların muhtemel hedefleri olan bazı yeni proteinleri ortaya çıkarmıştır. Başka bir salgın ihtimali göz önünde bulundurulduğu için araştırmalar her iki yönden de yürütülmektedir.

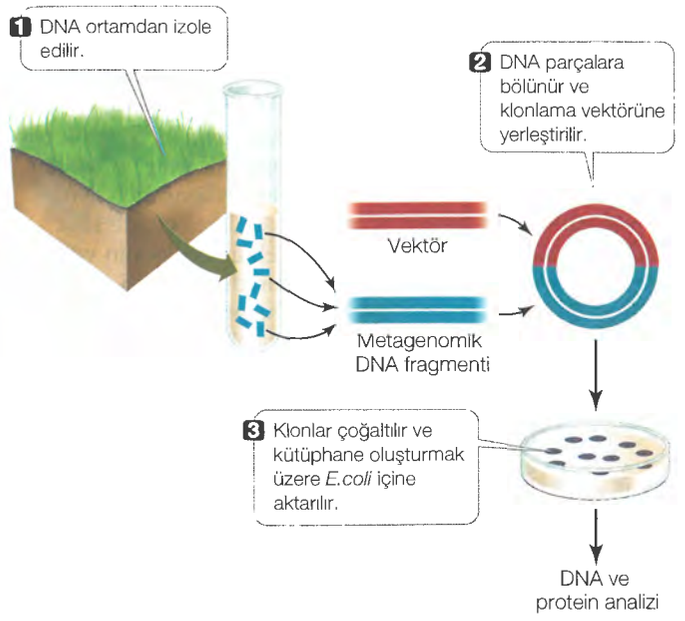
Genom dizilimi ayrıca küresel ekolojik döngülerdeki organizmalara ışık tutulmasını sağlar (bakınız Bölüm 58). Çok iyi bilinen karbondioksite ek olarak atmosferin "sera gazı etkisinde" ve küresel ısınmada payı olan önemli başka bir gaz, metandır ($CH_4$; Şekil 2.4'e bakınız). *Methanococcus* gibi bazı bakteriler, sığırların karnında metan üretirler. *Methylococcus* gibi diğerleri ise havayı metan yönünde temizler ve metanı bir enerji kaynağı olarak kullanır. Bu bakterilerin her ikisinin de genomları dizilenmiştir. Metan üretimindeki ve oksidasyonundaki genleri anlamak, küresel ısınmanın yavaşlatılması konusunda bize yardımcı olabilir.

### Metagenomik, yeni organizmaları ve ekosistemleri tanımlamamıza imkan verir

Eğer bir mikrobiyoloji laboratuvarı dersi alırsanız çeşitli prokaryotları kültürdeki büyümelerine bakarak nasıl tanımlayabileceğinizi öğrenirsiniz. Örneğin stafilokoklar, deri ve burun geçişlerinde enfeksiyona neden olan bir bakteri grubudur. Kanlı agar denilen özel bir ortamda çoğaldıklarında koloniler oluştururlar. Mikroorganizmalar besin ihtiyaçları ve büyüdükleri şartlar (aerobik ve anaerobik gibi) bakımından da tanımlanabilirler. Böyle kültür yöntemleri, bir yüzyıldır mikropların tanımlanmasının ana dayanak noktası olmuştur, halen önemlidirler ve kullanılmaktadırlar. Ancak bilim insanları şimdilerde laboratuvarda kültür *üretmeden* mikropları analiz etmek için PCR'nu ve modern DNA analizi tekniklerini kullanabilirler.

1985'te o zamanlar Indiana Üniversitesi'nde olan Norman Pace, DNA'yı çevresel örneklerden doğrudan izole etmek gibi bir fikir üretti. Belirli mikropların bulunup bulunmadığını belirlemek amacıyla örneklerdeki özgün dizileri çoğaltmak için PCR kullandı. PCR ürünleri, örneklerdeki çeşitliliği belirlemek için dizilendi. Metagenomik terimi, organizmayı izole etmeden genleri analiz etme yaklaşımını tanımlamak için ortaya atıldı. Şimdilerde hemen hemen tüm çevresel koşullardaki örnekler için shotgun dizileme yapmak olasıdır. Diziler, bilinen mikropların ve patojenlerin varlığını tespit etmek için ve belki de şimdiye kadar tanımlanmamış olan organizmaların varlığını belirlemek için de kullanılabilir (Şekil 17.7). Örneğin:

- 200 litre deniz suyundaki DNA'nın shotgun dizilemesinde, bu suyun 5.000 farklı virüsü ve 2.000 farklı bakteriyi barındırdığını ortaya çıkarmıştır. Bunların çoğu da daha önceden tanımlanmamış olanlardı.
- Bir kilogram deniz tortusu, çoğu yeni olan bir milyon tane farklı virüsü barındırmaktadır.




**17.7 Metagenomik** Ortamdan izole edilen mikrobiyal DNA çoğaltılır ve analiz edilir. Bu çalışma yeni genlerin ve türlerine belirlenmesini sağlar.

- Madenden çıkan su, yaşanması zor olan bu ortamda çoğalmış olan birçok yeni prokaryot türünü barındırmaktadır. Bu organizmaların bazıları, biyologların daha önceden bilmedikleri metabolik yolları ortaya çıkarmıştır. Bu organizmalar ve onların yetenekleri, sulardaki kirletici maddelerin temizlenmesinde yararlı olabilir.

Bunlar ve diğer keşifler, gerçekten sıra dışıdır ve potansiyel olarak çok önemli keşiflerdir. Mikrobiyal dünyanın %90'ının biyologlar tarafından bilinmediği ve sadece metagenomik çalışmalar ile şimdilerde ortaya çıkarıldığı tahmin edilmektedir. Bakterilerin ve virüslerin tümüyle yeni ekosistemleri keşfedilmektedir ki bir türün ürettiği molekül diğeri tarafından da metabolize edilmektedir. Mikropların saklı dünyasına ait bilgilerimizdeki artışının önemini vurgulamak zordur. Bu bilgiler, doğal ekolojik süreçleri anlamamızı kolaylaştıracaktır ve petrol sızıntıları ya da topraktaki ağır metallerin uzaklaştırılması gibi çevresel felaketlerle başa çıkabilmek için daha iyi yollar bulmamıza yardım edebilecek potansiyele sahiptir.

### Hücresel yaşam için gerekli olan genlerin tanımlanması yapay yaşama neden olacak mı?

Prokaryot ve ökaryotların genomları karşılaştırıldığında çarpıcı bir sonuç ortaya çıkar: bazı genler tüm organizmalarda bulunmaktadır (üniversal genler). Örneğin bir ATP bağlayıcı bölgeyi kodlayan dizi gibi birçok organizmadaki birçok gende bulunan bazı üniversal gen segmentleri de vardır. Bu bulgular, tüm hücreler için ortak olan bazı eski ve minimal DNA dizi setlerinin olduğunu göstermiştir. Bu dizileri tanımlamanın bir yolu, bilgisayar tabanlı analizler yardımıyla dizisi belirlenmiş genomlarda bu dizileri aramaktır.

Minimal genomları tanımlamanın başka bir yolu da basit bir genomu olan bir organizmayı almak ve ne tip sonuçları olacağını görmek için bir geni tek seferde mutasyona uğratmaktır. *M. genitalium*, sadece 482 protein kodlayan geni olduğu bilinen en küçük genomlardan birine sahiptir. Böyleyken bile genlerinden bazıları, bazı koşullarda gereksizdir. Örneğin hem glikozu hem de früktozu metabolize etmek için genleri vardır; fakat bu şekerlerden sadece birinin olduğu bir laboratuvar ortamında hayatta kalabilir.

Peki ya diğer genler? Araştırmacılar, bu soruyu transpozonların mutajenler olarak kullanımını içeren deneylerde ele almışlardır. Bakterilerdeki transpozonlar aktifleştirildiklerinde bunlar kendilerini genlere rastgele yerleştirmişler ve böylece mutasyona uğratmışlar ve etkisizleştirmişlerdir (Şekil 17.8). Mutasyona uğramış bakteriler, gelişme ve hayatta kalma açısından test edilirler ve ilgili mutantlardaki hangi genlerin transpozon taşıdıklarını bulmak için DNA dizi analizi yapılır.

Bu çalışmaların hayret verici sonucu, *M. genitalium*'un sadece 382 fonksiyonel genli minimal bir genomla laboratuvar ortamında hayatta kalabilmesidir! Yaşayan bir organizma elde etmek için bunların hepsi gerçekten yeterli mi? *M. genitalium*'un genomuna benzeyen yapay bir genom elde etmek ve daha sonra da bu genomu boş bir bakteri hücresine koymak için deneyler yapılmaktadır. Eğer hücre mRNA kopyalamaya ve protein yapmaya başlarsa -aslında canlıysa- bu insanlar tarafından yaratılmış ilk canlı olmuş olacaktır.

Yapay bir canlı yaratmanın teknik başarılarının yanında bu teknik önemli uygulamalara da sahip olabilir. Yakıt sızıntılarını ayrıştırma, sentetik fiberler oluşturma, diş çürümesini azaltma ya da yakıt olarak kullanmak için selülozu etanola dönüştürme gibi tamamen yeni yeteneklere sahip olan yeni mikroorganizmalar üretilebilir. Diğer bir taraftan bu bilginin yanlış kullanılması veya kötü yönetilmesi de söz konusu olabilir. Örneğin insanlara, hayvanlara ya da bitkilere zararlı olan sentetik bakterileri geliştirmek ve bunları biyolojik savaşın veya biyolojik terörizmin ajanları olarak kullanmak da olasıdır. Öyle ya da böyle "genomik cin" şişeden çıkmış durumda. Umarız ki insanlar bunu fayda yönünde kullanırlar.

## 17.2 ÖZET

**DNA dizileme, insanlar ve ekosistemler için önemli olan prokaryotların genomlarının araştırılması için kullanılmaktadır. İşlevsel genomik, gen ürünlerinin işlevlerini belirlemek için gen dizilimlerini kullanır. Karşılaştırmalı genomik, işlevlerini ve evrimsel akrabalıklarını tanımlamaya yardımcı olmak için farklı organizmalardaki gen dizilerini karşılaştırır. Yer değiştirebilen elementler ve transpozonlar, genom içinde bir yerden başka bir yere hareket edebilirler.**

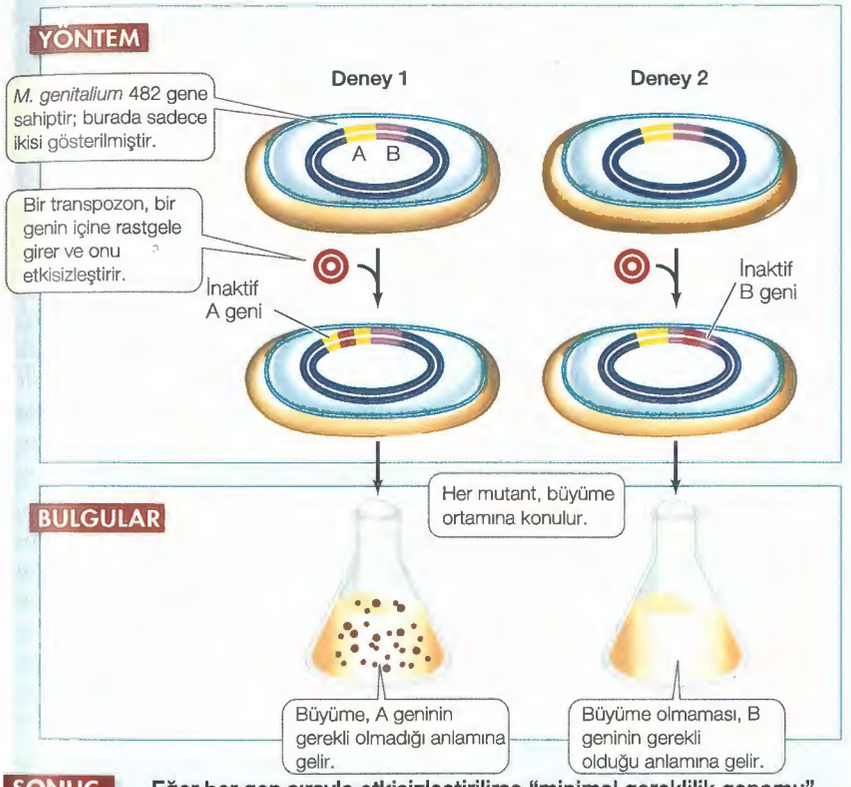
- Genom dizisi belirlenen prokaryotik genomlara bazı örnekler veriniz. Dizi bilgisi neleri göstermiştir? Bakınız ss. 371-373
- Metagenomik nedir ve nasıl kullanılır? Bakınız ss. 373-374 ve Şekil 17.7
- Minimal genomu belirlemek için seçici inaktifleştirme çalışmaları nasıl kullanıldı? Bakınız s. 374 ve Şekil 17.8

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 17.8 Minimal Genomu Belirlemek İçin Transpozon Mutagenezinin Kullanımı

*Mycoplasma genitalium* tüm prokaryotların içinde en az gene sahip olandır. Peki bu genlerin hepsi yaşam için gerekli midir? Genleri teker teker etkisizleştirerek bilim insanları, hücrenin hayatta kalması için hangilerinin gerekli olduğunu belirledi. Bu araştırma, petrolü ayrıştırmak ve plastik yapmak gibi işlevleri gerçekleştirmek için tasarlanmış, özelleştirilmiş genomları olan yapay hücrelerin oluşturulmasına neden olabilir.

**HİPOTEZ** **Bakteri genomundaki genlerin sadece bazıları, hücrenin hayatta kalması için gereklidir.**




**SONUÇ** **Eğer her gen sırayla etkisizleştirilirse "minimal gereklilik genomu" belirlenebilir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz

DNA dizilimindeki ve analizindeki gelişmeler, ökaryotik genomların dizilimlerini hızlı bir şekilde çıkarılmasına yol açmıştır. Şimdi de bu analizlerin sonuçlarına bakalım.

## 17.3 Ökaryotik Genomların Dizilenmesinden Düzenler?

Genomlar dizilendikçe ve tanımlandıkça ökaryotik ve prokaryotik genomlar arasında bir dizi büyük farklılıklar ortaya çıktı (**Tablo 17.1**). En önemli farklar şunlardır:

- *Ökaryotik genomlar, prokaryotların genomlarından daha büyüktürler* ve daha çok protein kodlama genine sahiptirler. Çok hücreli organizmaların özel işlevleri olan birçok hücre tipine sahip olduğu düşünüldüğünde bu fark şaşırtıcı değildir. Bu özel görevleri yerine getirmek için birçok proteine ihtiyaç duyulur. Tipik bir virüs, yaklaşık 10.000 baz çiftine (bç) sahip olan ve sadece birkaç proteini kodlayan yeterli DNA'ya sahiptir. Yukarıda gördüğümüz gibi en basit prokaryot olan *Mycoplasma* 0.5 milyon baz çiftli bir genomda birkaç yüz protein kodlayan gen bulundurur. Pirincin ise tam tersine 37.544 geni vardır.
- *Ökaryotik genomlar, daha çok düzenleyici dizilere sahiptirler* ve prokaryotik genomlardan çok daha fazla düzenleyici proteinleri vardır. Ökaryotların daha karmaşık bir yapıda olması, daha fazla düzenleme gerektirmektedir. Bu da ökaryotik genlerin ifade edilmesiyle ilgili olan birçok kontrol noktasında görülen bir kanıttır (Şekil 16.13).
- *Ökaryotik DNA'nın çoğu kodlama yapmaz.* Çoğu özellikle intron ve gen kontrol dizilimleri olmak üzere, mRNA'ya transkribe olmayan çok çeşitli DNA dizilimi, birçok ökaryotik genoma dağılmış halde bulunmaktadır. Bölüm 16'da anlatıldığı üzere bazı kodlama yapmayan dizilimler, mikroRNA'lara transkribe olurlar. Buna ek olarak, ökaryotik genomlar çeşitli şekillerde tekrarlı dizilere de sahiptirler. Bu özellikler, prokaryotlarda nadir görülür.
- *Ökaryotlar, çoklu kromozomlara sahiptir.* Bir ökaryotun genomik "ansiklopedisi", çoklu "ciltlere" ayrılır. Her kromozom, daha önceki bölümlerde tanımladığımız DNA dizilerinden en az 3 tanesine sahip olmalıdır: DNA replikasyon sistemi tarafından tanımlanan bir replikasyon kaynağı (*ori*); replike olmuş kromozomları mitozdan önce bir arada tutan bir sentromer bölgesi; ve kromozomun bütünlüğünü sağlayan kromozomun her ucundaki telomerik dizi.

### Model organizmalar, ökaryotik genomların birçok karakteristik özelliğini ortaya çıkarmaktadır

Ökaryotik genomlardan çıkardığımız derslerin çoğu çok kapsamlı olarak araştırılmış birkaç basit model organizmadan gelmektedir. Bu organizmalar, *Saccharomyces cerevisiae* mayası, nematod (yuvarlak solucan) *Caenorhabditis elegans*, meyve sineği *Drosophila melanogaster* ve bitkileri temsil eden tere otu *Arabidopsis thaliana*'dır. Model organizmalar, yetiştirilmeleri ve laboratuvarda incelenmeleri kolay olduğu için seçilmişlerdir. Genetik yapıları detaylı olarak incelenmiştir ve büyük bir organizma grubunu temsil eden karakteristik özelliklere sahiptirler.

**MAYA: TEMEL ÖKARYOTİK MODEL** Mayalar, tek hücreli ökaryotlardır. Çoğu ökaryot gibi çekirdek ve endoplazmik retikulum gibi zarla kaplı organellere ve haploid ve diploid jenerasyonlar arasında değişen bir yaşam döngüsüne sahiptirler (bakınız Şekil 11.15).

## TABLO 17.1

### Dizisi Belirlenmiş Temsili Genomlar

| ORGANİZMA | HAPLOİD GENOM BÜYÜKLÜĞÜ (MB) | GEN SAYISI | PROTEİN-KODLAYICI DİZİ |
|---|---|---|---|
| Bakteriler | | | |
| *M. genitalium* | 0.58 | 485 | %88 |
| *H. influenzae* | 1.8 | 1,738 | % 89 |
| *E. coli* | 4.6 | 4,377 | % 88 |
| Mayalar | | | |
| *S. cerevisiae* | 12.5 | 5,770 | % 70 |
| *S. pombe* | 12.5 | 4,929 | % 60 |
| Bitkiler | | | |
| *A. thaliana* | 115 | 28,000 | % 25 |
| Rice | 390 | 37,544 | % 12 |
| Hayvanlar | | | |
| *C. elegans* | 100 | 19,427 | % 25 |
| *D. melanogaster* | 123 | 13,379 | % 13 |
| Pufferfish | 342 | 27,918 | % 10 |
| Tavuk | 1,130 | 25,000 | % 3 |
| İnsan | 3,300 | 24,000 | % 1.2 |

Mb = milyon baz çifti

## TABLO 17.2

### *E. coli* ve Maya Genomlarının Karşılaştırılması

| | *E. COLI* | MAYA |
|---|---|---|
| Genom uzunluğu (baz çifti) | 4,640,000 | 12,068,000 |
| Protein kodlayan genlerin sayısı | 4,290 | 5,770 |
| Proteinlerin rolleri: | | |
| Metabolizma | 650 | 650 |
| Enerji üretimi/depolanmas | 240 | 175 |
| Membran transportu | 280 | 250 |
| DNA replikasyonu/ tamiri/ | 120 | 175 |
| Rekombinasyon | 230 | 400 |
| Transkripsiyon | 180 | 350 |
| Protein hedeflenmesi/salgılanması | 35 | 430 |
| Hücre yapısı | 180 | 250 |

Prokaryot *E. coli*, yaklaşık 4.6 milyon baz çiftli tek sarmallı bir kromozoma ve 4.290 adet protein kodlayan gene sahipken tomurcuklanma yapan maya (*Saccharomyces cerevisiae*), 16 doğrusal kromozoma ve 5.770 protein kodlayan geni bulunan 12.5 milyondan fazla baz çiftinden oluşmuş haploid bir içeriğe sahiptir. *M. genitalium* için gerçekleştirilenlere (bakınız Şekil 17.7) benzer olan genin etkisizleştirilmesi çalışmaları, bu genlerin %20'sinden azının hayatta kalmak için gerekli olduğunu göstermektedir.

Maya genomu ve *E. coli* genomu arasındaki en çarpıcı fark, proteinleri organellere ulaştıran genlerin sayılarıdır (**Tablo 17.2**). Bu tek hücreli organizmaların her ikisinin de hücresel yaşamdaki temel işlevleri gerçekleştirmek için neredeyse aynı sayıdaki genleri kullandıkları görülmektedir. Ökaryotik maya hücresinin organel bölümlerine ayrılması, birçok gene sahip olmasını gerektirir. Bu bulgu, bizim bir yüzyıldır bildiğimiz bir şeyin kesin, sayısal doğrulamasıdır: ökaryot hücre yapısal olarak prokaryot hücreden daha karmaşıktır.

**NEMATOD: ÖKARYOTİK GELİŞİMİN ANLAŞILMASI**

mRNA'yı izole eden ekibe yeni katılan Sydney Brenner, 1965'te çok hücreliliği çalışabileceği basit bir organizma arıyordu. Normalde toprakta yaşayan bir milimetre uzunluğundaki bir nematod (yuvarlak solucan) olan *Caenorhabditis elegans*'ta çalışmaya karar verdi. Laboratuarda da yaşayabilen bu organizma gelişim konusunda çalışan biyologlarının gözde bir model organizmasıdır (bakınız Kısım 19.4). Nematod, döllenmiş yumurtadan yaklaşık olarak 1.000 hücreli yetişkin bir solucana 3 gün gibi kısa bir sürede erişen şeffaf bir gövdeye sahiptir. Hücreleri az sayıda olmasına rağmen bir sinir sistemi vardır, besinleri sindirir, çoğalır ve yaşlanır. Bu yüzden de bu model organizmanın genomunun dizilenmesi için çaba harcanması şaşırtıcı değildir.

*C. elegans*'ın genomu (100 milyon baz çiftli), mayanınkinden 8 kat büyüktür ve 3.5 kat daha fazla protein kodlayıcı gen (19.427) içermektedir. Genin etkisizleştirilmesi çalışmaları, solucanın bu genlerin sadece %10'u ile laboratuvarda hayatta kalabileceğini göstermiştir. Kısaca bir solucanın "minimum genomu" maya genom boyutunun yaklaşık 2 katıdır, *Mycoplasma*'nın minimum genomunun ise dört katıdır. Peki, bu ekstra genler ne işe yararlar?

Tüm hücreler, hayatta kalmak, büyümek ve bölünmek için genlere sahip olmalıdır. Buna ek olarak, çok hücreli organizmaların hücrelerinin doku oluşturmak amacıyla hücreleri bir arada tutmak, hücreleri farklılaştırmak ve hücreler arası iletişimi sağlamak için ilgili genleri olmalıdır. **Tablo 17.3**'e baktığınızda gen düzenlenmesini (bakınız Bölüm 16) ve hücre ile-

## TABLO 17.3

### Çok Hücrelilik İçin Gerekli Olan *C. elegans* Genleri

| İŞLEV | PROTEİN/DOMAİN | GEN SAYISI |
|---|---|---|
| Transkripsiyonun Kontrolü | Çinko parmak; homeobox | 540 |
| RNA'nın işlenmesi | RNA bağlama domainleri | 100 |
| Sinir sinyal iletimi | Kapılı iyon kanalları | 80 |
| Doku oluşumu | Kolajenler | 170 |
| Hücre etkileşimleri | Hücre dışı domainler; glycotransferases | 330 |
| Hücre-hücre sinyal iletimi | G proteinine bağlı; protein kinazlar; protein fosfatazlar | 1,290 |

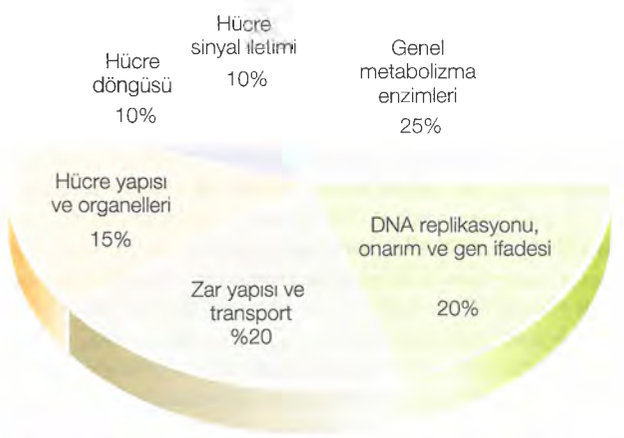
tişimini (bakınız Bölüm 7) kapsayan daha önceki bölümlerde bahsettiğimiz işlevleri göreceksiniz.

***DROSOPHILA MELANOGASTER*: GENETİKTEN GENOMİĞE** Meyve sineği *Drosophila melanogaster*, ünlü bir model organizmadır. Meyve sineğinin genetiği üzerine yapılan çalışmalar, genetikte birçok temel prensibin oluşmasıyla sonuçlanmıştır (bakınız Kısım 12.4). *D. Melanogaster*'in 2.500'ün üzerindeki mutasyon, genom dizilemesine başlandığında 1990'larda tanımlanmıştır ve tek başına bu gerçek, meyve sineğinin DNA'sının dizilenmesi için iyi bir nedendi. Meyve sineği *C. elegans*, ile karşılaştırıldığında, hem boyutu (10 kat daha fazla sayıda hücreye sahiptir) hem de karmaşıklık açısından daha büyük bir organizmadır ve yumurtadan larvaya, larvadan pupaya ve yetişkinliğe doğru karmaşık gelişim dönüşümlerinden geçer.

Şaşırtıcı olmayan bir şekilde sineğin genomu (123 milyon baz çiftli), *C.elegans*'ın genomundan daha büyüktür. Ama daha önce de bahsettiğimiz gibi genomun boyutunun, kodlanan genlerin sayısı ile doğrudan ilişkili olması gerekmemektedir. Bu durumda da daha büyük olan meyve sineğinin genomu, daha küçük olan nematod genomundan daha az gene (13.379) sahiptir. **Şekil 17.9**'da, günümüze değin tanımlanan *Drosophila* genlerinin işlevleri özetlenmiştir. Genlerin bu dağılımı, karmaşık ökaryotların tipik özelliğidir.

**ARABIDOPSIS: BİTKİ GENOMLARININ İNCELENMESİ** Çiçekli bitkilerin yaklaşık 250.000 türü, toprakta ve tatlısuda yetişir. Ama yaşam tarihi bağlamında çiçekli bitkiler oldukça gençtir ve sadece 200 milyon yıl önce yavaş yavaş evrimleşmeye başlamıştır. Bazı bitkilerin genomları çok büyüktür. Örneğin mısırın genomu, 3 milyon baz çiftinden oluşur ve buğday ise 16 milyon baz çiftine sahiptir. Doğal olarak lif ve besin olarak kullandığımız bitkilerin genomlarıyla daha çok ilgilenmemize karşın bilim insanlarının dizileme işlemi için öncelikle daha basit olan çiçekli bitkileri seçmeleri şaşırtıcı değildir.

*Arabidopsis thaliana*, tere otu, hardal ailesinin bir üyesidir ve bitki biyologlarının çok uzun zamandır gözde bir organizma modeli olmuştur. Küçüktür (yüzlercesi bu sayfanın kapladığı boşlukta büyüyebilir ve üreyebilir) ve manipüle edilmesi kolaydır. Oldukça küçük (115 milyon baz çiftli) bir genoma sahiptir.




**17.9 Ökaryotik Genomun İşlevleri** *Drosophila melanogaster*'deki genlerin işlevlerinin dağılımı, birçok karmaşık organizmaya özgü olan bir yapıyı gösterir.

**TABLO 17.4**

**Bitkilere Özgü *Arabidopsis* Genleri**

| İŞLEV | GEN SAYISI |
|---|---|
| Hücre duvarı ve gelişimi | 42 |
| Su kanalları | 300 |
| Fotosentez | 139 |
| Savunma ve metabolizma | 94 |

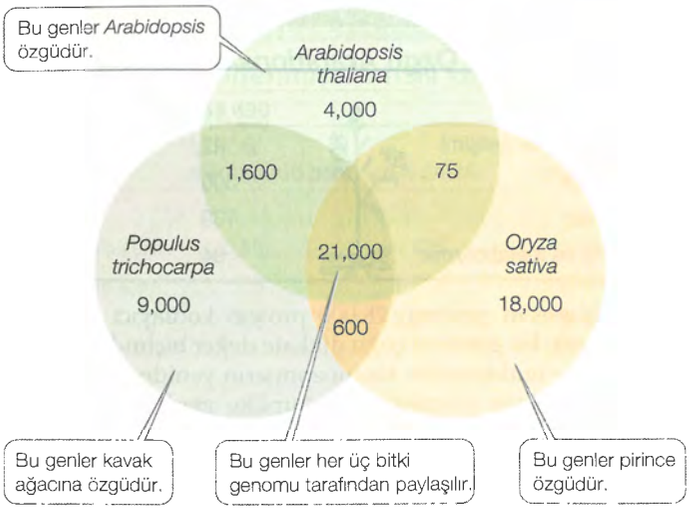
*Arabidopsis*'in genomu 28.000 protein kodlayıcı gene sahiptir; ancak, bu genlerin çoğu dikkate değer biçimde duplike olmuştur ve muhtemelen kromozomların yeniden düzenlenmesiyle meydana gelmiştir. Bu duplike genler, toplamdan çıkarıldığında meyve sineklerinde ve nematodlarda bulunan gen sayılarına benzer biçimde yaklaşık 15.000 özgün gen kalır. Aslında bu hayvanlarda bulunan genlerin çoğunun *Arabidopsis*'te ve diğer bitkilerde homologları (çok benzer dizileri olan genler) vardır. Bu durum da bitkilerin ve hayvanların ortak bir ataları olduğu fikrini ortaya koyar.

Ancak *Arabidopsis*'in bir bitki olarak ayırt edilmesini sağlayan bazı genleri vardır (**Tablo 17.4**). Bunların içinde fotosentezde, suyun bitki içerisinde köklere taşınmasında, hücre duvarının oluşturulmasında, çevredeki inorganik maddelerin alımında ve metabolize edilmesinde, mikroplara ve otçullara (bitki yiyen organizmalar) karşı savunmada kullanılan özel moleküllerin sentezinde görev alan genler vardır. Bu bitki savunma molekülleri, protein kodlayıcı genlerin niçin bitkilerde hayvanlardan daha çok bulunduğunu açıklamak için başlıca nedendir. Bitkiler düşmanlarından veya diğer olumsuz şartlardan hayvanların yaptığı gibi kaçamazlar yani bitkiler bulundukları ortamdaki durumlarla baş edebilmelidirler. Bu yüzden düşmanlarıyla savaşmak ve çevreye uyum sağlamak için on binlerce moleküle sahip olmalıdırlar. (bakınız Bölüm 39).

Bitkiye özgü bu genler, ayrıca diğer bitkilerin genomlarında da bulunur. Bunların içinde ilk olarak dizisi belirlenmiş önemli bir tahıl olan pirinç de vardır. Pirinç (*Oryza sativa*), dünyanın en önemli tahılıdır ve 3 milyar insanın beslenme düzenindeki temel bir besindir. Pirinçteki büyük genom, *Arabidopsis*'inkine büyük ölçüde benzerlik gösteren bir dizi gene sahiptir. Son zamanlarda kavak ağacının (*Populus trichocarpa*) genomu, bu çok hızlı büyüyen ağacın yakıt elde etmek amacıyla bir sabit karbon kaynağı olarak kullanılmak üzere potansiyelini anlamak amacıyla dizilenmiştir. Üç genomun karşılaştırılması, *temel bitki genomu*nu oluşturan birçok genin ortak olduğunu göstermiştir (**Şekil 17.10**).

### Ökaryotlar, gen ailelerine sahiptir

Ökaryotlardaki protein kodlayıcı genlerin yaklaşık yarısı, haploit genomda sadece bir kopya olarak bulunur (somatik hücrelerde ise iki kopya olarak). Kalanı, gen duplikasyonlarıyla meydana gelen çoklu kopyalar halinde mevcuttur. Evrim süresi boyunca genlerin farklı kopyaları, farklı mutasyonlar geçirmiştir. Bu mutasyonlar, **gen aileleri** olarak adlandırılan yakın akraba genlerden oluşan grupların oluşmasına yol açmıştır. Hemoglobini oluşturan globin proteinlerini kodlayanlar gibi, bazı gen ailelerinin sadece birkaç üyesi varken antikorları oluşturan immünoglobulinleri kodlayan gen aileleri gibi diğerlerinin yüzlerce üyesi vardır. İnsan genomunda 24.000 protein kodlayıcı gen bulunur; ancak 16.000




**17.10 Bitki Genomları** Üç bitki genomu, "minimal" bitki genomlarını oluşturdukları görülen yaklaşık 21.000 genden oluşan ortak bir seti paylaşır.

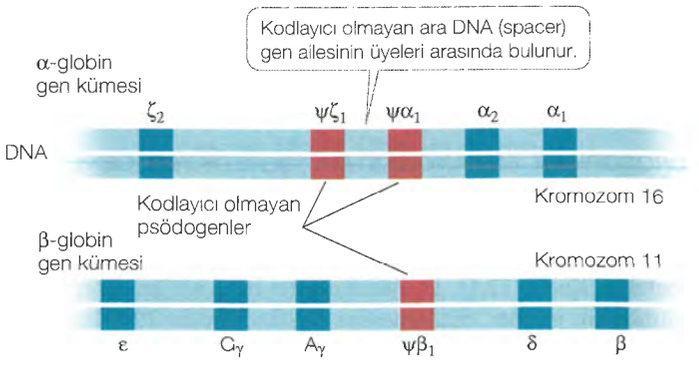
farklı gen ailesi vardır. Kısacası insan genlerinin yalnızca üçte biri özgündür.

Bir gen ailesindeki DNA dizileri, genelde birbirinden farklıdır. En az bir üyesi bir işlevsel proteini kodladığı sürece diğer üyeler, kodladıkları proteinlerin işlevlerini değiştirdikleri yolla mutasyon geçirebilirler. Evrim için bir genin çoklu kopyalarının mevcut olması, bazı şartlarda avantaj sağlayan mutasyonun seçilmesine olanak sağlar. Eğer mutasyon geçirmiş bir gen faydalı ise gelecekteki nesiller için seçilebilir. Eğer mutasyonlu gen tam bir kayıp ise işlevsel kopya görevini yerine getirmek için hala hazır durumdadır.

Globinleri kodlayan gen ailesi, omurgalılarda bulunan gen ailelerine güzel bir örnektir. Bu proteinler, hemoglobinde ve miyoglobinde (kaslarda bulunan oksijen bağlayıcı bir protein) bulunur. Globin genlerinin hepsi, ortak tek bir ata genden çok önce meydana gelirler. İnsanlarda α-globin kümelerinin 3 işlevsel üyesi ve β-globin alt birimlerinin de 5 işlevsel üyesi bulunur (**Şekil 17.11**). Yetişkinlerde her hemoglobin molekülü, birbirinin aynı iki α-globin alt birimi, iki identik β-globin alt birimi ve dört hem-pigmentten oluşan bir tetramerdir (bakınız Şekil 3.10).

İnsanların gelişimi sırasında globin geni ailesinin farklı üyeleri, farklı zamanlarda ve farklı dokularda ifade edilirler. Bu farklı gen ifadesinin fizyolojik önemi büyüktür. Örneğin insan fetüsünde bulunan bir alt birim olan γ-globini içeren hemoglobin, $O_2$'yi yetişkin insanların hemoglobinin yaptığından daha sıkı bağlar. Hemoglobinin bu özelleşmiş şekli, $O_2$'nin plasentada annenin kanından gelişmekte olan fetüsün kanına taşınmasını garantiler. Doğumdan hemen önce karaciğer fetal hemoglobin sentezlemeyi durdurur ve kemik iliği hücreleri görevi devralır. Bu da yetişkin formları yani 2α ve 2β'yı oluşturur. Böylece $O_2$ için farklı bağlama eğilimlerine sahip olan hemoglobinler, gelişimin farklı aşamalarında sağlanmış olur.

Proteinleri kodlayan genlere ek olarak birçok gen ailesi de Yunanca bir harf olan psi (ψ) ile gösterilen işlevsel olmayan **psödogenleri** içerir (bakınız Şekil 17.11). Bu psödogenler,




**17.11 Globin Gen Ailesi** İnsan globin gen ailesinin α ve β- globin kümeleri fraklı kromozomlarda bulunmaktadır. Her bir gen kümesi kodlayıcı olmayan ara DNA bölgesi (spacer) ile ayrılmıştır. İşlevsel olmayan psödogenler Yunan psi (ψ) simgesi ile gösterilir. γ geni $A_\gamma$ ve $G_\gamma$ olmak üzere iki varyanta sahiptir.

büyüme veya yeni bir işlev kazandırmaktansa işlevlerin kaybına neden olan mutasyonlar sonucu oluşurlar. Bir psödogenin DNA dizisi, diğer aile üyelerininkinden çok farklı olmayabilir. Örneğin bir promotörü olmayabilir ve bu yüzden de transkripsiyon yapılamaz. Ya da bir intronun çıkarılması için gerekli olan bir tanıma bölgesi olmayabilir ve bundan dolayı transkripsiyon olgun bir mRNA oluşacak şekilde gerçekleşmez. Bazı gen ailelerinde psödogenler işlevsel genlerden sayıca üstündürler. Çünkü ailenin bazı üyeleri işlevsel olduğu için psödogenlerin delesyonu için çok az seleksiyon baskısı olduğu görülür.

## Ökaryotik genomlar, çok sayıda tekrarlı diziler içerirler

Ökaryotik genomlar, polipeptidleri kodlamayan sayısız DNA dizilerine sahiptir. Bu yapılar; yüksek derecede tekrar eden diziler, orta derecede tekrar eden diziler ve transpozonları kapsar.

**Yüksek derecede tekrar eden diziler**, genomdaki art arda (yan yana) düzende binlerce kez tekrar edilen kısa (100 baz çiftinden az) dizilerdir. Transkripsiyona uğramazlar. Ökaryotik genomların içindeki oranları değişkendir. İnsanlardaki %10'luk orandan meyve sineklerinin bazı türlerinde genomun yarısını kapsayacak kadar değişiklik gösterir. Genellikle yoğun bir şekilde paketlenmiş, transkripsiyonel olarak genomun aktif olmayan parçası durumundaki heterokromatinlerle ilişkilendirilirler. Diğer yüksek derecede tekrar eden diziler genoma saçılmış durumdadırlar. Örneğin 1-5 baz çiftli kısa tekrar dizileri (STR'ler), kromozomda belli bir yerde 100 defaya kadar tekrarlanabilir. Belli bir yerdeki bir STR'nin kopya sayısı, bireyler arasında değişir ve kalıtım yoluyla aktarılır. Bölüm 15'de STR'lerin bireylerin tanımlanmasında nasıl kullanıldığı (DNA parmak izi) da ifade edilmiştir.

**Orta derecede tekrar eden diziler**, bir ökaryotik genomda 10-1.000 defa tekrar edilir. Bu diziler, protein sentezinde kullanılan tRNA ve rRNA'ları üretmek için transkribe olan genleri kapsar. Hücre sürekli bir şekilde tRNA'ları ve rRNA'ları yapar; fakat transkripsiyon maksimum düzeyinde olsa bile tRNA ve rRNA genlerinin tek kopyaları, çoğu hücrenin ihtiyaç duyduğu çok miktardaki bu molekülleri karşılamaya yetmeyecektir. Bu nedenle genom bu genlerden çoklu kopyalara sahiptir.

Memelilerde dört farklı RNA molekülü, (18S, 5.8S, 28S ve 5S RNA'lar) ribozomları oluşturur (S, bir büyüklük ölçü birimi olan Svedberg birimini temsil eder). 18S, 5.8S ve 28S rRNA'ları, tek bir öncü RNA molekülü olarak birlikte transkribe

olur (Şekil 17.12). Transkripsiyon sonrasındaki birkaç aşamanın sonucu olarak öncü molekül, üç rRNA'ya parçalanır ve kodlama yapmayan "ara" (spacer) RNA çıkartılır. Bu RNA'ları kodlayan dizi, insan genomunda orta derecede tekrarlanan yapıdadır: dizinin toplam 280 kopyası, beş farklı kromozomda kümeler halinde lokalize olmuştur.

**TRANSPOZONLAR** RNA genlerinden ayrı olarak çoğu orta derecede tekrarlayan diziler, sabit bir şekilde genoma entegre edilmezler. Bu diziler genomda bir yerden başka bir yere hareket edebilirler ve bu yüzden de bu yapılar yer değiştirebilen element ya da transpozon olarak adlandırılır. Prokaryotlar da transpozonlara sahiptir (bakınız Şekil 17.6). Transpozonların bulunma oranları diğer birçok ökaryotta %3-10 ile daha az olmasına rağmen bunlar, insan genomunun %40'ından fazlasını, mısır genomunun ise yaklaşık %50'sini oluşturur.

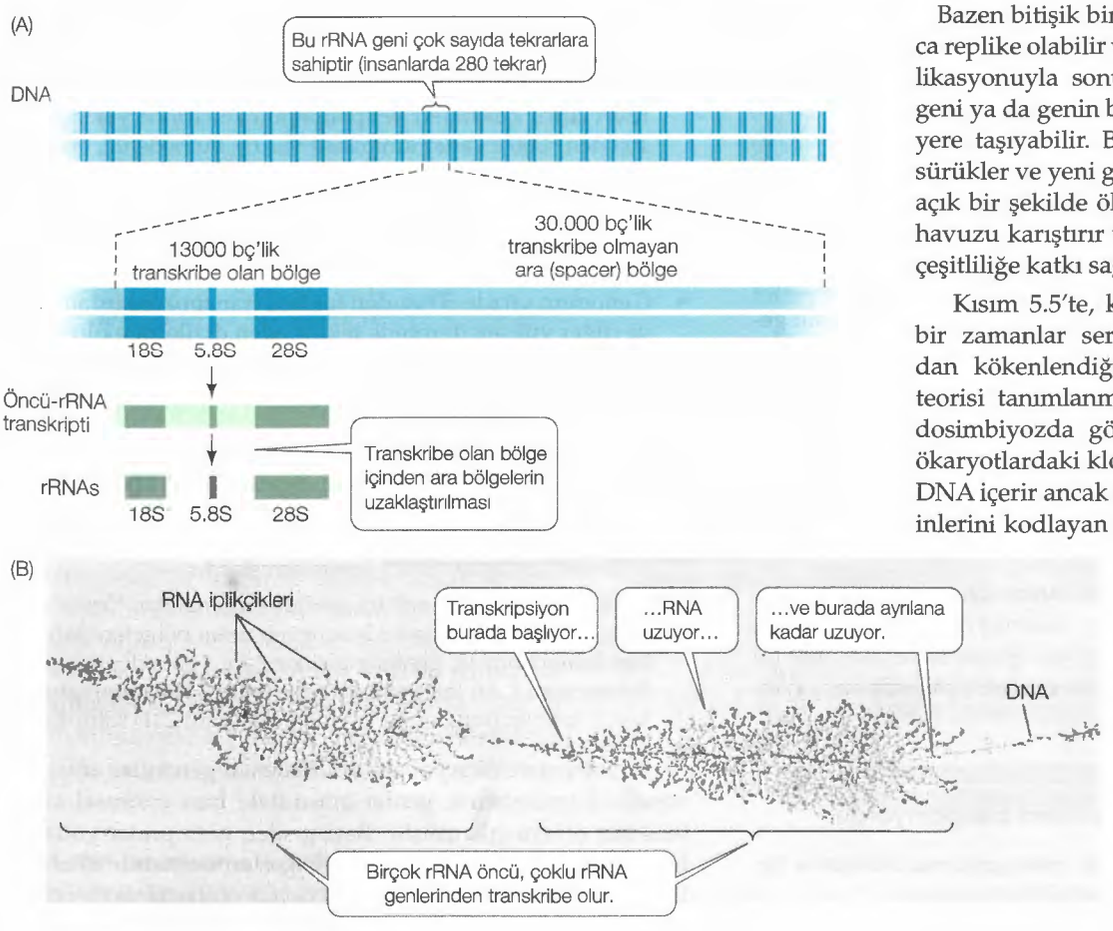
Ökaryotlarda dört temel tipte transpozon vardır:

1. *SINE*'ler (*kısa serpiştirilmiş elementler*), uzunlukları 500 baz çiftine kadar olabilir. Transkribe olurlar ancak translasyona uğramazlar. Tüm DNA'nın yaklaşık %15'ini oluşturmaktadırlar ve insan genomuna serpiştirilmiş olarak yaklaşık 1.5 milyon *SINE* bulunmaktadır. 300 baz çiftli tek bir tip olan Alu elementi, insan genomunun %11'ini oluşturur ve bir milyon kadar kopyası bulunur.
2. *LINE*'ler (*uzun serpiştirilmiş elementler*), uzunlukları 7.000 baz çiftine kadar olabilir. Bazıları transkribe olur ve proteine çevrilir. İnsan genomunun yaklaşık %17'sini oluştururlar. SINE'ler ve LINE'ler, genomda farklı bir yolla dolaşırlar: daha sonra yeni bir DNA için kalıp olarak davranacak olan RNA'ya transkribe olurlar. Yeni DNA, genomun içinde yeni bir yere yerleştirilir. Bu "kopyala yapıştır" mekanizması, biri orijinal yerde olan diğeri de yeni yerde olan transpozonların iki kopyasının oluşmasıyla sonlanır.
3. *Retrotranspozonlar*, genomda hareket ettiklerinde kendi RNA kopyalarını da oluştururlar. Bunlardan bazıları, yer değiştirme için gerekli olan proteinleri kodlar; ama diğerleri bu kodlamayı yapmaz. SINE ve LINE'ler, retrotranspozon tipte elementlerdir. SINE ve LINE olmayan transpozonlar, insan genomunun yaklaşık %8'ini oluşturur.
4. DNA *transpozonları*, RNA aracıları kullanmazlar. Bazı prokaryotik yer değiştirebilir elementler, gibi orijinal yerlerinden kesilip çıkartılırlar ve kopyalanmadan yeni bir yere yerleştirilirler.

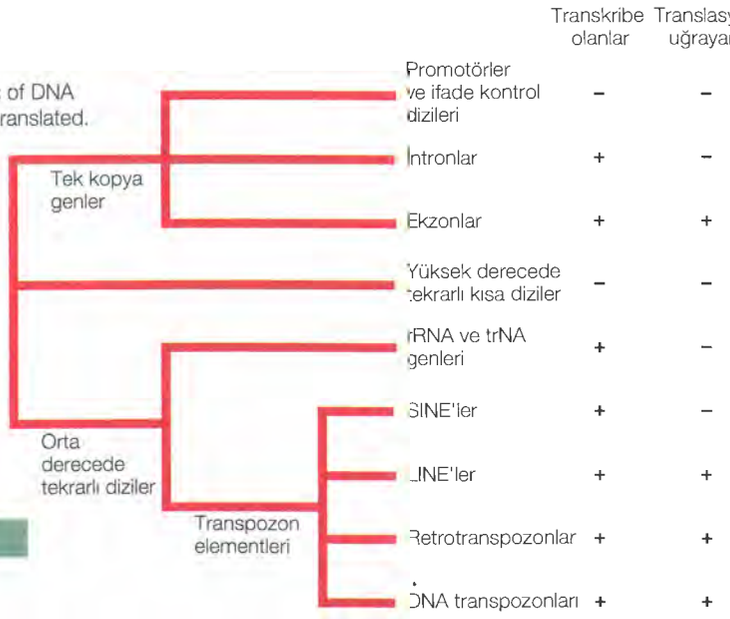
Bu hareketli elementlerin hücredeki rolü nedir? Şu ana kadar buna verilebilecek en iyi yanıt, transpozonların, replike olabilen basit hücresel parazitler olduğudur. Bir transpozonun yeni bir yere eklenmesinin önemli sonuçları olabilir. Örneğin bir transpozonun bir genin kodlama bölgesine eklenmesi, bir mutasyonla sonuçlanır (bakınız Şekil 17.8). Bu olay, hemofili ve kas distrofisi gibi bazı genetik hastalıkların nadir görülen birkaç formundan sorumludur. Eğer transpozonun eklenmesi üreme hücresinde meydana geliyorsa mutasyona uğramış bir gamet oluşur. Eğer eklenme somatik bir hücrede oluyorsa bu olay kanserle sonuçlanır.

Bazen bitişik bir gen, bir transpozon boyunca replike olabilir ve bu durum da bir gen duplikasyonuyla sonuçlanır. Bir transpozon, bir geni ya da genin bir kısmını genomda yeni bir yere taşıyabilir. Böylece genetik materyalleri sürükler ve yeni genler yaratır. Yer değiştirme, açık bir şekilde ökaryotik genomdaki genetik havuzu karıştırır ve bunu yaparak da genetik çeşitliliğe katkı sağlar.

Kısım 5.5'te, kloroplast ve mitokondrinin bir zamanlar serbest yaşayan prokaryotlardan kökenlendiğini öne süren *endosimbiyoz* teorisi tanımlanmaktadır. Transpozonlar, endosimbiyozda görev almış olabilirler. Canlı ökaryotlardaki kloroplastlar ve mitokondriler, DNA içerir ancak çekirdek, organellerin proteinlerini kodlayan genlerin çoğunu içerir. Eğer




**17.12 Orta Derecede Tekrarlayan Dizi, rRNA'yı Kodlar** (A) Bu rRNA geni, kopyalanmayan kendi ara bölgesi (spacer) ile birlikte beş kromozomun üzerinde kümelerle 280 kez tekrarlanır. (B) Bu elektron mikroskobu görüntüsü, çoklu rRNA genlerinin transkripsiyonunu göstermektedir.




**17.13 Sequences in the Eukaryotic Genome** There are many types of DNA sequences. Some are transcribed, and some of those sequences are translated.

organeller bir zamanlar bağımsız olmuşlarsa bunların aslında bu genlerin hepsini içermesi zorunludur. Genler çekirdeğe nasıl taşındı? Bunu, bugün de hala gerçekleşmekte olan, organeller ve çekirdek arasında DNA yer değiştirmesi (transpozisyonu) yaparak gerçekleştirmiş olmalılar. Organellerde kalan DNA, daha kapsamlı olan prokaryotik genomların kalıntısı olabilir.

İnsan genomundaki farklı tiplerdeki dizilerin bir özeti için **Şekil 17.13**'e bakınız.

## 17.3 ÖZET

**Model organizma genomlarının dizilenmesi, tekrarlayan diziler ve transpozonlar da olmak üzere ökaryotik genomların ortak özelliklerini gösterir. Gen aileleri içindeki bazı ökaryotik genler, mutasyona uğramış ve işlevsel olmayan üyeleri içerebilirler. Bazı diziler transkribe olurken diğerleri transkribe olmazlar.**

- Prokaryotik ve ökaryotik genomlar arasındaki temel farklılıklar nelerdir? **Bakınız s. 375**
- Mayada benzeri bulunmayan *C. elegans* genlerin bir işlevini tanımlayınız. **Bakınız s. 376 ve Tablo 17.3**
- Ökaryotik gen ailelerinin evrimsel rolü nedir? **Bakınız s. 377**
- Memeli genomundaki rRNA'yı kodlayan diziler neden çoklu kopyalar halindedir? **Bakınız s. 378**
- Transpozonların bir genom üzerinde ne gibi etkileri olabilir? **Bakınız s. 379**

Görüldüğü gibi ökaryotik genomların analizi çok miktarda önemli bilgiler ortaya koymuştur. Gelecek bölümde insan genomunu daha yakından inceleyeceğiz.

# 17.4 İnsan Genomunun Karakteristik Özellikleri Nelerdir?

İnsan genomunun dizilenmesi, planlanan tamamlanma süresinden iki yıl önce ve planlanan bütçenin çok altında bir maliyet ile 2005 yılının başında tamamlandı. Birisi, kamunun fon sağladığı İnsan Genomu Projesi tarafından ve diğeri ise özel bir şirket tarafından üretilen yayınlanmış olan genom dizileri, çeşitli insanlardan sağlanan haploid genomlardı. 2005'ten bu yana farklı bireylerin diploid genomları dizilendi ve yayınlandı.

### İnsan genom dizisi bazı sürprizleri barındırıyordu

Bu bölümde bahsedeceklerimiz, insan genomu hakkında öğrendiğimiz ilginç gerçeklerin sadece birkaçıdır:

- Haploid insan genomundaki 3.3 milyar baz çiftinin yüzde 2'sinden az bir kısmı yani yaklaşık 24.000 gen, protein kodlayıcı bölgeleri oluşturmaktadır. Bu gerçek, şaşırtıcıydı. Dizileme işlemi başlamadan önce insanların, protein çeşitliliklerine dayanarak 80.000-150.000 arasında gene sahip oldukları tahmin edilmekteydi. Meyve sineğindekinden çok da fazla olmayan genlerin gerçek sayısı, alternatif splayz gibi transkripsiyon sonrası mekanizmaların, insanlarda gözlemlenen protein sayısını açıkladığı anlamına gelmektedir. Kısacası, ortalama bir insan geni birkaç farklı proteini kodlamalıdır.
- Ortalama bir gen 27.000 baz çiftine sahiptir. Genin boyutları, çok değişkendir. 1.000'den 2.4 milyon baz çiftine kadar değişiklik gösterebilir. İnsanlardaki proteinlerin (ve RNA'ların) içerdikleri her polipeptid zincirinde yaklaşık 100'den 5000'e kadar aminoasit vardır. Bu nedenle, bu proteinlerin boyut olarak değişiklik gösterdikleri göze alındığında gen boyutlarında da değişiklik görülmesi beklenir.
- İnsan genlerinin hemen hemen hepsi, çok sayıda introna sahiptir.
- Genomun yüzde 50'sinden fazlası, transpozonlardan ve diğer yüksek derecede tekrar eden dizilerden oluşur. Genlerden uzak olan tekrarlı diziler, AT bakımından zenginken genlere yakın olan tekrarlı diziler, GC bakımından zengindir.
- Genomun çoğu, yani yaklaşık %97'si, tüm insanlarda aynıdır. Açık bir şekilde görülen bu homojenliğe rağmen birçok bireysel farklılıklar da vardır. Bilim insanları, insanlarda bulunan 7 milyonun üzerindeki tek nükleotid polimorfizmlerini (SNP) haritalamışlardır.
- Genler, genom içine eşit bir şekilde dağılmazlar. Kromozom 8, kodlayıcı bölgeler içermeyen uzun bölgelere sahipken kromozom 19, genlerle birlikte sıkıca paketlenmiştir. Kromozom 1, en fazla sayıda gene (yani 2.968 tane) sahipken Y kromozomu, en az sayıda gene (yani 231) sahiptir.

Prokaryot ve ökaryotlara ait dizilenen genomlar arasında yapılan karşılaştırma, genler arasındaki bazı evrimsel akrabalıkları ortaya çıkarmıştır. Bazı genler, hem prokaryotlarda hem de ökaryotlarda mevcuttur. Diğerleri ise sadece ökaryotlarda bulunurken bazıları da sadece hayvanlarda ya da omurgalılarda bulunur (**Şekil 17.14**).




**17.14 Genomun Evrimi** İnsanların ve diğer genomların karşılaştırılması, evrim süresince yeni işlevlere sahip genlerin nasıl eklendiğini ortaya çıkarmıştır. Her yüzde sayısı, insan genomundaki genleri belirtmektedir. Yani, insan genlerinin %21'inin, prokaryotlarda ve ökaryotlarda homologları vardır, %32'si ise sadece diğer ökaryotlarda bulunur.

Karşılaştırmalı genomik çalışmalar, diğer iki primat olan şempanze ve makak maymunlarının genomlarının dizilenmesini olası kılmıştır. Şempanze evrimsel olarak insana yakındır ve insanların genom diziliminin %95'ini paylaşmaktadır. Daha uzak akraba olan makak ise insanlardaki dizilimin %91'ini paylaşır. "İnsanı insan yapan" ve diğer primatlardan ayıran bir dizi insan geni üzerinde araştırmalar yapılmaktadır.

### İnsan genomik çalışmaları tıpta potansiyel faydalara sahiptir

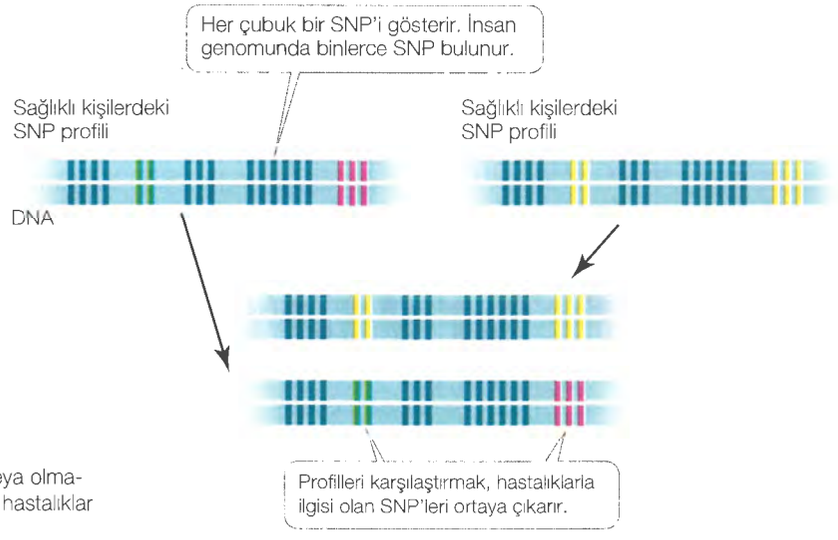
Karmaşık fenotipler, tek genler tarafından değil, çevreyle etkileşim içinde olan çoklu genler tarafından belirlenir. Fenilketonüri ve orak hücre anemisi hastalıklarının tek allelli modelleri (bakınız Bölüm15), diyabet, kalp hastalıkları ve Alzheimer gibi yaygın hastalıklara uygulanmaz. Biyologlar, bu hastalıkların genetik temelini anlamak için, "haplotip haritaları" yaratmak üzere hızlı genotipleme teknolojilerini kullanmaktadırlar; haplotip haritaları, bu hastalıklarda rol oynayan genlerle bağdaştırılan SNP'leri (snip olarak telaffuz edilir) tanımlamada kullanılmaktadır.

**HAPLOTİP HARİTALAMA** İnsanlarda farklılık gösteren SNP'ler, bağımsız alleller olarak aktarılmazlar. Bunun yerine *kromozomun bir segmentinde bulunan bir dizi SNP, genelde bir birim olarak aktarılır.* Bir kromozomun bağlanmış olan bu parçasına, **haplotip** denir. Haplotipi bir cümle olarak, SNP'yi de bu cümledeki bir kelime olarak düşünebilirsiniz. Dünya genelindeki insanlarda bulunan haplotiplerin analizleri, hemen hemen 500.000 ortak varyasyonun olduğunu göstermiştir.

**GENOTİPLEME TEKNOLOJİSİ VE KİŞİSEL GENOMİKLER** İnsanların genomlarındaki binlerce veya milyonlarca sayıdaki SNP'leri analiz etmek için sürekli olarak yeni teknolojiler geliştirilmektedir. Bu teknolojiler, özel SNP'leri tanımlamak için DNA hibridizasyonuna dayanan hızlı dizileme yöntemlerini ve DNA mikroçiplerini kapsar. Örneğin 5.00.000 SNP'lik bir mikroçip, hangi SNP'lerin belirli hastalıklarla ilgili olduğunu bulmak için binlerce insanı analiz etmekte kullanılmaktadır. Amaç, *SNP tanımlı haplotip ile bir hastalık durumunu bağdaştırmaktır.* Veri miktarı çok fazladır: 5.00.000 SNP, binlerce insan ve binlerce medikal kayıt. Çok fazla doğal varyasyon olduğu hesaba katıldığında bir haplotip ve bir hastalık arasındaki ilişkinin istatistiksel ölçümlerinin çok net olması gerekir.

Meme kanseri, diyabet, kireçlenme, obezite ve koroner kalp rahatsızlıkları gibi hastalıkların az miktarda artan riskleriyle ilişkilendirilen belirli haplotipleri ya da allelleri ortaya çıkarmıştır. (**Şekil 17.15** ve **Tablo 17.5**). Şimdilerde özel şirketler, bu varyantlar için bir insanın genomunu taramaktadırlar ve bu hizmetin maliyeti gün geçtikçe düşmektedir. Ancak çoklu genler, çevresel etkiler ve epigenetik etkilerin hepsi, bu hastalıkların ilerlemesine katkıda bulunduğu için belirtilere sahip olmayan bir insanın bu noktada bu bilgilerle ne yapması gerektiği belirsizdir.

Elbette ki bir insan genomunu analiz etmenin en iyi yolu, aslında onu dizilemekten geçer. Ancak bu işlemin maliyeti günümüze değin çok yüksekti. Daha önce de bahsettiğimiz gibi DNA'nın kaşiflerinden James Watson'ın genomu, 1 milyon $'dan daha fazlaya mal olmuştur. Ancak bu ücret, normal gelir düzeyine sahip bir kişi ya da sağlık hizmetlerini ödeyen bir sigorta şirketi için çok fazladır. Ama dizileme teknolojisindeki gelişmelerle bu ücret hızlı bir şekilde azalmaktadır. Örneğin yeni bir yöntem, otomatik olarak sadece protein kodlayan ekzonları sıralamaktadır. Genom dizilemenin ücreti, ödenebilir düzeyde olur olmaz SNP testinin yerini alacaktır.




**17.15 SNP Genotipleme ve Hastalık** Belli hastalıkları olan veya olmayan insanların genom dizilerinin taranması, SNP'ler ve karmaşık hastalıklar arasındaki bağlantıları ortaya koyar.

## TABLO 17.5

### SNP İnsan Genomu Taramaları ve Hastalıklar

| HASTALIK | SNP KONUMLARI (KROMOZOM SAYISI) | ARTAN RİSK % | |
|---|---|---|---|
| | | HETEROZİGOTLAR | HOMOZİGOTLAR |
| Meme kanseri | 8 | 20 | 63 |
| Koroner kalp hastalığı | 9 | 20 | 56 |
| Kalp krizi | 9 | 25 | 64 |
| Obezite | 16 | 32 | 67 |
| Diyabet | 10 | 65 | 277 |
| Prostat kanseri | 8 | 26 | 58 |

**FARMAKOGENOMİK** Genetik çeşitlilik, bir bireyin belirli bir ilaca nasıl tepki vereceğini etkileyebilir. Örneğin bir ilaç, daha az veya daha çok aktif olması için karaciğerde kimyasal olarak değiştirilmiş olabilir. Aşağıdaki tepkimeyi katalize eden bir enzimi düşünün:

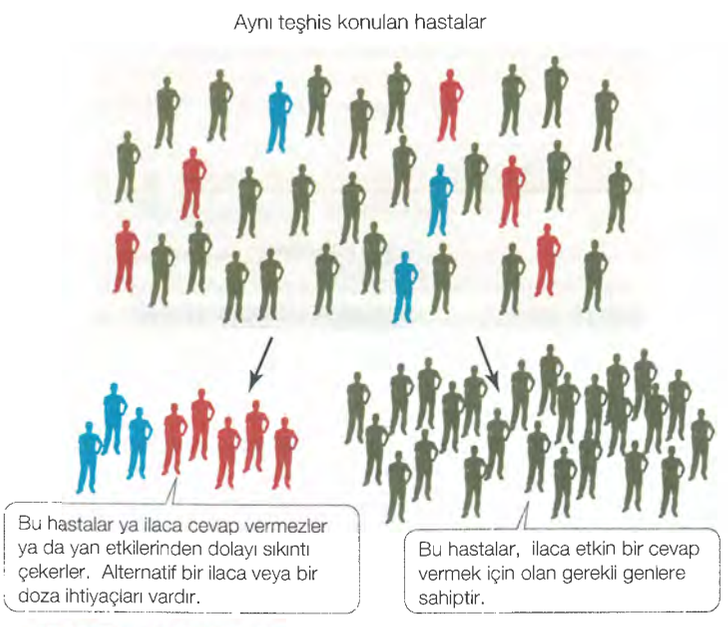
aktif ilaç → daha az aktif ilaç

Bu enzimi kodlayan gendeki bir mutasyon, enzimi daha az aktif hale getirebilir. İlacın belirli bir dozu için mutasyonu olan bir insanın kan dolaşımında, mutasyonu olmayan bir insanın kan dolaşımından daha fazla aktif ilaç vardır. Böylece ilacın etkili dozu bu insanlarda daha düşük olacaktır.

Şimdi ilacı aktifleştirmek için karaciğer enzimine gerek duyulduğu farklı bir durumu düşünelim:

inaktif ilaç → aktif ilaç

Bu karaciğer enzimini kodlayan geninde mutasyon taşıyan insan, aktifleştirici enzim bulunmadığından bu ilaçtan etkilenmeyecektir.




**17.16 Farmakogenomik** Genotipler ve ilaçlara verilen tepkiler arasındaki korelasyonlar, kişilere özel olarak uyarlanmış tıbbi tedavi geliştirme sürecinde doktorlara yardımcı olmaktadır.

Bir bireyin genomunun ilaçlara veya dış faktörlere nasıl cevap verdiğinin çalışılması **farmakogenomik** olarak adlandırılır. Bu tip bir analiz, bir ilacın etkili olup olmayacağının ön görülmesini sağlar. Amaç, bireyin bir ilaçtan fayda görüp göremeyeceğini doktorların öngörebilmesi için *ilaç tedavisini bireye göre düzenlemektir* (Şekil 17.16). Bazı bireyler bir ilacı yavaş bir şekilde metabolize ederler ki bu da ilacın vücutta tehlike oluşturabilecek yüksek bir düzeyde bulunmasına yol açar. Bu bireyleri belirleyerek olumsuz ilaç reaksiyonlarını azaltmak için de bu yaklaşım kullanılabilir.

## 17.4 ÖZET

**Haploid insan genomu, 3.3 milyar baz çiftine sahiptir; ancak genomun %2'sinden daha azı protein kodlar. İnsan genlerinin çoğu, alternatif splayza tabidir. Bu durum genlerden çok daha fazla protein olduğu gerçeğini açıklayabilir. Hastalık ve ilaç duyarlılığı arasındaki bağlantıları bulmak için yapılan SNP haritalama, kişileştirilmiş tıbbi uygulamalar için umut vaat etmektedir.**

- İnsan genomunun belli başlı bazı karakteristik özellikleri nelerdir? Bakınız s. 380
- SNP haritalama, kişiselleştirilmiş tıbbi uygulamalarda nasıl kullanılır? Bakınız ss. 381-382 ve Şekil 17.15 ve 17.16

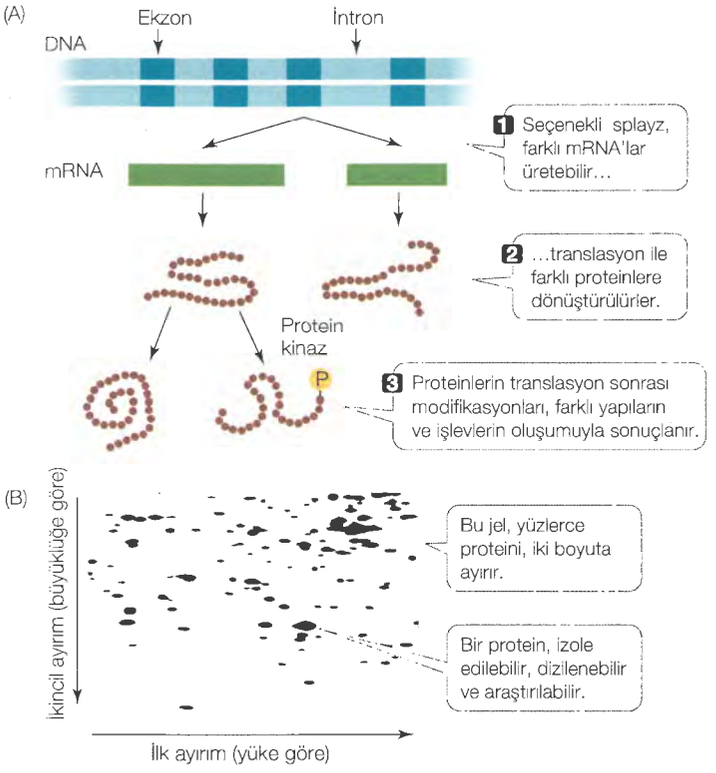
Genom dizilemenin, gelişen biyolojiyi anlamada çok büyük başarıları vardır. Yüksek verimli teknolojiler, şimdilerde hücrenin diğer bileşenleri olan proteinlere ve ara ürünlere uygulanmaktadır. Şimdi bu çalışmaların sonuçlarına bakalım.

## 17.5 Yeni Disiplinler Olan Proteomik ve Metabolomik, Neyi Ortaya Koyar?

"İnsan genomu, yaşamını kitabıdır." Bunun gibi ifadeler, insanların genom dizilimi ilk olarak ortaya çıkarıldığında çok yaygındı. Bu ifadeler, bir insanın fenotipinin onun genotipi tarafından belirlendiği anlamına gelen "genetik belirleyiciliği" yansıtır. Fakat bir organizma sadece gen ifadesinin bir ürünü müdür? Olmadığını biliyoruz. Zamanla belirli bir yerde bulunan proteinler ve küçük moleküller, sadece gen ifadesini yansıtmaz ayrıca hücre içindeki ve hücre dışındaki çevre tarafından belirlenen modifikasyonları da yansıtır. İki yeni alan, genomik çalışmalara tamamlayıcı olmak ve bir hücreye ya da organizmaya daha bütünsel bakış sağlamak üzere ortaya çıkmıştır. Bunlar, proteomik ve metabolomik alanlarıdır.

### Proteom, genomdan biraz daha karmaşıktır

Yukarıda bahsedildiği üzere birçok gen, bir proteinden daha fazlasını kodlar (Şekil 17.17A). Alternatif splayz, tek bir genden kopyalanan olgun mRNA'lardaki ekzonların farklı kombinasyonlarına neden olur (bakınız Şekil 16.22). Translasyon sonrası modifikasyonlar, ayrıca bir genden kökenlenen proteinlerin sayısını da artırır (bakınız Şekil 14.22). **Proteom**, bir organizma tarafından üretilen proteinlerin genel toplamıdır ve onun genomundan daha karmaşıktır.




**17.17 Proteomik** (A) Tek bir gen çok sayıda proteini şifreleyebilir. (B) Bir hücreye ait proteinler iki boyutlu jel elektroforezinde boyutlarına ve yüklerine göre ayrıştırılabilirler. Bu ileri düzey ayırım çok sayıda proteini diğerinden ayırt edebilir.

Proteomu analiz etmek için yaygın olarak iki yöntem kullanılır:

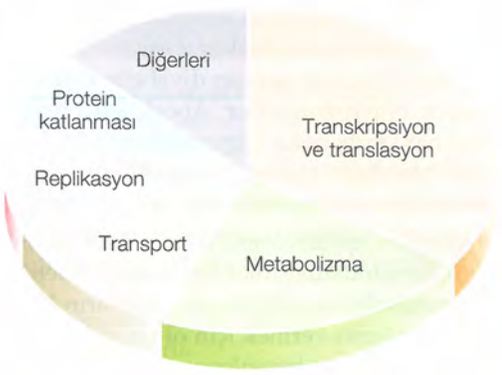
Özgün aminoasit kompozisyonlarından (primer yapılar) dolayı çoğu protein, büyüklük ve elektrik yükü bakımından özgün kombinasyonlarına sahiptir. Bu iki özelliğe dayanarak iki boyutlu jel elektroforezi ile ayrılabilirler. Böylece izole edilmiş bireysel proteinler, analiz edilebilir, dizilenebilir ve araştırılabilir (**Şekil 17.17B**).

Kütle spektrometresi, atom kütlelerini hesaba katarak proteinleri belirlemek için elektromıknatısları kullanır ve bunları grafik üzerinde pik olarak gösterir.

Proteomiğin nihai amacı, genomiğin amacı kadar iddialıdır. Genomik, genomu ve onun ifade edilmesini tanımlamaya çalışırken proteomik, ifade edilen tüm proteinleri tanımlamak ve karakterize etmek için çalışır.

İnsanların ve diğer ökaryotik organizmaların proteomlarının karşılaştırılması, benzer aminoasit dizilimleri ve benzer işlevleri olan gruplara ayrılabilen bir grup ortak protein dizisini ortaya çıkarmıştır. Maya proteomunun %46'sı, solucan proteomunun %43'ü ve sinek proteomunun %61'i, insan proteomu ile paylaşım göstermektedir. İşlevsel analizler, bu 1.300 protein takımının, glikoliz, sitrik asit döngüsü, zar transportu, protein sentezi, DNA replikasyonu vb. gibi ökaryotların temel metabolik işlevlerini sağladıklarını ortaya koymaktadır (**Şekil 17.18**).

Elbette ki bunlar sadece insan proteinleri değildir. Bizi *insan* ökaryotik organizması olarak ayırdığı varsayılan daha birçoğu vardır. Daha önce bahsettiğimiz gibi proteinler, domain olarak adlandırılan farklı işlevsel bölgelere sahiptirler (örneğin bir substratı bağlama domaini ya da bir zarı genişletme domaini gibi). Belirli bir organizma birçok özgün proteine sahip olabilir; oysa bu proteinler, sıklıkla diğer organizmalarda bulunan özgün domainlerin kombinasyonlarıdır. *Genetik desteyi yeniden karmak, evrimin bir anahtarıdır.*




**17.18 Ökaryotik Proteomun Proteinleri** Yaklaşık 1,300 protein, tüm ökaryotlarda ortaktır ve bu kategorilere ayrılırlar. Aminoasit dizilimleri sınırlı bir ölçüde farklılık gösterse de tüm ökaryotlarda aynı temel işlevleri gerçekleştirirler.

## Metabolomik, kimyasal fenotipin araştırılmasıdır

Genlerin ve proteinlerin araştırılması, hücrede neler olduğunu anlamamız için bize sınırlı bir resim sunar. Ama gördüğümüz gibi hem gen işlevi hem de protein işlevi, hücrenin iç ve dış ortamından etkilenir. Birçok protein, enzimdir ve onların aktiviteleri, substratların ve ürünlerin konsantrasyonlarını etkiler. Yani proteom değiştikçe metabolit olarak adlandırılan genelde küçük olan bu moleküllerin varlığı da değişecektir. Metabolom, bir hücredeki ya da organizmadaki *küçük moleküllerin* tümünün kantitatif anlamda tanımıdır. Bunlar aşağıdakileri içerir:

- *Primer ara ürünler*, glikoliz gibi metabolik yollardaki aracılar gibi normal süreçlerde görev alırlar. Bu kategori, ayrıca hormonları ve diğer sinyal moleküllerini içerir.
- *İkincil ara ürünler*, genelde belirli organizmalara ya da organizma gruplarına özgüdür. Genellikle çevreye özel tepkiler verilmesinde görev alır. Mikroplar tarafından üretilen antibiyotikler ve bitkiler tarafından patojenlere ve otçullara karşı savunma yapmada kullanılan birçok kimyasallar bununu örnekleridir.

Metabolitleri ölçme işleminin, karmaşık analitik araçlar gerektirmesi şaşırtıcı değildir. Organik veya analitik kimya dersleri görmüşseniz, molekülleri ayıran gaz kromatografisine ve yüksek performanslı sıvı kromatografisine, bunları tanımlamak için kullanılan kütle spektrometresine ve nükleer manyetik rezonans spektroskopisine aşina olabilirsiniz. Bu ölçümler, hücre ya da organizmaların fizyolojik durumlarıyla ilişkilendirilebilen "kimyasal anlık görüntülerle" sonuçlanır.

İnsan metabolomunu tanımlamada bazı gelişmeler kaydedilmiştir. David Wishart ve Alberta Üniversitesi'ndeki meslektaşları tarafından oluşturulan bir veritabanı, 6.500'den faz-

la metabolit girdisi içerir. Şimdi sorun, bu maddelerin düzeylerini fizyolojiyle ilişkilendirmektir. Örneğin glikozun kanda yüksek seviyelerde bulunmasının diyabetle ilişkilendirildiğini muhtemelen biliyorsunuzdur. Ancak kalp hastalıklarının ilk aşamaları hakkında neler biliyorsunuz? Metabolitlerin bir örüntüsü, bu hastalığın teşhisi hakkında bilgi verici olabilir. Bu da erken teşhiste ve tedavide yardımcı olabilir.

Bitki biyologları, metabolomik çalışmalarında tıbbi araştırmacıların çok ilerisindedir. Yıllar boyunca bitkilerde bulunan on binlerce metabolit tanımlanmıştır. Bunların birçoğu, çevresel problemlere tepki vermek için oluşturulmuştur. Bunlardan bazıları, Bölüm 39'da tartışılmıştır. Model organizma olan *Arabidopsis thaliana* türünün metabolomu, tanımlanmaktadır ve bir bitkinin kuraklık ve patojen saldırısı gibi baskılarla nasıl başa çıktığıyla ilgili bilgi verilmektedir. Bu bilgi, tarımda bitki yetiştirmede faydalı olabilir.

## 17.5 ÖZET

**Proteom, bir organizma tarafından üretilen tüm proteinlerin toplamıdır. Genomda genlerden çok proteinler bulunmaktadır. Metabolom, metabolizmadaki ara moleküller, hormonlar ve sekonder metabolitler gibi küçük moleküllerin toplam içeriğidir. Proteom ve metabolom, molekülleri ayıran ve tanımlayan kimyasal yöntemler kullanılarak analiz edilebilir.**

- Proteom nasıl analiz edilir? **Bakınız s. 383 ve Şekil 17.17**
- Genom, proteom ve metabolom arasındaki farklılıkları açıklayınız.

# BÖLÜM ÖZETİ

## 17.1 Genomlar Nasıl Dizilenir?

- Genomların dizilmesi için büyük kromozomların fragmentlere ayrılıp her bir fragmentin dizilenip daha sonra kromozom boyunca sıralanması gerekir. **İnceleyiniz Şekil 17.1, ANİMASYONLA ÖĞRENME 17.1**
- **Hiyerarşik dizileme** genomun genetik markörler ile haritalanmasını gerektirir, genom küçük parçalara ayrılır, dizilenir ve sonra markörler kullanılarak diziler sıraya konur.
- **Shotgun dizilemede** doğrudan genom üst üste çakışan parçalara ayrılır, dizilenir ve bilgisayar yardımıyla diziler sıraya konulur.
- DNA dizilime teknolojileri büyüyen polinükleotid zincirleri sonlandıran işaretli nükleotidleri gerektirir. **İnceleyiniz Şekil 17.2.**
- **Yüksek verimli dizileme** için daha hızlı ve otomatik yöntemler geliştirilmektedir. **İnceleyiniz Şekil 17.3, ANİMASYONLA ÖĞRENME 17.2**

## 17.2 Prokaryotik Genomların Dizilenmesinden Neler Öğrendik?

- İnsanlar ve ekosistemler için önemli olan prokaryot genomlarının araştırılmasında DNA dizilimi kullanır.
- **İşlevsel genomiğin** amacı, gen ürünlerinin fonksiyonlarının belirlenmesidir. **Karşılaştırmalı genomik** farklı organizmalardan gelen gen ve genomların ortak özellik ve işlevlerinin incelenmesinde görev alır.
- **Yer değiştirebilen elementler** ve **transpozonlar** genomda hareket ederler. **İnceleyiniz Şekil 17.6**
- **Metagenomik,** ortamdan alınan bir örnekte bulunan organizmaların izole edilip, büyütülmesi ve belirlenmesi aşamaları olmaksızın DNA dizilerinin belirlenmesidir. Bu dizilerin çoğu şimdiye dek biyologlar tarafından bilinmeyen prokaryotlardan kökenlenmektedir. **İnceleyiniz Şekil 17.7**
- Transpozon mutagenezi, genlerin teker teker inaktif hale getirilmesinde kullanılabilir. Daha sonra organizma hayatta kalıp kalmadığını belirlemek üzere test edilir. Bu şekilde minimal genoma sahip olan *Mycoplasma genitalium* için 350'ye yakın gen belirlenmiştir. **İnceleyiniz Şekil 17.8**

## 17.3 Ökaryotik Genomların Dizilenmesinden Neler Öğrendik?

- Model organizmalardan genom dizilimleri, ökaryot genomun bazı yaygın özelliklerini gösterdi. Ayrıca hücresel kompartımanlaşma, gelişim ve bitkilere özgü özellikler için bazı özel genler vardır. **İnceleyiniz Tablo 17.1-17.4 ve Şekil 17.9 ve 17.10**
- Bazı ökaryot genler, **gen ailesinin** üyeleri olarak yer alırlar. Proteinler, bu yakından ilişkili genlerin farklı zamanlarda ve farklı dokularındaki ifadeleri sonucunda meydana gelmiş olabilir. Gen ailelerinin bazı üyeleri, işlevi olmayan **psödogenler** olabilir.
- Tekrarlanmış diziler, ökaryot genomlarda vardır.
- **Orta derecede tekrar eden diziler** rRNA kodlayıcı bölgeleri içerir. **İnceleyiniz Şekil 17.12**

## 17.4 İnsan Genomunun Karakteristik Özellikleri Nelerdir?

- Haploid insan genomu 3.3 milyar baz çiftine sahiptir.
- Genomların yalnızca %2'si protein kodlar, geri kalanı tekrar eden dizilimlerden ve kodlama yapmayan DNA'dan oluşur.
- Hemen hemen insan genlerinin tümü, intron içerir, ve alternatif splayz, her gen için birden fazla protein üretilmesine yol açar.
- SNP genotipi, hastalıklar ya da ilaç duyarlılığı ile genlerdeki varyasyonlarla ilişkilidir. Bu durum, kişiye özgü tedaviye yol açabilir. **İnceleyiniz Şekil 17.15**
- Farmakogenomik, ilaç metabolizmasına uygulanan genetik analizdir.

## 17.5 Yeni Disiplinler Olan Proteomik ve Metabolomik, Neyi Ortaya Koyar?

- **Proteom,** bir organizmanın toplam protein içeriğidir.
- Genomda protein kodlayan genlerden daha fazla sayıda protein bulunur.
- Proteom, proteinleri ayırıp tanımlayan kimyasal yöntemler kullanılarak analiz edilebilir. Bu çalışmalar iki boyutlu elektroforez ve kütle spektrometresi yöntemlerini içerir. **İnceleyiniz Şekil 17.17**
- **Metabolom**, metabolizmadaki ara ürün, hormon ve sekonder metabolit gibi küçük moleküllerin toplam içeriğidir.

**Bu bölümün özeti için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 17.1**

## DENEME TESTİ

1. Ökaryot protein kodlayıcı genler prokaryotik eşleniklerinden hangi özellikleriyle ayrılırlar?
   *a.* Çift iplikli olmaları
   *b.* Sadece tek kopya olarak bulunmaları
   *c.* İntron içermeleri
   *d.* Promotörlerinin olması
   *e.* mRNA'ya transkribe olmaları

2. Maya ve bakteri genomları arasında yapılan kıyaslamada sadece mayanın içerdiği genler;
   *a.* enerji metabolizması içindir.
   *b.* hücre duvarı sentezi içindir.
   *c.* hücre içi protein hedeflemesi içindir.
   *d.* DNA bağlayıcı proteinler içindir.
   *e.* RNA polimeraz içindir.

3. Meyve sineğinin ve solucanın genomları mayaya benzerlik gösterir. Bu durum daha önceki organizmaların hangi özelliklerine sahip olan genlerine uymaz?
   *a.* Hücreler arası sinyal iletimi
   *b.* Polisakkarit sentezi
   *c.* Hücre döngüsü düzenlenmesi
   *d.* Hücre içi protein hedeflemesi
   *e.* Transpozon elementleri

4. *Mycoplasma genitalium*'un minimum genomu için aşağılardakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* 100 gene sahiptir.
   *b.* Yeni türler yaratmak için kullanılırlar.
   *c.* Bir RNA genomuna sahiptir.
   *d.* *E. coli* genomundan büyüktürler.
   *e.* Transpozon mutagenezi ile oluşmuşlardır.

5. Metagenomik için aşağıdakilerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Bakteriyle yapılmıştır.
   *b.* rRNA dizilerinde yapılmıştır.
   *c.* Yeni metabolik kapasiteleri ortaya çıkarmıştır.
   *d.* Ortamdan DNA'nın izole edilmesini gerektirir.
   *e.* Deniz suyunda yapılamaz.

6. Transpozonlar için aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Replikasyon için daima RNA'yı kullanırlar.
   *b.* Yaklaşık 50 baz çifti uzunluğundadırlar.
   *c.* RNA ya da DNA'dan oluşturulabilirler.
   *d.* Protein kodlayıcı genleri yoktur.
   *e.* İnsan genomunun yaklaşık %40'ını oluştururlar.

7. Omurgalı gen familyaları için aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Genelde inaktif genlere sahiptir.
   *b.* Globinleri de içerir.
   *c.* Gen duplikasyonu ile oluşturulmazlar.
   *d.* Genomdaki benzersiz genlerin sayısını artırırlar.
   *e.* Transkribe olmazlar.

8. Ökaryotik rRNA kodlayan DNA dizileri için aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Sadece ribozomda transkribe olurlar.
   *b.* Yüzlerce kez tekrarlanırlar.
   *c.* Birbiri üzerine kümelenmiş olan tüm genleri kapsar.
   *d.* Sadece bir insan kromozomunda bulunurlar.
   *e.* miRNA kodlayan diziler ile özdeştirler.

9. İnsan genomu için aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Birkaç tane tekrar eden dizilim içerirler.
   *b.* 3.3 milyar baz çiftinden oluşur.
   *c.* Yalnızca hiyerarşik olarak dizilenmiştir.
   *d.* Kromozomlar arasına eşit olarak dağılmış genlere sahiptir.
   *e.* İntron içeren birkaç gene sahiptir.

10. Genom dizilimiyle ilgili aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
    *a.* Yüksek verimli olarak değil hiyerarşik olarak dizilmişlerdir. DNA, BAC vektörlerinde çoğaltılmıştır.
    *b.* Hiyerarşik dizilemede, DNA dizilendikten sonra bir genetik harita oluşturulmuştur.
    *c.* Shotgun dizileme hiyerarşik dizilemeden çok daha yavaştır.
    *d.* İnsan genomu ilk olarak yüksek verimli yöntemlerle dizilenmiştir.
    *e.* Zincir sonlandırmayla DNA dizisinin belirlenmesi, sadece shotgun yönteminin temelini oluşturur.

## TARTIŞMA

1. Farelerde 1.440 baz çifti uzunluğundaki bir gen, 192 aminoasitten oluşan bir enzimi kodlar. Bu çelişkiyi tartışınız. Başlangıç ve final mRNA transkripsiyonu ne kadar sürer?

2. Pirinç, buğday ve mısır genomu birbirine ve birçok yönden de *Arabidopsis*'e benzerlik gösterir. Bunlara rağmen bu bitkilerin nasıl farklı proteinlere sahip olduğunu tartışınız.

3. Proteom ve metabolom neden genomdan daha karmaşıktır?

## EK ARAŞTIRMA

Yıl 2025 ve siz böbrek kanserinin ilk evrelerinde olmaktan endişelenen bir hastayla ilgileniyorsunuz ve bu hastanın annesi de bu rahatsızlıktan yaşamını kaybetmiştir.

*a.* Varsayalım ki bu çeşit kanserin gelişiminde rol oynayan SNP'ne bağlı genler belirlendi. Bu hastanın böbrek kanserine yatkın olup olmadığını nasıl belirlersiniz? Analizi nasıl yapacağınızı açıklayınız.

*b.* Böbrek kanseri için metabolomik bir profili nasıl geliştirebilirsiniz ve daha sonra bunu, hastanızın böbrek kanseri olup olmadığını belirlemede nasıl kullanırsınız?

*c.* Eğer hastaya (*a*) ve (*b*) yöntemlerini kullanarak kanser teşhisi koyduysanız hastanın tümörünü iyileştirmede doğru tedaviyi seçmek için farmakogenomik yaklaşımını nasıl kullanırdınız?

# 18 Rekombinant DNA ve Biyoteknoloji

## Çevre Kirliliği Savaşçıları

Irak askerleri, 1990 yazında, komşuları Kuveyt'i işgal etti; sebebi ise petroldü. Iraklılar kızgındı; çünkü Kuveyt, piyasaya çok fazla miktarda petrol veriyordu ve bu da fiyatları düşürüyordu. Altı ay sonra 30'dan fazla ülkenin katkısıyla oluşturulmuş Birleşmiş Milletler destekli bir koalisyon ordusu, Iraklıları Kuveyt'ten çıkardı ve kendi topraklarına gönderdi. Kuveyt açısından Körfez Savaşı bir başarıydı, fakat savaş geriye bir çevre felaketi bıraktı. Iraklı askerler kaçarken 700'den fazla petrol kuyusunu ateşe verdi. Yangınları söndürmek altı aydan fazla sürdü ve bu zaman zarfında yüksek miktarda yani yaklaşık 250 milyon galon ham petrol çöle yayıldı. Yirmi yıl sonrasında bile petrolün çoğu yapışkan bir tabaka olarak geride kalmıştır. Bu da orada yaşayan canlıları ciddi bir şekilde etkilemektedir.

Kuveyt hükümeti, çevreyi kirleten bu petrolden kurtulmak için çok çeşitli işlemler yapmaktadır. Bunların arasında petrolü ayrıştıran ve tüketen, içindeki hidrokarbonları çoğalmak için bir enerji kaynağı olarak kullanan bakterilerin eklenmesi de vardır. Kirletici bir maddeyi ortadan kaldırmak için bir organizma kullanma işlemi, biyoremediasyon olarak adlandırılmaktadır. Kuveyt olayı, biyolojik iyileştirme anlamında bakterilerin çoğunlukla kullanıldığı ilk olay değildir. Bir petrol tankeri olan *Exxon Valdez*, 1989'da Alaska kıyılarına yakın bir yerde karaya oturdu: Bu durum, 500 mil kıyı şeridi boyunca 11 milyon galon ham petrolün sızmasına yol açtı. Petrolün yarısından fazlasını uzaklaştırmak için su yüzeyinden sıyırma gibi fiziki yöntemler uygulandı. Halihazırda orada mevcut olan petrol tüketen bakterilerin büyümesini hızlandırmak için petrol bulaşmış kayaların üzerine daha sonraları azot ve fosfor tuzları püskürtüldü ve iyileştirme çalışmasının bir parçası olarak diğer bakteriler de eklendi. Petrol, kademe kademe yok oldu.

Bazı bakteri türleri, alışılmadık enzimleri ve biyokimyasal yolları üreten genetik kapasiteleri olduğundan, normal glikozun yanında kirletici maddeleri de içeren her çeşit besinde yaşarlar. Bilim insanları, basit bir şekilde kirli toprakla suyu karıştırıp nelerin geliştiğini görerek bu organizmaları keşfetmişlerdir. Ham petrolü ayrıştırmada kullanılan enzimleri kodlayan genlerin çoğu, plazmid olarak adlandırılan küçük kromozomlarda taşınır. New York'taki General Elektrik Araştırma Merkezi, 1971'de, petroldeki çeşitli hidrokarbonları ayrıştırmak için gerekli olan genleri taşıyan çoklu plazmidlere sahip *Pseudomonas* bakteri suşunu geliştirmek için genetik çaprazları kullanmıştır. Bu şirket, keşiflerini yasal olarak koruma altına almak için patente başvurdu. Amerikan Yüce Divanı, 1980'de tarihi bir davada Amerika Anayasasınca "canlı, insan yapımı bir mikroorganizmanın, patentlenebilir" olduğunu onayladı.



**Savaşın Tahribatı** 1991 Körfez Savaşı'nda Kuveyt'te büyük petrol sızıntıları meydana geldi.



**Çevreyi Temizlemek İçin Biyoteknolojiyi Kullanmak** Ananda Chakrabarty, ham petrolü ayrıştıran, genetiği değiştirilmiş bir bakteri için ilk patenti aldı.

O günden sonra topraktaki cıva ve bakır gibi zehirli maddeleri uzaklaştıran diğer bakterilere de patent verildi. Bu olaylarda bakteriler, metalleri biyolojik olarak etkisiz hale dönüştürmek için metabolik yolları kullanmaktadırlar.

Yüce Divan'ın kararı, belirli DNA dizilerini rekombinant DNA teknolojisi kullanılarak organizmalara yerleştirmek için yeni laboratuvar yöntemlerinin geliştirildiği sırada geldi. O tarihten itibaren tamamen yeni olan bir biyoteknoloji endüstrisi ortaya çıktı. Bu endüstrinin çalışmaları, yasal olarak korunmaktadır. DNA dizileri ve genetiği değiştirilmiş organizmalar için ortaya çıkan patentleme çalışmaları yoğun bir biçimde, günümüze kadar devam etmektedir.

**BU BÖLÜMDE** DNA'yı manipüle için kullanılan tekniklerden bazılarını tanımlayacağız. İlk olarak DNA moleküllerinin daha küçük olan parçalara nasıl kesildiğini ve bu parçaların rekombinant DNA oluşturmak için nasıl birleştirildiğini tanımlayacağız. Bu, rekombinant DNA'nın uygun konak hücreye nasıl yerleştirildiği tartışmasına yol açmaktadır. DNA'yı manipüle etmek için kullanılan diğer bazı yolları tanımladıktan sonra bilim insanlarının yeni bir biyoteknoloji endüstrisi oluşturmak için bu yöntemleri nasıl kullandıklarını göstereceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


18.1 Rekombinant DNA Nedir?
18.2 Yeni Genler Hücrelerin İçine Nasıl Yerleştirilir?
18.3 Klonlamada Hangi DNA Kaynakları Kullanılır?
18.4 DNA İşlevlerini Araştırmak İçin Diğer Hangi Araçlar Kullanılır?
18.5 Biyoteknoloji Nedir?
18.6 Biyoteknoloji, Tıbbı, Tarımı ve Çevreyi Nasıl Değiştirir?


# 18.1 Rekombinant DNA nedir?

Bakteride doğal bir şekilde oluşan ve DNA'yı parçalara kesmek için laboratuvarda kullanılan *restriksiyon endonükleazlara* (restriksiyon enzimlerine) aşinasınızdır (bakınız Bölüm15). Bölüm15'deki odak noktamız, mutasyonları belirlemek için bu enzimlerin kullanılması üzerineydi. Bu bölümde ise onların rekombinant DNA'yı oluşturmak için diğer enzimlerin yanında nasıl kullanıldıklarını inceleyeceğiz.

Bilim insanları, 1960'ların sonunda, DNA üzerinde etkili olan diğer enzimleri keşfettiler. Bunlardan biri, DNA parçalarının birleştirilmesini katalizleyen **DNA ligazdır**. Bu, DNA replikasyonu sırasında Okazaki parçalarını birleştiren enzimdir (bakınız Kısım 13.3). Bilim insanları, restriksiyon enzimlerini ve DNA'yı izole ettiklerinde, DNA'yı parçalara ayırmak için bu enzimleri kullanabildiler ve bunları yeni kombinasyonlarda bir araya getirip birleştirdiler. Stanley Cohen ve Herbert Boyer, bunu 1973'te yaptı. Farklı antibiyotik direnç genlerine sahip olan iki *E. coli* plazmidinden (küçük kromozomal DNA'lar-bakınız Şekil 12.27) dizileri kesmek için restriksiyon enzimlerini kullandılar. Daha sonra parçaları bir araya getirmek için DNA ligazı kullandılar. Ortaya çıkan plazmid, yeni *E. coli* hücrelerine konulduğunda bu hücrelere her iki antibiyotiğe karşı direnç gösterdi (**Şekil 18.1**). Böylece en az iki genetik kaynaktan türetilmiş ve laboratuvarda oluşturulmuş bir DNA molekülü olan **rekombinant DNA dönemi**, başlamış oldu.

Şimdilerde yüzlerce farklı rekombinant enzimi mevcuttur. Bunlar, her iki yönde aynı şekilde okunan diziler olan *palindromik* DNA dizilerini tanırlar. Örneğin, restriksiyon enzimi *Eco*R1 için DNA tanıma dizisini, 5′ ucundan 3′ ucuna kadar her iki sarmalda okuyabilirsiniz:

5′.....GAATTC.....3′
3′.....CTTAAG.....5′

Bazı restriksiyon enzimleri, DNA'yı palindromun tam ortasından keser ve bu da "küt uçlu" parçalar oluşturur. *Eco*RI gibi diğerleri, çapraz kesikler yaparlar. Bu enzimler çift sarmalın bir sarmalını, diğerini kestiği yerden birkaç baz uzak olacak şekilde keser (**Şekil 18.2**). *Eco*RI tamamlayıcı sarmalda iki kesik oluşturduktan sonra sarmalların ucu, sadece dört baz çifti arasındaki hidrojen bağları ile bir arada tutulur. Bu hidrojen bağları, oda sıcaklığı üzerindeki yüksek sıcaklıklara dayanamazlar bu yüzden DNA ısıtıldığında parçalarına ayrılır. Sonuç olarak her parça, her kesik yerinde tek sarmallı bir "sarkıntı" taşır. Bu sarkıntılar, tamamlayıcı yapışkan uçlarla baz eşleştirmesi yaparak bağlanma yapabilen özel baz dizilimlerine sahip oldukları için bunlar **yapışkan uçlar** olarak adlandırılır.

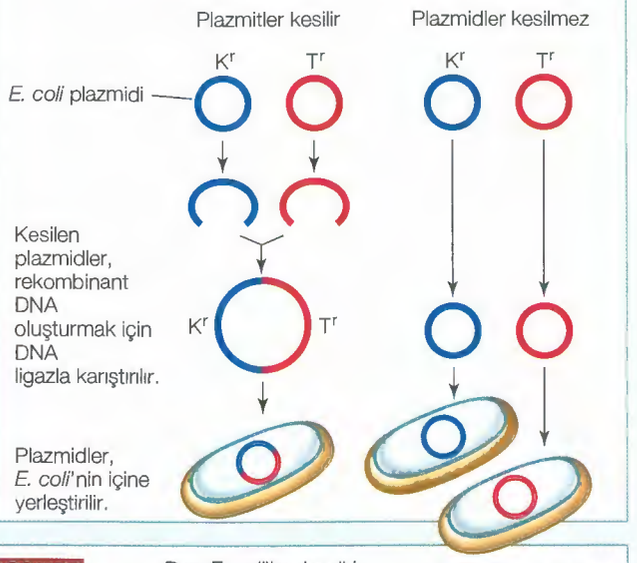
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 18.1 Rekombinant DNA

Restriksiyon enzimlerinin ve DNA ligazın keşfiyle farklı kaynaklardaki DNA parçalarının laboratuarda birleştirilmesi mümkün hale gelmiştir. Ama böyle bir "rekombinant DNA" canlı bir hücreye konulduğunda işlevsel olur mu? Bu deneyin sonuçları, genin yapısı ve işlevi hakkındaki bilgimizi artırıp genetik araştırmanın kapsamını değiştirmiş ve biyoteknolojide yeni alanlar açmıştır.

**HİPOTEZ** **Biyolojik olarak işlevsel olan rekombinant kromozomlar, laboratuvarda oluşturulabilirler.**

**YÖNTEM** Kanamisin (K) ya da tetrasiklin (T) antibiyotiği direnç geni taşıyan *E. coli* plazmidleri bir restriksiyon enzimi ile kesilir.



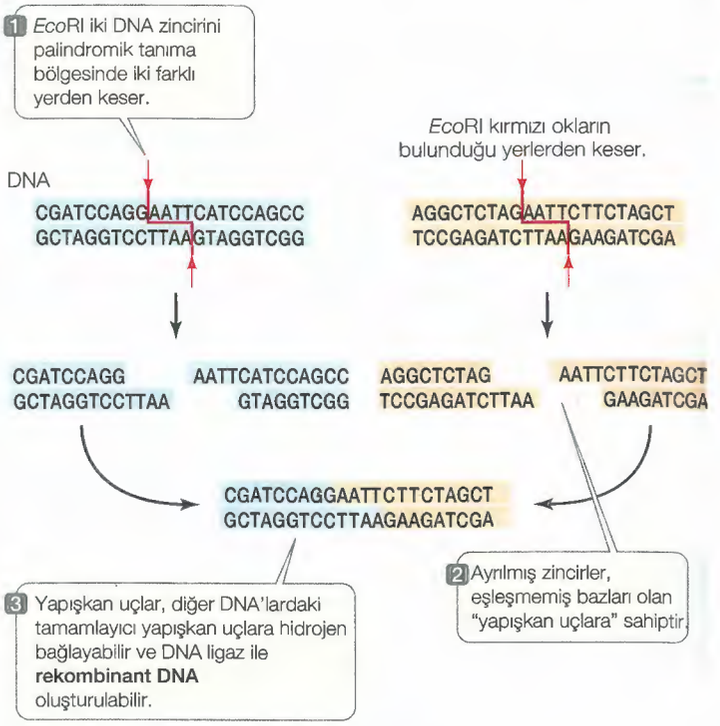

**SONUÇ**

| Bazı *E. coli*'ler, her iki antibiyotiğe karşı dirençlidirler. | Hiçbir *E. coli*, iki kat dirençli değildir. |
|---|---|

**EK ARAŞTIRMA** **Farklı genleri olan iki DNA parçası, bir rekombinant DNA oluşturmak için birleştirilebilir ve ortaya çıkan DNA da işlevseldir.**

**EK ARAŞTIRMA:** 10.000 hücreden sadece bir hücre, deneydeki plazmidi alabilir. $T^r$ veya $K^r$ için kendiliğinden mutasyon oranı, 106 hücrede bir hücredir. Bu deneyde genetik transformasyon ve kendiliğinden mutasyonu nasıl ayırt edebilirsiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.




**18.2 DNA'yı Kesme, Kırpma ve Ekleme** Bazı restriksiyon enzimleri (burada EcoRI gösterilmiştir), DNA'da çapraz kesikler oluşturur. EcoRI, iki farklı DNA molekülünü kesmek için kullanılabilir (mavi ve turuncu). Kesime uğrayan bazlar, diğer DNA parçalarındaki tamamlayıcı nitelikteki kesime uğrayan bazlara hidrojen bağlar ile bağlanabilir ve böylelikle rekombinant DNA'yı oluşturur.

Bir DNA molekülü bir restriksiyon enzimiyle kesildikten sonra tamamlayıcı yapışkan uçlar, birbirleriyle hidrojen bağları oluşturabilirler. Orijinal uçlar yeniden bağlanabilir veya tamamlayıcı yapışkan uçları olan iki farklı fragment bir araya gelebilir. Hatta, insandan köken almış bir fragment, bakteriden köken almış diğer bir fragment ile bir araya getirilebilir. Başlangıçta parçalar, zayıf hidrojen bağları ile birbirine bağlanır; fakat daha sonra ligaz enzimi, tek, daha büyük bir molekül oluşturmak için fragmentlerin uçlarında komşu nükleotidler arasındaki kovalent bağların oluşumunu katalizler.

Bu araçlarla yani restriksiyon enzimleri ve DNA ligaz ile bilim insanları, yapay olarak sentezlenmiş DNA dizilerini de içeren tüm kaynaklardan farklı DNA moleküllerini kesebilir ve yeniden birleştirebilir.

## 18.1 ÖZET

**Farklı kaynaklardaki DNA parçaları, rekombinant DNA oluşturmak için birbirlerine bağlanabilirler.**

- Cohen ve Boyer, ilk rekombinant DNA'yı nasıl yapmıştır? **Bakınız Şekil 18.1**
- DNA'daki bir çapraz kesik nasıl bir "yapışkan uç" oluşturur? **Bakınız s.387 ve Şekil 18.2**

Aktarılan genetik bilgiyi replike ve transkribe eden canlı bir hücrenin içine konulana kadar rekombinant DNA'nın hiçbir biyolojik önemi yoktur. Peki, laboratuvarda oluşturulan rekombinant DNA, canlı hücrelere nasıl konulabilir ve bu hücrelerde nasıl ifade edilebilir?

## 18.2 Yeni Genler Hücrelerin İçine Nasıl Yerleştirilir?

Rekombinant DNA teknolojisinin bir amacı da belirli bir genin birçok benzer kopyasını üretmek demek olan **klonlama** yapmaktır. Bir proteini üretmek ve miktar tayini analizi yapmak için ya da yeni bir fenotipte bir organizma yaratmak için klonlama yapılabilir. Rekombinant DNA, **transformasyon** (eğer konak hücreler hayvansal kökenli ise **transfeksiyon**) olarak adlandırılan bir işlemde konak hücrelere yerleştirilerek klonlanabilir. Rekombinant DNA'yı içeren bir konak hücre ya da organizma **transgenik** hücre veya transgenik organizma olarak adlandırılır. Bu bölümün devamında maya, fare, buğday ve sığırların dahi olduğu transgenik hücrelerin ya da organizmaların birçok örneğiyle karşılaşacağız.

Transgenik hücreler oluşturmak için çeşitli yöntemler kullanılır. Rekombinant DNA'yı içeren sadece birkaç hücre transforme olduğunda, genelde bu yöntemler etkisiz kalmaktadır. Sadece transgenik hücreleri geliştirmek için, antibiyotiklere karşı direnç gösteren genler gibi **seçilebilir markör** (işaretleyici) genler genelde rekombinant DNA molekülünün bir parçası olarak bulundurulur. Antibiyotik direnç genleri, Cohen ve Boyer'in deneyinde kullanılan markörlerdir (bakınız Şekil 18.1).

### Genler, prokaryotik ve ökaryotik hücrelere yerleştirilebilirler

Rekombinant DNA teknolojisinde başlangıçta görülen başarı, bakterilerin konak olarak kullanımıyla ortaya konulmuştu. Önceki bölümlerde gördüğümüz gibi bakteri hücreleri, laboratuvarda çok kolay bir şekilde çoğaltılabilir ve manipüle edilebilirler. Bakterilerin moleküler biyolojisine ait bilgilerin çoğu ortaya konulmuştur. Özellikle de *E. coli* gibi üzerinde çok sayıda çalışma yapılmış belirli bir bakteri için bu geçerlidir. Dahası bakteriler, rekombinant DNA'yı hücreye taşımak için kolayca manipüle edilebilen plazmidleri içerirler.

Ancak bazı önemli açılardan bakteriler, ökaryotik genleri araştırmak ve ifade etmek için ideal organizmalar değildirler. Prokaryot ve ökaryotlardaki transkripsiyon ve translasyon işlemlerinin ne kadar farklı olduğunu düşünün ve DNA'nın genelde bu belirli işlevler için sinyaller taşıdığını hatırlayın (bakınız Bölüm 14). Dahası bilim insanları, genelde genlerin kültürde büyüyen hücrelerde değil de çok hücreli ökaryotik organizmalarda nasıl çalıştığını araştırmak isterler. Ya da tarımda kullanmak için yeni bir fenotipe sahip olan bir kültür bitkisi veya çiftlik hayvanı yaratmak isterler. Bu nedenle bilim insanları, ökaryotik hücreleri transforme veya transfekte etmek üzere yeni yöntemler geliştirmişlerdir.

*Saccharomyces* gibi mayalar, rekombinant DNA araştırmaları için ökaryotik konak olarak yaygın bir şekilde kullanılmaktadır. Maya kullanmanın avantajları, hızlı hücre bölünmesi (bir hücre dönüsü, 2-8 saatte tamamlanır), laboratuvarda yetiştirme kolaylığı ve oldukça küçük genom boyutuna (yaklaşık 12 milyon baz çifti ve 6.000 gen) sahip olmasından kaynaklanır. Buna ek olarak mayalar, çok hücrelilikteki karakteristik özelliklerin dışında diğer ökaryotların sahip olduğu karakteristik özelliklerinin çoğunu gösterirler.

Bitki hücreleri de ayrıca konak olarak kullanılabilir. Bitki hücrelerini uygun konak yapan bir özellik, olgun bitki dokularından kök hücre (özelleşmemiş, totipotent hücreler; bakınız Bölüm 5'in açılış sayfası) yapabilme yetenekleridir. Özelleşmemiş bu bitki hücreleri izole edildiğinde ve kültürde büyütüldüğünde rekombinant DNA ile transforme edilebilirler. Bu transgenik hücreler, kültürde çalışılabilir ya da tümüyle yeni bitkiler oluşturmak için manipüle edilebilirler. Hücre kültürü aşamalarından geçmeden transgenik bitkiler oluşturmak için de yöntemler mevcuttur. Bu yöntemlerde, germ hattı hücreleri de dahil olmak üzere tüm hücrelerinde rekombinant DNA taşıyan bitkiler oluşturulur.

Eğer biyologlar tıbbi amaçlar doğrultusunda insan ya da hayvan genlerinin ifade edilmesini araştırmak isterlerse konak olarak kültürde oluşturulmuş hayvan hücrelerini kullanırlar ve böylelikle transgenik hayvanlar da oluşturulabilir.

### Rekombinant DNA, konak hücrelere birçok farklı yoldan girer

DNA'yı konak hücrelere yerleştirme yöntemleri çok değişiktir. Dış zarlarını daha geçirgen kılmak için hücreler, kimyasal işlemlere tabi tutulurlar ve DNA ile karıştırılarak, DNA'nın hücrelerin içine girişi sağlanır. *Elektroporasyon* olarak adlandırılan diğer bir yaklaşımda ise zarda DNA'nın içinden girebileceği geçici gözenekler oluşturmak için kısa bir elektrik şoku verilir. Rekombinant DNA'yı hücrelere taşıyabilsinler diye virüsler de değişime uğratılabilir. Bitkiler, genellikle, DNA'sını hücrelere taşımak ve daha sonra da DNA'sını bitki kromozomuna entegre etmek için mekanizmalar geliştirmiş olan bir bakterinin kullanımıyla transforme edilebilirler. Rekombinant DNA'yı döllenmiş yumurtaların genetik materyaline enjekte ederek transgenik hayvanlar üretilebilir. DNA taşıyan küçük parçacıklarla konak hücreleri "vuran" "gen silahları" bile bulunmaktadır.

Yeni DNA'yı bir hücreye yerleştirmekteki sorun, sadece konak hücreye girmekte değil konak hücre bölündükçe DNA'nın da kopyalanmasıdır. DNA polimeraz, gelişigüzel her diziye bağlanmaz. Eğer yeni DNA kopyalanacaksa replikasyon orijini içeren bir DNA bölgesinin parçası olmalıdır. Böyle bir DNA molekülüne **replikon** ya da replikasyon birimi denir.

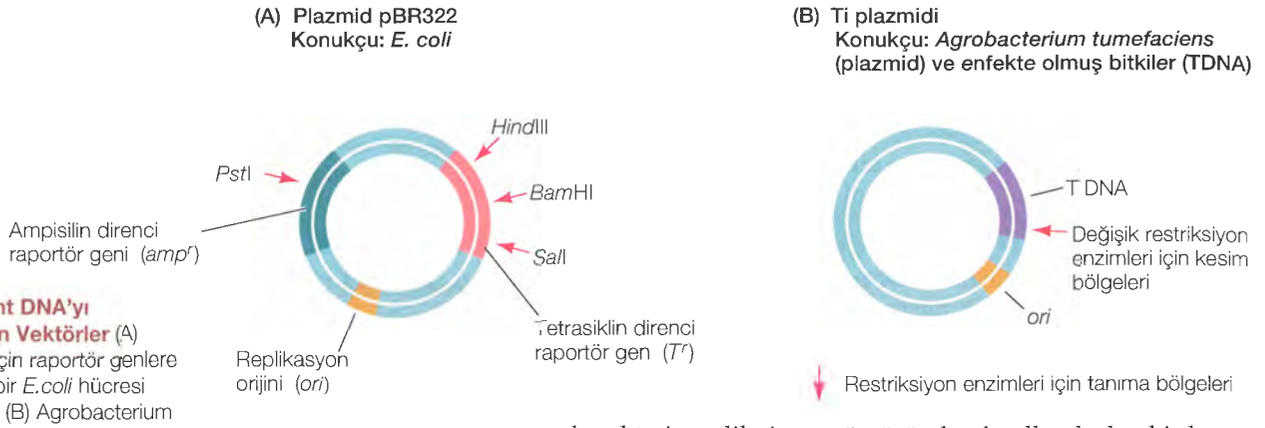
Hücreye yeni yerleştirilmiş DNA'nın replikonun bir parçası olabilmesi için iki genel yol vardır:

- Bir konak kromozoma yerleştirilebilir. İçine yerleştirildiği alan rastgele olmasına rağmen bu yöntem yine de yeni genleri konak hücrelere sokmada kullanılan yaygın bir yöntemdir.
- Replikasyon orijinine sahip olan vektör olarak adlandırılan bir taşıyıcı DNA diziliminin parçası olarak konak hücreye girebilir.

DNA'yı hücrelere sokmak için kullanılan değişik tipte vektörler bulunmaktadır. Bazı vektörler hücreye girdiklerinde kendi DNA'larının tümünü veya bir kısmını konak kromozomla birleştirirken bazı vektörler bağımsız olarak replikasyon yapar.

**VEKTÖR OLARAK PLAZMİDLER** Bölüm 12'de öğrendiğiniz gibi plazmidler, prokaryotik hücrelerde asıl kromozomlara ek olarak bulunan küçük kromozomlardır. Maya hücreleri de ayrıca plazmid içermektedirler. Birçok karakteristik özellik, plazmidleri transformasyon vektörleri olarak kullanışlı hale getirmektedir:

- Oldukça küçüktürler (bir *E. coli* plazmidi, 2.000-6.000 baz çiftine sahiptir) ve bu nedenle laboratuvarda manipülasyonları kolaydır.
- Genellikle, her biri plazmid dizisinde sadece bir kere bulunan bir ya da birden fazla restriksiyon enzimi için tanıma dizisine sahiptirler. Bu bölgeler, konak hücreyi transforme etmeden önce aktarılmak istenilen DNA'yı plazmide yerleştirmeyi kolaylaştırır.
- Birçok plazmid, seçici markör olarak kullanılabilen antibiyotiklere karşı direnç gösteren genler içerir.




**18.3 Rekombinant DNA'yı Hücrelere Taşıyan Vektörler** (A) Antibiyotik direnci için raportör genlere sahip bir plazmid, bir *E.coli* hücresi içine yerleştirilebilir. (B) Agrobacterium tumefaciens bakterisinden izole edilmiş Ti plazmidi, ilgili DNA'yı çok sayıda bitkiye aktarmak için kullanılır.

- Plazmidler, bakteri replikasyon orijinine sahiptir (*ori*) ve konak kromozomundan bağımsız olarak replikasyon yapabilir. Bir bakteri hücresi için bir rekombinant plazmidin yüzlerce kopyasını barındırması olağandışı değildir. Bu nedenle, bir genin çok sayıda kopyasını oluşturmak için bakteriyel transformasyon gücü olağanüstü özelliktedir. İnsan β-globin geni içeren tipik bir plazmid taşıyan bir litre kültür bakterisi yetişkin bir insandaki hücrelerin toplamı kadar bu genin kopyasına sahiptir ($10^{14}$). Tipik bir bakteri plazmidi **Şekil 18.3A**'da gösterilmiştir.

Laboratuarda vektör olarak kullanılan plazmidler, uygun özellikler içerebilmeleri için rekombinant DNA teknolojisi kullanılarak büyük ölçüde değiştirilmişlerdir. Bu özellikler, klonlama amaçlı 20 veya daha fazla özgün restriksiyon enzimi bölgesi içeren çoklu klonlama bölgelerine sahip olma, çok çeşitli konak hücreler için replikasyon orijinlerini içerme ve çeşitli tipte raportör gene ve seçici markör genlerine sahip olma şeklindedir.

**VEKTÖR OLARAK VİRÜSLER** Plazmid replikasyonundaki kısıtlamalar, yaklaşık 10.000 baz çifti büyüklüğünde yeni bir DNA'nın plazmide aktarılabilmesini sınırlar. Çoğu prokaryotik gen, bundan daha küçük olmasına karşın çoğu ökaryotik gen - intronları ve geniş yan dizileriyle birlikte- daha büyüktür. Bu genler için, daha büyük DNA fragmentlerini taşıyabilen bir vektöre ihtiyaç duyulur.

Hem prokaryotik hem de ökaryotik virüsler, genelde ökaryotik DNA için vektör olarak kullanılır. *E. coli*'yi enfekte eden λ bakteriyofajı yaklaşık olarak 45.000 baz çiftlik bir DNA genomuna sahiptir. Konak hücrenin ölmesine ve parçalanmasına neden olan, yaklaşık 20.000 baz çiftlik genler ortadan kaldırılırsa virüs konak hücreye tutunur ve DNA'sını enjekte eder. Delesyona uğratılan 20.000 baz çifti, bir diğer organizmadaki DNA ile yer değiştirilebilir. Çünkü virüsler, hücreleri doğal bir şekilde enfekte ederler ve konak hücrelere girişte yapay yollar gerektiren plazmidlere göre büyük avantajlar sunarlar. Bölüm 15.6'da gördüğümüz gibi virüsler, insan geni tedavisinde kullanılan önemli vektörlerdir.

**BİTKİLER İÇİN PLAZMİD VEKTÖRLERİ** Yeni DNA'ları bitkilerin birçok türüne taşımak için önemli olan bir vektör, *Agrobacterium tumefaciens*'te bulunan bir plazmiddir. Bu bakteri, toprakta yaşar, bitkilere bulaşır ve bitkilerde tümör oluşumuyla karakterize edilmiş taç tümörü olarak adlandırılan bir hastalığa neden olur. *A. tumefaciens*, Ti (tümör oluşumunu tetikleyen) olarak adlandırılan bir plazmide sahiptir (**Şekil 18.3B**). Ti plazmidi, bakterilerin bitki hücrelerini enfekte etmesini ve daha sonra T DNA olarak adlandırılan kendi DNA'sının bir bölgesinin enfekte olmuş hücrelerinin kromozomlarına entegre olmasını sağlayan genler taşır. T DNA, tümör gelişimi ve bakterilerin enerji kaynağı olarak kullandığı özel şekerlerin üretilmesine neden olan genler taşır. Bilim insanları, yabancı DNA'yı bitkilerin genomlarına yerleştirmek için bu dikkat çekici doğal "genetik mühendislikten" yararlanmaktadırlar.

Bitki transformasyonu için bir vektör olarak kullanıldığında, T DNA üzerindeki tümör oluşturucu ve şeker üretici genler çıkartılır ve aktarılmak istenen yabancı DNA ile yer değiştirilir. Değiştirilmiş Ti plazmidleri, ilk olarak, orijinal Ti plazmidlerinin çıkartıldığı *Agrobacterium* hücrelerini transforme etmek için kullanılmıştır. Daha sonra *Agrobacterium* hücreleri, bitki hücrelerini enfekte etmek için kullanılmıştır. Tüm bitki, transgenik hücrelerden yeniden üretilebilir; ya da *Agrobacterium*, model bitki *Arabidopsis*'de olduğu gibi (bakınız Kısım 17.3) tüm bitkinin germ hattı hücrelerini doğrudan enfekte etmek için kullanılabilir.

## Raportör genler, rekombinant DNA içeren konak hücreleri belirler

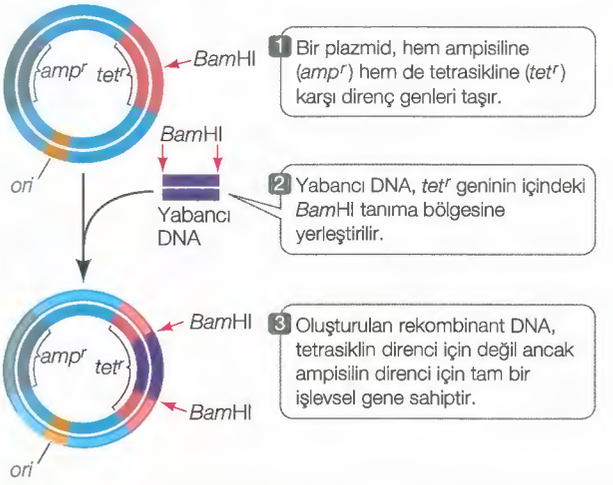
Bir konak hücre populasyonu, uygun bir vektörle etkileşime geçtiğinde bile hücrelerin sadece küçük bir bölümü gerçekten vektörü alır. Dahası, rekombinant DNA oluşturma süreci, mükemmel olmaktan çok uzaktır. Ligasyon reaksiyonundan sonra vektör kopyalarının hepsi yabancı DNA'yı içermez. Peki biz aktarılan DNA dizisini içeren konak hücreleri nasıl tanımlayacak ya da seçeceğiz?

Antibiyotik direnç genleri gibi seçici markörler, bu genleri taşıyan hücreleri seçmek için kullanılabilir. Sadece antibiyotik direnç genini taşıyan hücreler, antibiyotiğin olduğu yerde büyüyebilir. Eğer iki farklı antibiyotik direnç geni taşıyan bir vektör kullanılırsa, vektör taşıyan hücreleri seçmek için bir antibiyotik kullanılabilir. Eğer diğer antibiyotik direnç geni, yabancı DNA'nın koyulmasıyla inaktif hale getirilirse o durumda içeri sokulmuş DNA'nın olduğu ve vektörün kopyalarını taşıyan hücreler, o antibiyotiğe olan hassasiyetle tanımlanabilir (**Şekil 18.4**). Rekombinant DNA'nın alınması nadir bir olay olduğu için (10.000 hücreden sadece bir tanesi, böyle bir deneyde bir plazmid alır) rekombinant DNA içeren hücrelerin birkaçını seçebilmek çok önemlidir.

# YAŞAMI İNCELEME ARAÇLARI

## 18.4 Bir Geni Etkisizleştirerek Rekombinant DNA işaretleme

Seçici markör (raportör) genler, bilim insanları tarafından plazmid içeren bakterinin seçilmesi için kullanılmaktadır. Bir ikinci raportör gen ise rekombinant plazmidi taşıyan bakterilerin tanımlanmasını sağlar. Deneydeki konukçu bakteri, tabloda belirtilen üç fenotipten herhangi birini gösterebilir.



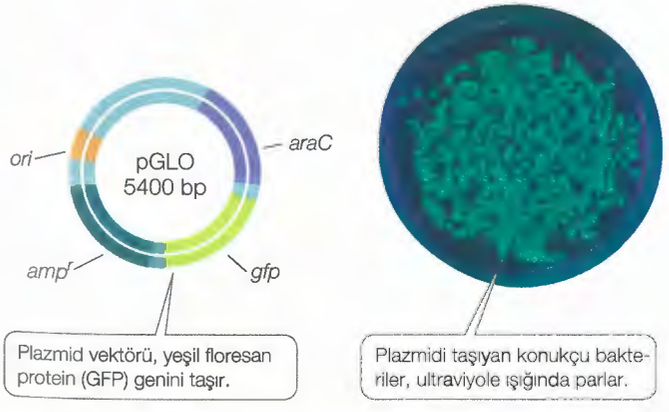

4 Konukçu *E. coli*, rekombinant DNA'nın varlığını belirlemek için taranır.

| *amp*$^s$ ve *tet*$^s$ E.coli tarafından alınan DNA | Ampisilin fenotipi | Tetrasiklin fenotipi |
|---|---|---|
| Hiçbiri | Hassas | Hassas |
| Sadece yabancı DNA | Hassas | Hassas |
| pBR322 plazmid | Dirençli | Dirençli |
| pBR322 rekombinant plazmid | Dirençli | Hassas |

Seçilebilir markörler, anlatımı kolayca gözlemlenebilen **raportör genlerin** bir türüdür. Diğer raportör genler, görsel olarak belirlenebilen proteinleri kodlarlar. Örneğin:

- *E. coli lac* operonundaki β-galaktozidaz (*lacZ*) geni (Şekil 16.10'a bakınız), X-Gal substratını parlak mavi bir ürüne dönüştürebilen bir enzimi kodlar. Birçok plazmid bir tane çoklu klonlama bölgesi ile *lacZ* geni içerir. Bu plazmide sahip bakteri kolonileri (ayrıca bir antibiyotik direnci genine de sahip olanlar), antibiyotik içeren katı bir ortamda seçilir. X-Gal ayrıca ortamda da bulunur ve böylelikle *LacZ* genine yerleştirilen rekombinant DNA'yı içeren bakteri kolonileri, mavi yerine beyaz koloniler oluştururlar.
- Normalde *Aequopora victoriana* adlı denizanasında bulunan yeşil floresan proteini, ultraviyole ışığına maruz kaldığında görülebilir ışığı emer. Bu proteinden sorumlu gen, izole edilmiş ve vektörlere yerleştirilmiştir. Şimdilerde raportör gen olarak yaygın bir şekilde kullanılmaktadır **(Şekil 18.5)**.

Bu gibi raportörler, sadece rekombinant DNA taşıyan hücreleri seçmek ve tanımlamak için kullanılmaz. Çok hücreli transgenik bir organizmanın farklı dokularında ya da farklı koşullar altında promotörlerin nasıl çalıştığını incelemek üzere promotörlere bağlanabilirler. Proteinlerin ökaryot hücrelerde nereye ve nasıl yerleştiklerini incelemek için diğer proteinlere de bağlanabilirler.




**18.5 Raportör Olarak Kullanılan Yeşil Floresan Geni** Yeşil floresan protein için geni olan bir plazmid, ultraviyole ışığında parladığı için transgenik hücrelerde çok belirgindir. Bu yöntem, antibiyotik seleksiyonu yapmadan plazmid taşıyan hücrelerin belirlenmesine olanak verir. Yani seleksiyon süreci boyunca hiçbir hücre öldürülmez.

## 18.2 ÖZET

**Rekombinant DNA'yı uygun bir konak hücreye yerleştirmek için bir vektör kullanılarak klonlama yapılabilir. Vektör genelde seçici markör ya da transgenik hücrelerin tanımlanabileceği bir fenotipi konak hücreye veren diğer raportör gene sahiptir.**

- Yeni DNA'yı bir konak hücreye yerleştirmek için uygun duruma getiren bir plazmidin karakteristik özelliklerini listeleyiniz. **Bakınız ss.389-390**
- Hücreler, seçilen rekombinant DNA'yı içeren bir vektörü nasıl taşır? **Bakınız s. 390 ve Şekil 18.4**

DNA'nın nasıl kesileceğini veya çoğaltılabileceğini, bir vektöre nasıl yerleştirileceğini ve konak hücrelere nasıl sokulacağını tanımladık. Ayrıca rekombinant DNA taşıyan konak hücrelerin nasıl tanımlandığını da gördük. Şimdi de bu işlemlerde kullanılan genlerin ya da DNA fragmentlerinin nereden geldiğine bir bakalım.

## 18.3 Klonlamada Hangi DNA Kaynakları Kullanılır?

Klonlama deneylerinin temel amacı, DNA dizilerinin ve kodladıkları proteinlerin işlevlerini ortaya koymaktır. Klonlama işlemlerinde kullanılan DNA fragmentleri, çok sayıda kaynaktan elde edilir. Bunlar; gen kütüphaneleri olarak korunan kromozomların rastgele fragmentlerini, mRNA'dan ters transkripsiyonla elde edilen tamamlayıcı DNA'yı, polimeraz zincir reaksiyonu (PCR) ürünlerini ve yapay olarak sentezlenmiş veya mutasyona uğramış DNA'yı kapsar.

Bir bilim insanı, sıklıkla, çok farklı çeşitte organizmalardan elde edilen bir geni ifade etmek isteyecektir -örneğin bakterideki bir insan genini veya bir bitkideki bakteri genini. Bunu yapmak için bir promotör ve konak hücreden alınan diğer düzenleyici dizileri kullanmak gerekir. Örneğin bakteriye ait bir promotör, bir bitki hücresinde çalışmaz. İlgili genin kodlayıcı bölgesi, konak organizmadan veya gen düzenlemesi için benzer mekanizmaları kullanan bir organizmadan türemiş olan bir promotörle transkripsiyon sonlandırıcı dizi arasına yerleştirilir.

### Kütüphaneler, DNA parçalarının koleksiyonlarını sağlar

Bölüm17'de bir organizmanın genomunu tamamıyla oluşturan DNA parçalarının koleksiyonu anlamına gelen **genomik kütüphane** kavramını tanıttık. Şimdi de bir genomik kütüphanenin veya diğer gen kütüphanesinin nasıl oluşturulup kullanıldığıyla ilgili detayları vereceğiz.

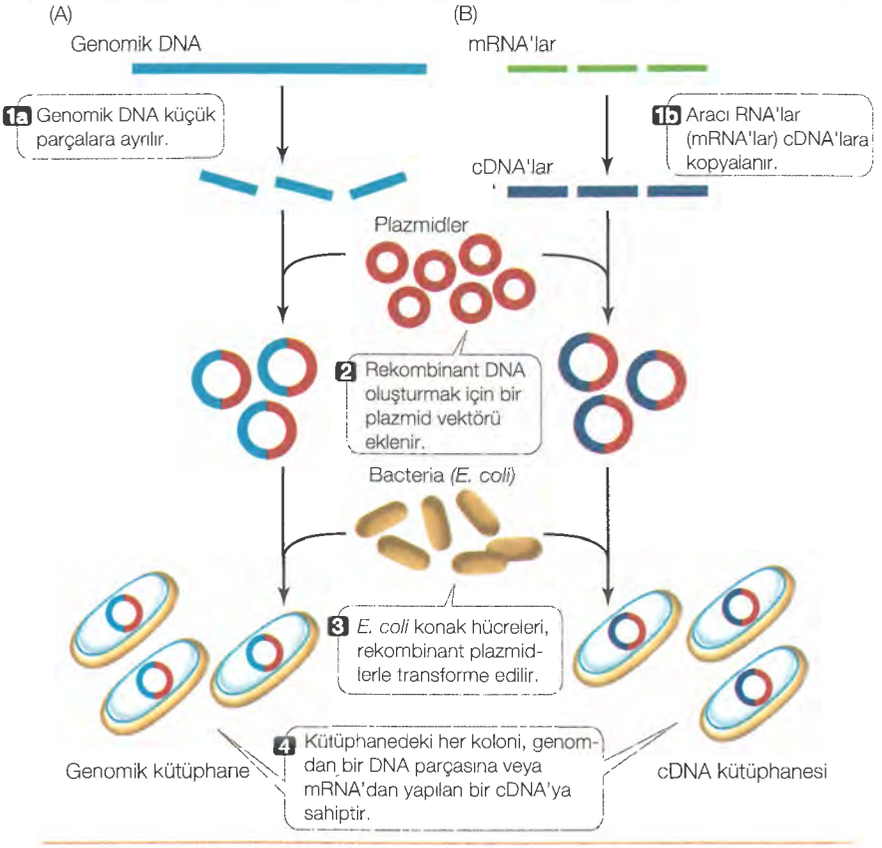
Restriksiyon enzimleri ya da mekanik kesme gibi diğer yollar, kromozomları daha küçük parçalara ayırmak için kullanılabilir. Bu küçük DNA parçaları, halen bir genomu oluşturacak durumdadır (**Şekil 18.6A**); fakat bilgi, şimdi daha küçük olan birçok "birimdedir". Her fragment, daha sonra bir konak hücre tarafından alınacak olan bir vektöre yerleştirilir. Transformasyon geçirmiş tek bir hücrenin çoğalması, her biri aynı DNA fragmentinin birçok kopyasını içeren bir rekombinant hücre kolonisi oluşturur.

Plazmidler vektör olarak kullanıldığında insan genomundan bir kütüphane oluşturmak için yaklaşık 700.000 ayrı fragmente ihtiyaç duyulur. Bir plazmid olarak dört kat DNA'yı taşıyabilen λ bakteriyofajını kullanarak kütüphanedeki "birimlerin" sayısı, yaklaşık 160.000'e indirilir. Bu sayı çok gibi görünse de tek bir petri kabı, binlerce faj kolonisini ya da plağını taşıyabilir; ve belirli bir DNA dizisinin varlığı, uygun bir DNA probu ile hibridizasyonla taranarak bu DNA dizisinin bulunup bulunmadığı belirlenebilir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 18.6 Kütüphane Oluşturma

Bütün bir genomik DNA, konak hücreye koyulamayacak kadar büyüktür. Bir gen kütüphanesi, DNA'yı küçük parçalara bölerek, parçaları bir vektörle birleştirerek ve daha sonra da konukçu hücreleri rekombinant vektörlerle başkalaştırarak oluşturulabilir. Her hücre kolonisi, genomun küçük bir parçasının kopyasını içerir. Benzer bir şekilde hücrede birçok mRNA vardır. Bunlar, cDNA'larda kopyalanabilir ve bunlardan bir kütüphane yapılır. Bu kolonilerdeki DNA analiz için daha sonradan izole edilebilir.




### cDNA kütüphaneleri, mRNA transkriptlerinden oluşturulur

Sadece belirli bir dokuda transkribe olan genleri içeren daha küçük bir DNA kütüphanesi, **tamamlayıcı DNA**'dan ya da **cDNA**'dan yapılabilir (**Şekil 18.6B**). Bu işlemde mRNA, hücrelerden izole edilir ve daha sonra da tamamlayıcı baz eşleşmesiyle bu mRNA'nın cDNA kopyaları yapılır. Revers transkriptaz enzimi bu reaksiyonu katalizler.

Bir organizmanın yaşam döngüsünde belirli bir zamandaki belirli bir dokudan oluşan bir cDNA koleksiyonuna, **cDNA kütüphanesi** denir. mRNA'lar, sitoplazmada çok uzun süre kalmazlar ve genelde çok az miktarlarda bulunurlar. Bu yüzden bir cDNA kütüphanesi, hücrenin transkripsiyon modelini koruyan bir "anlık fotoğraftır". Tamamlayıcı DNA kütüphaneleri, gelişimin farklı aşamalarındaki farklı dokularda meydana gelen karşılaştırmalı gen anlatımı için çok değerli olmuştur. Örneğin, onların kullanımları, bir hayvanın tüm genlerinin üçte birine kadar olan bölümünün sadece gelişim sırasında ifade edildiğini göstermiştir. Tamamlayıcı DNA

ökaryotik genleri (klonlar, genlerin sadece kodlayıcı dizilerini içerdiklerinden dolayı) ve sadece birkaç hücre tipinde anlatım yapan genleri klonlamak için iyi bir başlangıç noktasıdır.

### Sentetik DNA, PCR ile ya da organik kimya yardımıyla üretilebilir

Bölüm 13'de bir test tüpünde DNA'nın çoğaltılma yöntemi olan polimeraz zincir reaksiyonunu (PCR) tanımladık. PCR, $10^{-12}$g kadar (bir pikogram) az bir DNA ile başlayabilir. Uygun primerler olduğu sürece PCR yöntemiyle DNA'nın herhangi bir parçası çoğaltılabilir. PCR ya da diğer her sistemle yapılan DNA replikasyonun sadece DNA polimerazının tamamlayıcı nükleotidleri eklediği bir kalıp DNA'ya ihtiyacı olmadığını aynı zamanda replikasyonun başladığı kısa bir oligonükleotid primerine de ihtiyacı olduğunu hatırlayacaksınız (bakınız Şekil 13.22). DNA'nın her zinciri için bir tane olmak şartıyla ikisine ihtiyaç duyulan uygun primerler, denatüre edilen DNA'lara eklenir. Primerler arasındaki DNA bölgesinin iki milyardan fazla kopyası, sadece birkaç saat içinde üretilebilir. Bu çoğaltılmış DNA, daha sonra rekombinant DNA oluşturmak için plazmide yerleştirilebilir ve konak hücrelerde klonlanabilir.

Organik kimya yardımıyla DNA'nın *yapay sentezi*, şimdilerde tamamen otomatikleştirilmiştir ve özel bir servis laboratuvarı, her sayıdaki araştırmacı için bir gecede kısadan orta uzunluğa kadar dizilimler yapabilmektedir. Yapay oligonükleotidler (40 baz çiftine kadar olan tek zincirli DNA fragmentleri), PCR reaksiyonlarında primer olarak kullanılmaktadır. Bu primerler, PCR ürünlerinin uçlarında yeni kısa diziler oluşturmak için tasarlanabilir. Bu, bir rekombinant gende bir mutasyon yaratmak ya da klonlamaya yardım etmek amacıyla PCR ürününün uçlarına restriksiyon enzim bölgeleri eklemek için yapılabilir.

Daha uzun olan yapay diziler, yapay bir gen oluşturmak için bir araya getirilebilirler. Eğer istenilen protein ürününün aminoasit dizisini biliyorsak karşılık gelebilecek DNA dizilerini de çözmek için genetik kodu kullanabiliriz. Yukarıda bahsedildiği gibi promotör ve transkripsiyon sonlandırıcı diziler gibi diğer diziler de eklenmelidir. Belirli bir amino asit için uygun olan kodonun seçimi, dikkate alınması gereken diğer bir önemli konudur. Birçok amino asit, birden fazla kodon tarafından kodlanır (bakınız Şekil 14.6) ve konak organizmalar, sinonim kodonlarının kullanımı açısından farklılar gösterirler.

### DNA mutasyonları laboratuvarda yaratılabilir

Doğada meydana gelen mutasyonlar, biyolojide neden-sonuç ilişkini göstermek için önemli olmuştur. Ancak, doğada meydana gelen mutasyonlar nadir olaylardır. Rekombinant DNA teknolojisi, yapay mutasyonlar oluşturarak "peki ya" sorusunu sormamızı sağlar. Yapay DNA istenilen her dizilimde oluşturulabileceği için mutasyon geçirmiş DNA konak hücrelerde anlatım yaptığında sonuçları gözlemlenebilen özel mutasyonlar gerçekleştirmek için bu yapay DNA manipüle edilebilir. Bu mutagenez teknikleri, birçok neden-sonuç ilişkisini ortaya çıkarmıştır.

Örneğin Şekil 14.20'de gösterilen deneyi düşünün. Araştırmacılar, aminoasitlerin bir nükleer lokalizasyon sinyali (NLS) dizisinin, ribozomda sentezlendikten sonra proteinin çekirdeğe yönlendirilmesinde gerekli olduğu hipotezini ortaya koymuşlardır. Araştırmacılar, proteinleri kodlayan ve sonra da hücreleri transforme etmek için kullanılan genleri sentezlemek için rekombinant DNA teknolojisini kullanmışlardır. Yeni sentezlenmiş proteinler, NLS olmadan çekirdeğe giremezler. Bunu bilen araştırmacılar, daha sonra "belirli aminoasitler, NLS için işlevsel olarak diğerlerinden daha önemli midir?" sorusunu sormuşlardır. Devamındaki deneylerde belirli aminoasitlere NLS'deki belirli lokasyonlarda ihtiyaç duyulup duyulmadığını test etmek için bir dizi mutasyonlu gen oluşturmuşlardır. NLS'nin ortasında değil ama en başında ya da en sonunda aminoasitleri değiştirmenin işlevi bozduğunu bulmuşlardır. Bu, NLS'nin kendi nükleer reseptörüne bağlanmasının daha bütün bir tanımının yapılmasını sağlamıştır. Özgül mutasyonlar oluşturma yeteneği olmasaydı tüm bu deneyleri gerçekleştirmek mümkün olmazdı.

## 18.3 ÖZET

**Klonlamak için olan DNA, gen kütüphanelerinden, mRNA'dan oluşturulan cDNA'dan ya da yapay olarak sentezlenmiş DNA fragmentlerinden elde edilebilir. Doğal veya yapay genlere ve organizmalarda güdümlü olarak mutasyonlar oluşturup gen işlevi araştırılabilir.**

- Genomik DNA ve cDNA kütüphaneleri nasıl yapılır ve kullanılır? Bakınız s.392 ve Şekil 18
- Biyolojideki "peki ya" sorularını cevaplamak için rekombinant DNA'nın ve mutagenezin nasıl kullanıldığını açıklayınız. Bakınız s. 393

Rekombinant DNA molekülleri oluşturmak için kullanılabilen çeşitli DNA kaynaklarını, genlerin ve proteinlerin işlevlerini araştırmak için ortaya çıkan moleküllerin nasıl kullanıldığını inceledik. Şimdi de DNA'yı incelemek için var olan bazı ek araçlara bakalım.

## 18.4 DNA İşlevlerini Araştırmak İçin Diğer Hangi Araçlar Kullanılır?

Kısım 13.5 ve 17.1'de DNA replikasyon bilgilerimizden doğan iki önemli teknik olan PCR ve DNA dizileme tanımlanmıştır. Bu kısımda, ayrıca, DNA'yı çalışmak için üç tekniği inceleyeceğiz. Bunlar, genleri etkisizleştirmek için olan homolog rekombinasyon, gen anlatımını engellemek için kullanılan antisens ve RNAi ve çok sayıdaki nükleotid dizisini analiz etmek için başvurulan DNA mikroarray'leridir.

### Genler, homolog rekombinasyon ile etkisizleştirilebilirler

Bir genin ya da proteinin işlevini anlamak, geni inaktif hale getirmek ve böylelikle transkripsiyon ve translasyonu engelleyerek işlevsel bir proteinin oluşumunu engellemek şeklinde mümkün olabilir. Böyle bir işlem **nakavt** deneyi olarak adlandırılır. Bitkilerde transpozonlar ya da T-DNA insersiyonları, binlerce nakavt mutantı oluşturmak üzere kullanılabilir ve daha sonra da mutantlar, değiştirilmiş fenotipli olanları belirlemek için taranır. Örneğin belirli bir hastalığı taşıma eğilimi olanlar için mutantlar taranabilir. Bu, hastalıklara ya da kuraklık ve ekstrem sıcaklıklar gibi diğer çevresel streslere karşı direnç gibi işlemlerde rol alan genleri tanımlamak için de önemli bir yoldur.

**Homolog rekombinasyon** olarak adlandırılan teknik, nakavt mutantları oluşturmak için daha hedefli bir yoldur. Bu durumda ilgilenilen gen, zaten tanımlanmış olur ve rekombinant DNA teknolojisi de bu geni özel olarak etkisizleştirmek için kullanılır. Bu tip nakavt deneylerinde sıklıkla fareler kullanılır (Şekil 18.7). Test edilen fare geninin normal alleli, bir plazmide yerleştirilir. Daha sonra raportör gen içeren bir fragmenti normal genin ortasına yerleştirmek için restriksiyon enzimleri kullanılır. Bu ekstra DNA eklenmesi işlemi, hedeflenen genin transkripsiyonunu ve translasyonunu altüst eder; bu yüzden işlevsel bir mRNA kesilen genden nadiren üretilir.

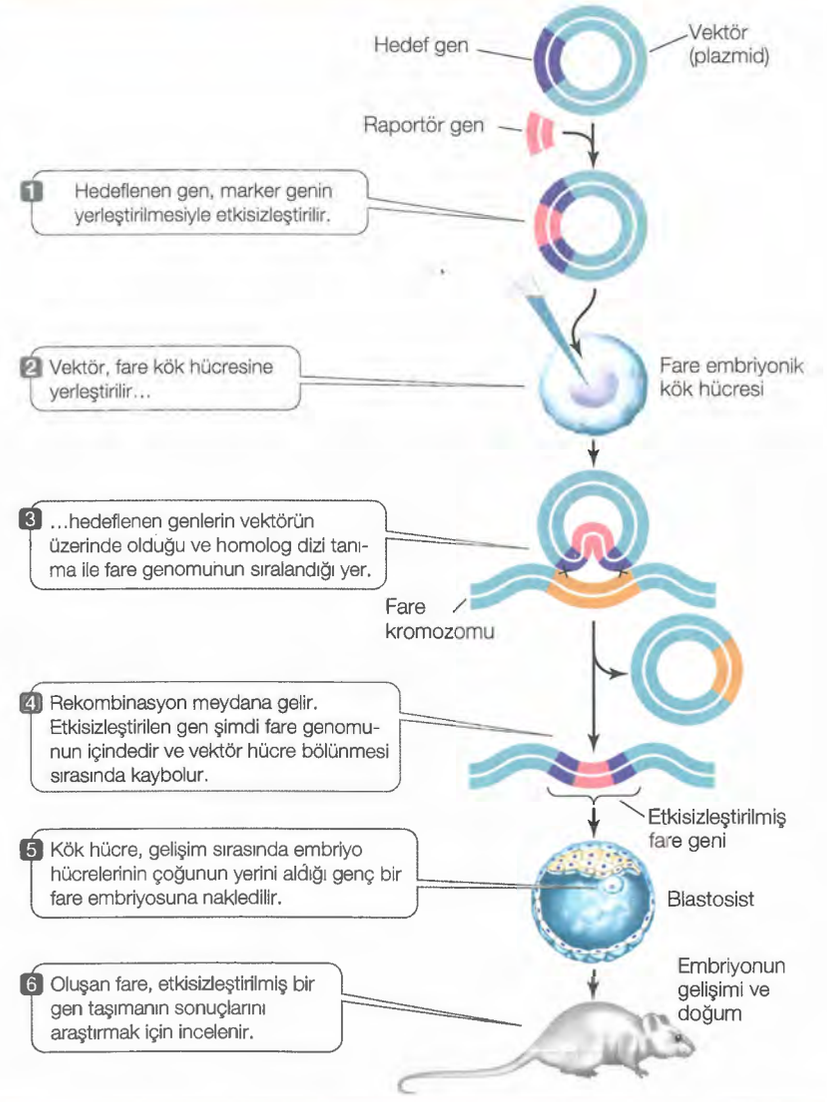
Rekombinant plazmid bir kere oluşturulduğunda fare embriyosu kök hücrelerine nükleik asiti sokmak için kullanılır. (**Kök hücre**, bölünebilen, özelleşmiş hücrelere farklılaşabilen özelleşmemiş bir hücredir.) Hedeflenen genin büyük bir bölümü, hala plazmitte bulunur (iki ayrı bölgede olmasına rağmen) ve bu diziler, fare kromozomunda bulunan normal allellerdeki homolog dizilimleriyle sıralanmaya eğilimlidirler. Bazen rekombinasyon meydana gelir ve plazmidin aktif olmayan alleli, konak hücredeki işlevsel allelle "değiş tokuş edilir". Aktif olmayan allel, konak hücrenin genomuna kalıcı olarak yerleşir ve normal allel kaybolur (çünkü plazmid, fare hücrelerinde replikasyon yapamaz). Aktarılan bölgedeki (insert) aktif raportör gen, etkisizleştirilen gen taşıyan bu kök hücreleri seçmek için kullanılır.

Transfekte edilmiş bir kök hücre, şimdi genç bir fare embriyosuna nakledilir. Eğer bu embriyodan gelişen fare, kendi germ hattı hücrelerinde mutasyona uğramış gene sahipse farenin soyundakiler, vücutlarındaki her hücrede nakavt geni bulunduracaktır. Homozigot formda etkisizleştirilmiş gen taşıyan *nakavt fareler* oluşturmak üzere böyle fareler çiftleştirilir. Daha sonra, normal hayvandaki (yabanıl tip) hedeflenen genin işlevi hakkında ipuçları elde etmek için fenotipik değişiklikler açısından mutant fare gözlemlenebilir. Birçok genin görevlerini belirlemede nakavt tekniği, önemlidir ve insanlardaki genetik hastalıkları araştırmada özellikle değerli olmuştur. Fenilketonuri gibi bu hastalıklardan birçoğu, homolog rekombinasyon ile üretilen -bir analog hastalığı olan fare ırkları- nakavt fare *modellerine* sahiptir. Bu modeller, bir hastalığı araştırmak ve potansiyel tedavileri test etmek için kullanılabilir. Mario Capecchi, Martin Evans ve Oliver Smithies, nakavt fare tekniğini geliştirdikleri için Nobel Ödülünü paylaşmışlardır.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

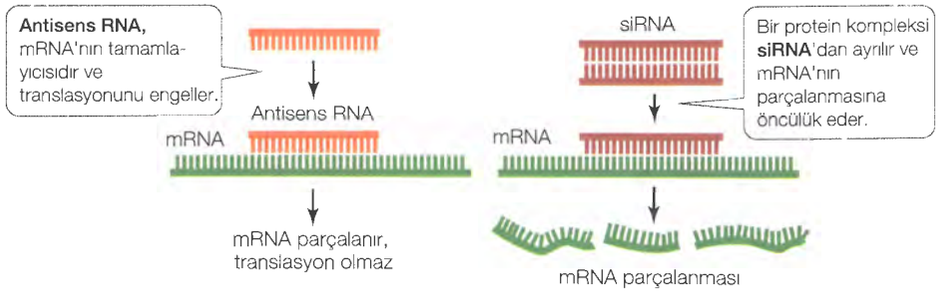
### 18.7 Nakavt Fare Oluşturma

Mutasyon taşıyan hayvanlar nadirdir. Normal bir fare genini bu genin etkisizleştirilmiş kopyasıyla değiştirmek için homolog rekombinasyon kullanılır. Böylece gen "knockout edilir". Aktif olmayan bir gene sahip bir fareye neler olduğunu görmek, bu genin normal işlevleri hakkında bize pek çok şey gösterir.




### Tamamlayıcı RNA, belirli genlerin ifade edilmesini önleyebilir

Belirli bir genin ifade edilmesini araştırmak için bir diğer yol, kendi mRNA'sının translasyonunu engellemektir. Bu, bilim insanlarının doğayı taklit ettikleri bir örnektir. Kısım 16.5'de tanımlandığı üzere gen ifadesi bazen, belirli mRNA dizilerine tamamlayıcı kısa, tek zincirli RNA molekülleri (mikroRNA'lar) olan çift zincirli RNA moleküllerinin üretilmesiyle kontrol edilebilir (bakınız Şekil 16.23). mRNA'daki "anlamlı" bazlarına baz eşleştirmesi yaparak bağlanma yaptığı için böyle bir tamamlayıcı moleküle, **antisens RNA** denir. Ortaya çıkan çift sarmallı RNA hibriti, mRNA'nın translasyonunu engeller ve ayrıca bu hibrit molekülünün sitoplazmada hızlı bir şekilde parçalanma eğilimi vardır. Genin transkripsiyonu devam etse de translasyon gerçekleşmez. Bilim insanları laboratuvar çalışmalarıyla bir genin dizisini ve mRNA'sını belirledikten sonra, özel, tek zincirli bir antisens RNA oluşturabilir




**18.8 Antisens RNA ve siRNA Kullanarak mRNA Translasyonunu Durdurmak** Genin dizisi bilindiği takdirde, genin mRNA'sına tamamlayıcı bir küçük müdahale edici RNA (siRNA, sağ) veya bir antisens RNA (sol) ile genin protein sentezi engellenebilir.

ve bu genin mRNA'sının translasyonunu engellemek için geni bir hücreye yerleştirebilirler (**Şekil 18.8, sol**).

Kanserde rol oynayan genlerin ifadesini engellemek için çeşitli antisens ilaçlar geliştirilmiştir. Örneğin *bcl2* geni, apoptozu engelleyen bir protein kodlar ve kanserin bazı formlarında *bcl2*, mutasyon sırasında uygun olmayan bir şekilde etkisizleştirilir. Bu hücreler, apoptoz geçiremezler, bölünmeye devam edip bir tümör oluştururlar. *bcl2* mRNA'sına bağlanan bir antisens RNA olan oblimerseni kullanarak yapılan tedavi, protein üretilmesini engeller ve tümör hücrelerinin apoptozuna ve tümörün küçülmesine neden olur.

Antisens RNA ile ilişkili olan bir teknik, mRNA translasyonunu engellemede nadir ve doğal bir mekanizma olan **RNA interferansının** (**RNAi**) avantajını kullanır. MikroRNA'ların işlenmesindeki benzer bir süreçte yaklaşık 20 nükleotid uzunluğunda kısa, çift sarmallı bir RNA, mRNA üzerindeki bir tamamlayıcı bölgeye giderken bu RNA'ya rehberlik eden bir protein kompleksi tarafından tek zincirlerine dönüştürülür. Bu protein kompleksi, hedeflenen mRNA'nın yıkımını katalizler. RNAi, 1990'ların sonuna kadar keşfedilmemişti. Ama o zamandan bu yana bilim insanları, bilinen genlerin ifadesini engellemek için çift zincirli siRNA'ları sentezlemektedirler (**Şekil 18.8, sağ**). Bu çift zincirli siRNA'lar, antisens RNA'lardan daha kararlı oldukları için bu moleküllerin kullanımı, translasyonu engellemede tercih edilen bir yaklaşımdır. Makula dejenerasyonu, kan damarları gözde çoğaldığında görme kaybıyla sonuçlanan bir göz hastalığıdır. Damar çoğalmasını uyaran sinyal molekülü, bir büyüme faktörüdür. RNAi bazlı bir tedavi, bu büyüme faktörünün mRNA'sını hedeflemek için geliştirilmektedir ve bu tedavi, hastalığın gelişiminin durdurulması ve hatta tersine çevrilmesi konusunda umut vaat etmektedir.

RNAi'nin tıbbi uygulamalarının halen deneysel süreçte olmasına rağmen antisens RNA ve RNAi, biyolojik araştırmada neden-sonuç ilişkisini test etmek için yaygın bir şekilde kullanılmaktadır. Tıp adına büyük potansiyeli olan diğer bir etkili araştırma aracı da gen çipi veya DNA mikroarray'dir.

## DNA mikroarrayleri, RNA ifade edilme tarzını ortaya çıkarabilir

Ortaya çıkan genom bilimi, iki büyük niceliksel gerçekle karşı karşıya gelmek zorundadır. Bunlardan ilki ökaryotik genomlarda çok fazla sayıda genin varlığıdır. İkincisi ise farklı zamanlarda farklı dokularda gen ifade edilme tarzının oldukça farklı oluşudur. Örneğin erken aşamadaki bir cilt kanseri hücresi, onu hem normal deri hücrelerinden hem de daha çok ilerlemiş bir deri kanseri hücresinden ayıran özgün bir mRNA "parmak izine" sahip olabilir.

Bilim insanları bu gibi modelleri bulmak için bir hücredeki mRNA'yı izole edebilir ve her seferde tek bir gen olmak üzere genomdaki her genle hibridizasyon yaparak bunu test edebilir. Fakat bu işlem, birçok adım içerir ve çok zaman alır. Hibridizasyonların tümünü bir adımda yapmak daha kolay olur. Bu, hibridizasyon deneyleri için geniş dizi dizilimleri sağlayan DNA mikroarray teknolojisi ile mümkündür.

DNA arraylerinin ("gen çiplerinin") gelişiminde, yarı iletken endüstrisi tarafından yıllardır kullanılan yöntemlerden ilham alınmıştır. Küçük bir silikon tabana oyulmuş mikroskobik elektrik devrelerinin bir tabakası "çip" olarak adlandırılır. Aynı şekilde DNA dizilerinin bir serisi, doğru bir sırada bir cam lama tutturulabilir (**Şekil 18.9**). Lam, bir mikroskobik noktalar sistemine veya "kuyucuklara" bölünür. Her noktada 20 ya da daha fazla bazlık belirli bir oligonükleotidinin binlerce kopyası bulunur. Bir bilgisayar, bu oligonükleotid dizilerinin önceden belirlenmiş bir yapıya eklenmesini kontrol eder. Her oligonükleotid, sadece bir DNA ya da RNA ile hibridize olabilir ve bu yüzden de bir genin özgül bir tanımlayıcısıdır. Birkaç bin farklı oligonükleotid, tek bir mikroarray'e yerleştirilebilir.

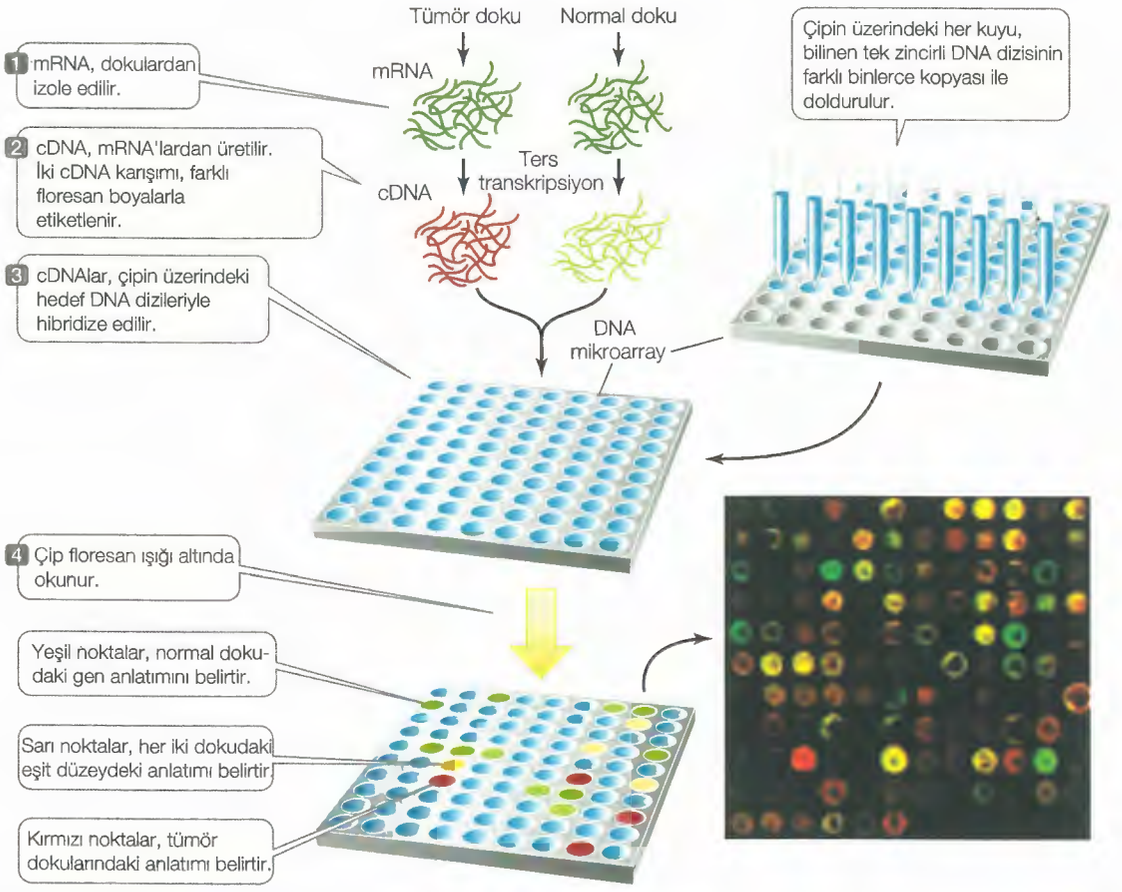
Kısım 17.4'de bahsettiğimiz gibi DNA mikroarray'leri, özgül tek nükleotid polimorfizmlerini ya da genomik DNA örneklerindeki diğer mutasyonları tanımlamak için kullanılabilir. Ya da farklı doku veya hücrelerdeki RNA'ları bu hücre tiplerinde hangi genlerin ifade edildiğini belirlemek amacıyla kullanılabilir. Eğer mRNA analiz edilecekse, cDNA yapmak için genelde revers transkriptaz ile inkübe edilir (bakınız Şekil 18.6B). Farklı renklerde olan farklı örneklerdeki cDNA'ları etiketlemek için floresan boyalar kullanılır (genelde kırmızı ve yeşil; bakınız Şekil 18.9). cDNA'lar, mikroarraydeki DNA'yı incelemek için kullanılır. Mikroarraydeki DNA ile hibridler oluşturan tamamlayıcı diziler, floresan ışığı tespit eden hassas bir tarayıcı kullanılarak yerleştirilebilir.

DNA çiplerinin klinikte kullanımı, Laura van't Veer ve Hollanda Kanser Enstitüsü'ndeki meslektaşları tarafından geliştirilmiştir (**Şekil 18.10**). Meme kanseri olan çoğu kadın, tümörün çıkarılması için ameliyat yapılarak tedavi edilmekte ve ameliyatın hemen ardından kalmış olabilecek kanser hücrelerini yok etmek için de daha sonradan radyasyonla tedavi edilmektedir. Fakat birkaç kanser hücresi bazı hastalarda halen yaşamaya devam edebilir ve bunlar memede ya da vücudun herhangi bir yerinde er ya da geç tümörler oluştururlar. Doktorlar için en önemli amaç, tümör öldürücü kemoterapi ile tedavi edilebilen yaşayan kanser hücreleri taşıyan hastaları tedavi etmek için kriterler geliştirmektir. Van't Veer'in gru-

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

## 18.9 Bir Çip Üzerindeki DNA

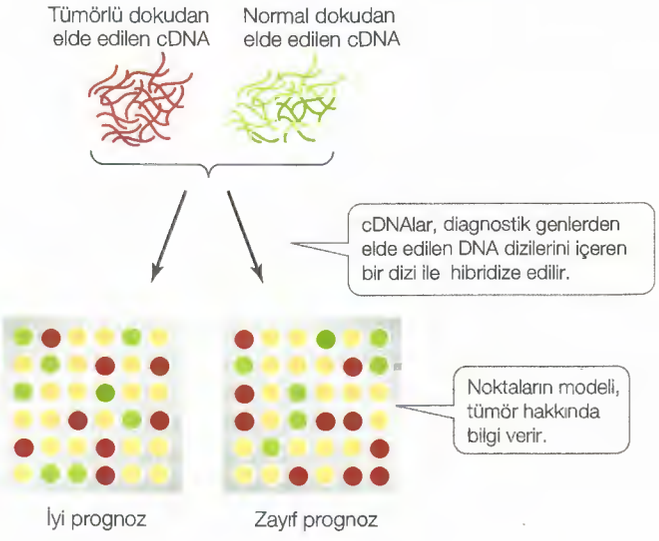
DNA sekanslarının büyük dizileri, bir DNA veya RNA örneğindeki özgün dizileri hibridizasyon ile tanımlamak için kullanılabilir. Örneğin, binlercesi bilinen sentetik DNA dizileri, düzenlenmiş bir sistem modelindeki cam yüzeye tutturulabilir. Dokularda hangi genlerin ifade edildiğini bulmak için bu yüzey iki farklı dokudan türemiş olan cDNA örnekleri ile hibridize edilebilir.




**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 18.1 • DNA Çip Teknolojisi

bundaki bilim insanları, kanseri tekrar eden hastaları belirlemek için meme kanseri hastalarının medikal tarihini izlediler. Daha sonra bu hastaların normal dokuyla akraba olan orijinal tümörlerindeki (ameliyatla çıkarıldıktan sonra saklanan) yaklaşık 1.000 genin anlatımını incelemek için bir DNA mikroarray'i kullandılar. Kanserleri tekrar eden hastalardaki tümörler ve kanserleri tekrar etmeyen hastalardaki tümörler arasında ifadesi çarpıcı dikkat çekici bir şekilde değişiklik gösteren 70 gen buldular. Alman grup, bu bilgiyle *gen ifade edilme imzasını* tanımladı. Bu ifade modeli, klinik kararlarda faydalıdır; kötü seyirli hastalar yoğun tedavi alabilirken iyi seyirli hastalar, gereksiz kemoterapiden kurtulabilirler.




**18.10 Tıbbi Teşhis İçin DNA Dizilerini Kullanmak** Tümör hücrelerindeki 70 genin ifade ediliş şekli, meme kanserinin tekrarlayıp tekrarlamayacağını gösterir. Gerçek dizilerde burada gösterilenden daha fazla sayıda nokta vardır.

## 18.4 ÖZET

**Araştırmacılar, canlı bir organizmadaki bir geni "nakavt" ederek bu genin işlevlerini araştırabilirler. Antisens RNA'lar ve siRNA'lar, mRNA translasyonunu seçimli bir şekilde engelleyerek genleri susturabilirler. DNA mikroarray'leri, birçok farklı mRNA kopyasının aynı anda analiz edilmesini sağlar.**

- Canlı bir organizmadaki bir gen nasıl "nakavt"? Bakınız s. 393 ve Şekil 18.7
- RNA ve siRNA molekülleri gen anlatımını nasıl etkiler? Bakınız ss. 394-395 ve Şekil 18.9

Artık DNA'nın nasıl parçalara bölündüğünü, yeniden birleştirildiğini, işlendiğini ve canlı hücreye yeniden nasıl koyulduğunu gördünüz. Bu tekniklerin faydalı ürünler üretmek için nasıl kullanıldığına ilişkin bazı örneklere bakalım.

# 18.5 Biyoteknoloji Nedir?

**Biyoteknoloji**, yiyecekler, ilaçlar ve kimyasallar gibi insanlara faydalı maddeler üretmek için hücrelerin ya da yaşayan tüm organizmaların kullanılmasıdır. İnsanlar bunu çok uzun zamandan beri yapmaktadırlar. Örneğin, bira ve şarap mayalandırmak için mayaların kullanılması, en az 8.000 yıl geriye dayanır; peynir ve yoğurt yapmak için bakteri kültürlerinin kullanılması da birkaç yüzyıllık bir tekniktir. Çok uzun zamandır insanlar, bu biyokimyasal dönüşümlerin her birinin moleküler temelinin farkında değildi.

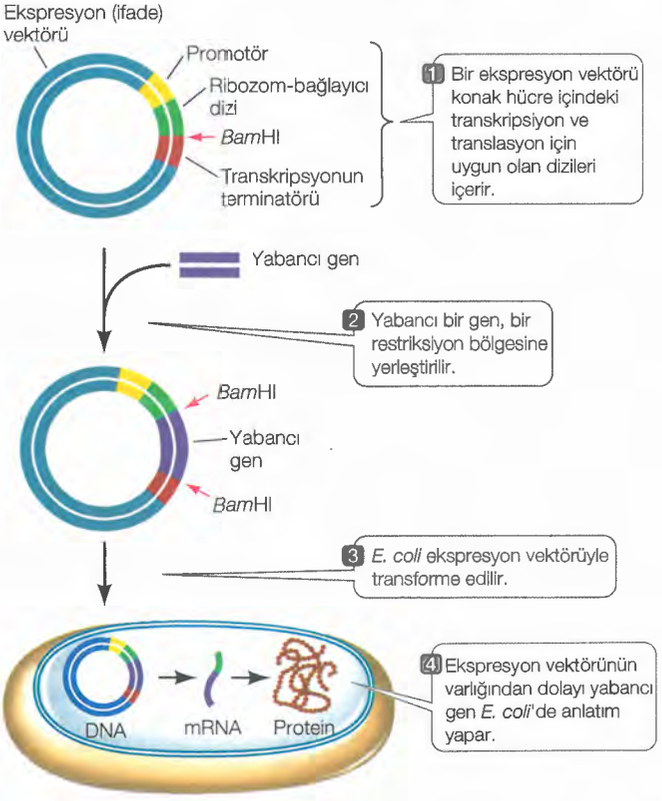
Yaklaşık 100 yıl önce Louis Pasteur'ün çalışmaları sayesinde belirli bakterilerin, mayaların ve diğer mikroorganizmaların, belirli ürünleri yapmak için biyolojik dönüştürücü olarak kullanılabilecekleri açıkça görüldü. Alexander Fleming'in *Penicillium* küfünün antibiyotik penisilinini yaptığını keşfetmesi, diğer faydalı kimyasallar kadar antibiyotiği de üretmek için büyük ölçekli ticari mikroorganizma kültürünün doğmasına neden oldu. Bugün, kendileri tarafından ya da diğer ürünlerin üretiminde başlangıç maddesi olarak kullanılan endüstriyel ölçekte alkolün, gliserolün, butirik asidin ve sitrik asidin çoğunu oluşturmak için çok büyük miktarlarda mikroorganizmalar üretilir.

Yine de hormonların ve enzimlerin de içinde olduğu proteinlerin ticari verimi, bunları doğal bir şekilde üreten organizmalardan alınabilen düşük miktarlar tarafından (genelde) sınırlandı. Verimler düşüktü, arıtma zor ve masraflıydı. Gen klonlaması, bunların hepsini değiştirdi. Geni, kendi ürünlerini yapmak ve bunları hücrelerden dışarıya çıkarmak için olan yöntemlerin yanında bakterilerin ve mayaların içine neredeyse tüm genlerin koyulmasını sağlaması, bu mikroorganizmaları, önemli ürünler açısından çok yönlü fabrikalara dönüştürmüştür. Günümüzde ineklerden süt, tavuklardan da yumurta elde edildiği gibi transgenik hayvanlardan farmasötik ve ek besin maddelerinin yüksek miktarda üretimine ilgi duyulmaktadır. Biyoteknolojideki bu patlamanın kilit noktası, sadece genleri hücrelere taşımakla kalmayıp aynı zamanda bu genlerin hücrelerdeki yüksek düzeylerde ifade edilmesi için de özelleşmiş olan vektörlerin geliştirilmesi olmuştur.

### Ekspresyon vektörleri, hücreleri protein fabrikalarına dönüştürebilir

Eğer bir ökaryotik gen, tipik bir plazmide yerleştirilir ve *E. coli*'yi transformasyona uğratmak için kullanılırsa yok denecek kadar az bir gen ürünü üretilir. Diğer önemli nokta prokaryotik DNA dizilerinin gende mutlak bulunmasıdır. Eğer gen, bakteri hücresinde ifade edilecekse bakteriyel bir promotörün, bir transkripsiyon sonlandırıcı sinyalin ve mRNA üzerinde ribozom bağlamak için gerekli olan özel bir dizinin, transformasyon vektöründe olması zorunludur.

Böyle bir problemi çözmek için bilim insanları, yabancı genin (*transgen* olarak da adlandırılır) konak hücrede ifade edilmesi için gerekli olan ekstra dizilerin yanı sıra tipik vektörlerin tüm karakteristik özelliklerini de içeren **ekspresyon vektörlerini** oluştururlar. Bakteri olan konaklar için bu ek dizilerde yukarıda adları verilen elementler vardır (Şekil 18.11); ökaryotlar için bunlarda poli A-ek dizisi, transkripsiyon faktörü bağlanma bölgeleri ve artırıcılar (enhansır) vardır. Bir




**18.11 Konak Hücrede Yüksek Miktarda Protein Üreten Bir Transgenin İfadesi** *E.coli*'de ifade edilecek olan ökaryot kökenli bir gen, transkripsiyon başlatıcı (promotör), transkripsiyon sonlandırıcı ve ribozom bağlayıcı bakteriyel dizilere gereksinim duyar. İfade vektörlerinde, ökaryotik proteinin prokaryot hücrelerde sentezlenmesini sağlayan bu ek diziler vardır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 18.1 • Ekspresyon Vektörleri

ifade edilme vektörü, transgeni prokaryotik ya da ökaryotik konağa yerleştirmek için tasarlanmış olabilir ve aşağıda belirtilen ek özelliklere de sahip olabilir:

- Belirli bir sinyale cevap veren *uyarılabilir bir promotör.* Örneğin hormonal uyarıya cevap veren bir promotör, hormon eklendiğinde transgen yüksek seviyelerde ifade edilebilmesi için kullanılabilir.
- Belirli bir zamanda sadece belirli bir dokuda ifade edilen *dokuya özgü bir promotör*, eğer bölgesel olarak ifade edilmesi isteniyorsa kullanılabilir. Örneğin, birçok tohum proteini, sadece bitki embriyosunda ifade edilir. Transgeni, tohuma özgü bir promotörle birleştirmek, bunun sadece tohumlarda ifade edilmesini yapmasını sağlar.
- Gen ürününün uygun bir yere yönlendirilebilmesi için *sinyal dizileri* eklenebilir. Örneğin sıvı ortamdaki maya ya da bakteri hücreleri tarafından bir protein üretildiğinde daha kolay bir kazanım için proteini hücre dışı ortamda sentezlemeye yönlendirmek verimli olan bir yoldur.

## 18.5 ÖZET

**Ekspresyon vektörleri, konak hücrelere yerleştirilen transgenlerin ifadelerini maksimuma çıkarır.**

- İfade vektörleri nasıl çalışır? Bakınız ss. 397-398 ve Şekil 18.11

Bu bölümde biyoteknolojide kullanılan yöntemlerin çoğu gösterilmiştir. Şimdi de insanın bazı özel ihtiyaçlarını karşılamak için biyoteknolojinin uygulandığı yerlere göz atalım.

## 18.5 Biyoteknoloji, Tıbbı, Tarımı ve Çevreyi Nasıl Değiştirir?

Sağlıktaki, tarımdaki ve çevredeki gelişmeler için olan büyük potansiyel, biyoteknolojideki son gelişmelerden sağlanmaktadır. Şimdilerde biz, rekombinant DNA teknolojisi ile neredeyse tüm proteinleri üretebilme ve transgenleri konak hücrelerin birçok türüne yerleştirebilme yeteneğine sahibiz. Biyolojideki devrimsel gelişmelerle birlikte etik ve güvenliğe olan ilgi arttı. Şimdi de DNA manipülasyonunu kullanan biyoteknolojinin vaatlerine ve problemlerine bir bakalım.

### Tıbbi açıdan faydalı olan proteinler biyoteknoloji ile üretilebilir

Biyoteknoloji ile tıbbi açıdan faydalı birçok ürün üretilir ve yüzlercesi de gelişimin çeşitli aşamalarındadır. *Doku plazminojen uyarıcısının* (*TPA*) üretilmesi, biyoteknolojinin tıbbi bir uygulamasıyla ilgili güzel bir örnektir.

Bir yara kanamaya başladığında, akışı durdurmak için bir kan pıhtısı oluşur. Daha sonra yara iyileştikçe pıhtı çözünür. Peki kan bu zıt işlevleri doğru zamanda nasıl yerine getiriyor? Memeli kanında *plazminojen* denilen bir enzim bulunur. Aktifleştirildiğinde *plazmin* olur ve pıhtılaşan proteinlerin çözünmesini katalizler. Plazminojenin plazmine dönüşmesi, kan damarlarında sıralanan hücrelerce üretilen TPA enzimi tarafından katalizlenir:

$$\text{plazminojen (aktif değil)} \xrightarrow{\text{TPA}} \text{plazmin (aktif)}$$

Kalp krizi ve felçler, sırasıyla kalbe ya da beyine giden büyük kan damarlarında oluşan kan pıhtılarıyla meydana gelir. 1970'li yıllarda bazı hastalarda pıhtıların çözülmesini uyarmak için *streptokinaz* denilen bakteriyel bir enzim bulundu. Bu enzimle yapılan tedaviler hayat kurtardı; ancak yabancı bir protein olduğundan vücudun bağışıklık sistemini, buna tepki vermesi için tetikledi. Daha da önemlisi ilaç bazı zamanlarda tüm dolaşım sistemi boyunca pıhtılaşmayı engelledi, bazen de ihtiyaç duyulduğunda kanın pıhtılaşamadığı tehlikeli bir duruma neden oldu.

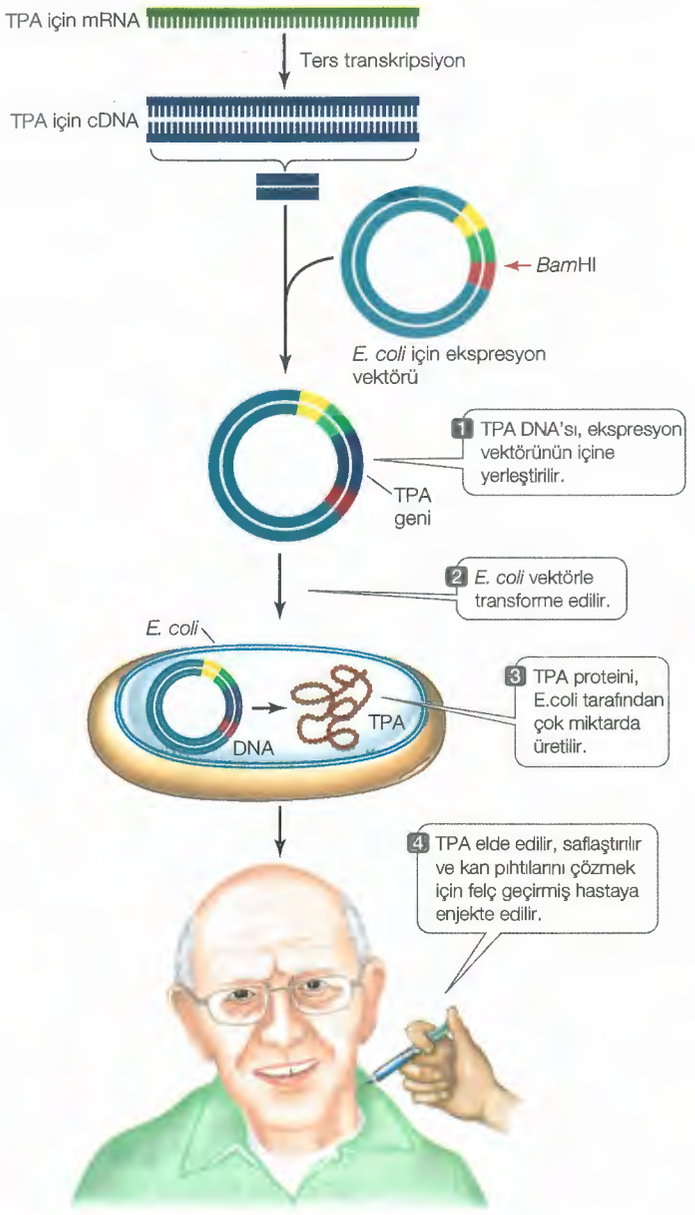
TPA keşfedildiğinde birçok avantajı vardı: özellikle pıhtılara bağlanıyordu ve bir bağışıklık tepkisine neden olmuyordu. Fakat insan dokularından elde edilen TPA oranı çok azdı. Özellikle de acil serviste bir pıhtılaşma bölgesine enjekte edilebilmesi için yeterli miktarda değildir.

Rekombinant DNA teknolojisi bu problemi çözmüştür. TPA mRNA'sı izole edildi ve daha sonra bir ekspresyon vektörünün içine yerleştirilip *E. coli*'yi transforme etmek üzere

**TABLO 18.1**

**Biyoteknolojinin Tıbbi Açıdan Faydalı Bazı Ürünleri**

| ÜRÜN | KULLANIMI |
|---|---|
| Koloni-stimüle edici faktör | Kanser ve AIDS hastalarında beyaz kan hücrelerinin üretimini uyarır |
| Eritropoietin | Böbrek diyalizi ve kanser tedavisi gören hastalarda anemiyi önler |
| Faktör VIII | Hemofili A hastalarında olmayan pıhtılaşma faktörünün yerine geçer |
| Büyüme Hormonu | Kısa boylu hastalarda bulunmayan hormonu yerine geçer |
| İnsülin | İnsüline bağlı (Tip 1) diyabeti olan hastaların kanından glikoz alımını uyarır. |
| Platelet türevli büyüme faktörü | Yaraların iyileşmesini uyarır. |
| Doku plazminojeni aktivatörü | Kalp krizleri ve felçlerden sonra kan pıhtılarını çözer |
| Aşı proteinleri: Hepatit B, herpes, grip, Lyme hastalığı, menenjit, boğmaca, vs.. | Bulaşıcı hastalıkları önler ve tedavi eder |

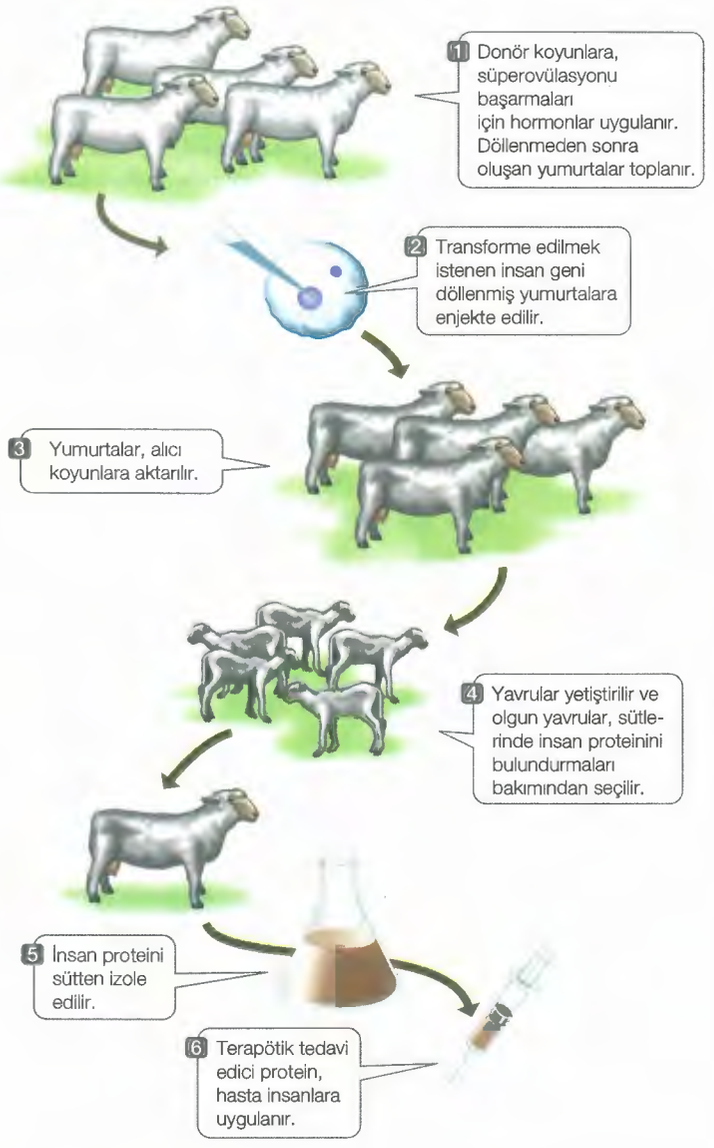



**18.12 Doku Plazminojeni Aktivatörü: Proteinden Gene ve İlaca** TPA, kan pıhtılarını çözen, doğal oluşumlu bir insan proteinidir. Kalp krizlerinde ve felçlerde kanın pıhtılaşmamasından sorunu olan hastaları tedavi etmek için kullanılır ve rekombinant DNA teknolojisi kullanılarak üretilmektedir.

kullanılacak olan cDNA'yı yapmak amacıyla kullanıldı (**Şekil 18.12**). Transgenik bakteriler, belirli miktarda protein üretti ve daha sonra da bu, ticari olarak kullanılabilir duruma geldi. Bu ilaç, felç ya da kalp krizi geçiren hastalarda kan pıhtılarının çözünmesinde dikkat çekici ölçüde başarı elde etmiştir.

Tıbbi açıdan faydalı ürünleri çok miktarda yapmanın bir başka yolu da çiftlik hayvanlarında ya da bitkilerde tıbbi ilaç üretimi olan **çiftlik eczacılığıdır**. Örneğin faydalı bir proteini kodlayan bir gen, sütte bol miktarda bulunan bir protein olan laktoglobulini kodlayan genin promotörünün hemen yanına yerleştirilir. Bu rekombinant DNA'yı taşıyan transgenik hayvanlar, sütlerinde yabancı proteni çok miktarda salgılayacaklardır. Bu doğal "biyoreaktörler", sütün diğer bileşenlerinden kolayca ayrılabilen bol miktarda protein üretebilir (**Şekil 18.13**).

İnsandaki büyüme hormonu, beyindeki hipofiz bezinde üretilen bir proteindir ve özellikle gelişim çağındaki çocuklarda birçok etkisi vardır (bakınız Bölüm 41). Büyüme hormonu eksikliği olan çocuklar, diğer anormalliklere de sahip olmalarının yanında kısa boyludurlar. Geçmişte bu çocuklar, ölü insanların hipofiz bezlerinden izole edilmiş proteinle tedavi ediliyordu; fakat miktar, talepleri karşılayamayacak kadar sınırlıydı. Rekombinant DNA teknolojisi, protein üretmek için




**18.13 Çiftlik Eczacılığı** İstenilen geni taşıyan bir ekspresyon vektörü, bir taşıyıcı anneye nakledilen bir hayvan yumurtasına konulabilir. Geni taşıyan jenerasyon, sütünde yeni proteini üretebilir. Süt, kolayca elde edilir ve protein izole edilir, saflaştırılır ve hastalar için tıbbi açıdan erişilebilir duruma getirilir.

bakterileri kullanıyordu ama tedavinin masrafı çok fazlaydı (yılda 30.000$). Buenos Aires Üniversitesi'nden Daniel Salamone tarafından yönetilen bir ekip, 2004 yılında, sütünde insan büyüme faktörü salgılayan transgenik bir inek üretti. Elde edilen kazanç müthişti. Bu tipte cüceliğe sahip olan dünyadaki çocukların ihtiyacını karşılamak için sadece 15 inek gerekmektedir.

### DNA'nın manipülasyonu tarımı değiştirmektedir

Bitki yetiştirmek ve hayvan bakmak, 10.000 milyon yıl öncesine dayanan biyoteknolojinin en eski örnekleridir. İnsanlar yüzyıllar boyunca bitkileri adapte edip hayvanları da kendi ihtiyaçlarına göre yetiştirdiler. Bu canlıların seçime dayalı ıslahlarıyla büyük tohumlar, yüksek yağ oranlı sütler ya da hastalıklara karşı dirençlilik gibi istenilen özellikler, bu hayvanlara verildi ve geliştirildi.

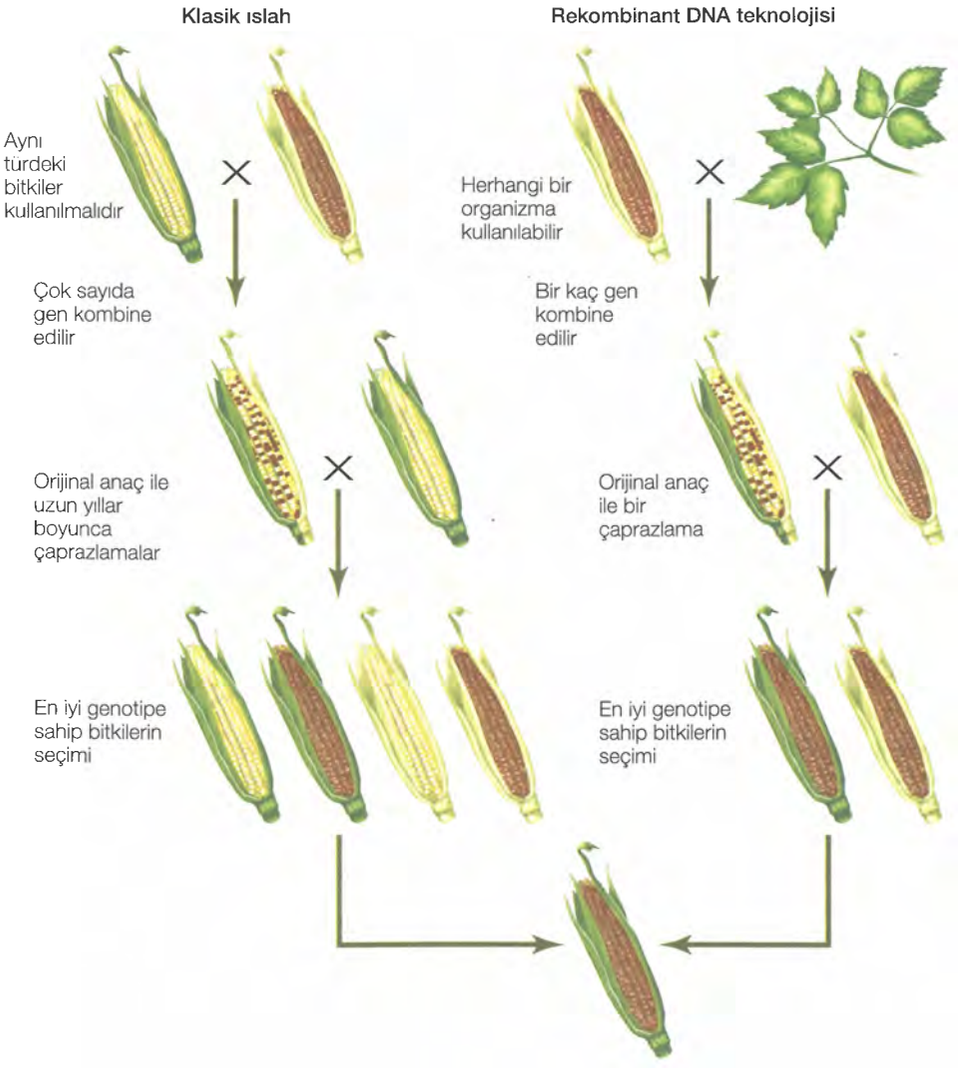
Son zamanlara kadar kültür bitkilerini ve çiftlik hayvanlarını geliştirmenin en yaygın yolu, doğal varyasyon sonucu oluşan istenilen fenotiplere sahip olan bireyleri tanımlamaktı. Planlı olarak yapılan birçok çaprazlama ile istenilen özelliklerden sorumlu olan genler, yaygın olarak kullanılan çeşide ya da ilgili organizmanın soylarına katılabildi.

Buğday, pirinç ve melez mısırın yüksek verimli türlerinin yetiştirilmesi gibi elde edilen bazı büyük başarılara rağmen bunun gibi planlı olarak yapılan çaprazlamalar, şansa bağlı olaylardır. İstenilen birçok özellik, çoklu genler tarafından kontrol edilebilir ve bir çaprazlamanın sonuçlarını tahmin etmek ve yıldan yıla saf çeşit olarak değerli bir kombinasyon elde etmek zordur. Eşeyli üremede istenilen genlerin kombinasyonları, mayoz ile hızlı bir şekilde ayrılabilir. Dahası geleneksel üreme şekli, daha uzun zaman alır: birçok bitki ve hayvanın olgunluğa erişmesi yıllar alır ve sonrasında da bir yılda sadece bir ya da iki kez üreyebilirler. Bu da bakterilerin hızlı üremesinden çok farklıdır.

Modern rekombinant DNA teknolojisinin, klasik ıslah çalışmalarına göre üstünlükleri vardır (**Şekil 18.14**):

- *Belirli genleri tanımlayabilme yeteneği.* Genetik markörlerdeki gelişmeler, ıslahçıların istenilen belirli genleri seçebilmelerini sağlar. Bu da ıslah sürecini daha kesin ve hızlı kılmaktadır.
- *Herhangi bir organizmadaki herhangi bir genin bir bitkiye ya da bir hayvan türüne aktarılabilmesi yeteneği.* Mutagenez teknikleriyle birleştirilen bu yetenek, olası yeni özellikler arasında çok kapsamlı bir şekilde genişlemektedir.
- *Hızlı bir şekilde yeni organizmalar oluşturabilme yeteneği.* Laboratuvarda hücreleri manipüle etmek ve klonlama ile tüm bitkiyi rejenere etmek, klasik ıslah yaklaşımlarından daha hızlıdır.

Sonuç olarak rekombinant DNA teknolojisi, tarımda kullanılan birçok uygulamada yer almaktadır (**Tablo 18.2**). Bitki bilimcilerin, kültür bitkilerini geliştirmek için kullandıkları yaklaşımları göstermek için birkaç örneği tanımlayacağız.




**18.14 Klasik Bitki Islahına karşı Genetiği Değiştirilmiş Bitkiler** Bitki biyoteknolojisi, klasik ıslah çalışmalarına karşı çok sayıda potansiyel üstünlükler sunar.

**KENDİ BÖCEK İLACINI YAPAN BİTKİLER** Bitkiler, bakteri ve mantarların bulaştırdığı hastalıklara maruz kalırlar, fakat olası en önemli bitki zararlıları, otçul böceklerdir. İncil'in gönderildiği zamanda (ve günümüzde), çekirgelerden pamuk kozası bitine kadar böcekler, insanların yetiştirdikleri bitkileri sürekli olarak tüketti.

Böcek ilaçlarındaki gelişmeler, durumu bir şekilde iyileştirdi; fakat böcek ilaçlarının kendilerinde de sorunlar mevcuttur. Organofosfatları da içeren birçok ilaç, özgül değildir

## TABLO 18.2

### Biyoteknolojideki Gelişmekte Olan Tarım Uygulamaları

| SORUN | TEKNOLOJİ /GENLER |
|---|---|
| Bitkilerin çevresel adaptasyonlarını geliştirme | Kuraklığa ve tuzluluğa dayanıklılık için olan genler |
| Besinsel özelliklerini geliştirme | Yüksek lizinli tohumlar; pirinçteki β-karoten |
| Hasat sonrası bitkileri geliştirme | Meyve olgunlaşmasının geciktirilmesi; daha tatlı sebzeler |
| Bitkileri biyoreaktör olarak kullanma | Bitkilerden sağlanan plastikler, yağlar ve ilaçlar |

ve daha geniş olan ekosistemlerde bitki zararlıları kadar yararlı böcekleri de öldürürler. Hatta bazılarının insanları da kapsayan diğer canlı grupları üzerinde de zehirleyici etkileri vardır. Dahası çoğu böcek öldürücü çevrede uzun süre kalmaktadır.

Bazı bakteriler, böcekleri öldürebilen proteinler üreterek kendilerini korurular. Örneğin *Bacillus thuringiensis* bakterisi, avı olduğu böcek larvası için zehirli olan bir protein üretir. Bu proteinin zehirliliği, tipik bir ticari böcek ilacınınkinden 80.000 kat daha fazladır. Talihsiz bir larva, bu bakteriyi yediğinde zehir aktif hale gelir; ve özel olarak böceğin sindirim kanalına bağlanır, delikler oluşturur ve böceği öldürür. *B. thuringiensis*'in kurutularak hazırlanmış preparatı, çevrede çabuk çözünen güvenli böcek ilacı olarak yıllardır satılmaktadır. Ancak kurutulmuş bakterinin, büyüme sezonu boyunca tekrarlanarak uygulanması gerektiği için kurutularak hazırlanmış şeklinin biyolojik bozunması, bunu kısıtlayıcı olmaktadır.

Daha kalıcı bir yaklaşım ise kendi toksinlerini yapan kültür bitkilerine sahip olmaktır; ve bu da tam olarak bitki bilimcilerin yaptığı şeydir. *B. thuringiensis*'in toksin geni izole edilerek klonlanmış, bitki promotörü ve diğer düzenleyici dizilerin eklenmesiyle modifiye edilmiştir. Transgenik mısır, pamuk, soya fasulyesi, domates ve diğer bitkiler, bu genlerle şimdilerde başarılı bir şekilde yetiştirilmektedir. Bu transgenik bitkileri yetiştiren çiftçilerin böcek ilacı kullanımları büyük ölçüde azalmıştır.

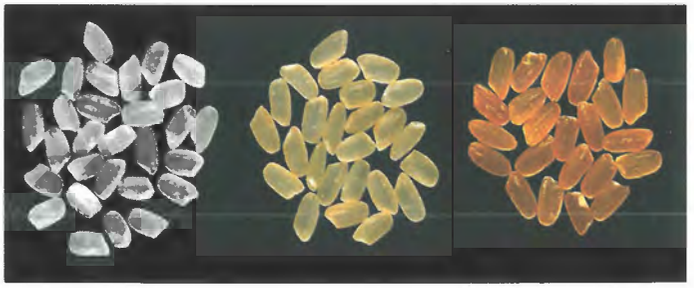
**HERBİSİTLERE KARŞI DİRENÇLİ BİTKİLER** Otçul böcekler, sadece tarımı tehdit etmez. Yabani otlar tarlalarda büyüyebilir ve su için ve topraktaki besin elementleri için hububat bitkileriyle rekabet ederler. Glifosat, yaygın bir şekilde kullanılmaktadır ve sadece bitkileri etkileyen etkili bir herbisit veya ot öldürücüdür. Glifosat, amino asitlerin sentezinde görev alan kloroplasttaki bir enzim sistemini engeller. Glifosat, çoğunlukla yabani ot öldüren geniş spektrumlu bir ilaçtır; fakat ne yazık ki hububat bitkilerini de öldürmektedir. Bu problemin bir çözümü, bitkiler büyümeye başlamadan önce glifosatı, yabani otların bulunduğu alanları temizlemek için kullanmaktır. Ancak bahçe ile uğraşan herkesin bildiği gibi bitkiler büyümeye başladığında yabani otlar tekrar çıkar. Eğer bitkiler herbisitten etkilenmeseydi herbisit tarlaya herhangi bir zamanda uygulanabilirdi.

Bilim insanları, glifosatın hedef enzimlerinin farklı bir formunu sentezleyen ve herbisitten etkilenmeyen bitkileri üretmek için ekspresyon vektörlerini kullanmışlardır. Bu enzimi şifreleyen gen, mısıra, pamuğa ve soya fasulyesine transfer edilerek bu bitkiler glifosata dirençli hale getirildi. Bu teknoloji, hızlı bir şekilde genişlemiş durumdadır; pamuk ve soya fasulyesi bitkilerinin büyük bir kısmı bu geni taşımaktadır.

**BESİNSEL ÖZELLİKLERİ İYİLEŞTİRİLMİŞ TAHILLAR** İnsanlar sağlıklı kalmak için vücudun A vitaminine dönüştürdüğü β-karotenden yeterli miktarda tüketmelidir (bakınız Şekil 3.21). Dünya çapında yaklaşık 400 milyon kişi, A vitamini eksikliği çekmektedir; ve bu durum insanları enfeksiyonlara ve körlüğe karşı dayanıksız hale getirmektedir. Bunun bir nedeni, insanların diyetlerinin büyük bir bölümünü oluşturan pirinç tanelerinin β-karoten içermemesidir. Pirinç bitkisinin diğer kısımları, aslında çok sayıda bitki ve diğer canlılar, β-karoten üretilmesine yol açan biyokimyasal yolun enzimlerine sahiptir.

Bitki biyologları Ingo Potrykus ve Peter Beyer, biri *Erwinia uredovora* bakterisinden ve diğeri de nergis bitkisinden alınan β-karoten yolu genlerinden birini izole ettiler. Bir promotör ve gelişen pirinç tanesindeki gen anlatımı için diğer sinyalleri de eklediler. Daha sonra iki geni, pirinç tohumlarına transforme ettiler. Ortaya çıkan pirinç bitkilerinin, yüksek β-karoten içerdiklerinden dolayı taneleri sarıdır. Bir mısır geninin nergis geniyle değiştirildiği yeni bir çeşit, daha fazla β-karoten üretmekte ve renk olarak da altın sarısı görünümünü ortaya koymaktadır (**Şekil 18.15**). Pişirilmiş pirinçten günde yaklaşık 150 gram alınması, bir insanın ihtiyacı olan tüm β-karoteni sağlar. Bu yeni transgenik bitki, milyonlarca insanın yeme alışkanlıklarını geliştirmek umuduyla çeşitli lokal çevrelere uyum sağlamış soylarla çaprazlanmıştır.

**ÇEVREYE UYUM SAĞLAMIŞ TAHILLAR** Tarım, ekolojik yönetime dayanır -yani ekin bitkilerinin ve hayvanların ihtiyacına göre çevreyi uyarlamak anlamına gelen. Bir çiftlik, bitkilerin büyümesi için en uygun koşulların sağlandığından emin olmak için özenle yönetilmesi gereken, doğal olmayan, insanların dizayn ettiği bir sistemdir. Örneğin aşırı sulama, toprağın tuzluluk oranını artırabilir. Tarımın muhtemelen 10.000 milyon yıl önce başladığı Orta Doğu'daki Fırat ve Dicle ırmakları arasındaki Verimli Hilal, artık verimli olmaktan çıkmış, toprağındaki yüksek tuz yoğunluğundan dolayı şimdi bir çöl haline gelmiştir. Çok az bitki, solmaya neden olan ozmotik etkiler



Yabani tip | Altın pirinç 1 | Altın pirinç 2

**18.15 β-Karoten Yönünden Zengin Transgenik Pirinç** Sağdaki ve ortadaki: Transgenik pirinç türlerinin taneleri, insan vücudunda A vitaminine dönüştürülen β-karoten pigmentlerini ürettikleri için renklidir. Soldaki: Normal pirinç taneleri, β-karoten içermez.

yüzünden ve kısmen de bitki hücreleri için zehirli olan aşırı tuz yüzünden tuzlu topraklarda büyüyebilir.

Bazı bitkiler, $Na^+$ iyonlarını sitoplazmadan dışarı çıkarıp iyonların bitkinin büyümesine zarar vermeden toplanabildiği kofula taşıyan bir proteine sahip olduğu için tuzlu toprakları tolere edebilir (bitki koful tanımı için Kısım 5.3'e bakınız). Aralarında *Arabidopsis thaliana*'yı da kapsayan tuzu tolere edemeyen birçok bitkide bu proteinin geni bulunur; ancak aktif değildir. Rekombinant DNA teknolojisi, bilim insanlarının bu genin aktif versiyonlarını yapmalarına izin vermiştir; ve bu geni kanola, buğday ve domates gibi kültür bitkilerini transforme etmek için onu kullanmışlardır. Bu gen, domates bitkilerine transfer edildiğinde domatesler, tipik ölümcül seviyeden dört kat fazla tuzlu olan suda büyüyebildiler (**Şekil 18.16**). Bu bulgu, önceden verimsiz olan topraklarda faydalı ekinlerin büyütülebilmesi umudunu yeşertmiştir.

Bu örnek, bitkiler ve çevre arasındaki ilişkilerde nasıl temel bir değişiklik olabileceğini gözler önüne sermiştir. *Bitkinin uyum sağlaması için çevre üzerinde işlem yapmak yerine biyoteknoloji, bitkinin çevreye uyum sağlamasına meydan verebilir.* Sonuç olarak, su kirliliği gibi tarımın bazı olumsuz etkileri azaltılabilir.

### Biyoteknoloji, çevrenin temizlenmesi için kullanılabilir

Binlerce bakteri türü özgül enzimlere ve biyokimyasal yollara sahiptir. Bakteriler, doğanın geri dönüştürücüleridir ve insanların atık olarak kabul ettikleri birçok besin türünde yaşamlarını sürdürebilirler. **Biyoremediasyon**, çevredeki kirletici maddeleri uzaklaştırmak için organizmaların kullanılmasıdır. Biyoremediasyonda bakterilerin çok iyi bilinen kullanım şekilleri, kompostlama (çürütüp gübre yapma) ve atık su arıtımıdır.

*Kompostlamada*, ağaç kabuğu parçaları, kağıt, saman ve mutfak atıkları gibi atık ürünlerdeki proteinleri ve karbon yönünden zengin polimerleri içeren büyük moleküllerin ayrıştırılması için bakteriler kullanılır. Örneğin bazı bakteri türleri, selülozu hidroliz eden bir enzim olan selülazı üretir. Bakteriler, insan atıklarını, kağıt ürünleri ve evsel kimyasalları ayrıştırmak için *atık su arıtma*da kullanılır.

Transgenik organizmalar ayrıca çevre kirletici maddeleri temizlemek için de kullanılabilir. Bu bölümün başında gördüğümüz gibi bakteriler, petrol sızıntılarını temizlemeye yardımcı olarak kullanılmaktadır. Bir diğer örnekte de, ağır metalleri almak için genetiği değiştirilmiş olan bitkiler, maden artıkları gibi kirletilmiş toprakları iyileştirmede kullanılmaktadır (bakınız Kısım 39.4).

### Biyoteknoloji hakkında halkın endişeleri vardır

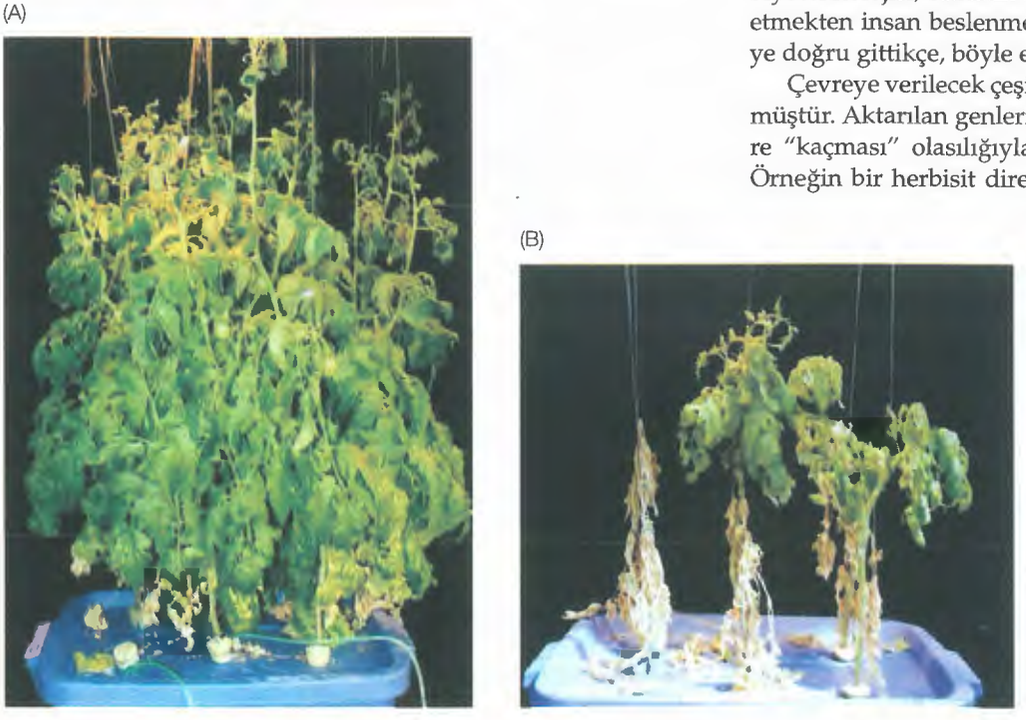
Genetiği değiştirilmiş bitkilerin ve diğer organizmaların güvenliği ve hikmetiyle ilgili endişeler ortaya çıkmıştır:

- Genetik işlemler, doğaya yapılan doğal olmayan müdahalelerdir.
- Genetiği değiştirilmiş besinlerin yenmesi güvenli değildir.
- Genetiği değiştirilmiş bitkiler, çevreye zararlıdır.

Biyoteknolojinin savunucuları, ilk iddiada buluşmaya eğilimlidirler. Ancak, tüm bitkilerin bir çiftçinin arazisi gibi işlenmiş bir ortamda büyüyen yapay olarak yetiştirilmesi itibariyle zaten doğal olmadıklarını belirtmektedirler. Rekombinant DNA teknolojisi, bu teknolojilere başka bir yön daha eklemiş durumdadır.

Genetik mühendisliği teknikleri kullanılarak oluşturulmuş bitkilerin insanlar için güvenli olup olmadığıyla ilgili endişelere karşılık vermek için biyoteknoloji savunucuları, sadece tek bir genin transformasyonda kullanıldığını ve bu genlerin bitkinin işlevine özel olduğunu belirtmektedirler. Örneğin transgenik bitkiler tarafından üretilen *B. thuringiensis* toksininin insanlar üzerinde hiçbir etkisi yoktur. Ancak bitki biyoteknolojisi, bitkinin büyümesini ilerleten genleri transfer etmekten insan beslenmesini etkileyen genleri transfer etmeye doğru gittikçe, böyle endişeler daha baskın olacaktır.

Çevreye verilecek çeşitli olumsuz etkiler önceden öngörülmüştür. Aktarılan genlerin transgenik bitkilerden diğer türlere "kaçması" olasılığıyla ilgili endişeler de bulunmaktadır. Örneğin bir herbisit direnç geni, bir bitkiden yakın akrabası




**18.16 Tuza Dayanıklı Domates Bitkileri** Tuz toleransı için dayanıklılık geni taşıyan bitkiler yaşarken (A), transgenik olmayan bitkiler tuzlu suda ölürler (B). Bu teknoloji, bitkilerin tuzlu topraklarda yetiştirilebilmesini sağlayabilir.

olan bir yabani ota yanlışlıkla taşınırsa bu yabani ot, herbisit kullanılmış alanlarda yaşayabilir. Diğer bir olumsuz etki de, transgenik bitkilerden yeni süper-yabani otların gelişmesi olabilir. Örneğin kuraklığa dayanıklı bir bitki yayılabilir ve ekolojik dengeleri bozabilir ya da faydalı böcekler *B. thuringiensis* toksini içeren bitki materyallerini yiyebilir ve ölür. Transgenik bitkiler kullanım için onaylanmadan önce geniş bir alan testine girerler, fakat biyolojik dünyanın karmaşıklığı, transgenik organizmaların olası tüm çevresel etkilerini tahmin etmeyi imkansız hale getirir. Aslında aktarılan genlerin bazı yayılma durumları tespit edilmiştir. Tarımsal biyoteknolojinin potansiyel faydaları nedeniyle (bakınız Tablo 18.2) bilim insanları, önlem alıp dikkatli bir biçimde ilerlemenin mantıklı olacağına inanmaktadırlar.

## 18.6 ÖZET

**Biyoteknoloji ilaç üretmek, besinsel ve tarımsal özellikleri iyileştirilmiş transgenik bitkiler geliştirmek için kullanılmıştır.**

- Geleneksel yöntemlerle karşılaştırıldığında bitki ıslahı için biyoteknoloji kullanmanın üstünlükleri nelerdir? **Bakınız Şekil 18.14**
- İnsanların tarımsal biyoteknolojiye karşı duyabilecekleri bazı endişeler nelerdir? **Bakınız ss. 402-403**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 18.1 Rekombinant DNA Nedir?

- **Rekombinant DNA**, farklı kaynaklardan iki DNA dizisinin birleşmesiyle oluşur. **İnceleyiniz Şekil 18.1**
- Birçok **restriksiyon enzimi** DNA'nın iki ipliğinde çakışmayacak kesikler yapar, böylelikle eşleşmemiş bazlarla birlikte **yapışkan uçlar** oluşturur.
- Yapışkan uçlu DNA parçaları rekombinant DNA oluşturmak için kullanılabilir. Farklı kaynaklardan gelen DNA molekülleri aynı restriksiyon enzimiyle kesilip **DNA ligaz** kullanılarak birbirine bağlanabilir. **İnceleyiniz Şekil 18.2**

### 18.2 Yeni Genler Hücrelerin İçine Nasıl Yerleştirilir?

- Rekombinant DNA teknolojisinin bir amacı, analiz için veya protein ürününü belirli miktarda üretmek amacıyla belirli bir geni **klonlamaktır**.
- Bakteriler, mayalar, kültür bitkileri ve hayvan hücreleri genelde rekombinant DNA için konakçı olarak kullanılırlar. Yabancı DNA'nın konakçı hücrelere sokulmasına **transformasyon** ya da **transfeksiyon** (hayvan hücrelerinde) denir. Transforme veya transfekte edilmiş hücreler, **transgenik hücreler** olarak adlandırılır.
- Rekombinant DNA'yı hücrelere yerleştirmek için çeşitli yöntemler kullanılır. Hücrelerin kimyasal ve elektriksel uyarımı, viral vektörlerin kullanımı ve enjeksiyon bu yöntemler arasındadır. *Agrobacterium tumefaciens* genellikle DNA'yı bitki hücresine transfer etmede kullanılır.
- Yabancı bir geni alan konak hücreleri saptamak için aktarılan gen dizisi fenotipleri kolayca belirlenen genetik markörler olan bir ya da daha fazla **raportör gen** ile belirlenebilir. **Seçici markör genler** seçici ortamda transgenik hücrelerin büyümesine izin verir.
- Konak hücredeki yabancı genin replikasyonu, **replikonu** (replikasyonun başlangıcı ve sonu) içeren DNA fragmentinin bir parçası olmasını gerektirir.
- **Vektörler,** konak hücrelere yeni DNA taşıyan DNA dizileridir. Plazmid ve virüsler genelde vektör olarak kullanılır. **İnceleyiniz Şekil 18.3**

### 18.3 Klonlamada Hangi DNA Kaynakları Kullanılır?

- Bir genomdaki DNA fragmentleri bir **genomik kütüphane** oluşturmak için konak hücrelere yerleştirilebilir. **İnceleyiniz Şekil 18.6A**
- Belirli bir dokuda belirli bir zamanda üretilen mRNA'lar, revers transkripsiyon ile **tamamlayıcı DNA** (**cDNA**) oluşturmak için kullanılabilirler. **İnceleyiniz Şekil 18.6B**
- PCR ürünleri klonlama için kullanılabilir.
- İstenilen dizileri taşıyan sentetik DNA oluşturulabilir ya da laboratuvar koşullarında mutasyona uğratılabilir.

### 18.4 DNA İşlevlerini Araştırmak İçin Diğer Hangi Araçlar Kullanılır?

- Homolog rekombinasyon, yaşayan bir organizmadaki bir geni **"nakavt"** etmek için kullanılabilir. **İnceleyiniz Şekil 18.7**
- Gen sessizleştirme teknikleri, genlerin işlevsel olmalarını sağlayan mRNA kopyalarını pasif hale getirmek için kullanılabilir. Yapay olarak üretilen **antisens RNA ya da siRNA,** özel bir mRNA'nın translasyonunu engellemek için bir hücreye transfer edilebilir. **İnceleyiniz Şekil 18.8**
- **DNA mikroarray** teknolojisi, binlerce cDNA dizisinin aynı anda taranmasını sağlar. **İnceleyiniz Şekil 18.9, ANİMASYONLA ÖĞRENME 18.1**

### 18.5 Biyoteknoloji Nedir?

- **Biyoteknoloji,** insanlar için yararlı materyaller üretmek için yaşayan hücrelerin kullanımıdır. Rekombinant DNA teknolojisi biyoteknolojide çığır açmıştır.
- **Ekspresyon vektörleri** konak hücredeki transgenin ifade edilmesine imkan verir. **İnceleyiniz Şekil 18.11, WEB AKTİVİTESİ 18.1**

### 18.6 Biyoteknoloji, Tıbbı, Tarımı ve Çevreyi Nasıl Değiştirir?

- Rekombinant DNA teknikleri, tıpta yararlı olabilecek proteinlerin üretiminde kullanılır. **İnceleyiniz Şekil 18.12**
- **Moleküler çiftçilik,** farmasötik maddeler üretmek için transgenik bitki veya hayvanların kullanılmasıdır. **İnceleyiniz Şekil 18.13**
- Rekombinant DNA teknolojisinin geleneksel tarımsal biyoteknolojiye kıyasla birkaç avantajı olduğu için tarımda bu yaklaşım oldukça fazla kullanılır. **İnceleyiniz Şekil 18.14**
- Transgenik bitkiler (çevrenin bitkilere adapte olmasından ziyade) kendi çevrelerine adapte edilebilirler.
- **Biyoremediasyon,** genellikle genetiği değiştirilmiş olan organizmaların çevredeki kirleticileri yok ederek iyileştirme amaçlı kullanımıdır.
- Rekombinant DNA teknolojilerinin gıda üretiminde kullanılması fikri, toplumda endişe yaratmaktadır.

## DENEME TESTİ

1. Restriksiyon enzimleri;
   *a.* bakterilerde herhangi bir rolü yoktur.
   *b.* DNA'da yüksek özgünlükteki tanıma bölgelerinde kesim yapar.
   *c.* bakteriyofajla bakteri içine yerleştirilir.
   *d.* sadece ökaryot hücreler tarafından yapılır.
   *e.* özel DNA dizilerine metil grupları ekler.
2. Aşağıdakilerden hangisi konakçı hücre olarak bakteriyle çalışan rekombinant DNA çalışmasında haberci gen olarak kullanılır?
   *a.* rRNA
   *b.* Yeşil floresan protein
   *c.* Antibiyotik hassasiyeti
   *d.* Ornitin yapabilme
   *e.* Vitamin sentezi
3. Aşağıdaki listeden yabancı bir DNA'yı plazmid vektör içine yerleştirme, plazmidin bakteriye transferi, plazmidin bakteriye sokulması, yabancı gen ve plazmidin varlığının doğrulanması için sırasıyla hangi adımların gerektiğini seçiniz?
   (1) Konak hücreleri transformasyona uğratın.
   (2) Plazmid raportör gen 1 fonksiyonu eksikliğini seçin.
   (3) Plazmid raportör gen 2 fonksiyonunu seçin.
   (4) Plazmid raportör gen 1'i inaktif hale getiren yabancı DNA ve vektörü restriksiyon enzimiyle kesin.
   (5) Kesilmiş plazmidleri yabancı DNA ile bir araya getirerek birleştirin.
   *a.* 4, 5, 1, 3, 2
   *b.* 4, 5, 1, 2, 3
   *c.* 1, 3, 4, 2, 5
   *d.* 3, 2, 1, 4, 5
   *e.* 1, 3, 2, 5, 4
4. Gen klonlamak için bir vektörde aşağıdaki özelliklerden hangisinin bulunması *istenmez*?
   *a.* DNA replikasyon orijini
   *b.* Vektörün varlığı için genetik markörler
   *c.* Restriksiyon enziminin kullanılması için birçok tanıma dizilimi
   *d.* Kullanılacak restriksiyon enzimi için çok sayıda tanıma dizisi
   *e.* Transfeksiyon için hedeflenen genlerin haricinde olan genler
5. RNA interferensi (RNAi) neyi engeller?
   *a.* DNA replikasyonunu
   *b.* Belirli genlerin ne transkripsiyonunu ne de translasyonunu
   *c.* RNA polimeraz tarafından promotörün tanınmasını
   *d.* Tüm genlerin transkripsiyonunu
   *e.* Özel mRNA'ların translasyonunu
6. Tamamlayıcı DNA (cDNA) için aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Ribonükleozit trifosfatlardan üretilir.
   *b.* Revers transkripsiyon ile üretilir
   *c.* Bir virüsteki tek iplikli DNA'nın diğer ipliğidir
   *d.* Sentezi için kalıp DNA'ya ihtiyacı yoktur
   *e.* Bir vektöre yerleştirilemez, çünkü DNA vektörünün ters baz dizisine sahiptir
7. *E. coli* bakterisinde yer alan bir kurbağa DNA'sı gen kütüphanesi için aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Tüm bakteri hücreleri kurbağanın aynı DNA dizilerine sahiptir.
   *b.* Tüm bakteri hücreleri kurbağanın farklı DNA dizilerine sahiptir.
   *c.* Her bakteri hücresi kurbağa DNA'sının rastgele fragmentini taşır.
   *d.* Her bakteri hücresi kurbağa DNA'sının birçok fragmentine sahiptir.
   *e.* Kurbağa DNA'sı bakteri hücrelerindeki mRNA'ya transkribe olur.
8. Bir ekspresyon vektörü aşağıdakilerden hangisini gerektirmez?
   *a.* Ribozomal RNA için genler
   *b.* Bir raportör gen
   *c.* Transkripsiyon için bir promotör
   *d.* Bir DNA replikasyon orijini
   *e.* Restriksiyon enzimi tanıma dizisi
9. "Moleküler çiftçilik" tanımı aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Transgenik araştırmalarda hayvanların kullanımı
   *b.* Genetiği değiştirilmiş besinlerin yapımında kullanılan bitkiler
   *c.* Bakteriler tarafından gerçekleştirilen rekombinant ilaç sentezi
   *d.* Klonlanmış hayvanların büyük ölçekte üretimi
   *e.* Transgenik bir bitki veya hayvan tarafından sentezlenen ilaçlar
10. Aşağıdakilerden hangisi belirli bir biyolojik fonksiyon için belirli bir genin ifadesi için gerekli olup olmadığını anlamada *kullanılamaz*?
    *a.* RNAi
    *b.* Nakavt teknolojisi
    *c.* Antisens
    *d.* Mutant tRNA
    *e.* Transpozon mutagenezi

## TARTIŞMA

1. Bir gen çoğaltmak için PCR ve klonlama yöntemlerini karşılaştırınız (bakınız Kısım 13.5). Her bir yöntemin gereksinimleri, avantajları ve engelleri nelerdir?
2. Yapabileceğiniz kadar detaylı olarak (*a*) buğdayda besleyici nitelikte yeni bir tohum proteini için genin transferi ve ifade edilmesinin (*b*) koyun sütündeki bir insan enziminin transferi ve ifade edilmesinin bir özetini yapınız.
3. Genetiği değiştirilmiş bitkiler üretmek için kullanılan klasik genetik yöntemlerle moleküler yöntemleri karşılaştırınız. Her biri için (*a*) yeni genlerin kaynağını (*b*) transfer edilen genlerin sayısını ve (*c*) bu işlemlerin ne kadar sürdüğünü tanımlayınız.

## EK ARAŞTIRMA

Bir denizanasındaki yeşil flüoresan proteini (GFP), konak hücredeki vektörün varlığını ortaya koymak için raportör bir gen olarak bir vektöre yerleştirilebilir (bakınız Şekil 18.5). GFB'yi antibiyotik direnç markörlerinin birinin (ya da her ikisinin) yerine geçirmek için olan Şekil 18.4'teki tekniği nasıl değiştirirdiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Rekombinant DNA** 1973'te Stanley Cohen ve Herbert Boyer biyolojik fonksiyonel rekombinant bakteriyel plazmidlerin laboratuvarda oluşturabildiklerini gösterdiklerinde rekombinant DNA teknolojisine öncülük ettiler (Şekil 18.1). Bu alıştırmada rekombinant DNA'nın yapıldığını gösteren Cohen ve Boyer'in kendi verilerindeki orijinal araştırma metinlerini ve hesaplarını inceleyebileceksiniz.

# 19 Gelişimde Ayırımsal Gen İfadesi

## Kök hücrelerin izinde

At yarışlarında bahisçiler bir atın yaklaşan bir yarıştaki şansıyla ilgili olan "gelecekten haber veren bir kitabın" olma olasılığından bahsederler. 2005 yılında, bir yarış kazandıktan sonraki sabah, Greg's Gold için gelecekle ilgili kitabın olasılığı iyi görünmüyordu. Çünkü ön sağ ayağındaki bir tendonun parçalanması yüzünden topallıyordu. Tendon, kasları ve kemikleri birbirine bağlayan lastik bir bant gibidir ve bacaktaki tendonlar hayvan koşarken enerji depolar. Tipik olarak, zarar görmüş bir tendonun doğal olarak iyileşmesi mümkündür ama yara dokusu bunu daha esnek yapar ve bir at, tendonu yaralanmadan önceki hızına erişemez. Bu durumda Greg's Gold'un yarışlardan emekli olmak zorunda kaldığı görünmekteydi.

Greg's Gold'un eğitmeni David Hofmans, yeni bir tedavi denemeye karar verdi. Bir veteriner, atın kaba etindeki adipoz (yağ) dokusundan küçük bir miktar aldı ve bunu bir hücre biyolojisi laboratuvarına gönderdi. O laboratuvarda dokuya, hücreleri bir arada tutan hücre dışı molekülleri sindirmek için enzimlerle işlem uygulandı. Aralarında mezenşimal kök hücreleri de olan birkaç hücre populasyonu elde edildi. Kök hücreler, aktif bir şekilde bölünme yapan, vücuttan aldıkları sinyale göre farklı hücre tipleri üretme potansiyelleri olan özelleşmemiş hücrelerdir. Mezenşimal kök hücreler, içinde kemik, kıkırdak, kan damarları, tendonlar ve kasın olduğu çeşitli bağ dokularına farklılaşabilir.

Doku alındıktan 2 gün sonra Greg's Gold'un veterineri kök hücreleri laboratuvardan geri aldı ve hasar görmüş tendonun olduğu bölgeye enjekte etti. Birkaç ay sonra tendon, küçük yaralarla iyileşti ve Greg's Gold'un eğitmeni, atını hipodroma geri götürdü. Greg's Gold, neredeyse 2 yıl daha yarışlara katıldı ve emekli olmadan önce 1 milyon $'dan fazla parayı kasaya koydu.

Mezenşimal kök hücre tedavisi, birkaç bin atın ve eklem iltihabı olan köpeklerin üzerinde başarılı bir şekilde uygulanmaktadır. İnsanlar için yapılan çoğu kök hücre tedavisi, özellikle embriyo kök hücrelerin kullanımıyla ilgili olan tartışmaların, araştırmaların ilerlemesini ve tedavi edici tekniklerin uyarlanmasını yavaşlatan Amerika'da halen deneme aşamasındadır. Fakat Japonya'da kanserli memenin alınmasından sonra estetik ameliyat olan kadınlarda kendi mezenşimal kök hücreleriyle tedavi edildiklerinde daha olumlu sonuçlar elde edilmektedir. Kemik iliği nakli, lösemi ve lenf kanseri gibi kanser hastalarını tedavi etmek için Amerika'da otuz yıldan fazla bir süredir başarılı bir şekilde kullanılan kök hücre tedavisinin bir şeklidir.



**Greg's Gold** Yağ kök hücreleri, tendonlarındaki hasarı tedavi etme konusunda yardımcı oldu ve tekrar yarışlara katılıp kazanabildi.



**Bir Kök Hücre Kaynağı Olarak Yağ** Bu santrifüj, daha hafif olan kök hücrelerden yoğun yağlı olan dokuları ayırır. Yağdaki kök hücrelerin, özelleşmiş farklı hücre tiplerine farklılaşabildiği gözlemlenmiştir.

Özelleşmemiş bir kök hücrenin özelleşmesi ve farklı görünüşe ve işlevlere sahip olan özelleşmiş hücreler ve dokular oluşturması işlemi, embriyoda gerçekleşen gelişimsel süreçlerle benzerdir. Gelişimsel biyoloji hakkında bildiklerimizin çoğu, meyve sineği *Drosophila melanogaster*'den, yuvarlak solucan *Caenorhabditis elegans*'tan, zebra balığından, fareden ve çiçekli küçük bir bitki olan *Arabidopsis thaliana*'dan alınan model organizmalar üzerinde yapılan çalışmalardan gelmektedir. Ökaryotlar, birçok benzer geni paylaşırlar ve ayrıca gelişimlerinin altında yatan hücresel ve moleküler ilkelerin de benzer olduğu ortaya çıkmıştır. Böylece bir organizmadan elde edilen bulgular, bizlerin de içinde olduğu diğer organizmaları anlamada bize yardımcı olabilir.

**BU BÖLÜMDE** çok hücreli bir organizmadaki neredeyse tüm hücrelerin organizmanın büyümesini sağlayan zigotta bulunan genlerin nasıl tümünü içerdiğini tanımlayarak başlayacağız. Daha sonra gelişim sırasında oluşan hücresel değişikliklerin, bu genlerin ayrımsal ifadelerinden nasıl meydana geldiğini açıklayacağız. Son kısımda da daha önceki bölümlerde açıklanan transkripsiyonel kontrolün ve kimyasal sinyallere ait çeşitli mekanizmalarının, karmaşık bir organizma oluşturmak için nasıl bir araya geldiklerini göstereceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


19.1 Gelişimin Süreçleri Nelerdir?
19.2 Hücre Farklılaşması Geri Döndürülebilir mi?
19.3 Hücre Farklılaşmasında Gen İfadesinin Görevi Nedir?
19.4 Hücrenin Geleceği Nasıl Belirlenir?
19.5 Gen İfadesi Örüntü Oluşumunu Nasıl Belirler?


# 19.1 Gelişimin Süreçleri Nelerdir?

**Gelişim**, çok hücreli bir organizmanın, tek bir hücreden başlayıp bir seri değişiklik geçirerek kendi yaşam döngüsünü karakterize eden birbirini izleyen formların ortaya çıktığı bir süreçtir (**Şekil 19.1**). Yumurta döllendikten sonra artık zigot olarak adlandırılır ve gelişiminin ilk aşamalarında olan bir bitki ya da hayvan ise embriyo olarak tanımlanır. Bazı durumlarda embriyo, bir tohum zarfı, yumurta kabuğu veya bir uterus gibi koruyucu bir yapının içinde bulunur. Bir embriyo, fotosentez yapmaz ya da kendi kendini beslemez. Bunun yerine besinlerini ya annesinden plasenta aracılığıyla direkt olarak ya da tohumda veya yumurtada depolanmış olan besinler yoluyla dolaylı olarak alır. Bir dizi embriyonik aşama, yeni ve bağımsız olan organizmanın doğumundan önce gerçekleşir. Birçok organizma, yaşam döngüleri boyunca gelişmeye devam eder, bu gelişme, sadece ölümle sonlanır.

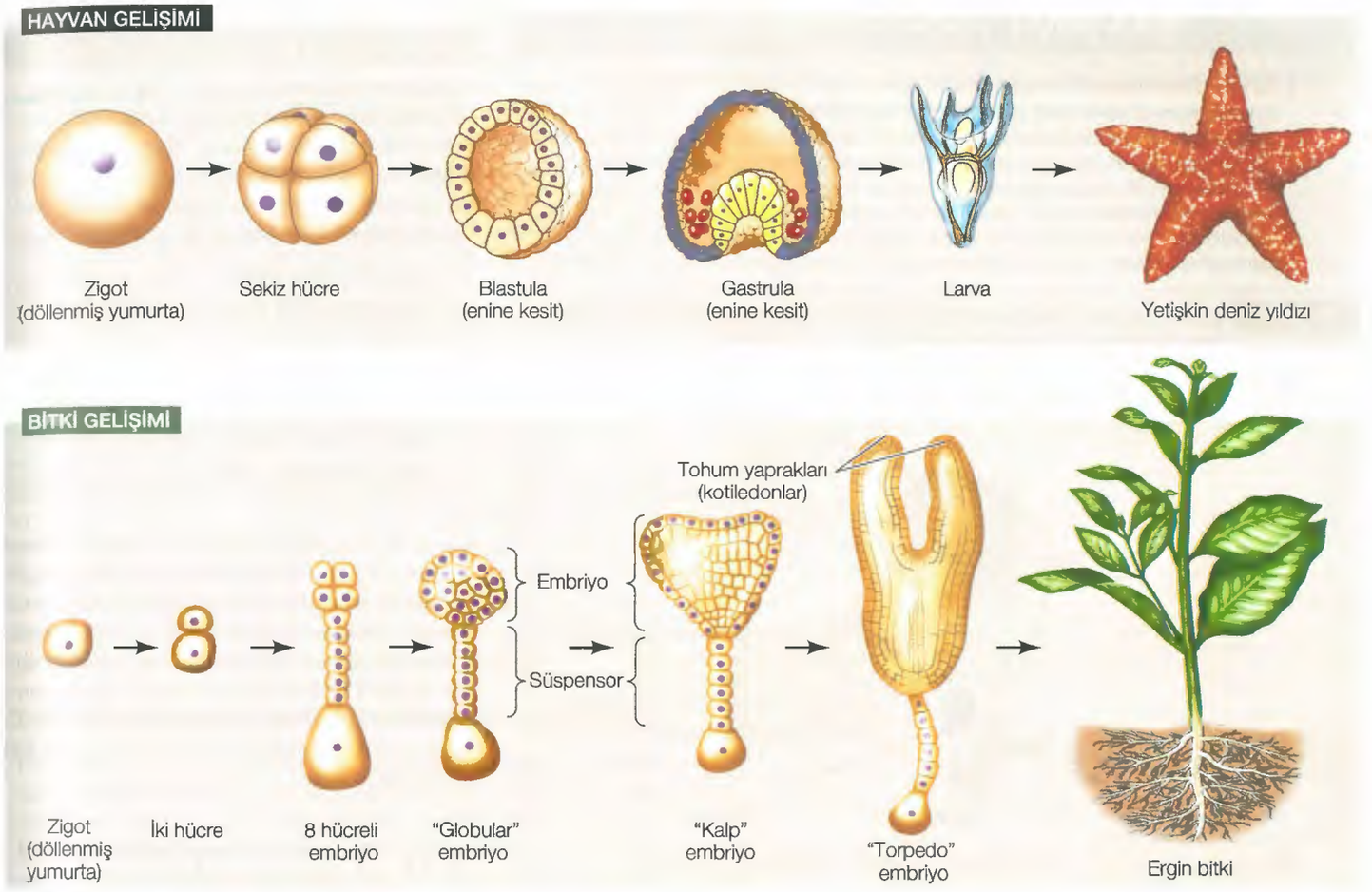
### Gelişim, ayrı fakat üst üste binen süreçleri içerir

Bir organizmanın embriyodan olgunluğa ilerlerken geçirdiği gelişimsel değişikliklerin dört süreci vardır:

- **Determinasyon** *işlemi, bu hücre tipinin özellikleri gözlemlenebilmeden önce bile hücre tipinin nasıl olacağına dair bir hücrenin gelişimsel akıbetini* saptar. Örneğin bölümün başında tanımlanan mezenşimal kök hücreler, özelleşmemiş gibi görünürler ama bağ doku hücreleri olmaları daha önceden belirlenmiştir.
- **Farklılaşma**, farklı hücre tiplerinin ortaya çıktığı, özel yapıları ve işlevleri olan hücrelerin oluşmasına neden olan süreçtir. Örneğin mezenşimal kök hücreler kas, yağ, tendon veya diğer bağ doku hücreleri olmak için farklılaşırlar.
- **Morfogenez** (Yunanca "formun kökeni"), farklılaşmış hücrelerin çok hücreli vücuda veya organlarına dağıtılması ve bunların içindeki organizasyonudur.
- **Büyüme**, hücre bölünmesi ve genişlemesi yoluyla vücudun veya organların boyutlarındaki artıştır.

Determinasyon ve farklılaşma, çoğunlukla farklı gen ifadeleri yüzünden meydana gelir. Erken gelişme dönemindeki embriyoda tekrarlanan mitozlar sonucu oluşan hücreler, görünüşte birbirlerine benzeyebilirler ancak genomdaki binlerce genin ifade edilme şekli yüzünden zamanla farklılaşmaya başlarlar.

Morfogenezde, hücreler arasında ayırımsal gen ifadesi ve sinyallerin etkileşimi vardır. Morfogenez, birkaç farklı yolla meydana gelebilir:




**19.1 Döllenmiş Yumurtadan Yetişkinliğe** Yetişkinliğe doğru olan gelişimin hayvan ve bitki için nasıl olduğu gösterilmiştir. Blastula, hücrelerden oluşmuş içi boş küredir; gastrula ise üç hücre tabakasına sahiptir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 19.1 • Gelişimin Evreleri**

- *Hücre bölünmesi*, hem bitkiler hem de hayvanlar için önemlidir.
- *Hücre genişlemesi*, özellikle bir hücrenin yerinin ve şeklinin hücre duvarı tarafından sınırlandırıldığı bitki gelişiminde çok önemlidir.
- *Hücre hareketleri*, hayvan morfogenezinde çok önemlidir (bakınız Kısım 44.2).
- *Apoptoz* (programlanmış hücre ölümü), organların gelişiminde gereklidir.

Büyüme, hücre sayısındaki artış veya var olan hücrelerin genişlemesi sayesinde meydana gelebilir. Büyüme, bazı organizmalarda bireyin yaşamı boyunca devam eder fakat diğerlerinde yaklaşık olarak sabit bir nihai noktaya ulaşır.

### Hücrenin akıbeti, gelişim sırasında kademeli olarak daha da sınırlandırılır

Gelişim sırasında farklılaşmamış her hücre, belirli bir doku tipinin parçası olacaktır. Bu, farklılaşmamış hücrenin akıbeti olarak adlandırılır. Bir hücrenin akıbeti, hem ayırımsal gen ifadesinin hem de morfogenezin bir işlevidir. Morfogenezin hücre akıbetini belirlemedeki rolü, farklılaşmamış hücrelerin erken embriyolardaki özel yerlerinden çıkarıldıkları ve diğer embriyolardaki yeni yerlerine nakledildikleri deneylerde ortaya çıkarılmıştır. Yetişkin yapılardaki gelişimleri izlenebilmesi için hücreler boyalarla işaretlenir. Amfibi embriyolarının üzerinde yapılan böylesi deneyler, erken embriyonik hücrelerin geleceklerinin geri dönülemez bir şekilde belirlendiğini ama bunların hücrenin ortamına ve gelişimin aşamalarına bağlı olduğunu göstermiştir (**Şekil 19.2**). Bu örnekte eğer yerine koyulursa deri dokusu olacak olan hücreler, nakledildikleri yere bağlı olarak beyin veya sırt ipi dokusu şekline dönüşebilirler.

Ancak zigottan yetişkin organizmaya doğru geliştikçe hücrelerin gelişim potansiyeli daha sınırlı olur. Örneğin, gelişim daha sonraki aşamasında olan bir kurbağa embriyosunun beyin alanından bir doku alınırsa ve bu doku, daha erken evredeki embriyonun başka bir yapı olması kararlaştırılmış alanına nakledilse bile orada beyin dokusu olacaktır.

Bu bölümde tartışacağımız üzere hücrenin akıbetinin belirlenmesi, hücre dışı ortamdan olduğu kadar gen ifadesindeki değişikliklerden de etkilenir. Determinasyon, mikroskop altında görülebilen bir şey değildir. Hücreler belirlendiklerinde görünümlerini değiştirmezler. Determinasyon, biyokimyadaki, yapıdaki ve farklı hücre tiplerinde meydana gelen işlevdeki asıl değişiklikler olan farklılaşma tarafından takip edilir. *Determinasyon bir taahhüttür; bu taahhüdün gerçekleştirilecek son şeyi ise farklılaşmadır.*

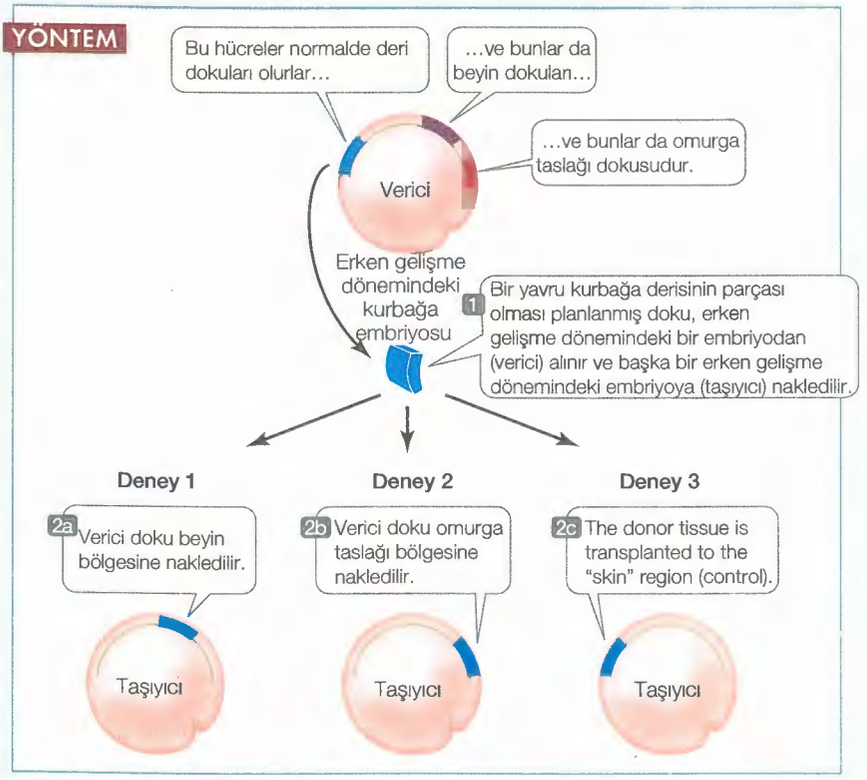
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 19.2 Erken Dönemde Kurbağa Embriyosundaki Gelişim Potansiyeli

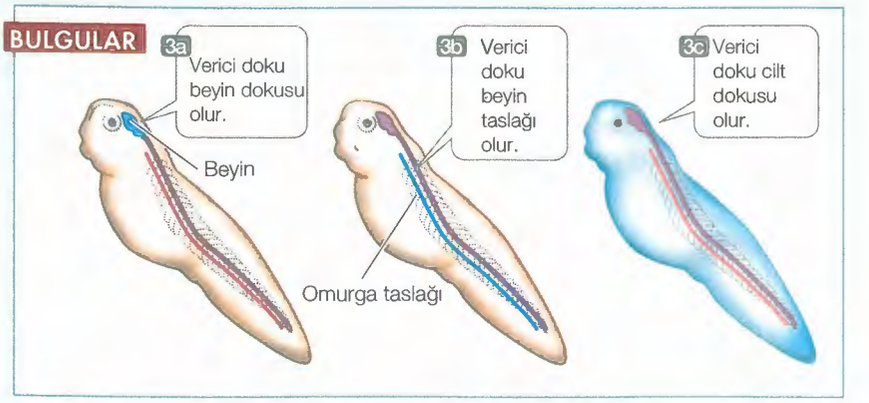
Erken gelişme dönemindeki embriyoda hücreler birbirine benzer. Ama önemli deneyler, bu hücrelerin kaderlerinin gelişimin ilk evrelerinde belirlendiğini söylemekteydi. Bir hücrenin akıbeti geri döndürülebilir mi veya hala farklı bir hücre tipi olma yeteneğini koruyabilir mi? Bu soruya cevap verebilmek için biyologlar, bir embriyodaki bir yerden ikinci bir embriyodaki farklı bir yere hücreleri naklettiler. Hücreler, yeni yerdeki hücrelerin akıbetini devraldılar. Böylece erken gelişme döneminde embriyodaki hücreler, doğru yere yerleştirildikleri takdirde diğer hücre tiplerinin şekline girme yeteneğini elde ettiler.

**HİPOTEZ** **Erken gelişme döneminde amfibi embriyosundaki hücrelerin akıbeti, geri dönülmez bir şekilde belirlenir.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR**




**SONUÇ** **Hipotez reddedilir. Erken gelişme döneminde hücrelerin akıbeti belirlenemez ancak çevredeki değişimlere bağlı olarak değişebilir.**

**EK ARAŞTIRMA** Yetişkinden alınan doku erken gelişme dönemindeki embriyoya aktarılsa ne olurdu?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

## 19.1 ÖZET

**Gelişim; determinasyon, farklılaşma, morfogenez ve büyüme aracılığıyla gerçekleşir. Çok genç olan embriyodaki hücrelerin kaderleri henüz belli değildir; gelişim ilerledikçe, bunların potansiyel akıbetleri de gitgide daha sınırlı olmaya başlar.**

- Gelişimin dört süreci nelerdir? **Bakınız s.405**
- Şekil 19.2'deki hangi deneyin, hücrelerin akıbetini nasıl belirlendiğiyle ilgili bizlere neler gösterdiğini açıklayınız. **Bakınız s. 407**

Bir bitki yaprağındaki bir mezofil hücresi veya bir insandaki karaciğer hücresi geri dönülmez bir şekilde bu özelleşmeye tabi tutulur mu? Doğru deneysel şartlar altında farklılaşma, bazı hücrelerde tersine çevrilebilir. Bir sonraki bölümde bazı hücrelerin genomlarının farklılaşmada kullanılan *farklı* gen dizilerini ifade etmek için nasıl teşvik edildiği gösterilmektedir.

## 19.2 Hücre Farklılaşması Geri Döndürülebilir mi?

Bir zigot, bir yetişkinin vücudundaki her çeşit hücreyi meydana getirebilir. Bir başka deyişle, **totipotenttir** (*toti*, "hepsi"; *potent*, "etkili, etkin"). Genomlarda, organizmanın hayatı boyunca ortaya çıkacak olan işlevlerin ve yapıların tüm talimatları bulunur. Gelişimin ilerleyen aşamalarında zigotun hücre soyları, totipotentlik özelliğini kaybeder ve belirlenmiş olur. Bu determine olmuş hücreler daha sonra özelleşmiş hücrelere farklılaşırlar. İnsanın karaciğer hücresi ve yaprak mezofili hücresi, genelde hayatları boyunca kendi farklılaşmış şekillerini ve işlevlerini korur. Fakat bu durum mutlaka totipotentlik özelliklerini geri dönülmez bir şekilde kaybettikleri anlamına gelmez. Bir hayvanın ya da bitkinin farklılaşmış hücrelerinin çoğunun, organizmanın tüm genomunun içeren çekirdeği vardır ve böylece totipotentlik için genetik kapasiteye sahiptir. Bu kapasitenin deneysel olarak nasıl gösterildiğini birkaç örnekle burada inceleyeceğiz.

### Bitki hücreleri totipotent olabilir

Bir havuç kökü hücresi, normalde karanlık bir gelecekle karşı karşıyadır. Fotosentez yapamaz ve genelde de yeni havuç bitkilerinin yetişmesine meydan vermez. Ancak 1958'de Cornell Üniversitesi'ndeki Frede-

rick Steward, eğer bir havuç kökündeki hücreleri izole eder ve bunları uygun bir besin ortamında tutarsa bunları tekrar farklılaştırmak için (farklılaşmış özelliklerini yitirmek) için uyarabileceğini gösterdi. Hücreler bölünebilir ve kültürde kesinlikle elde edilebilen *kalli* (tekili *kallus*) olarak adlandırılan farklılaşmamış hücre kitlelerini oluşturabilir. Ancak bu yapılara doğru kimyasal ipuçları verilirse, hücreler, embriyo ve en sonunda da yeni bitki hallerini alabilirler (**Şekil 19.3**). Yeni bitkiler, türedikleri hücrelere genetik olarak benzer oldukları için orijinal havuç bitkisinin klonlarıdır.

Farklılaşmış bir kök hücresinden bütün bir havuç bitkisinin klonlanabilmesi, hücrede havucun bütün genomunun olduğunu ve doğru şartlar altında hücrenin ve hücre soyunun yeni bir bitki oluşturmak için doğru dizilimde uygun genleri ifade edebileceğini göstermiştir. Diğer bitki türlerindeki birçok hücre tipi, laboratuvarda benzer davranışları gösterirler. Tek bir hücreden bütün bir bitki üretme yeteneği, tarım ve ormancılıkta çok değerli olmuştur. Örneğin ormanlardaki ağaçlar, kâğıt, kereste ve diğer ürünlerin yapımında kullanılmaktadır. Bu ağaçları hatasız bir şekilde çıkarmak için orman şirketleri, istenilen özelliklere sahip seçilmiş ağaçların yapraklarından yeni ağaçlar üretirler. Bu klonların karakteristik özellikleri, tohumdan yetişen ağaçlardan daha tek tip ve tahmin edilebilirdir.

### Çekirdek nakli, hayvanların klonlanmasına izin verir

Hayvanların somatik hücrelerinin üzerinde, bitki hücrelerindeki kadar işlem yapılamaz. Ancak Şekil 19.2'de *gösterilen deneylerde* olduğu gibi, hayvanlardaki erken embriyo hücrelerinin totipotentliğini ortay koymuştur. İnsanlarda bu totipotentlik, hem genetik taramaya (bakınız Kısım 15.5) hem de belirli yardımcı üreme teknolojilerine (bakınız Kısım 43.4) olanak verir. Bir insan embriyosu, laboratuvarda izole edilebilir ve bir ya da birkaç hücre çıkarılır ve belirli bir genetik koşulun olup olmadığını belirlemek için incelenir. Totipotentliklerine göre geriye kalan hücreler, normal bir fetüs ve bebeğe dönüşeceği bir annenin uterusuna nakledilebilecek bütün bir embriyoya gelişebilir.

Son zamanlara kadar tekrar farklılaştırmak için tamamen gelişmiş bir hayvandan alınan bir hücreyi uyarmak ve daha sonra başka bir hücre tipinde yeniden farklılaştırmak mümkün değildi. Ancak çekirdek transfer deneyleri, bir hayvan hücresindeki genetik bilginin klonlanmış hayvanlar üretmek için kullanılabileceğini göstermiştir. Robert Briggs ve Thomas King, 1950'lerde kurbağa embriyosu kullanarak bu tip ilk deneyleri yaptılar. İlk önce döllenmemiş bir yumurtadan *çekirdeği çıkardılar. Daha sonra çok ince bir cam iğneyle erken gelişme döneminde olan embriyodaki bir hücrenin içine girdiler ve çekirdeği çıkartılmış yumurtaya enjekte ettikleri çekirdeği de içeren içeriğinin parçasını çıkardılar. Yumurtaları bölünme için uyardılar ve birçoğu embriyoyu ve en sonunda da nakil edilen çekirdeğin* klonları olan kurbağaları oluşturmaya devam etti. Bu deneyler, iki önemli sonuca götürdü:

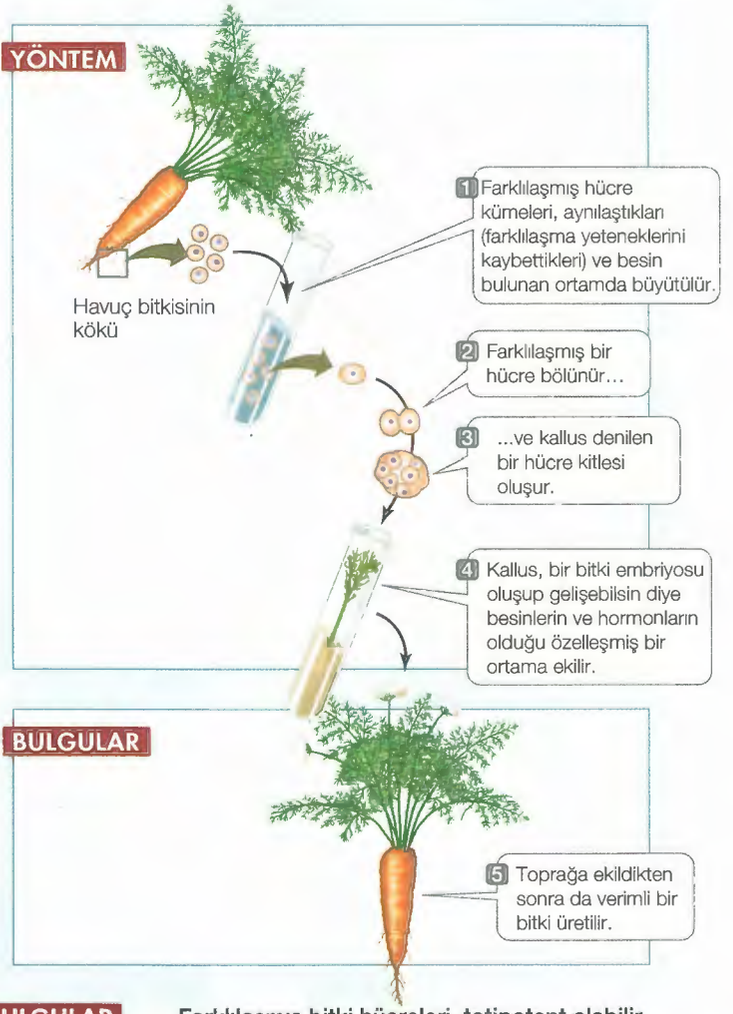
- Embriyo gelişiminin ilk aşamalarını geçtikçe hücrelerin çekirdeğinden hiçbir bilgi kaybı olmaz. Gelişim biyolojisinin bu temel prensibi, **genomik eşdeğerlik** olarak bilinir.
- Bir hücre çekirdeğinin etrafındaki sitoplazmik çevre, hücrenin akıbetini değiştirebilir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 19.3 Bir Bitkiyi Klonlamak

Hücreler bir bitkiden alınıp besinlerin ve hormonların olduğu bir ortama bırakıldıklarında özelleşmiş özelliklerinin çoğunu kaybederler. Başka bir deyişle aynılaşırlar. Bu hücreler farklılaşma yeteneklerini tekrardan elde ettiler mi? Frederick Steward, kültürü yapılmış bir havuç hücresinin aslında bir embriyoya ve yeni bir bitkiye gelişme yeteneğini elde ettiğini bulmuştur.

**HİPOTEZ** **Farklılaşmış bitki hücreleri, totipotent olabilir ve bitki hücrelerinin tüm tiplerini üretmek için teşvik edilebilirler.**




**BULGULAR** **Farklılaşmış bitki hücreleri, totipotent olabilir.**

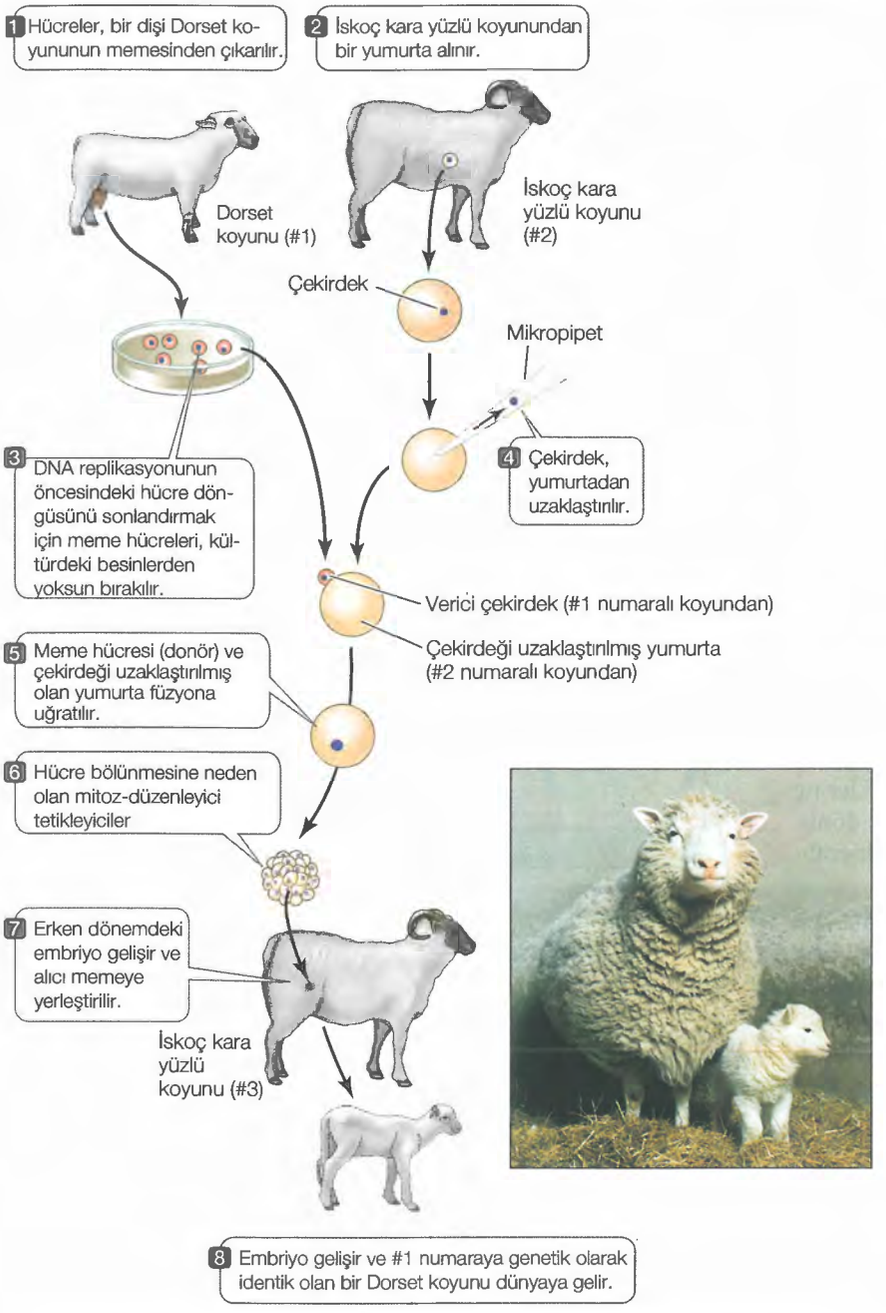
Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

1996'da Ian Wilmut ve İskoçya'daki meslektaşları, hücre füzyonu yöntemi ile ilk memeliyi klonladılar. Çekirdek nakli için uygun olan donör *hücrelerini üretmek için dişi koyunun memesindeki farklılaşmış hücreleri aldılar ve hücre döngüsünün G1 fazındaki hücreleri öldürmek için bunları bir hafta boyunca aç bıraktılar. Bu hücrelerden biri, farklı bir dişi koyun* türünün çekirdeği çıkartılmış bir yumurtası ile füzyona uğratıldı. Yumurtanın

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ARAÇLAR

### 19.4 Bir Memeliyi Klonlamak

Burada tanımlanan deney yöntemde, Dolly ismindeki bir Dorset koyunu olan klonlanmış ilk memeli üretilmiştir (fotoğrafın solunda gösterilmiştir). Yetişkin olan Dolly, çiftleşti ve normal bir yavru doğurdu (sağdaki kuzu). Böylece klonlanmış memelilerin genetik açıdan yaşayabilme yetenekleri de kanıtlandı.






sitoplazmasındaki sinyaller, S fazına girilmesi için donör çekirdeğini uyardı ve hücre döngüsünün geri kalan kısmı normal bir şekilde devam etti. Birkaç hücre bölünmesinden sonra ortaya çıkan erken embriyo, bir taşıyıcı annenin rahmine nakledildi (Şekil 19.4).

Olgun hücreleri, çekirdeği çıkartılmış yumurtalarla başarılı bir şekilde füzyon çalışmalarının 277.'sinde bir kuzu, canlı olarak doğru. Dolly adı verildi ve bir gecede dünyaca meşhur oldu. DNA analizi, Dolly'nin çekirdeğindeki genlerin, memesinden donör çekirdeği elde edilen koyununkiyle benzer olduğunu doğrulamıştır. Dolly, olgunlaştı, çiftleşti ve normal olan yavru doğurdu. Bu da, tamamen işlevli yetişkin bir hayvan olduğunu kanıtlamaktadır.

Kedilerin, köpeklerin, atların, domuzların, tavşanların ve farelerin içinde bulunduğu diğer birçok hayvan türü, o zamandan beri çekirdek transfer yolu ile klonlanmaktadır. Hayvanları klonlamanın, kullanım açısından yararları vardır ve bu işlem, gelişim biyolojisi hakkında bize önemli bilgiler vermiştir. Hayvanları klonlamak *için birkaç sebep vardır:*

- *Değerli hayvanların sayısını çoğaltmak*: Wilmut'un deneylerinin bir amacı, tedavi edici özellikleri olan genleri taşıyan transgenik hayvanları klonlamak *için bir yöntem geliştirmekti. Örneğin sütünde insan büyüme hormonu üretmek için genetiği değiştirilmiş bir inek, aynı işlemi yapan 2 tane daha inek üretmek için* klonlanmıştır. Bunun gibi olan sadece 15 inek, büyüme hormonu eksikliğinden olan boy kısalığını tedavi etmek için kullanılan bu ilaca dünyanın duyduğu ihtiyacı karşılayacaktır.
- *Nesli tükenme tehlikesinde olan türleri korumak*: Sığırın bir akrabası olan Malezya yaban sığırı, çekirdeği çıkartılmış bir inek yumurtası ve taşıyıcı bir anne inek kullanarak klonlanmış nesli tükenme tehlikesinde olan ilk hayvandır. Klonlama, dev panda gibi doğal üreme oranları düşük olan nesilleri tükenme tehlikesindeki türleri korumak için tek yol olabilir.
- *Evcil hayvanları korumak*: Birçok insan, evcil hayvanlardan kişisel olarak büyük fayda sağlamaktadır ve bir evcil hayvanın ölümü yıkıcı olabilir. Kendi sahiplerinden sağlanan hücrelerden kedileri ve köpekleri klonlamak *için şirketler kurulmuştur.* Sevilen hayvanın *kısmen çevreden türemiş olan davranış özellikleri,* klonlanmış hayvanda kendi genetik ebeveynindeki gibi elbette aynı olmayabilir.

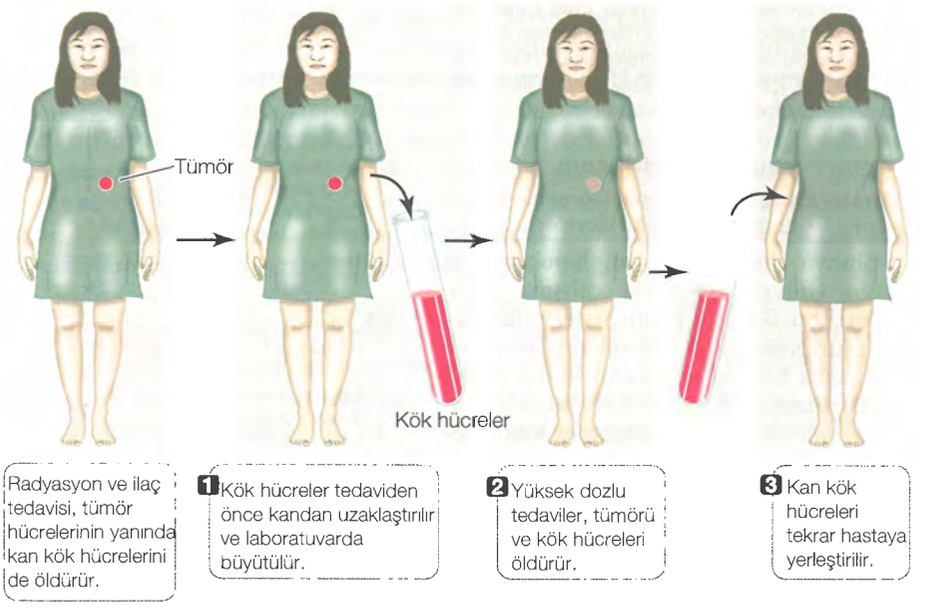
### Multipotent kök hücreler, çevresel sinyallere cevap olarak farklılaşabilirler

Bitkilerdeki köklerin ve sapların uçlarındaki büyüme bölgeleri, farklılaşmamış, çabuk bölünen **kök hücreler** olan *meristemleri içerir. Bu hücreler, köklerin ve sapların çeşitli parçalarını oluşturan özelleşmiş hücre tiplerini meydana getirebilir. Genelde bitkiler, 200 kadar hücre tipine sahip olan hayvanlardan daha az olan 15-20 adet hücre tipine sahiptir.*

Memelilerde kök hücreler, deri, bağırsağın iç tarafı ve kanın ve diğer hücre tiplerinin oluştuğu kemik iliği gibi sık hücre değiştirilmesine ihtiyaç duyan yetişkin dokularda bulunur. Kanadalı hücre biyologu Ernest McCulloch ve James

Till, 1960'ların başında kemik iliği hücrelerini yetişkin fareye enjekte ettiklerinde memeli kök hücrelerini keşfettiler. Alıcı farenin dalağında küçük doku kümeleri oluşturduğunu fark ettiler. Kümelere daha dikkatli baktıklarında her birinin farklılaşmamış kök hücrelerden oluştuğunu gördüler. Bundan önce kök hücrelerin sadece hayvan embriyosunda bulunduğuna inanılıyordu.

Bunlar bölündükçe kök hücreler de ölü hücrelerin yerini almak ve dokuları korumak için farklılaşan yavru hücreler üretirler. Memelilerdeki bu olgun kök hücreler, farklılaşma yetileri oldukça az sayıdaki hücre tipleriyle sınırlı olduğu için totipotent değildir. Başka bir deyişle bunlar multipotent yapıdadırlar. Örneğin kemik iliğinde iki tip **multipotent** *kök hücre bulunur. Mezenşimal kök hücreler olarak adlandırılan bir tip, kemiği ve kas gibi etrafı çevreleyen bağ* dokuları oluşturan hücreleri üretirken hematopoietik kök hücreler olarak adlandırılan bir diğer tip de kırmızı ve beyaz kan hücrelerinin çeşitli türlerini üretir.




**19.5 Kök Hücre Nakli** Multipotent kan kök hücreleri kanser tedavisinde yıkıma uğrayan kök hücrelerle yer değiştirmek için hematopoietik kök hücresi naklinde kullanılabilir.

Multipotent kök hücrelerinin farklılaşması, "istek üzerine" gerçekleşmektedir. Kemik iliğinde farklılaşan kan hücreleri, büyüme faktörleri olarak bilinen özel sinyallere cevap olarak aynısını yaparlar. Bu, *hematopoietik kök hücre nakli* denilen önemli bir kanser tedavisinin temelidir (HSCP) (**Şekil 19.5**). Kanser hücrelerini öldüren bazı tedaviler aynı zamanda bölünen diğer hücreleri de öldürdüğü için hastalardaki kemik iliği kök hücreleri, eğer bu tedaviye maruz kalırlarsa ölecektir. Bu sorunu önlemek için kök hücreler, hastanın kanından çıkartıldı ve laboratuvarda sayılarını artırmak için büyüme faktörü verildi. Hücreler, tedavi sonrasında saklandı ve tedavi sona erdikten sonra bitmiş olan kemik iliğini doldurmak için geri konuldu. Saklanan kök hücreler, kemik iliğinin ortamında farklılaşmak için olan yetilerini korumaktadırlar. Kemik iliği nakli, tümörleri öldürmek için tedaviden yüksek dozda kullanılmasına izin vererek her yıl binlerce insanın hayatını kurtarmaktadır.

Bitişik, komşu hücreler ayrıca kök hücre farklılaşmasını da etkileyebilir. Bölümün başında anlatılan yağdaki kök hücrelerinin tendon hücrelerini oluşturmak için farklılaşması kısmında bunu görüyoruz. Kası oluşturan kemik iliği kök hücreleri, eğer kalbe yerleştirilirse aynısını yapacaklardır. Kalp onarımı için yapılan bunun gibi kök hücre nakli, hasar görmüş bir kalbi onarmak için kök hücrelerin kullanıldığı deneylerde hayvanlar ve hatta kalp krizi geçirmiş insanlarda da gösterilmiştir. Multipotent kök hücreler, birçok organda ve dokuda bulunmuştur ve bunların hastalıkları tedavi etmek için kullanımı ise yoğun olarak araştırılmaktadır.

## Pluripotent kök hücreler, iki yoldan elde edilebilir

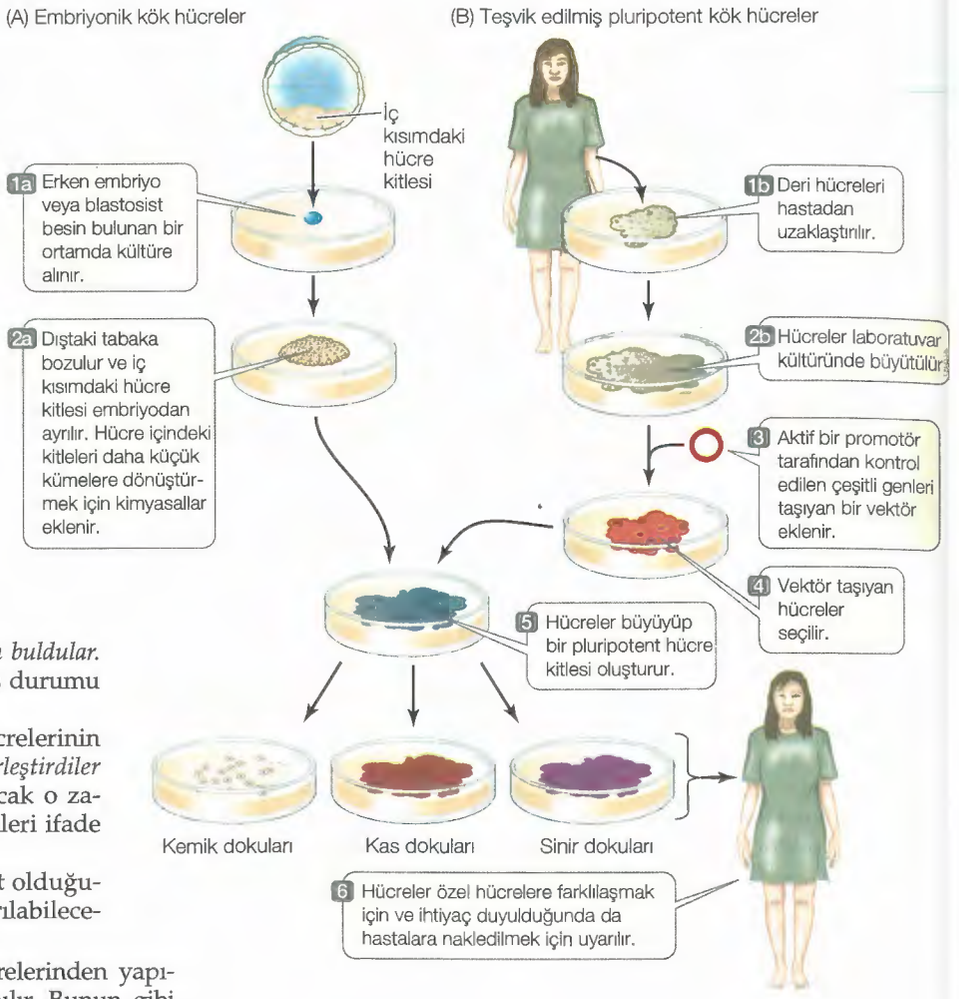
Daha önce de belirtildiği üzere bütün bir hayvanı oluşturabilen totipotent kök hücreler, sadece çok erken embriyolarda bulunur. Hem farede hem de insanda farklılaşmadan önceki en erken embriyonik aşama *blastosist* olarak adlandırılır (bakınız *Şekil* 44.4). Bütün bir embriyo oluşturamamalarına rağmen blastosistteki bir grup hücre, vücuttaki hücrelerin tümünü oluşturma yeteneklerini halen korur. Bu hücreler **pluripotent** olarak ifade edilir ("pluri," çok; "potent," yetili, yetenekli). Faredeki bu **embriyonik kök hücreler** (**ESC'ler**) blastosistten uzaklaştırılabilir ve eğer uygun koşullar sağlanırsa neredeyse kesin bir şekilde laboratuvar kültüründe yetiştirilebilir. Kültürlenmiş fare ESCleri yeniden bir fare blastosistine enjekte edildiğinde kök hücreler, yerleşik hücrelerle karışır ve faredeki tüm hücre tiplerini oluşturmak için farklılaşır. Bu da ESC'lerin laboratuvarda büyürken gelişimle ilgili potansiyellerinden hiçbirini kaybetmediklerini gösterir.

Doğru sinyal sağlandığı takdirde laboratuvarda gelişen ESC'lerin belirli bir yola farklılaşmaları teşvik edilebilir (**Şekil 19.6A**). Örneğin diğer büyüme faktörleri ESC'leri kan hücreleri oluşturmak için uyarırken A vitaminin bir türeviyle fare ESC'lerinin tedavisi ise bu yapıları nöron oluşturması için uyarır. Bu tip deneyler, hem hücrelerin gelişim potansiyelleri hem de çevresel sinyallerdeki rollerini göstermektedir. Bu bulgu, diyabet hastalarındaki hasar görmüş bir pankreas veya Parkinson hastalarında kusurlu çalışan bir beyin gibi belirli dokuları onarmak için farklılaşmış hücre kaynakları olarak ESC kültürlerinin kullanılma olasılığını artırmıştır.

ESCler, donörün *rızası alınarak in vitro* ( "mercek altında" – laboratuvarda) fertilizasyon ile elde edilen insan embriyosundan alınabilir. Bu süreçte genelde bir embriyodan daha fazla elde edildiği için çoğalma için kullanılmayan embriyolar, embriyonik kök hücre izolasyonu için mevcut olabilir. Bu hücreler daha sonra laboratuvarda büyütülebilir ve doku hasarı olan hastalara yapılan nakillerde doku kaynakları olarak kullanılabilir. Bu yaklaşımla ilgili iki problem vardır:

- Bazı insanlar, bu amaç doğrultusunda insan embriyolarının yıkımına karşı çıkmaktadırlar.
- Kök hücreler ve bunlardan türetilen dokular, bir alıcıda bağışıklık tepkisine neden olabilir (bakınız Bölüm 42).

**19.6 Pluripotent Kök Hücreler Elde Etmenin İki Yolu** Pluripotent kök hücreler ya insan embriyosundan (A) ya da deri hücrelerini kök hücrelere dönüştürmek için bunlara yüksek oranda ifade edilmiş genler ekleyerek (B) elde edilebilir.




**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 19.1**
**• Embriyonik Kök Hücreler**

Shinya Yamanaka ve Japonya'daki Kyoto Üniversitesi'ndeki çalışma arkadaşları, bu iki problemin üstesinden gelen pluripotent kök hücrelerini üretmek için başka bir yol geliştirmişlerdir. (**Şekil 19.6B**). Blastosisttten ESC'leri *çıkarmak yerine deri hücrelerindeki* **pluripotent kök hücreleri (iPS hücreleri) uyardılar**. Bu yöntemi sistematik olarak geliştirdiler:

1. *İlk önce kök hücre olmayan* ESC'lerde ifade edilen genleri karşılaştırmak için gen çiplerini kullandılar bakınız (bakınız *Şekil* 18.9). ESC'lerde *yüksek düzeylerde benzeri olmayan bir şekilde ifade edilen birkaç gen buldular. Bu* genlerin, kök hücrelerin farklılaşmamış durumu ve işlevi için gerekli olduğuna inandılar.
2. Daha sonra genleri izole ettiler ve deri hücrelerinin genetik transformasyon *için bir vektöre yerleştirdiler (bakınız* Kısım 18.5). Deri hücrelerinin ancak o zaman yüksek seviyelerde yeni eklenen genleri ifade ettiğini buldular.
3. Son olarak da iPS hücrelerinin pluripotent olduğunu ve birçok dokuya farklılaşmak için uyarılabileceğini gösterdiler.

iPS hücreleri, tedavi edilen bireyin deri hücrelerinden yapılabildiği için bir bağışıklık tepkisinden kaçınılır. Bunun gibi hücreler, insandaki Parkinson hastalığına (bir beyin hastalığı), diyabete ve orak hücre anemisine benzer hastalıklar için hayvanlarda da hücre tedavisinde halihazırda kullanılmaktadır. İnsanlardaki kullanımının takip edilmesi kaçınılmazdır.

## 19.2 ÖZET

**Farklılaşmış hücreler bile uygun kimyasal sinyaller verildiğinde diğer hücre tiplerine farklılaşma yeteneklerini korurlar. Bu, klonlamayı ve hücre teknolojilerini mümkün kılar.**

- Totipotent, pluripotent ve multipotent hücreler arasındaki farklılıkları tanımlayınız. **Bakınız s. 408-411**
- Bir yetişkinin vücut dokularında bulunan kök hücreler embriyonik kök hücrelerden nasıl farklı olarak bulunur? **Bakınız ss. 410-411**
- Pluripotent kök hücreler üretmenin iki yolu nedir? **Bakınız ss. 411-412 ve Şekil 19.6**

Klonlama deneyleri ve kök hücrelerin gözlemlenmesi, bir organizmadaki çoğu farklılaşmış hücrenin aynı genleri taşıdığını göstermiştir. Fakat tüm genler her hücrede ifade edilmez. Hücreler farklılaştıkça gen ifadesini başlatan ve bitiren nedir? Sonraki bölümde hücre farklılaşmasına yol açan gen ifadesindeki değişiklikleri kontrol eden mekanizmalardan birkaçını inceleyeceğiz.

# 19.3 Hücre Farklılaşmasında Gen İfadesinin Rolü Nedir?

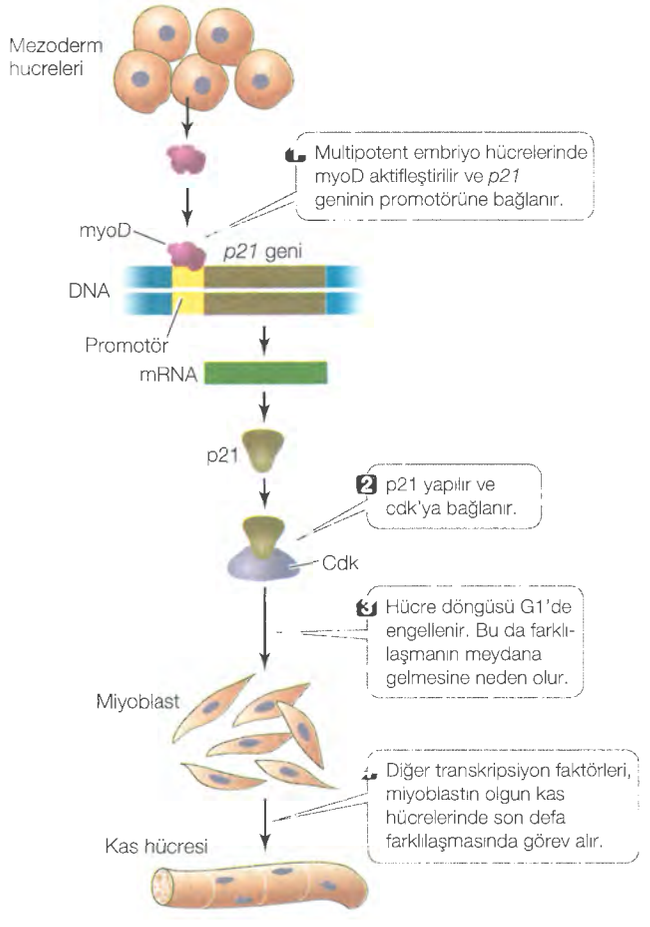
Her hücre, genomu tarafından kodlanan her proteini üretmek için gerekli olan tüm genlere sahip olsa da sadece seçilen genleri ifade eder. Örneğin vücuttaki diğer hücre tipleri yapmazken kıl foliküllerindeki belirli hücreler saçı oluşturan bir protein olan keratini üretir. Bir hücrenin keratin üretip üretmeyeceğini ne belirler? Bölüm 16'da hücrelerin gen ifadesini ve protein üretimini transkripsiyon, translasyon ve translasyon sonrası protein modifikasyonlarıyla düzenlediği bir dizi yol tanımlanmaktadır. Fakat hücre farklılaşmasıyla sonuçlanan gen ifadesini kontrol eden mekanizmalar genelde transkripsiyon seviyesinde çalışmaz.

### Diferansiyel gen transkripsiyonu, hücre farklılaşmasının ayırıcı bir özelliğidir

Hemoglobinin protein bileşenlerinden biri olan β-globin geni, memelilerin kemik iliğinde oluştukları için kırmızı kan hücrelerinde ifade edilir. Bu aynı genin ayrıca beyindeki nöronlarda bulunduğu ama ifade edilmediği (hemoglobin yapmayanlar) nükleik asit hibridizasyonuyla da gösterilebilir. Nükleik asit hibridizasyonunda bilinen bir diziye sahip tek zincirli DNA veya RNA'dan yapılmış bir probun DNA'nın örnek zinci-

rindeki tamamlayıcı kodlama bölgesini ortaya çıkarmak için denatüre edilmiş DNA'ya eklendiğini hatırlayınız (bakınız Şekil 15.16). β-globin geni için olan prob, beyin hücrelerindeki ve olgunlaşmamış kırmızı kan hücrelerindeki DNA'ya uygulanabilir (olgun memeli kırmızı kan hücrelerinin gelişim sırasında çekirdeklerini kaybettiklerini hatırlayınız). Her iki durumda da prob, β-globin geninin hücrelerin iki tipinde de bulunduğunu gösteren tamamlayıcısını bulur. Diğer bir taraftan da β-globin probu eğer DNA yerine iki hücre tipindeki mRNA'ya uygulanırsa β-globin mRNA'yı beyin hücrelerinde değil sadece kırmızı kan hücrelerinde bulur. Bu da genin sadece iki hücre tipinden sadece birinde ifade edildiğini gösterir.

Bu ayırımsal gen ifadesine ne neden olur? Hücre farklılaşmasının çok incelenmiş bir örneği, kas oluşturmak için programlanmış hücrelerdeki farklılaşmamış kas öncü hücrelerinin dönüşümüdür (**Şekil 19.7**). Omurgalı embriyosunda bu hücreler, *mezoderm* denilen bir tabakadan gelir (bakınız Kısım 44.2). Bu hücrelerin kas oluşturmak için ayrılmasındaki kilit olay, bunların bölünmeyi durdurmasıdır. Aslında embriyonun birçok parçasında *hücre bölünmesi ve hücre farklılaşmasının özel olması ortaktır.* Hücre sinyali, geni **MyoD** (miyoblast belirleyici gen) olarak adlandırılan bir transkripsiyon faktörü için etkinleştirir. Transkripsiyon faktörlerinin belirli genlerin




**19.7 Kas Hücrelerinin Oluşumunda Transkripsiyon ve Farklılaşma** Bir transkripsiyon faktörü olan MyoD'nin aktifleştirilmesi, kas hücrelerinin farklılaşmasında önemlidir.

ifadesini düzenleyen DNA bağlayıcı proteinler olduğunu hatırlayınız. Bu durumda MyoD, normalde G1'deki hücre döngüsünü uyaran sikline bağlı kinazların bir inhibitörü olan p21 genini etkinleştirir (bakınız Şekil 11.6). *p21* geninin ifade edilmesi, hücre döngüsünün durmasına yol açar ve daha sonra da diğer transkripsiyon faktörleri farklılaşmanın başlayabilmesi amacıyla bu tablonun içine girer. İlginç bir şekilde *myoD* yetişkin kasında bulunan kök hücrelerde de aktifleştirilir. Bu da bu transkripsiyon faktörünün, hasar gördükçe veya eskidikçe kasın onarılmasındaki görevini göstermektedir.

Gelişimdeki en temel kararları yönlendiren (genellikle diğer kromozomlar üzerindeki diğer genleri düzenleyerek) *myoD* gibi genler, genelde transkripsiyon faktörlerini kodlar. Bazı durumlarda da tek bir transkripsiyon faktörü, bir hücrenin belirli bir yoldan farklılaşmasına neden olabilir. Diğerlerinde de genler ve proteinler arasındaki karmaşık etkileşimler, diferansiyel gen ifadesine neden olan transkripsiyon olaylarının bir dizilimini belirler.

## 19.3 ÖZET

**Farklılaşmada, transkripsiyon faktörleri tarafından transkripsiyon seviyesinde kontrol edilen seçici gen ifadesi vardır.**

- Hücre farklılaşması sırasında ifade edilen genleri belirlemek için hangi teknikleri kullanabilirsiniz? Bakınız s. 412-413
- Transkripsiyon faktörlerinin farklılaşmayı kontrol etmedeki rolü nedir? Bakınız s. 413 ve Şekil 18.7

Hücre farklılaşmasında, genlerin kapsamlı transkripsiyonel düzenlenmesi vardır. Fakat bir hücrenin diğer birkaç diziyi değil de genlerin bir setini ifade etmesine ne neden olur?

# 19.4 Hücrenin Akıbeti Nasıl Belirlenir

Döllenmiş yumurta, karaciğer, kas ve sinir hücreleri gibi vücutta farklılaşmış birçok hücreyi üretmek için birçok hücre bölünmesi geçirir. Bir hücre nasıl farklı birçok hücre tipi oluşturabilir? Bu olayın gerçekleşmesinin iki yolu vardır:

- **Sitoplazmik ayrılma** (eşit olmayan sitokinez). Bir yumurtanın, zigotun veya öncül hücrenin içindeki bir faktör, sitoplazma içerisinde eşit olmayan bir şekilde dağıtılmış olabilir. Hücre bölünmesinden sonra faktör, bazı yavru hücrelerde ya da hücrelerin bölgelerinde bulunur ama bazılarında bulunmaz.
- **İndüksiyon** (hücre-hücre iletişimi). Bir faktör, belirli hücreler tarafından aktif bir şekilde üretilir ve diğer hücreler belirlensin (determine olsun) diye salgılanır.

### Sitoplazmik ayrılma, polariteyi ve hücrenin akıbetini belirleyebilir

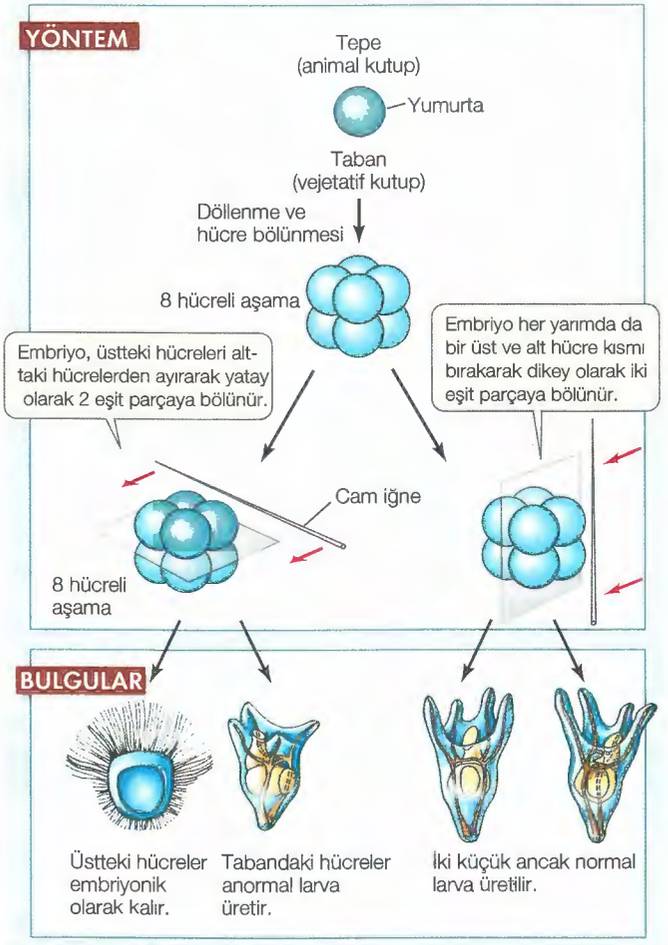
Gen ifadesi *örüntüsündeki* bazı farklılıklar, hücreler arasındaki *sitoplazmik* farklılıkların sonuçlarıdır. Böyle bir sitoplazmik fark, bir organizmanın ya da yapının ayrı *"üst" ve "alt" uçların* doğmasıdır; böyle bir farklılık **polarite** (**kutuplaşma**) olarak adlandırılır. Kutuplaşmanın birçok örneği, gelişim ilerledikçe

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 19.8 Erken Gelişme Döneminde Olan Denizkestanesi Embriyosundaki Asimetri

Bir embriyo geliştikçe hücreler belirlenir ve nihai kaderleri de gittikçe daha dar bir anlamda tanımlanır. Sekiz hücreli denizkestanesi embriyosunun hücreleri aynı görünür ve aynı gelişimsel potansiyele sahip olmaları da beklenebilir. Peki sahipler midir? Hans Driesch gelişimsel potansiyellerini araştırmak için bu küçük embriyonun farklı parçalarını birbirinden ayırmıştır. Deneyleri, sekiz hücreli aşamada bile hücrenin kaderin belirlenmesine devam edilmekte olduğunu göstermiştir.

**HİPOTEZ** **Döllenmiş yumurtadaki ve embriyodaki farklı bölgeler farklı gelişimsel akıbetlere sahiptir.**




**SONUÇ** **Denizkestanesi embriyosunun üstteki ve alttaki yarıları, gelişim potansiyelleri bakımından farklılık gösterir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 19.2 • Embriyoda Erken Asimetri

gözlemlenmektedir. Başımız, arta kalan diğer kısımlarımızdan farklıdır; ve kollarımızın ve bacaklarımızın distal (uzak) uçları (el bilekleri, ayak bilekleri, el parmakları, ayak parmakları), proksimal (yakın) uçlarından (omuzlar ve kalçalar) farklıdır. Kutuplaşma, erken yaşta gelişebilir. Hatta döllenmiş yumurtanın içindeki yumurta sarısı ve diğer faktörler genelde asimetrik olarak dağılmıştır. Hayvanlarda erken gelişim sırasında polarite, zigotun üstündeki *animal kutup* ve altındaki *vejetatif kutup* tarafından belirlenir.

İtalya Napoli'de "Deniz Biyolojisi İstasyonunda" görev yapan Hans Driech yirminci yüzyılın başlarında sitoplazma ayrılmasının gelişim üzerindeki etkilerini göstermiştir (**Şekil 19.8**). Denizkestanesinin çok erken gelişimi, döllenmiş yumurtanın mitozla hızlı ve *eşit şekilde bölünmeler* geçirmesiyle meydana gelir. Bu aşamada boyutta hiçbir artış yoktur. Sadece hücrelerin bölünmesi *söz konusudur. Eğer sekiz hücreli bir embriyo dikkatli bir şekilde dikey olarak iki adet dört hücreli yarılara ayrılırsa,* her iki yarı da normal larva (küçük de olsa) haline gelir. Ama eğer sekiz hücreli embriyo yatay bir şekilde kesilirse alttaki yarı küçük ve anormal olan larva halini alırken üst yarısı pek gelişme gösteremez.

Denizkestanesinin yumurtasının vejetatif olan ayrılmış yarısına, gelişim için gerekli olan en azından bir faktörün olması açık bir şekilde gereklidir. Öyle ki 8 hücreli embriyonun alttaki *hücreleri bu temel faktörü alırken üstteki hücreler almaz. Deneylerde,* **sitoplazmik belirleyiciler** denilen belirli maddelerin yumurta sitoplazmasına *eşit şekilde* dağıtılmadığı saptanmıştır. Sitoplazmik belirleyiciler, birçok organizmanın embriyonik gelişimini yönetmede rol oynar (**Şekil 19.9**). Bu belirleyiciler nelerdir ve bunların eşit olmayan bir şekilde dağıtılmasını ne açıklar?

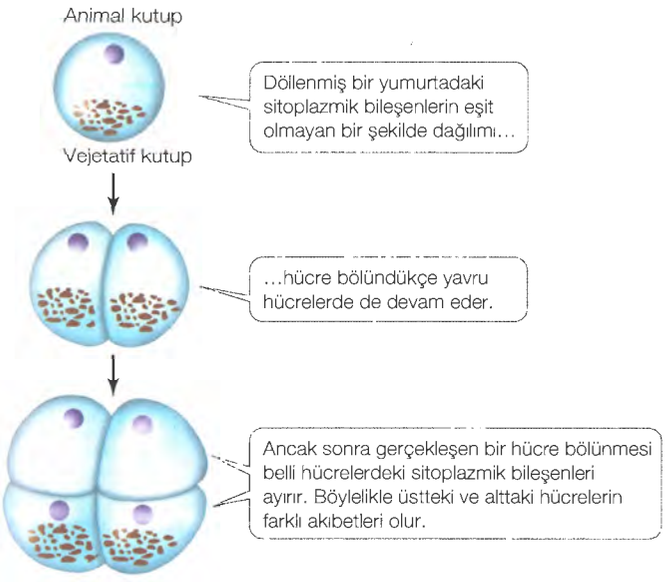
Hücre iskeleti, yumurtadaki sitoplazmik belirleyicilerin asimetrik dağılımına sebep olur. Hücre iskeletindeki mikrofilamentlerin ve mikrotübüllerin önemli bir işlevinin de hücredeki materyallerin hareket etmesine yardım etmek olduğunu Kısım 5.3'ten hatırlayınız. İki özellik, bu yapıların bunları yapabilmesini sağlar:

- Mikrotübüllerin ve mikrofilamentlerin kutupları vardır. Artı uçlarına alt birimler eklenerek büyürler.
- Hücre iskelet elemanları, mRNA'nın taşınmasında kullanılabilen özel proteinleri bağlayabilir.

Örneği denizkestanesinin yumurtasındaki bir protein, hem mikrofilamentin büyüyen (+) ucunu hem de bir sitoplazmik belirleyiciyi kodlayan mRNA'yı bağlar. Mikrofilament, hücrenin bir ucuna doğru büyüdükçe mRNA'yı da beraberinde taşır. mRNA'nın asimetrik dağılımı, kodladığı proteinin de aynı şekilde dağıtılmasına yol açar. Yani bir zamanlar özelleşmemiş sitoplazmik determinantlar, şimdi hücresel yapılar, mRNA'lar ve proteinler cinsinden tanımlanabilmektedir.

### Bir hücreden diğerine geçen indükleyiciler, hücrenin akıbetini belirleyebilir

"İndüklemenin" farklı bağlamlarda farklı anlamları vardır. Biyolojide genel anlamda bir değişimin veya sürecin başlatılması ya da nedeni anlamında kullanılabilir. Fakat hücresel farklılaşma bağlamında gelişmekte olan bir embriyodaki hücrelerin bir diğerinin gelişimsel geleceğini etkilemesi ve onunla iletişim kurmasındaki sinyal (uyarı) olaylarından bahseder. İndüksiyonda kimyasal sinyaller ve sinyal iletim mekanizmaları vardır. İndüksiyonun bu şeklinin iki örneğini tanımlayacağız: Bunlardan biri, gelişmekte olan bir omurgalı gözündeki, diğeri ise bir yuvarlak solucan türü olan *Caenorhabditis elegans*'ın gelişmekte olan üreme yapısındaki indüksiyondur.




**19.9 Sitoplazma Ayrımının Prensibi** Bir hücrenin sitoplazmasındaki bazı bileşenlerin eşit olmayan bir şekilde dağıtılması, kendi soyunun akıbetini belirleyebilir.

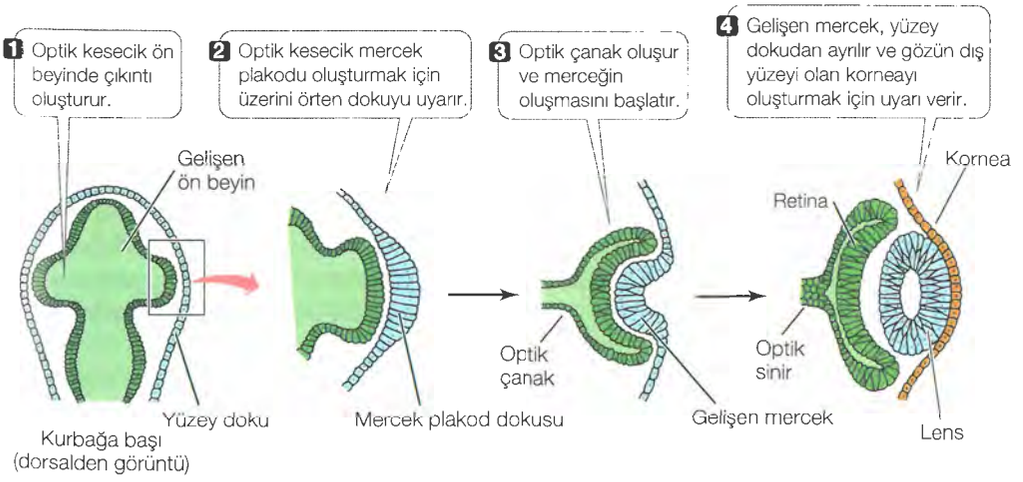
**OMURGALI GÖZÜNDEKİ MERCEK FARKLILAŞMASI** Omurgalı gözündeki merceğin gelişimi, indüksiyonun klasik bir örneğidir. Bir kurbağa embriyosunda gelişmekte olan ön beyin, kafanın yüzeyindeki hücrelerle temasa geçinceye kadar genişleyen *optik keseleri* oluşturmak için çıkıntı oluşturur (**Şekil 19.10**). Temas bölgesindeki yüzey dokuları kalınlaşır. Böylelikle son olarak merceği oluşturacak doku olan bir *mercek taslağını* oluşturur. Mercek taslağı içe doğru bükülür, kendi üstüne katlanır ve son olarak da merceği oluşturacak olan bir yapı üretmek için yüzeyden kopar. Eğer büyümekte olan optik kese yüzey hücrelerle temasa geçmeden önce kesilirse hiçbir mercek oluşmaz. Optik kese ve yüzey hücrelerinin arasına geçirimsiz bir engel koymak da ayrıca merceğin oluşmasını önler. Bu gözlemler, yüzey dokusunun optik keseden bir sinyal aldığında merceği oluşturmaya başladığını ortaya koymaktadır. Böyle bir sinyal, **indükleyici** olarak isimlendirilir.

İndükleyiciler, tepki veren hücrelerdeki gen ifadesinin sırasını tetikler. Hücrelerin, gelişimi yöneten ve vücut planının oluşturulmasını yönlendiren farklı gen gruplarını nasıl devreye soktukları konusu, gelişim ve evrim biyologlarının büyük ilgisini çekmektedir. Biyologlar, bu süreçleri yöneten önemli prensipleri araştırmak için model organizmaları kullanmaktadırlar.

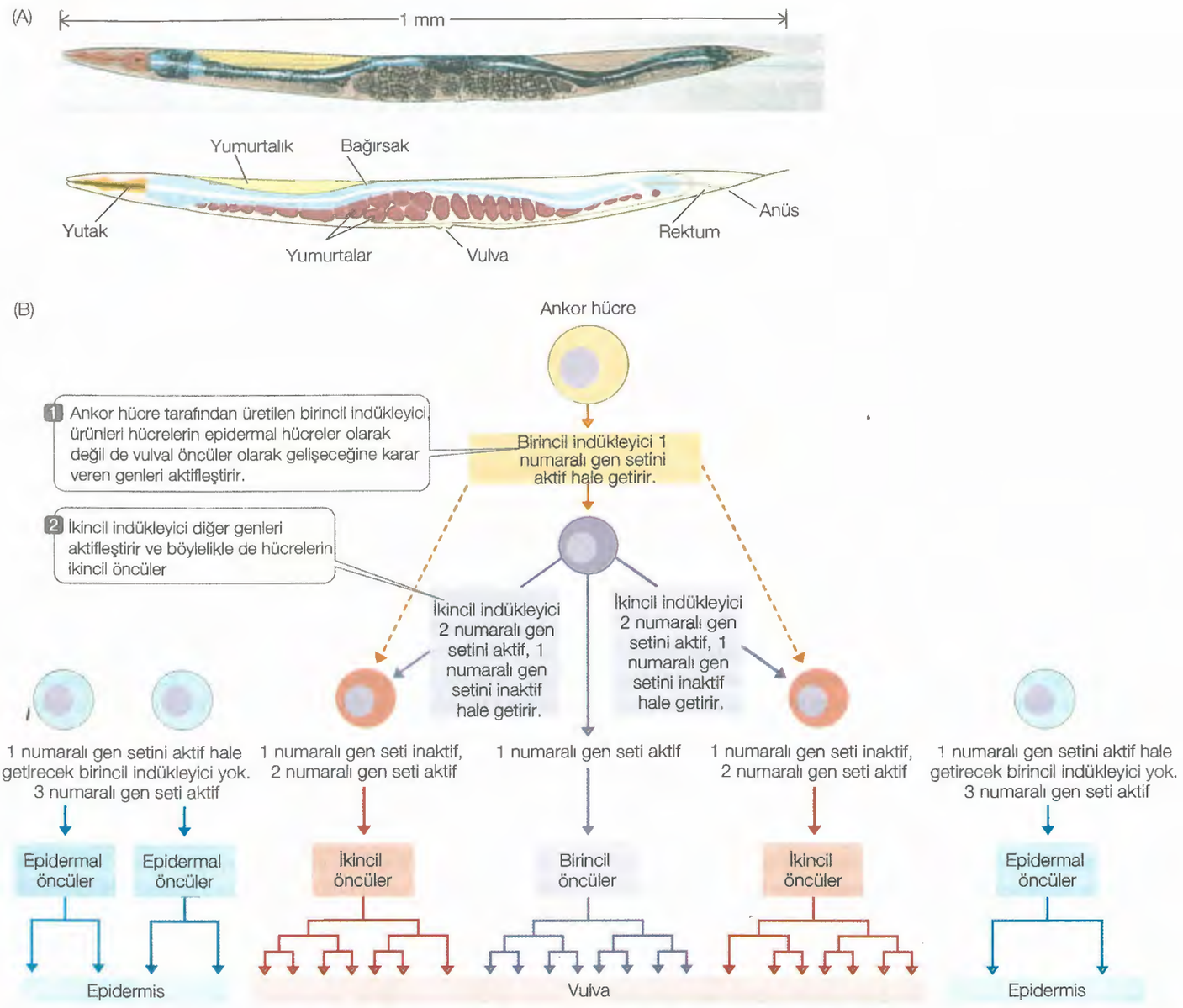
**YUVARLAK SOLUCANDA VULVA FARKLILAŞMASI** *Küçük* bir yuvarlak solucan olan *Caenorhabditis elegans*, gelişimi inceleme açısından çok tutulan bir model organizmadır. Genomu, dizilenen ilk ökaryotik genomlardan biridir (bakınız Kısım 17.3). Döllenmiş yumurtadan larvaya sadece 8 saatte dönüşür ve solucan, yetişkinlik aşamasına sadece 3.5 *günde erişir. Bu süreç, vücut örtüsü şeffaf* olduğu için düşük büyütme güçlü bir diseksiyon mikroskobuyla kolayca gözlemlenebilir (**Şekil 19.11A**).

Olgun nematod, *hermafrodittir*. Hem erkek hem de dişi üreme organlarını taşır. Ventral (alttaki) yüzeydeki *vulva* denilen bir delik aracılığıyla yumurtasını bırakır. Gelişim sırasında *ankor hücresi* denilen tek bir hücre, solucanın ventral yüzeyinde altı hücre oluşturmak için vulvayı uyarır. Bu durumda iki moleküler sinyal vardır: *birincil uyarıcı* ve *ikincil uyarıcı* (veya *lateral sinyal*). Altı karın hücresinin her birinin, olası *üç* akıbeti vardır: birincil vulval öncül *hücre olabilir, ikincil* vulval, öncül *hücre olabilir veya basit bir şekilde* solucanın derisinin bir parçası yani bir epiderm hücresi olabilir. Olayların sırasını **Şekil 19.11B**'den takip edebilirsiniz. Birincil uyarıcının derişim gradiyenti, yani LIN3, anahtardır: ankor hücresi, hücreden dışarıya difüzyonla dağılan ve komşu *hücrelere* göre bir derişim gradiyenti oluşturan LIN-3'ü üretir. En çok LIN-3 alan hücreler, vulval öncü hücreler olur. Ankor hücreden biraz uzakta olan hücreler, daha az LIN-3 alırlar ve epidermis *hücresi* olurlar. İndüksiyon, yanıt veren hücrelerde sinyal iletimi basamakları boyunca belirli genlerin aktifleştirilmesi veya etkisizleştirilmesi *için* gereklidir (**Şekil 19.12**).

Yuvarlak solucanın gelişimi, *gelişimin çoğunun, hücrenin iki alternatif yoldan birinden ilerlemesine izin veren moleküler değişiklikler tarafından kontrol edildiğiyle* ilgili önemli gözlemleri gözler önüne serer. Gelişim biyologlarının uğraştıkları bir sorun da bu değişiklikleri bulmak ve bunların nasıl çalıştığını belir-




**19.10 Omurgalının Göz Gelişimindeki Embriyonik İndükleyiciler** Bir kurbağanın gözü farklı hücreler komşu hücrelerdeki değişiklikleri başlattıkça gelişir.



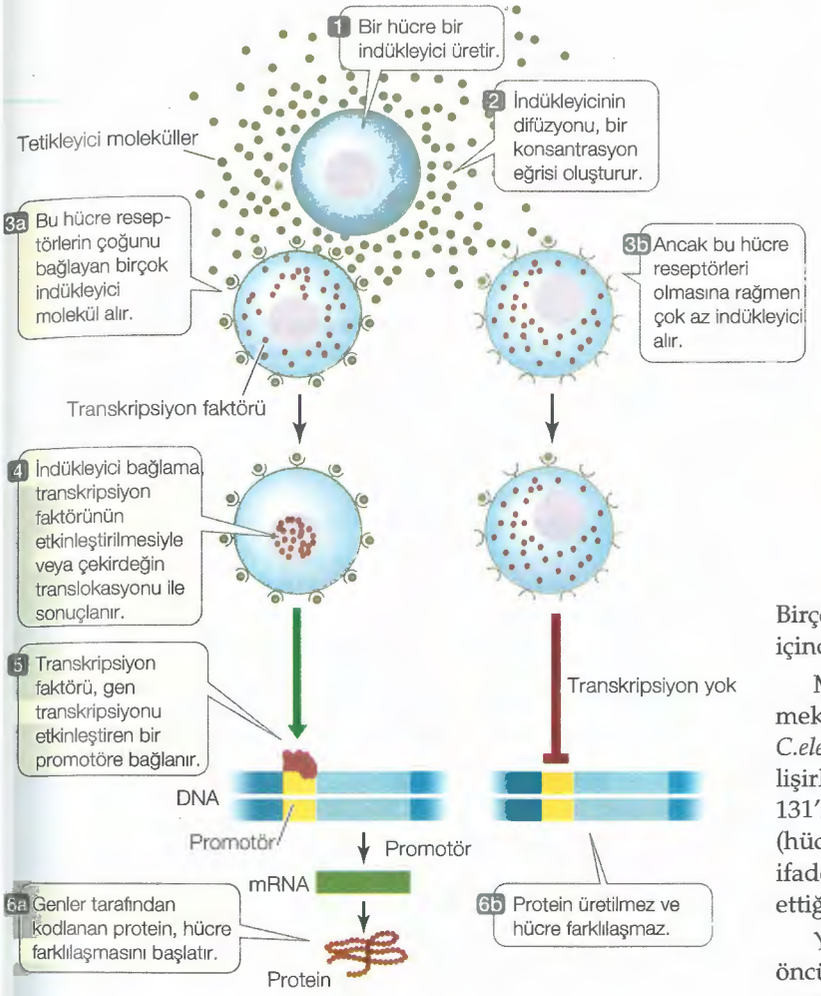

**19.11 Caenorhabditis elegans'ın Vulval Gelişimindeki İndüksiyon** (A) Bir yuvarlak solucan olan C. elegans türünde döllenmiş bir yumurtadan, gelişmiş bir yetişkinde bulunan 959 hücreye kadar olan tüm hücre bölünmelerini takip etmek mümkün olmuştur. (B) Vulval gelişim sırasında ankor hücresi tarafından salgılanmış bir molekül (LIN-3 proteini), birincil indükleyici olarak hareket eder. Birincil öncü hücre (LIN-3'ün en yüksek konsantrasyonuna ulaşan) daha sonra komşuları üzerinde çalışan ikincil bir indükleyici (lateral sinyal) salgılar. Bu moleküler değişiklikler tarafından tetiklenen gen ifadesi modelleri, hücrelerin akibetini belirler.

lemektir. *C. elegans*'ın ankor hücresi tarafından oluşturulan birincil indükleyici olan LIN-3, EGF (epidermal büyüme faktörü) denilen bir omurgalının büyüme faktörüyle homologdur. LIN-3, vulval öncü hücrelerin yüzeylerindeki bir reseptöre bağlanıp içinde Ras proteini ve MAP kinazları olan bir sinyal iletim basamağını etkin hale getirir (bakınız Şekil 7.12). Bu, vulval hücrelerin farklılaşmasında genlerin transkripsiyonunun artmasıyla sonuçlanır.

## 19.4 ÖZET

**Hücresel farklılaşmada sitoplazmik ayrılma ve indüksiyon vardır. Sitoplazmik ayrılma, yumurtadaki, zigottaki veya erken embriyodaki gen ürünlerinin eşit olmayan bir şekilde dağıtılmasıdır. İndüksiyon, bir hücre ya da doku, diğerine kimyasal bir sinyal gönderdiğinde meydana gelir.**

- Sitoplazmik ayrılma döllenmiş bir yumurtada nasıl polariteye yol açar ve polarite, hücre farklılaşmasını nasıl etkiler? **Bakınız ss. 413-414 ve Şekil 19.9.**
- İndüksiyon omurgalı gözündeki doku oluşumunu nasıl etkilediğiyle ilgili bir örnek veriniz. **Bakınız s. 416 ve Şekil 19.10.**
- İndükleyici moleküller, farklılaşmış hücreler üretmek için transkripsiyon molekülleriyle nasıl etkileşirler? **Bakınız s. 416 ve Şekil 19.12**




**19.12 İndüksiyon** Bir indükleyicinin konsantrasyonu, transkripsiyon faktörünün etkinleştirildiği dereceyi doğrudan etkiler. İndükleyici hedef üzerindeki bir reseptöre bağlanarak çalışır. Bu bağlanmayı, transkripsiyon faktörünün etkinleştirilmesini veya sitoplazmadan çekirdeğe doğru yerinin değiştirilmesini kapsayan sinyal iletimi takip eder. Çekirdekte hücre farklılaşmasında rol alan genlerin anlatımını düzenlemek için uyarı verir.

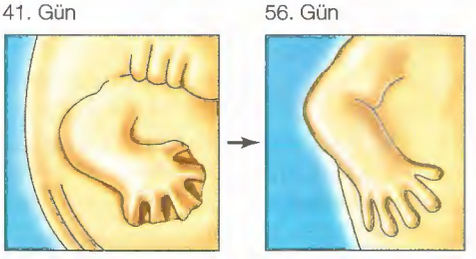
Hücrenin farklılaşmasına yol açan sitoplazmik ayrılma ve indüksiyonun bu süreçlerin gelişmekte olan çok hücreli organizmalarda organların oluşumuna nasıl sebebiyet verdiğinin iki örneğini gördük. Şimdi de gen ifadesinin farklılaşmayı ve gelişimi nasıl etkilediğine daha yakından bakacağız.

## 19.5 Gen İfadesi, Örüntü Oluşumunu Nasıl Belirler?

**Örüntü oluşumu,** bir dokunun ya da organizmanın boyutsal organizasyonuyla sonuçlanan bir süreçtir. Vücut formunun oluşturulması demek olan morfogenez ile çok yakın bir şekilde bağdaştırılabilir. Morfogenez, farklılaşmanın takip ettiği birçok hücre bölünmesini içerir ve bu beklenen bir durumdur. Ancak morfogenez sırasında meydana gelen ve apoptoz olarak adlandırılan programlanmış hücre ölümünün miktarı beklenmeyecek düzeydedir.

### Çoklu genler, gelişimle ilgili programlanmış hücre ölümünü belirlemek için etkileşir

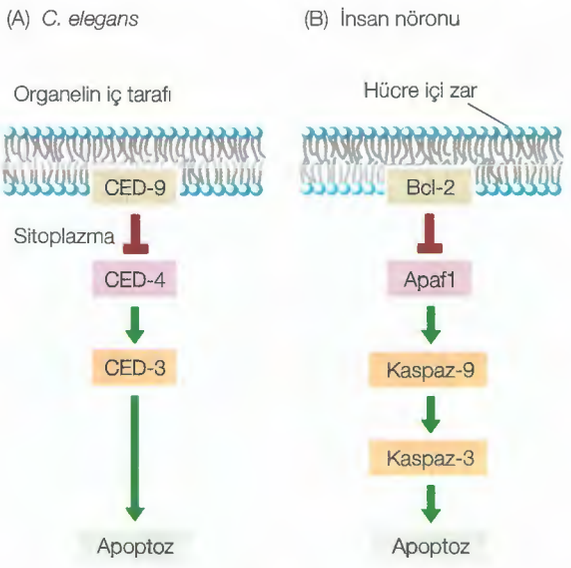
Apoptozun hücre ölümüne yol açan programlanmış olaylar dizisi olduğunu Kısım 11.6'da belirtmiştik. Apoptoz, normal gelişimin ve bir organizmanın yaşamının ayrılmaz bir parçasıdır. Örneğin erken gelişme dönemindeki bir insan embriyosunda eller ve ayaklar küçük paletlere benzer. El ve ayak parmakları olacak olan dokular, bağ dokuyla bağlıdır. Gelişimin 41. ve 56. günleri arasında parmaklar arasındaki hücreler ölür ve el ve ayak parmaklarını serbest bırakır:



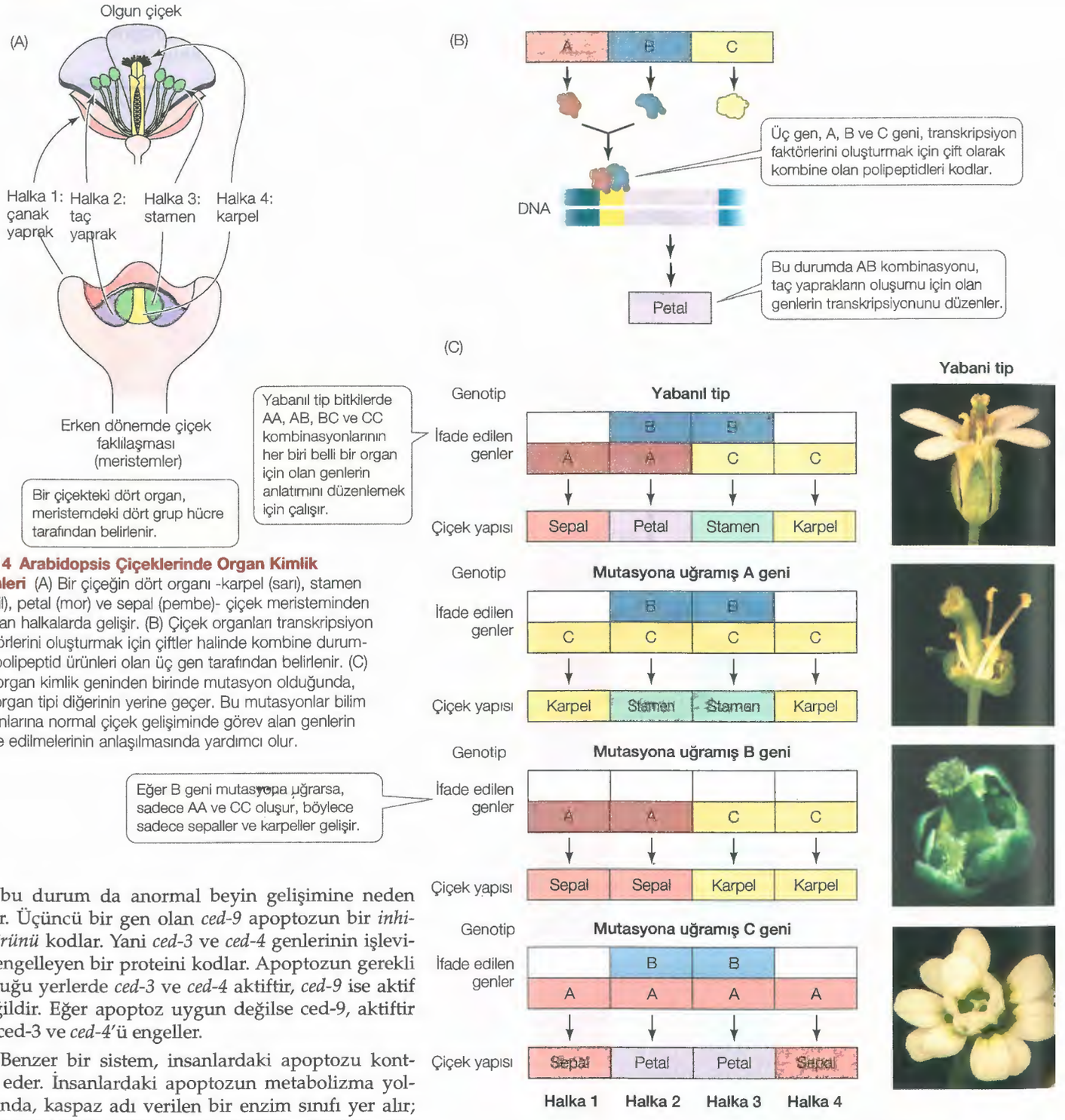

Birçok hücre ve yapı oluşur ve daha sonra da apoptozun da içinde olduğu süreçlerde gelişim sırasında kaybolur.

Model organizmalar, apoptozda görev alan genleri incelemek için çok faydalı olmuşlardır. Örneğin yuvarlak solucan *C.elegans*, döllenmiş bir yumurtadan bir yetişkine doğru gelişirken tam olarak 1.090 somatik hücre üretir ama bunların 131'i ölür ve yetişkin solucanda 959 hücre kalır. *ced-4* ve *ced-3* (hücre ölümü için) olarak adlandırılan iki genin ardı ardına ifade edilmesinin, bu programlanmış hücre ölümünü kontrol ettiği görülmektedir (**Şekil 19.13**).

Yuvarlak solucanın sinir sistemindeki 302 nöron, 405 tane öncül hücreden gelir. Bu nedenle de 103 nöral öncül hücre, apoptoz geçirir. *ced-3* ya da *ced-4* tarafından kodlanan protein eğer işlevsel değilse, 405 hücrenin tümü nöronları oluşturur




**19.13 Apoptoz İçin Metabolik Yollar** *C. elegans* solucanındaki (A) ve insandaki (B) apoptoz için benzer olan metabolik yollar, benzer dizilimleri ve işlevleri olan genler tarafından kontrol edilir.




**19.14 Arabidopsis Çiçeklerinde Organ Kimlik Genleri** (A) Bir çiçeğin dört organı -karpel (sarı), stamen (yeşil), petal (mor) ve sepal (pembe)- çiçek meristeminden oluşan halkalarda gelişir. (B) Çiçek organları transkripsiyon faktörlerini oluşturmak için çiftler halinde kombine durumda polipeptid ürünleri olan üç gen tarafından belirlenir. (C) Üç organ kimlik geninden birinde mutasyon olduğunda, bir organ tipi diğerinin yerine geçer. Bu mutasyonlar bilim insanlarına normal çiçek gelişiminde görev alan genlerin ifade edilmelerinin anlaşılmasında yardımcı olur.

ve bu durum da anormal beyin gelişimine neden olur. Üçüncü bir gen olan *ced-9* apoptozun bir *inhibitörünü* kodlar. Yani *ced-3* ve *ced-4* genlerinin işlevini engelleyen bir proteini kodlar. Apoptozun gerekli olduğu yerlerde *ced-3* ve *ced-4* aktiftir, *ced-9* ise aktif değildir. Eğer apoptoz uygun değilse ced-9, aktiftir ve ced-3 ve *ced-4*'ü engeller.

Benzer bir sistem, insanlardaki apoptozu kontrol eder. İnsanlardaki apoptozun metabolizma yollarında, kaspaz adı verilen bir enzim sınıfı yer alır; bu enzimler, *C .elegans*'taki *ced-3* tarafından kodlanan proteinle benzer aminoasit dizisine sahiptir (bakınız Şekil 11.22). İnsanlar, apoptozu engelleyen ve *ced-9*'un ürünü ve CED-4 gibi apoptozu başlatan bir başka protein olan Apaf1 ile benzer bir proteine sahiptir ve bu protein Bcl-2 olarak adlandırılır. İnsanların sinir sistemi geliştikçe oluşan nöronların yarısı apoptoz geçirir. Evrimsel süreçte 600 milyon yıldan fazla bir süre önce birbirinden ayrılmış iki tür olan insanlar ve nematodlar, programlanmış hücre ölümünü kontrol eden benzer genlere sahiptirler (bakınız *Şekil 19.13). Bu metabolik yolun* ortaklığı, durumun önemine işaret etmektedir: mutasyonlar zararlıdır ve evrim, bunlara karşı seçilim yapar.

## Bitkiler organ kimlik genlerine sahiptir

Hayvanlar gibi bitkiler de organlara sahiptir –örneğin, yapraklar ve kökler. Birçok bitki çiçek oluşturur ve *çoğu* çiçek dört tip organdan oluşur. Bunlar, çanak yapraklar, taç yapraklar, stamenler (erkek üreme organları) ve karpellerdir (dişi üreme organları). Çiçeğe ait bu organlar, merkeze ait bir eksenin etrafında, iç içe olmak üzere dairesel olarak dizilirler. Çanak yapraklar, dış tarafta; karpeller ise *iç* tarafta yer alırlar (**Şekil 19.14A**).

Model bitki *Arabidopsis thaliana*'da (thale teresi) çiçekler, gelişip uzadıkça sürgünün tepesinin etrafında dairesel bir şekilde gelişir. Halkalar, sapın üzerindeki büyüme bölgesinde bulunan bir kubbede düzenlenmiş, farklılaşmamış 700 hücreden oluşmuş bir *meristemden* gelişir. Belirli bir halkanın kimliği nasıl belirlenir? **Organ kimlik genleri** olarak adlandırılan bir grup gen, *özgün* halka özelliklerini üretmek için kombinasyon halinde çalışan proteinleri kodlar (**Şekil 19.14B ve C**):

- A Sınıfındaki genler, çanak ve taç yaprakları oluşturan sırasıyla 1, ve 2. halkalarda ifade edilirler.
- B Sınıfındaki genler, taç yaprakları ve stamenleri oluşturan 2. ve 3. halkalarda ifade edilirler.
- C Sınıfındaki genler, stamenleri ve meyve yapraklarını oluşturan 3. ve 4. halkalarda ifade edilirler.

*İki deneysel kanıt*, organ kimliği geni işlevinin bu modelini desteklemektedir:

- *İşlevin yitirildiği mutasyonlar*: örneğin A sınıfındaki bir gende oluşan mutasyon, hiçbir çanak veya taç yaprağın oluşmamasına yol açar. Herhangi bir organizmada bir organın başka bir organla değiştirilmesine *homeosis* denir ve bu tip bir mutasyon, bir **homeotik mutasyondur** (bakınız *Şekil 19.14C*).
- *İşlev kazanılan mutasyonlar*: örneğin C sınıfındaki gen için olan bir promotör yapay olarak A sınıfındaki bir genle birleştirilebilir. Bu durumda A sınıfı geni, dört halkanın tümünde ifade edilir ve bu da sadece çanak ve taç yaprakların oluşmasına neden olur.

A, B ve C sınıflarındaki genler, iki polipeptid alt birimine sahip protein ve dimerler kadar aktif olan transkripsiyon faktörlerine sahiptir. Bu durumlardaki gen düzenlemeleri, *tümleşiktir*. Yani dimerin kompozisyonu, hangi genlerin aktif olacağını belirler. Örneğin iki adet A sınıfı monomerinden oluşan bir dimer, çanak yaprakları oluşturan genlerin transkripsiyonunu etkinleştirir; A ve B monomerlerinden oluşan bir dimer, taç yaprakları oluşturur vs. diğer birçok bitki transkripsiyonu faktörlerinde olduğu gibi A, B ve C proteinlerinin de ortak bir özelliği, **MADS kutusu** denilen DNA bağlayıcı bir bölgedir. Bu proteinler ayrıca bir *transkripsiyon başlatma kompleksindeki* diğer proteinleri bağlayabilen bölgelere de sahiptir. Bölüm 16'da belirttiğimiz üzere ökaryotlarda transkripsiyon başlatma, promotördeki DNA ve diğer proteinlerle etkileşime geçen bir protein kompleksi tarafından kontrol edilir. MADS kutusu proteinleri, özgün genlerin ifadesini kontrol etmek için bu komplekse katılır.

Çok bilinen bazı süs bitkileri, çiçek organı kimliği genlerinde mutasyonlar vardır. Örneğin birçok gül çeşidi, bir C geninde mutasyona sahiptir ve bu da yaban güllerinde bulunan beş taç yapraktan oluşan tek bir takımın yerine çoklu taç yaprakları dizisiyle sonuçlanır. Çiçek organ kimliğinin moleküler temelinin anlaşılması için pratik kullanım yapılabilir. İnsanların yeme alışkanlıklarını oluşturan besinlerin çoğu, çiçeğin dişi üreme organı olan meyve yapraklarından oluşmuş meyvelerden ve tohumlardan gelir. Daha çok meyve yaprağı üretmek için genetiği değiştirilmiş bitkiler, bir ekinin ürettiği meyvenin veya tahılın miktarını artırabilir. *Arabidopsis* için burada tanımlananlara benzer olan bir genetik sistem, insanların en çok tükettiği bitki olan pirincin çiçek organının oluşmasını kontrol eder. Bu genlerdeki uygun mutasyonlar, bitki başına daha çok tanenin üretilmesine neden olabilir.

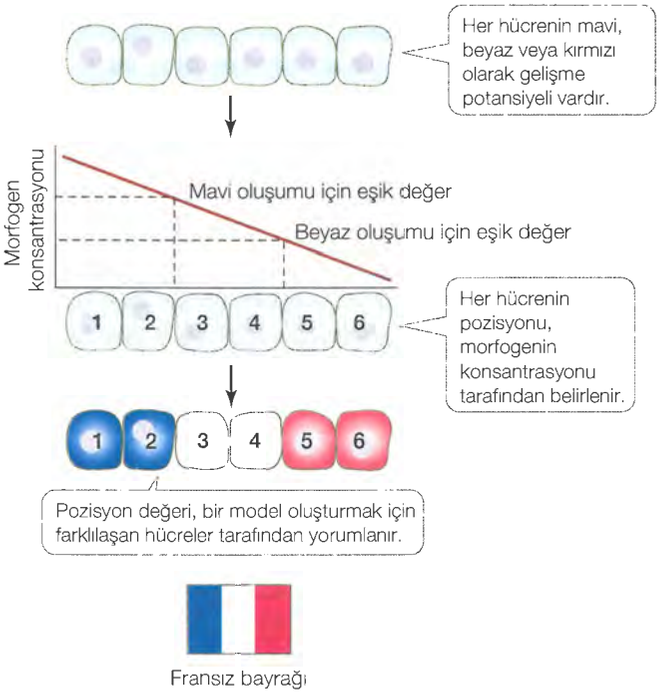
Çiçek organının kimlik geninin transkripsiyonu, içinde LEAFY proteini olan diğer gen ürünleri tarafından kontrol edilir. *LEAFY* genlerinde işlevin yitirildiği mutasyonlara sahip olan bitkiler, çiçek yerine çiçekli gövdeler oluştururlar; ve brakte olarak adlandırılan değişikliğe uğramış yaprakların sayısını artırırlar. Yabani tip LEAFY proteini, çiçek üretebilsinler diye A, B ve C sınıfı genlerinin ifadesini başlatan bir transkripsiyon faktörü gibi çalışır. Bu bulgunun pratik uygulamaları da vardır. Bir narenciye ağacının çiçek açması ve meyve vermesi genelde 6-20 yıl alır. Bilim insanları, güçlü bir şekilde ifade edilmiş bir promotörle eşleşmiş LEAFY genini ifade eden transgenik portakal ağaçları üretmişlerdir. Bu ağaçlar, normal ağaçlardan daha erken çiçek açmakta ve meyve vermektedir.

## Morfogen gradiyentleri, pozisyonla ilgili bilgi sağlar

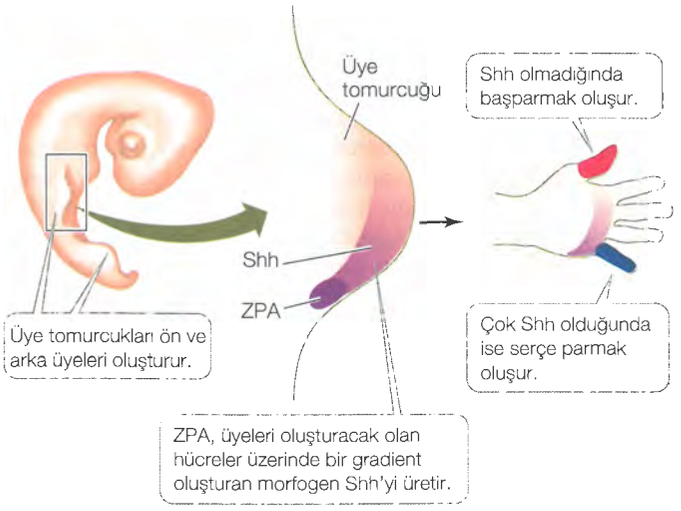
Gelişim sırasında hücrelerle ilgili " Ben neyim (veya ben ne olacağım)?" kilit sorusu, genelde kısmen "Ben neredeyim?" ile cevaplandırılır. Gelişmekte olan bir yuvarlak solucanda, ankor hücreyle olan pozisyonlarına bağlı olarak vulvanın farklı kısımlarına gelişmekte olan hücreleri düşününüz. Bu konumsal "algıya" **pozisyonla ilgili bilgi** denir. Pozisyonla ilgili bilgi, bir grup hücreden çevredeki hücrelere yayılıp bir konsantrasyon gradienti oluşturan, **morfogen** olarak adlandırılan bir indükleyici formunda gelir. Bir sinyalin morfogen olarak düşünülebilmesi için iki şey gerekir:

- *Hedef hücreleri etkileyen ikincil bir sinyalini tetiklemektense doğrudan hedef hücreleri etkilemelidir.*
- *Sinyalin farklı derişimleri, farklı etkilere neden olmalıdır.*

Gelişim biyologu Lewis Wolpert, morfogenleri açıklamak için "Fransız bayrağı modelini" kullanmaktadır (**Şekil 19.15**). Bu model, *C. elegans*'taki vulvanın farklılaşmasına (Şekil 19.11) ve omurgalıların *üyelerinin* gelişimine uygulanabilir.




**19.15 Fransız Bayrağı Modeli** "Fransız bayrağı" modelinde difüzyonla yayılabilir bir morfogenin bir konsantrasyon eğrisi, kendi pozisyonunu belirlemesi için her hücreye sinyal yollar.




**19.16 Omurgalı Üyelerinin Özelleşmesi ve Fransız Bayrağı Modeli** Embriyonun kolundaki kutuplaşma aktivitesi zonu (ZPA), morfogen Sonik hedgehog (Shh) salgılar. Tomurcuktaki hücreler, Shh'nin konsantrayonuna bağlı olarak farklı basamakları oluşturur.

Omurgalıların kolu, palet şekilli bir *üye tomurcuğundan* gelişir (**Şekil 19.16**). Farklı parmaklara gelişen hücrelerin pozisyonla ilgili bilgiler alması gerekir. Eğer almazlarsa kol, tamamen düzensiz olacaktır (sadece başparmakları veya sadece serçe parmakları olan bir eli düşününüz). *Üye tomurcuğunun* hemen vücut duvarıyla birleştiği yerde olmak üzere tomurcuğun posteriyöründe bazalde yer alan bir grup hücreye, *kutuplaştırma aktivite bölgesi* (ZPA) adı verilir. ZPA hücreleri, Sonik *hedgehog* (Shh) denilen bir morfogen salgılar, bu morfogen, gelişmekte olan *üyenin* posteriyör-anteriyör (serçe parmaktan başparmağa) eksenlerini belirleyen bir gradiyent oluşturur. En yüksek Shh dozunu alan hücreler, başparmağı *oluşturur.* Shh gradiyentini *düşünürken Fransız bayrağı modelini hatırlayınız.*

## Transkripsiyon faktörlerinin ardı ardına oluşması, meyve sineğindeki vücut segmentasyonunu tesis eder

Morfogenlere yanıt olarak genlerin ifade edilmesinin hücre akıbetini nasıl etkilediğiyle ilgili en iyi *çalışılmış* örnek, belki de meyve sineği olan *Drosophila melanogaster*'deki vücut segmentasyonudur. Bu model organizmanın vücut segmentleri, birbirinden açık bir şekilde farklıdır. Ergin sinek, anteriyörde bir *başa* (birkaç segmentin kaynaşmasıyla oluşmuştur), birbirinden farklı *üç göğüs* segmentine ve posteriyörde sekiz tane *karın* segmentine sahiptir. Her segment, vücudun farklı kısımlarını geliştirir: örneğin antenler ve gözler, baş segmentlerinden; kanatlar ise göğüsten gelişir.

*Drosophila*'nın döllenmiş yumurtadan erginliğe kadarki yaşam döngüsü, oda sıcaklığında yaklaşık 2 hafta sürer. Yumurtadan larva çıkar, sonra pupa oluşur ve en sonunda da ergin bir sineğe dönüşür. Döllenmeden yaklaşık 24 saat sonra, bir larva ortaya çıkıncaya kadar fark edilebilir segmentler vardır. Göğüs ve karın segmentlerinin *tümü* birbirine benzerdir; fakat *hücrelerin farklı olgun segmentler olacağı şimdiden belirlenmiştir. İlk 24 saatteki* determinasyon olayları, bizim şimdiki odak noktamız olacaktır.

Genlerin birkaç tipi, bu segmentleri belirlemek için embriyoda sırasıyla ifade edilir:

- *İlk önce*, olgunlaşan yumurtaya komşu olan annedeki hücreler, yumurtadaki anteriyör-posteriyör ve dorsal-ventral eksenleri kuran ürünleri salgılar.
- Daha sonra embriyodaki bir dizi gen ürünü, bu eksenlerle göre bir segmentteki her bir hücrenin konumunu belirler. Örneğin bir hücrenin, anteriyör-posteriyör eksen üzerinde karında değil de ilk olarak başta olduğu tanımlanabilir; ondan sonrada o hücrenin başın ventral tarafında olduğu tanımlanabilir.
- En sonunda da *Hox genleri* adı verilen bir dizi gen, her vücut parçasının son kimliğini kontrol eder; örneğin, baş kısmındaki belirli konumdaki hücrelerin, *ağız* parçalarını yapacağı saptanır.

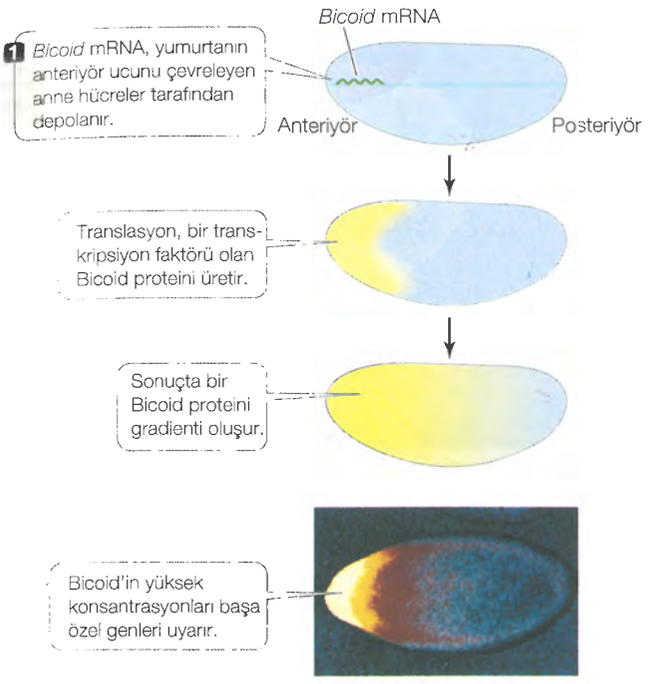
Bu basamakların her birinde görev alan genler, bir sonraki gen dizisi üzerinde çalışacak olan diğer transkripsiyon faktörlerinin sentezini sırayla kontrol eden transkripsiyon faktörlerini kodlar. Bu olaylar silsilesi, size bir sinyal iletimi ardışıklığını hatırlatabilir (bakınız kısım 7.3), ancak bu durumda bu olaylar, ani ve tek bir hücrede olmaktan ziyade *zaman içerisinde ve belirli bir yerde meydana gelen olaylar zinciri şeklindedir. En sonunda ifade edilen* genler, size tanıdık olup protein kinazları ve hücrenin işlevlerini yürüten diğer proteinleri kodlayan genlerdir.

Meyve sineğindeki bu olayların tanımlanması, modern biyolojideki büyük başarılardan biridir. Hücre kimliğini özelleştiren olayların nasıl açıklandığına ilişkin biyologlara derin bir görüş katmıştır. Biz burada süreci yüzeysel olarak inceleyeceğiz. Ama bir transkripsiyonla ilgili olay serisinin temel prensiplerini aklınızda tutunuz. Bölüm 20'de göreceğimiz gibi meyve sineği, bu konuda doğru bir model organizma olmuştur. Çünkü bu bulgular, içinde memelilerin de bulunduğu diğer organizmalar üzerinde yapılan araştırmaları *bilgilendirmiştir.*

Deneysel genetik, *Drosophila*'da hücre akıbetinin belirlenmesine yol açan olayları aydınlatmak *için kullanıldı*:

- İlk önce gelişimle ilgili olan mutasyonlar tanımlandı. Örneğin bir mutant dizisi, iki başlı veya hiçbir segmenti olmayan bir larva üretebilir.
- Daha sonra mutant, yabani tip sineklerle karşılaştırıldı ve gelişim hatasından sorumlu olan gen ve onun proteini (eğer uygunsa) izole edildi.
- En sonunda da gen (transgenik sinekler yapmak için) ve protein (proteini bir yumurta veya bir embriyoya enjekte ederek), önerilen gelişimsel metabolik yolu doğrulamak için üretildi.

Bu yaklaşımların hepsi birlikte, döllenmeden 24 saat sonra her segmentin belirlenmesiyle sonuçlanan gen ifadesinin sıralı bir modelini ortaya çıkardı.




**19.17 Bicoid Proteini, Pozisyonla İlgili Bilgi Verir** *Drosophila*'nın anteriyör-posteriyör eksoni, maternal etki geni olan *Bicoid* tarafından kodlanan bir morfogenin gradiyentinden meydana gelir. Bicoid proteini aynı zamanda başı oluşturacak anterior bölgeye özgü bir geni aktive eden transkripsiyon faktörüdür. Embriyonun posteriyör bölgesindeki diğer maternal etki genleri Bicoid'i inhibe ederek onun bölgedeki aktivitesini sınırlar.

**ANASAL ETKİ GENLERİ** Denizkestanesinin yumurtaları ve erken embriyoları gibi, *Drosophila* yumurtaları ve larvaları da eşit dağılmamış sitoplazmik belirleyiciler tarafından karakterize edilir (bakınız *Şekil* 19.9). İçinde hem mRNAlar hem de proteinler olan bu moleküler belirleyiciler, *özgün* **anasal etki genlerinin** ürünleridir. Bu genler, annenin yumurtalığını *çevreleyen hücrelerde* yumurtanın anteriyör kısmının ne olacağını *belirleyecek şekilde* transkripsiyona uğrar. Transkripsiyon ürünleri, sitoplazmik köprülerle yumurtaya geçirilir. *Bicoid* ve *Nanos* olarak adlandırılan iki anasal etki geni, yumurtanın anteriyör-posteriyör ekseninin belirlenmesine yardımcı olur. (Dorsal-ventral [sırt-bel] ekseni, burada tanımlanmayacak olan diğer anasal etki genleri tarafından belirlenir.)

*Bicoid* ve *Nanos* mRNA'ları, annenin hücrelerinden yumurtanın anteriyör ucu olacak olan hücrelere nüfuz eder. *Bicoid* mRNA, Bicoid proteinini üretmek için translasyon geçirir; bu protein anteriyör uçtan yayılarak yumurtanın sitoplazmasında bir gradient oluşturur (**Şekil 19.17**). Yeterli yoğunlukta bulunduğu yerde Bicoid, erken gelişme dönemindeki embriyoda *Hunchback* geninin transkripsiyonunu başlatmak için bir transkripsiyon faktörü olarak görev yapar. Hunchback proteininin gradiyenti, başı veya anteriyör bölgeyi tesis eder.

Aynı zamanda yumurtanın hücre iskeleti, *Nanos* mRNA'yı yumurtanın anteriyör ucundan posteriyör ucuna taşır; bu mRNA orada translasyona uğrayarak oluşan protein depolanır. Nanos proteini, en yüksek konsantrasyonu posteriyör uçta olacak şekilde bir gradiyent oluşturur. Sonunda Nanos proteini, *Hunchback* mRNA'nın translasyonunu inhibe eder. Bu nedenle hem Bicoid'in hem de Nanos'un etkisiyle Hunchback gradiyenti oluşur; *bu*, embriyonun anteriyör ve posteriyör uçlarını belirler.

Biyologlar bu metabolik yolları nasıl açığa çıkardılar? Bu olayda kullanılan deneysel yaklaşımlara şimdi daha yakından bakalım.

- Belirli bir *bicoid* mutasyonu için homozigot olan dişiler, başı ve göğsü olmayan larvalar üretir; böylece anteriyör yapıların gelişmesi için Bicoid proteinine ihtiyaç duyuluyor olmalıdır.
- Eğer bu *bicoid* mutantlarının yumurtaları, doğal tip bir yumurtanın anteriyör bölgesindeki sitoplazma ile birlikte anteriyör uca enjekte edilirse, enjekte edilen yumurtalar normal larvaya dönüşür. Bu deney ayrıca Bicoid proteininin anteriyör yapıların gelişiminde görev aldığını da göstermektedir.
- Eğer doğal tip yumurtanın anteriyör bölgesindeki sitoplazma, başka bir yumurtanın posteriyör bölgesine enjekte edilirse burada anteriyör yapılar gelişir. İndüksiyonun derecesi, enjekte edilen sitoplazmanın miktarına bağlıdır.
- Homozigot *nanos* mutant dişilerden elde edilen yumurtalar, abdominal segmentlerini kaybetmiş larvalara gelişirler.
- Yabanıl tip bir yumurtanın posteriyör bölgesindeki sitoplazma, bir *nanos* mutant yumurtanın posteriyör bölgesine enjekte edilirse normal biçimde gelişecektir.

Bu ve diğer deneyler, hücre akıbetini belirleyen olaylar zincirinin anlaşılması konusunda bilim insanlarına yol gösterir.

İçinde *Bicoid*, *Nanos* ve *Hunchback*'in olduğu olaylar, döllenmeden önce başlar ve sonrasında da birkaç saat süren çok hücreli aşama boyunca devam eder. Bu aşamada embriyo, ışık mikroskobu altında ayırt edilemeyen bir çekirdek demeti gibi görünür. Ancak hücrelerin akıbetleri, zaten belirlenmeye başlamıştır. Anteriyör ve posteriyör uçlar oluşturulduktan sonra modelin oluşmasındaki son adım, segment sayılarının ve yerlerinin belirlenmesidir.

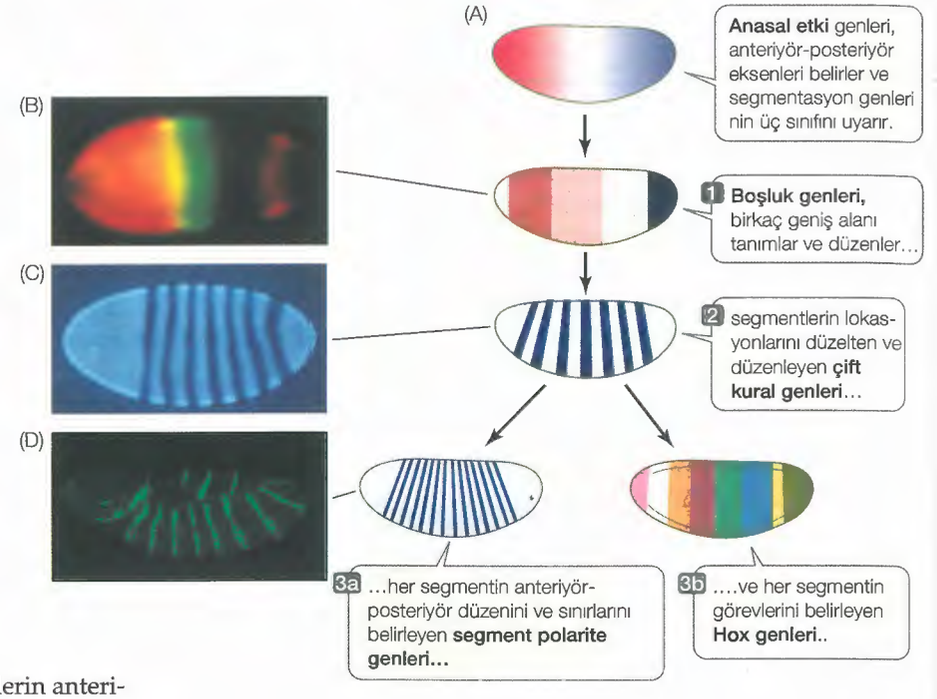
**SEGMENTASYON GENLERİ** *Drosophila*'nın larvasına ait segmentlerin sayısı, sınırları ve polariteleri, **segmentasyon genleri** tarafından kodlanan proteinler tarafından belirlenir. Bu genler, embriyoda yaklaşık 6.000 çekirdek olduğu zaman ifade edilir (döllenmeden yaklaşık üç saat sonra). Segmentasyon genlerinin üç sınıfı, segmentasyon tarzının ince ayrıntılarını çok daha iyi bir şekilde düzenlemek için arka arkaya çalışır:

- **Boşluk genleri**, anteriyör-posteriyör eksenler boyunca bulunan geniş alanları düzenler. Boşluk genlerindeki mutasyonlar, vücut planında boşluklara neden olur -birkaç ardışık larva segmenti kaybolur.
- **Çift kural genleri** embriyoyu, her birinde iki segment bulunacak şekilde birimlere böler. Çift kural genlerindeki mutasyonlar, her diğer segmenti kaybolmuş embriyoların meydana gelmesiyle sonuçlanır.

**19.18 Bir Gen Kaskadı, *Drosophila* Embriyosundaki Yapısal Oluşumu Kontrol Eder** (A) Anasal etki genleri (Şekil 19.17'ye bakınız), boşluk, çift kural ve segment polarite genlerini uyarır. Bunların tümü segmentasyon genleri olarak adlandırılır. (B) İki boşluk geni *Hunchback* (turuncu) ve *Krüppel* (yeşil) çakışır. Her iki gen de sarı bölgede transkribe olur. (C) Çift kural geni *Fushi tarazu*, koyu mavi bölgelerde transkribe olur. (D) Segment polarite geni *Engrailed* (açık yeşil) burada (A)'da tanımlandığından biraz daha detaylı bir biçimde görülmektedir. Kaskadın sonuna kadar örneğin embriyonun anteriyör ucundaki bir grup çekirdek, yetişkin sinekteki ilk baş segmenti olmak için belirlenir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 19.3 • *Drosophila* Embriyosunda Örüntü Oluşumu**

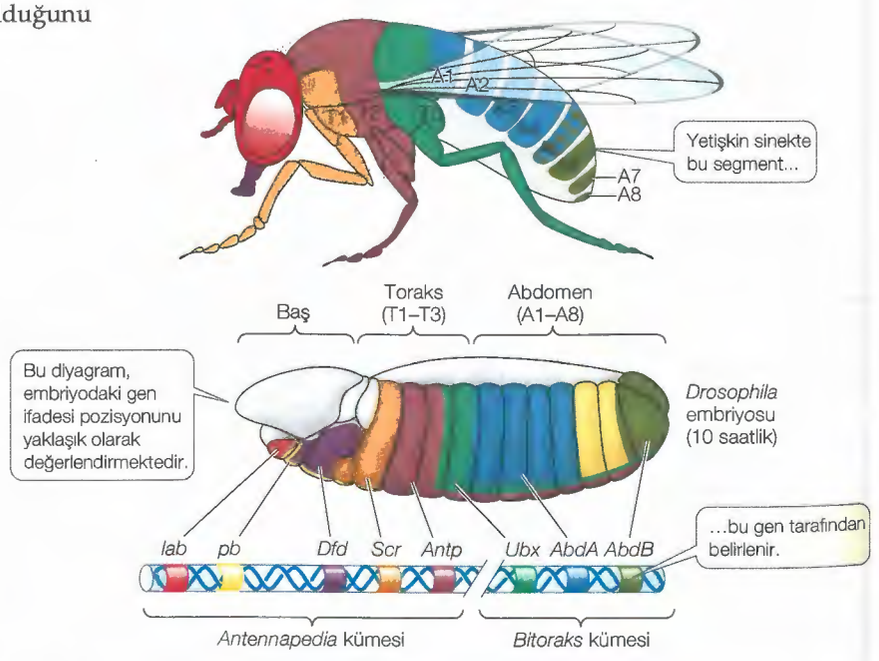



- **Segment polarite genleri**, bireysel segmentlerin anteriyör-posteriyör düzenlerini ve sınırlarını belirler. Segment polarite genlerindeki mutasyonlar, posteriyör yapıların tersine dönmüş (ayna görüntüsü) anteriyör yapılarla yer değiştirdiği segmentlerin oluşmasıyla sonuçlanır.

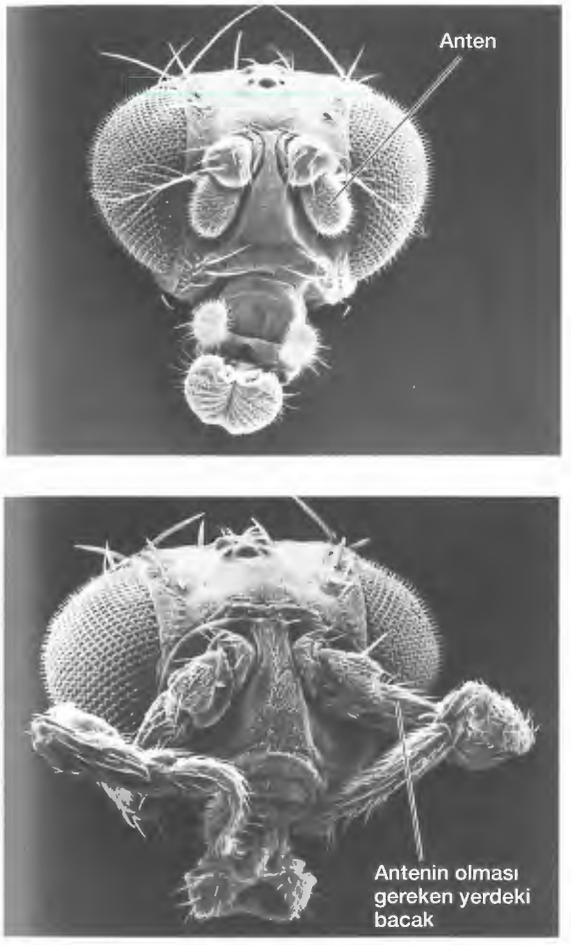
Bu genlerin ifadesi ardışıktır (**Şekil 19.18**). Olaylar serisini başlatan anasal etki proteini Bicoid, anteriyör-posteriyör ekseni oluşturan *Hunchback* gibi genlerin ifadesini başlatmak için bir morfogen ve transkripsiyon faktörü olarak görev yapar. Sonuç olarak erken embriyodaki bir *çek*irdek nerede olduğunu "bilir". Hunchback proteini, boşluk geninin transkripsiyonunu başlatır, boşluk genlerinin ürünleri çift kural genlerini aktifleştirir ve çift kural geninin ürünleri de segment polarite genlerini aktifleştirir. Bu olaylar zincirinin sonuna kadar embriyo boyunca çekirdekler, ergin sineğin kısımlarında hangi segmentlerin olacaklarını "bilirler".

Olaylar zincirindeki genlerin sonraki takımları, her segmentin biçimini ve işlevini belirler.

**HOX GENLERİ Hox genleri**, embriyonun uzunluğu boyunca farklı kombinasyonlarda ifade edilen bir transkripsiyon faktörü ailesini *şifreler* ve her segmentte *hücrenin* akıbetinin belirlenmesine yardımcı olur. Hox geninin ifadesi, baştaki bir segmentte bulunan hücrelere kanatları oluşturmalarını vb. haber verir. *Drosophila* Hox genleri, işlevini belirledikleri segmentlerle aynı sırada olmak üzere *üçüncü kromozomda* iki küme olarak oluşur (**Şekil 19.19**). Meyve sineğinin larvası yumurtadan çıkana kadar segmentler tamamen belirlenir. Hox genleri, tüm hayvanlarda ortak olan homeotik genlerdir ve bitkilerdeki organ kimlik genleriyle işlevsel açıdan benzerlik gösterir. Ancak DNA dizisi ve kodlanan protein yapılarındaki bitkilere ait homeotik gen-




**19.19 *Drosophila*'daki Hox Genleri Segmentin Kimliğini Belirler** Kromozom 3'teki (merkez) Hox genlerinin iki kümesi, yetişkin sinekteki (üstte) katmanların işlevlerini belirler. Bu genler, segmentlerin yapıları tam olarak görülmeden çok önce embriyoda (altta) anlatım yaparlar.




**19.20 *Drosophila*'daki Bir Homeotik Mutasyon** *Hox* genlerindeki mutasyon, doğru olmayan segmentlerde vücut parçalarının oluşmasına neden olur. (A) Yabanıl tip bir meyve sineği. (B) Bir *Antennapedia* mutant sineği. Bu gibi mutasyonlar segmentin işlevine karar vermede *Antennapedia* geninin normal rolünü ortaya koyar.

ler bakımından ayrılırlar. Bitkilerin ve hayvanların son ortak atalarının bir hücreli olduğu düşünüldüğünde bu şaşırtıcı değildir; ve dolayısıyla çok hücrelilik, bitkiler ve hayvanlar için bağımsız olarak ortaya çıkmıştır.

*Drosophila*'daki anasal etki genleri, segmentasyon genleri ve Hox genleri, döllenmemiş yumurtadan başlayarak adım adım bir larva "inşa etmek" için etkileşime geçerler. Hox genlerinin segment kimliğini belirlediğini nasıl biliriz? Önemli bir ipucu, *Drosophila*'da gözlemlenen tuhaf homeotik mutasyonlardan elde edildi. *Antennapedia* mutasyonu, başta yer alan antenlerin yerinde bacakların çıkmasına (**Şekil 19.20**) ve *bithoraks* mutasyonu, normalde kanatların bulunmadığı bir göğüs segmentinde ilave bir çift kanadın *çıkmasına neden olur* (bakınız *Şekil* 20.3). Caltech'de çalışmalar yapan Edward Lewis, *antennapedia* ve *bitoraks* mutasyonlarının Hox genlerindeki değişiklikler sonucu ortaya çıktığını bulmuştur.

Hox genlerinin ilk kümesi olan *Antennapedia* kümesi, farklı baş segmentleri için olan genlerden başlayıp göğüs segmentleriyle sonlanan anteriyör segmentleri özelleştirir. İkinci küme (*Bitoraks*) üç gen içerir. Bu küme, son göğüs segmentini özelleştiren bir genle başlar. Bunu anteriyör abdominal segmentler için olan bir gen takip eder ve posteriyör abdominal segmentler için olan bir gen ile sonlanır (bakınız Şekil 19.19). Lewis, Hox genlerinin tümünün, segmentleri olmayan bir atasal organizmadaki tek bir genin duplikasyonundan ortaya çıkmış olabilecekleri hipotezini ortaya atmıştır. O zamandan beri Lewis, bu hipotezi ileri sürmektedir. Bunu test etmek için de moleküler araştırma yöntemleri mevcuttur.

### Hox genleri, transkripsiyon faktörlerini kodlar

Moleküler biyologlar, nükleik asit hibridizasyonunu kullanarak Lewis'in hipotezini doğrulamışlardır. Birkaç bilim insanı, Bitoraks kümesindeki bir dizi için olan probun, hem *Bitoraks* hem de *Antennapedia* kümelerindeki diğer dizileri bağlayabildiğini buldu. Başka bir deyişle bu DNA dizisi, her iki kümede de Hox genlerinin tümü için ortaktır. Bu, transkripsiyon faktörlerini kodlayan diğer genlerin yanında birkaç segmentasyon geninde de bulunmuştur.

180 baz çiftli bu DNA dizisi, **homeobox** olarak adlandırılmaktadır. Homeobox, *homeodomain* denilen 60 aminoasitlik bir diziyi kodlar. Homeodomain, hedef genlerindeki promotörlerde bulunan özel bir DNA dizilimini tanır ve bağlar. Ancak bu tanıma işlemi genelde, transkripsiyon faktörünün bir promotöre tamamen bağlanmasına ve hedef geni açmasına veya kapamasına izin verecek kadar yeterli değildir ve diğer transkripsiyon faktörlerinde de bulunmaktadır.

Hayvanlarda anteriyör-posteriyör eksende bulunan Hox genleri, bitkilerde MADS kutusu genleri tarafından yürütülen göreve benzer şekilde gelişimde rol oynarlar. Fakat homeobox, içinde bazı bitkilere de ait olan, birçok farklı transkripsiyon faktöründe yer alır. Gelişim için olan bu ortak metabolik yolların evrimsel önemi, bir sonraki bölümde tartışılacaktır.

## 19.5 ÖZET

**Transkripsiyon faktörlerinin yer aldığı olaylar zinciri, örüntü oluşumunu ve hayvan ve bitki organlarının ardışık gelişimlerini yönetir. Genellikle bu transkripsiyon faktörleri morfogen gradiyentini oluşturur veya bunlara tepki verir. Bitkilerde hücre akıbeti, genelde MADS kutusu genleri tarafından belirlenir. Bir hayvan embriyosundaki hücre akıbeti ise kısmen Hox genleri tarafından belirlenir.**

- Gelişen embriyoyu şekillendirmede apoptoz niçin önemlidir? Bakınız s. 417
- Organ kimlik genleri Arabidopsis'te nasıl görev yapar? Bakınız ss. 418-419
- Bir morfogenin anahtar özelliklerini listeleyiniz. Bicoid proteini bu tanıma nasıl uymaktadır? Bakınız s. 420-421 ve Şekil 19
- Drosophila embriyosunda segment kimliği nasıl oluşturulur? Bakınız ss. 421-422 ve Şekil 19.19

## BÖLÜM ÖZETİ

### 19.1 Gelişimin Süreçleri Nelerdir?

- **Çok hücreli organizmalarda gelişim, embriyo döneminde başlar.** Bir seri embriyonik evre, bağımsız bir organizmanın doğuşundan önce gerçekleşir. **İnceleyiniz Tablo 19.1 ve WEB AKTİVİTESİ 19.1**
- **Determinasyon, farklılaşma, morfogenez ve büyüme** gelişimin evreleridir.
- **Ayırımsal gen ifadesi,** hücre tipleri arasındaki farklılıklarından sorumludur. Hücre akıbeti, hücrenin embriyodaki pozisyonu gibi çevresel faktörlerden etkilenebildiği gibi hücre içi etkenlerden de etkilenebilir. **İnceleyiniz Şekil 19.2**
- Determinasyonun ardından farklılaşma gelir. Bu evrede, biyokimyada, yapıda ve fonksiyonda farklı hücre türlerinin oluşumuyla sonuçlanan ciddi değişiklikler olur. Determinasyon, bir karardır. Farklılaşma ise o kararın farkına varılmasıdır.

### 19.2 Hücre Farklılaşması Geri Döndürülebilir mi?

- Zigot **totipotenttir.** Yani, yetişkin vücudunda her tip hücreyi oluşturabilecek yetidedir.
- Farklılaşmış hücrelerden, **klonlar** yapabilme yetisi **genomik eşdeğerlik** ilkesini gösterir. **İnceleyiniz Şekil 19.3 ve 19.4**
- **Kök hücreler,** uygun hücre içi sinyalleri sağlandığında ayrılan yavru hücreler üretir. Yetişkinlerde bulunan bazı **multipotent** kök hücreler, ölü hücrelerin yerine geçebilmek ve dokuları devam ettirebilmek için sınırlı sayıda hücre türüne ayrılabilirler. **İnceleyiniz Şekil 19.5**
- Embriyonik kök hücreler, **pluripotenttir** ve laboratuvarda geliştirilebilirler. Uygun çevre koşullarında, bu hücreler, herhangi bir doku türüne ayrılabilirler. **Uyarılmış pluripotent kök hücrelerin** benzer özellikleri vardır. Bu, yaralanma veya hastalık yüzünden hasar görmüş hücrelerin ve dokuların teknolojiyle yerlerinin doldurulmasına neden olur. **İnceleyiniz Şekil 19.6 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 19.1**

### 19.3 Hücre Farklılaşmasında Gen İfadesinin Görevi Nedir?

- Diferansiyel gen ifadesi, hücre farklılaşmasına sebep olur. Farklılaşma sırasındaki gen ifadesini düzenlemede transkripsiyon faktörleri çok önemlidir.
- Birçok genin karmaşık etkileşimi ve bunun ürünleri gelişim esnasında farklılaşmadan sorumludur. **İnceleyiniz Şekil 19.7**

### 19.4 Hücrenin Geleceği Nasıl Belirlenir?

- **Sitoplazmik ayrılma,** yumurta, zigot veya yeni oluşan embriyodaki **sitoplazmik belirleyicilerin** eşit olmayacak şekilde dağılması, **kutuplaşmaya** ve hücre akıbetinin belirlenmesine neden olur. **İnceleyiniz Şekil 19.8 ve 19.9 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 19.2**
- İndüksiyon, embriyonik hayvan dokularının komşu hücrelerin ve **indükleyici** olarak adlandırılan kimyasal sinyaller salgılayan dokuların gelişimini yönlendiren bir süreçtir. **İnceleyiniz Şekil 19.10**
- Bir yuvarlak solucan olan *Caenorhabditis elegans*'daki vulvanın indüksiyonu, moleküler anahtar olarak indükleyicilerin, iki farklılaşma yolunun birinde hücreyi kontrol etmek için nasıl hareket ettiğine iyi bir örnek verir. **İnceleyiniz Şekil 19.11 ve 19.12**

### 19.5 Gen İfadesi Örüntü Oluşumunu Nasıl Belirler?

- Örüntü oluşması, bir organizma veya dokuda boyutsal organizasyonla sonuçlanan süreçtir.
- Bu gelişme sırasında apoptoz tarafından hücrelerin seçimli olarak elenmesi, özel genlerin ifadesi sonucunda gerçekleşir. **İnceleyiniz Şekil 19.13**
- Çanak yaprak, taç yaprak, stamen ve karpel, bitkilerde **organ kimlik genleri,** tarafından kodlanan transkripsiyon faktörleri ile karşılıklı etkileşim sonucu oluşur. **İnceleyiniz Şekil 19.14**
- Çiçekle ilgili organ kimlik geni tarafından kodlanan transkripsiyon faktörleri, **MADS kutusu** olarak adlandırılan DNA'ya bağlanabilen bir amino asit dizilimi içerir.
- Hem hayvanlar hem de bitkiler, **konumsal bilgiyi** model oluşumu için bir zemin olarak kullanır. Konumsal bilgi, genelde **morfogen** olarak adlandırılan bir sinyal şeklinde gelir. Morfogenin farklı konsantrasyonları, farklı etkilere sebep olabilir. **İnceleyiniz Şekil 19.15 ve 19.16**
- Meyve sineği olan *D. Melanogaster*'de transkripsiyonel aktivasyon süreci, embriyonun eksenini, katmanların gelişimini ve son olarak da her segmentteki hücrenin akıbetinin belirlenmesini sağlar. Olaylar zinciri, anasal etki genlerinin ardışık ifadesini, boşluk genlerini, çift kural genlerini, segment polarite genleri ve Hox genini içerir. **İnceleyiniz Şekil 19.18 ve 19.19 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 19.3**
- Hox geni, hayvanların embriyosundaki hücre akıbetinin belirlenmesinde yardımcı olur. **Homeobox,** Hox geninde ve transkripsiyon faktörlerini kodlayan diğer genlerde bulunan bir DNA dizisidir. Homeobox tarafından kodlanan aminoasit dizileri homeodomain olarak adlandırılır.

## DENEME TESTİ

1. Farklılaşmayla ilgili aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   a. Farklılaşma determinasyondan önce gelir.
   b. Çoğu organizmada tüm hücreler iki hücre bölünmesinin ardından belirlenir.
   c. Belirlenmiş bir hücre embriyoda nerde bulunursa bulunsun determinasyonuna devam eder.
   d. Belirlenince bir hücre şekil değiştirir.
   e. Farklılaşmış bir hücre, belirlenmiş hücreyle aynı transkripsiyon modeline sahiptir.

2. Koyun, kurbağa ve fareler üzerinde yapılan klonlama deneyleri gösterdi ki;
   *a.* yetişkin hücrelerdeki çekirdek totipotenttir.
   *b.* embriyonik hücrelerin çekirdekleri totipotent olabilir.
   *c.* farklılaşmış hücre çekirdeklerinin zigot çekirdeklerinden farklı genleri vardır.
   *d.* kurbağanın tüm hücrelerinde farklılaşma geri çevrilemezdir.
   *e.* farklılaşma genomda kalıcı değişikliklere yol açar.

3. "İndüksiyon" terimi bir veya birden fazla hücrenin neredeki sürecini tanımlar?
   *a.* başka bir grup hücrenin gelişimine etkide
   *b.* embriyodaki hücre hareketini tetiklemede
   *c.* kendi genlerinin transkripsiyonunu uyarmada
   *d.* döllenmeden önce yumurtadaki sitoplazmayı düzenlemede
   *e.* embriyonun hareketini engellemede
4. Yetişkin hayvanlardaki kök hücreler,
   *a.* daima totipotenttir.
   *b.* dış sinyaller olursa bölünür.
   *c.* kemik iliğinde bulunmaz.
   *d.* embriyoda bulunurlar ancak yetişkinlerde bulunmazlar.
   *e.* yalnızca birkaç gen ile farklılaşmış hücrelere dönüşebilirler.
5. *Drosophila*'daki sitoplazmik belirleyicilerle ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
   *a.* embriyonun dorsal-ventral ve anteriyör-posteriyör eksenini belirler.
   *b.* embriyodaki yerleri hücre iskeletinin hareketleri tarafından belirlenir.
   *c.* bazıları, anne meyve sineğindeki özel genlerin ürünüdür.
   *d.* gradient üretmezler.
   *e.* yumurtadan yumurtaya sitoplazma aktarımıyla incelenmektedirler
6. Meyve sineklerinde şu genler segment polaritesini belirler: (k) boşluk genleri; (l) Hox genleri; (m) anasal etki genleri; (n) çift kural genleri. Gelişme esnasında bu genler hangi sırayla ifade edilir?
   *a.* k, l, m, n
   *b.* l, k, n, m
   *c.* m, k, n, l
   *d.* n, k, m, l
   *e.* n, m, k, l
7. *İndüksiyon ile ilgili hangi ifade yanlıştır?*
   *a. Hücrelerin bir grubu, belirli bir düzen içinde gelişebilmek için çevre hücreler oluşturur.*
   *b.* Hedef hücrelerde bir gen ifadesi dizisini tetikler.
   *c.* Tek hücreler indükleyici oluşturamaz.
   *d.* Bir indükleyici yapılırken aynı zamanda bir doku da oluşturulabilir.
   *e.* Özel indükleyicilerin kimyasal tanımlanmaları henüz başarılamamıştır.
8. *Drosophila* embriyosundaki örüntü oluşumu sürecinde,
   *a.* ilk adımlar Hox genleri tarafından belirlenir.
   *b.* çift kural genlerindeki mutasyon, embriyonun diğer tüm katmanlarını kaybetmesine yol açar.
   *c.* boşluk genlerindeki mutasyon, ekstra segmentlerin eklenmesine sebep olur.
   *d.* segment polarite genleri, segmentlerin dorsal-ventral eksenlerini belirler.
   *e.* tüm segmentler aynı organı oluşturur.
9. Homeotik mutasyonlar,
   *a.* genelde şiddetlidir ve uygun olmayan yerlerde yapılanmalara sebep olur.
   *b.* larva veya yetişkin formlarında önce göze çarpmayan değişikliklere sebep olur.
   *c.* yalnızca prokaryotlarda olur.
   *d.* hayvan DNA'sını etkilemez.
   *e.* polarite aktivitesi bölgesiyle sınırlandırılmıştır.
10. Homeobox ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
    *a.* Transkribe edilip, translasyona uğramıştır.
    *b.* Yalnızca hayvanlarda bulunur.
    *c.* Homeodomain içeren proteinler DNA'ya bağlıdır.
    *d.* Birden fazla gen tarafından paylaşılan DNA dizisidir.
    *e.* Hox genlerinde oluşur.

## TARTIŞMA

1. Moleküler biyologlar, genleri aktif promotörlere ekleyip onları hücrelere yerleştirebilirler (bakınız Kısım 18.5). Aşağıdakiler eklenip aşırı düzeyde üretilirse ne olur? Soruları cevaplayınız.
   *a.* Embriyo nöron öncüsü *ced-9*, C. *elegans*
   *b.* Farklılaşmamış myoblastlardaki *myoD*
   *c.* Civciv üye tomurcuğundaki Sonik hedgehog geni
   *d. Drosophila* embriyosunda anteriyör uçtaki *Nanos*
2. Gelişmekte olan bir genin işlevini test etmek için iyi bir yöntem, söz konu genin aktif olmadığı bir "knock-out" organizma yaratmaktır (bakınız Kısım 18.4). Aşağıdaki durumlarda sizce neler olurdu?
   *a.* C. *elegans*'daki knock-out edilmiş *ced-9*
   *b. Drosophila*'daki knock-out edilmiş *Nanos*
3. Sadece taç yapraklı bir gül istiyorsanız, gül genomunda hangi homeotik mutasyonlar aramalısınız?
4. Gelişim esnasında, bir hayvan hücresinin farklılaşma potansiyeli daha da sınırlanır. Normal olayın akışında, yetişkin hayvanlardaki birçok hücrede bir veya birkaç hücre tipi olmak için potansiyel vardır. Bu üniteden öğrendiklerinizi temel alarak hücre potansiyelinin ilerleyen sınırları için muhtemel mekanizmaları tartışınız.
5. Biyologlar C. *elegans*'daki *tüm hücrelerin tam bir sayımını nasıl elde etmiştir? Bu çalışmalardan hangi önemli sonuçlar elde edilmiştir?*

## EK ARAŞTIRMA

Klonlama, farklılaşmış hücrelerde gen ifadesini tekrar programlamayı gerektirir. Bu yüzden bir yumurta hücresi gibi davranır. Bu tekrar programlamayı nasıl incelerdiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Bir Memeliyi Klonlamak** Bu egzersiz sayesinde Wilmut ve meslektaşlarının koyun Dolly'yi klonlarken kullandığı deneysel protokolleri öğreneceksiniz (Şekil 19.4). Bu süreçte verinin etkinliğini görmekle beraber Dolly'nin gerçekten bir klon olduğunu kanıtlayan genetik delilleri de göreceksiniz.

# 20 Gelişim ve Evrimsel Değişiklik

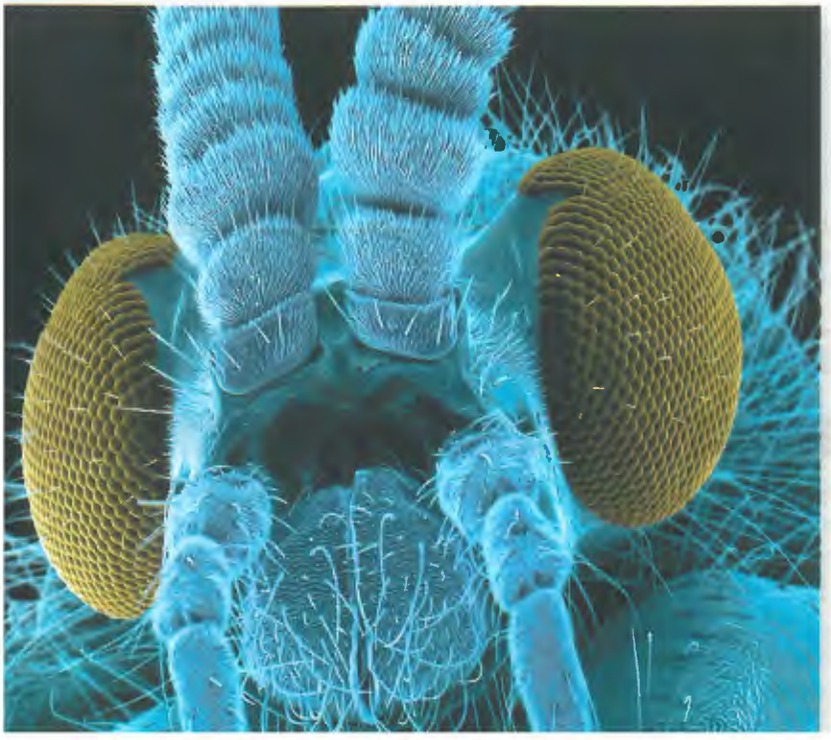
## Her şey gözlerde

Hayatta kalmak için gözler gerekli değildir. Birçok hayvan ve bütün bitkiler, gözleri olmadan da yaşamlarını devam ettirmektedir. Ancak hayvanların neredeyse tümünün gözü ya da ışığa duyarlı organları vardır; göze sahip olmak, seçilimde bir üstünlük sağlayabilir.

Bir düzine farklı göz çeşidi, içinde insanlardaki kamera benzeri gözlerin ve binlerce bireysel birime sahip böceklerdeki petek gözlerin olduğu, farklı hayvanlarda bulunmaktadır. Bu çeşitliliğin kökenini anlamak için Charles Darwin'den başlayarak bilim insanları, gözlerin farklı hayvan gruplarında birkaç kez bağımsız olarak ortaya çıktığını ve gözlerin ışığı toplama ve görüntüleri oluşturma yeteneğindeki her gelişimin, atasal formlar üzerinde seçilimde bir üstünlük sağladığını ileri sürmüşlerdir.

1990'larda yapılan önemli bir keşif, gözlerin gelişimi hakkındaki uzun süreli bu dogmayı yıkmış olabilir. Yıllar önce, gözleri olmayan (*gözsüz* olarak adlandırılan) bir mutant meyve sineği bulundu; ve bu olayda işe karışan gen –uygun bir biçimde *eyeless* geni olarak isimlendirildi- bulunduğunda kromozomlarından birinin üzerinde haritalandı. İsviçreli gelişim biyologları Rebecca Quiring ve Walter Gehring, sineğin gelişimde görev alabilecek olan transkripsiyon faktörlerini aramaya başladıkları zaman olan 1994'e kadar bu mutant sinek, laboratuvardaki bir merak konusuydu. Tanımladıkları proteinlerden birinin geni, *eyeless* lokusu olarak haritalandı. Bu yüzden *eyeless* geninin ürünü, bir gözün oluşumunu kontrol eden bir transkripsiyon faktörüdür. Quiring ve Gehring, *eyeless* geninin transgenik sineklerin çeşitli embriyonik dokularında ifade edilmesini sağlayan rekombinant DNA yapılarını oluşturarak bunu göstermişlerdir. Bu deneylerin sonucunda *eyeless* geninin embriyoda nerede ifade edildiğine bağlı olarak, -kanatların altı, antenlerin üzeri ve bacaklar gibi- vücudun farklı kısımlarında ilave gözleri olan yetişkin sinekler oluşmuştur.

Fakat bilim insanları bir veritabanı araştırması yapıp *eyeless* geninin dizisinin, mutasyon geçirdiğinde çok küçük gözlerin oluşmasına neden olan faredeki *Pax6* genine çok benzediğini bulduklarında büyük sürpriz olmuştu. Sineklerin ve farelerin çok farklı olan gözleri, ortak bir gelişim tarzının çeşitleri olabilir mi? Böcek ve memeli genleri arasındaki işlevsel benzerlikleri test etmek için Gehring ve meslektaşları, sineğin *eyeless* genini kullanmak yerine farenin *Pax6* genini kullanarak gen ifadesi deneylerini tekrarladılar. Gözler, bir kez daha transgenik sineklerin çeşitli bölgelerinde gelişti. Bu durumda, ifadesi normalde memelilerin "kamera" gözünün oluşmasına yol açan bir gen şimdi de çok farklı bir göz tipi olan sineklerdeki "petek" gözün oluşmasına neden olmaktadır.



**Sineğin Gözü** Omurgalıların tek mercekli gözlerinin tersine sineklerin ve diğer böceklerin petek gözleri binlerce bireysel mercekten ya da nokta gözden oluşur.



**Bir Fare Geni, Bir Sineğin Gözünü Meydana Getirebilir** Faredeki göze özel *Pax6* geni, meyve sineği embriyosunun normal olarak bacak oluşumunu sağlayan bölgesine yerleştirildiğinde bu bölgede bacağın yerinde nokta gözler oluşur.

Bu nedenle tek bir transkripsiyon faktörünün gözün gelişimini başlatan moleküler bir anahtar olarak görev yaptığı görünmektedir. Hayvanların evrimi sırasında gözler birkaç kez ortaya çıkmasına karşın, onların tümü aynı gene bağlıdır. Farklı hayvanlardaki birçok farklı göz çeşidinin belirli özelliklerinin hepsi, ortak bir gelişim sürecinden türemiştir.

Aynı genlerin hayvanların çok çeşitli gruplarında gelişmeleri yönettiğiyle ilgili keşif, genelde "evo-devo"(evrimsel gelişim) olarak bilinen evrimsel gelişim biyolojisi alanının hızlı bir şekilde büyümesine yol açmıştır. Evrimsel gelişim biyologları, birçok farklı çok hücreli organizmadaki gelişimi düzenleyen genleri, tek bir genin nasıl birçok farklı şey yapabildiğini anlamak için karşılaştırmıştır.

**BU BÖLÜMDE** Bölüm 19'da tanıttığımız örüntü oluşumunu kontrol eden genlerin, organizmaların sırasal bir çeşidi tarafından paylaşıldığını göstereceğiz. Daha sonra bir organizmanın bazı kısımlarında meydana gelen değişikliklerin, organizmanın diğer kısımlarında istenmeyen değişiklikler yaratmaksızın nasıl meydana geldiğini tanımlayacağız. Sonrasında da bazı organizmaların çevreden gelen sinyallere cevap vererek kendi gelişimlerini düzenleme yollarına göz atacağız. En sonunda da gelişim süreçlerinin evrimi nasıl sınırladığını inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


20.1 Evo-Devo Nedir?

20.2 Geniş Etkili Mutasyonlar Vücudun Sadece Bir Parçasını Nasıl Değiştirebilir?

20.3 Türler Arasındaki Farklılıklar Nasıl Evrimleşir?

20.4 Çevre Gelişimi Nasıl Düzenler?

20.5 Gelişimle İlgili Genler Evrimi Nasıl Sınırlar?


# 20.1 Evo-Devo Nedir?

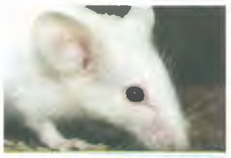
Evrim ve gelişimin modern çalışmaları, **evrimsel gelişim biyolojisi** veya **evo-devo** olarak adlandırılmaktadır. Fikirleri, morfolojinin gelişiminin temelini oluşturan moleküler çalışmalar ve bu mekanizmaları kontrol eden genlerin nasıl evrimleştiği üzerine yapılan çalışmalardan gelmektedir. Evo-devo'nun prensipleri şunlardır:

- Uzaktan akraba olanların dahi içinde olduğu birçok hayvan ve bitki grubu, morfogenez ve örüntü oluşumu için benzer moleküler mekanizmalarını paylaşır. Açılış yazısında da gördüğümüz gibi deneylerde bir organizmadan bir başkasına aktarılan bazı genler, yeni organizmada benzer işlevleri sürdürebilir. Bir marangozun "alet takımındaki" birkaç aletin birçok farklı yapının yapımında kullanılabileceğini göz önüne getirirsek bu mekanizmalar da "araç takımı" olarak düşünülebilir.
- Anteriyör-posteriyör kutupluluk ve hayvanlardaki organ oluşumu gibi farklı gelişimsel süreçleri belirleyen moleküler yollar, birbirlerinden bağımsız olarak hareket ederler. Bu **modülerite** olarak adlandırılır.
- Belirli genlerin ifade edilişinin zamanlamasındaki ve yerindeki değişiklikler, yeni vücut formlarının ve yapılarının evrimleşmesinde önemlidir.
- Gelişim, morfolojiyi üretir; ve morfolojik evrimin çoğu, yeni gelişim mekanizmalarının ortaya çıkmasından daha ziyade zaten var olan gelişim genlerinin ve yollarının modifikasyonuyla gerçekleşir.
- Gelişim mekanizmaları, evrimsel süreçte genelde çevresel koşullara bir cevap olarak ortaya çıkmıştır.

Biyologlar, türler arasındaki morfolojik farklılıkların, bunların genomlarındaki farklılıklardan dolayı olduğunu uzunca bir süredir bilmektedirler. Fakat içinde uzaktan akraba olanların da olduğu farklı türlerin genomlarının nasıl sayısız benzer düzenleyici ve kodlama dizilimlerini paylaştığını ayrıca tartışmıştık (bakınız Kısım 17.3). Gelişim biyologları, farklılaşma, morfogenez ve moleküler seviyedeki örüntü oluşumu olaylarını tanımlamaya başladıklarında pek de benzer olarak görünmeyen meyve sineği ve fare gibi organizmalardaki ortak düzenleyici genleri ve yolları buldular.

### Uzaktan akraba olan organizmalardaki gelişimle ilgili genler benzerdir

Bu bölümün açılış sayfasında gelişimle ilgili tek bir anahtarın, evrimsel olarak sadece uzaktan akraba olan birbirinden büyük ölçüde farklı iki hayvan türünde -meyve sineği ve farede gözlerin oluşumunu nasıl başlattığı tanımladık. Bu anahtarı



**Faredeki *Pax6* geni:**

DNA GTATCCAACGGTTGTGTGAGTAAAATTCTGGGCAGGTATTACGAGACTGGCTCCATCAGA

Amino asitler V S N G C V S K I L G R Y Y E T G S I R



**Sinekteki *gözlüksüz* geni:**

%77 GTATCAAATGGATGTGTGAGCAAAATTCTCGGGAGGTATTATGAAACAGGAAGCATACGA

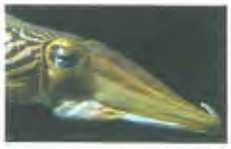
%100 V S N G C V S K I L G R Y Y E T G S I R



**Köpekbalığındaki göz kontrol geni:**

%85 GTGTCCAACGGTTCTGTCAGTAAAATCCTGGGCAGATACTATGAAACAGGATCCATCAGA

%100 V S N G C V S K I L G R Y Y E T G S I R



**Mürekkepbalığındaki göz kontrol geni:**

%78 GTCTCCAACGGCTGCGTTAGCAAGATTCTCGGACGGTACTATGAGACGGGCTCCATAAGA

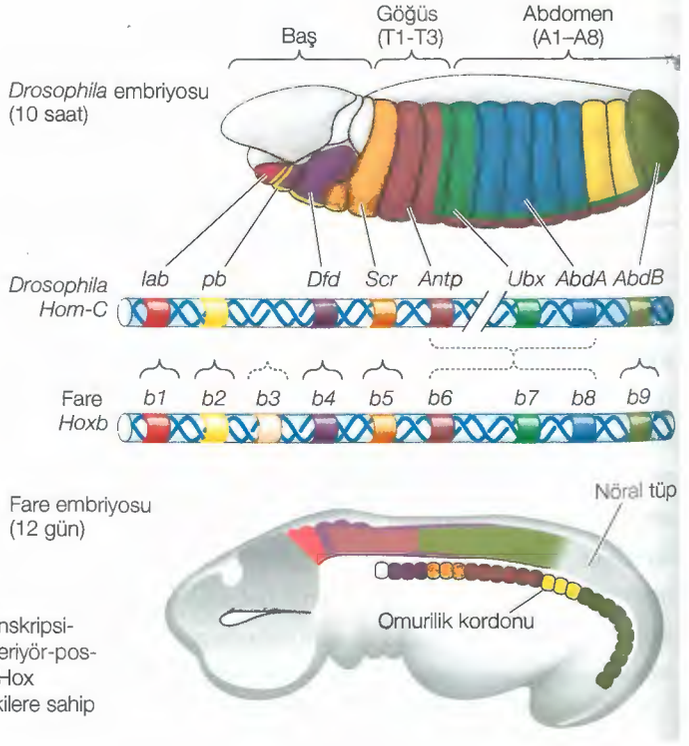
%100 V S N G C V S K I L G R Y Y E T G S I R

**20.1 Göz Gelişimi Genlerindeki DNA Dizi Benzerliği** Göz gelişimini kontrol eden genler, aralarında çok farklı gözlere sahip türler de dahi görülen yüksek oranda korunmuş bölgeler içerir. *Pax6* geninin korunmuş bir bölgesindeki ve onun diğer türlerindeki homoglarının bu dizileri, DNA seviyesinde (şekilde üst sıradaki dizi) benzerdir ve aminoasit seviyesinde de (şekildeki alt sıradaki dizi) aynıdır. Dizilerin yanında belirtilen oranlar, farede karşılık gelen DNA ve protein dizilerindeki yüzde olarak eşleşmeyi temsil etmektedir.

kontrol eden genler, yani meyve sineğindeki *eyeless* geni ve faredeki *Pax6* geni, bu türlerde diğer hayvanlarda yüksek oranda korunmuş olan dizileri içerir (**Şekil 20.1**). Kısım 22.1'de tanımlandığı üzere biyologların bu benzerliklerden çıkardığı, genlerin *homolog* olmasıdır; yani bu genler, farelerin ve meyve sineklerinin ortak atasındaki bir genden ortaya çıkmıştır. Son yıllarda uzaktan akraba olan türler arasında homolog olan binlerce gen bulunmuştur.

Gelişimi kontrol eden genlerdeki homogluk ile ilgili daha da dramatik olan bir örnek, genlerin tam bir takımını içerdiği için Hox geni kümesidir. Bu genler, erken gelişim dönemindeki *Drosophila* embriyosunda konumsal bilgi verir ve örüntü oluşumunu kontrol eder (bakınız Şekil 19.19). Bilim insanları, fare ve insan genomlarında benzer diziler aradıklarında sonuçlar şaşırtıcıydı. Hox genlerinin memelilerde homologları vardı ve bununda ötesinde bu genler, memelilerin ve meyve sineklerinin genomlarında benzer kümeler içerisinde düzenlenmişler ve onların embriyolarında benzer tarzda ifade edilmişlerdi (**Şekil 20.2**). Söz konusu genler, bu hayvanların ortak atalarından bu yana geçen milyonlarca yıl boyunca çoğunlukla devamlılıklarını sürdürmüşlerdir; bu ise bize, bu genlerin işlevlerinin birçok farklı koşul için elverişli olduğunu göstermektedir.

Bunlar ve diğer örnekler, evo-devo biyologlarında, özgün DNA dizileri tarafından kontrol edilen belirli gelişim mekanizmalarının, çok hücreli organizmaların evrimleri sırasında uzun dönemler boyunca korunmuş olduğu fikrinin doğmasına yol açmıştır. Bu diziler, bugün yeryüzünde olan bitkilerin, hayvanların ve diğer organizmalardaki muazzam çeşitliliği üretmek üzere evrim süresi boyunca değişikliğe uğratılmış ve yeniden karılmış olan **genetik araç takımını** kapsar.




**20.2 Düzenleyici Genler Benzer İfade Edilme Örüntüleri Gösterir** Benzer transkripsiyon faktörlerini kodlayan homolog genler, hem böceklerin hem de omurgalıların anteriyör-posteriyör eksenleri boyunca benzer şekillerde ifade edilir. Farelerdeki (ve insanlardaki) Hox genleri, aslında çoklu kopyalar halinde bulunur. Bu da tek bir mutasyonun güçlü etkilere sahip olmasını engeller.

## 20.1 ÖZET

**Gelişimdeki değişiklikler, vücut şeklinin evrimiyle sonuçlanan morfolojideki değişikliklerin temelini oluşturur. Evo-devo, gelişimin evrimsel yönünün araştırılmasıdır. Evo-devo, moleküler genetikte elde edilen bilgileri ve tekniklerini kullanır. Transkripsiyon faktörlerini kodlayan yüksek oranda korunmuş düzenleyici genlerde oluşan genetik araçlar, çok hücreli organizmalardaki örüntü oluşumunu yönetir.**

- Evo-devo'nun ana fikirlerini açıklayınız. **Bakınız s. 427**
- Gözü tanımlayan genler olan *Pax6* ve *eyeless* genlerinin hikayesi, farklı organizmalardaki ortak gelişim genlerinin varlığını nasıl gösterir? **Bakınız ss. 427-428 ve Şekil 20.1**
- Kutupluluk ve örüntü oluşumunun gelişiminde görev alan meyve sineği ve faredeki genler arasındaki benzerliklerin önemi nedir? **Bakınız s. 428 ve Şekil 20.2**

Çarpıcı anormalliklerle sonuçlanan meyve sineğindeki gelişimle ilgili birçok mutasyon (örneğin bir bacak oluşturan bir baş katmanı; Şekil 19.20'ye bakınız), sadece tek bir yapıyı, segmenti ya da bölgeyi etkiler. Embriyonun geri kalanı ise genelde etkilenmez. Bu nasıl mümkün olabilir?

## 20.2 Geniş Etkili Mutasyonlar Vücudun Sadece Bir Parçasını Nasıl Değiştirebilir?

Bölüm 19'da gelişimin, gen ürünleri arasındaki etkileşimleri nasıl kapsadığını tanımladık. Gen ürünleri, diferansiyel gen ifadesine yol açan transkripsiyonel olayların bir dizisini belirler. Diğer taraftan homeotik mutasyon araştırmaları, yetişkinler gibi embriyoların da **gelişimsel modüllerden** oluştuğunu ortaya çıkarmıştır; bu modüller, vücut segmentleri ve bacaklar gibi fiziksel yapıları belirleyen genleri ve çeşitli sinyal yollarını kapsayan işlevsel birimlerdir.

Bir organizmadaki her bir modülün şekli, diğer modüllerden bağımsız olarak değiştirilebilir; çünkü bazı gelişim genleri, sadece tek bir modül üzerinde etkilerini gösterir. Örneğin gelişmekte olan bir hayvan kalbinin şekli, onun üyelerindeki değişiklikten bağımsız olarak değişebilir; çünkü kalbin oluşumunu yöneten bazı genler, üye oluşumunu (ya da bunun tersi) etkilemez. Eğer bu doğru olmasaydı, herhangi bir gelişim genindeki bir mutasyon, ergin bireyde çoklu ve çok farklı anormalliklere yol açardı. Böyle bir yetişkin, herhangi bir ortamda iyi bir şekilde işlevsel olma konusunda zorluk çekecektir.

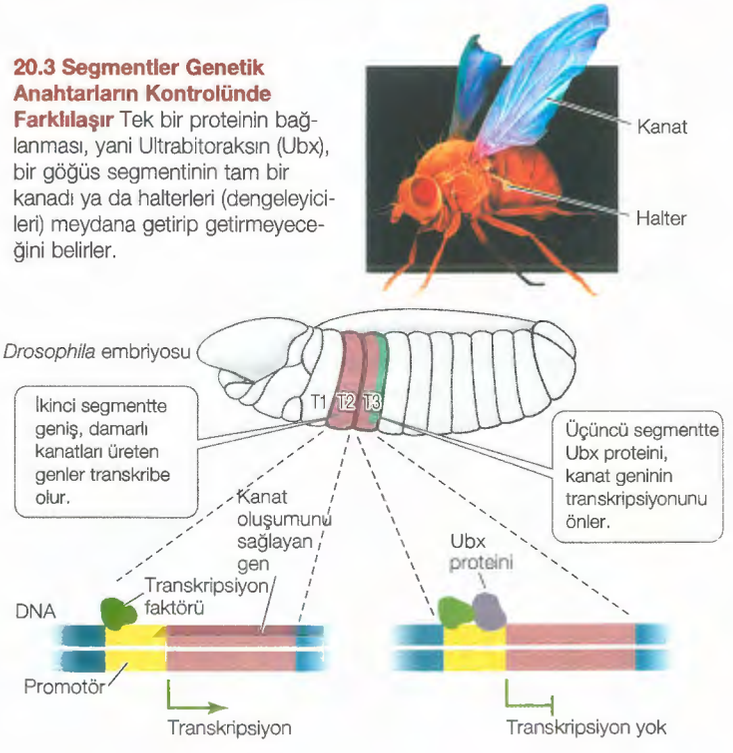
**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 20.1 • Modülarite

### Genetik anahtarlar genetik araçların kullanımını yönetir

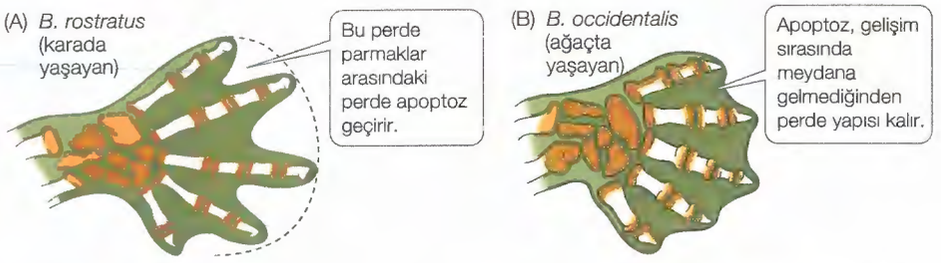
Genetik alet takımının nasıl kullanıldığını kontrol eden **genetik anahtarlar** olarak adlandırılan mekanizmalar olduğundan dolayı, genetik talimatların ortak bir setini kullanan tek bir organizma içinde farklı yapılar gelişebilir. Bu mekanizmalar, promotörleri ve onlara bağlanan transkripsiyon faktörlerini içerir. Bu anahtarlar üzerinde bir noktada birleşen ve bu anahtarları çalıştıran sinyal şelaleleri, genlerin nerede ve ne zaman açılıp kapanacağını belirler. Çoklu anahtarlar, farklı zamanlarda ve farklı yerlerde genlerin ifade edilmelerini etkileyerek her geni kontrol eder. Genetik alet takımının elemanları, bu yolla, bağımsız olarak gelişmek için bireysel modüllere izin verirken çoklu gelişim süreçlerinde de görev alabilirler.

Genetik anahtarlar, gelişmekte olan embriyodaki yerle ilgili bilgileri bütünleştirir ve farklı modüllerin gelişim yollarını belirlemede kilit rol oynar. Örneğin her Hox geni, belirli bir segmentte veya gelişmekte olan bir meyve sineğinin uzantısında ifade edilen bir transkripsiyon faktörünü kodlar. Her segmentin modeli ve işleyişi, özgün Hox genine ya da segmentte ifade edilen Hox genlerinin kombinasyonuna bağlıdır.

Meyve sineğinin kanatlarının oluşumunu düşününüz. *Drosophila*'nın göğüs bölgesinde, birincisinde hiç kanadın oluşmadığı üç segment bulunur. İkinci segmentte ön kanatlar ve üçüncü segmentte de organları dengelemede görev alan *halter* denilen küçük arka kanatlar oluşur. Hox proteinleri, ön kanatlarda ifade edilmez; fakat arka kanat hücrelerinin tümünde Hox geni olan *Ultrabithoraks* (*Ubx*) ifade edilir. Çünkü genetik anahtar seti, üçüncü göğüs segmentindeki *Ubx* geninin aktive eder. Ubx, damarların ve ön kanatlardaki diğer yapıların oluşmasını sağlayan genleri kapatır ve arka kanatların özelliklerinin oluşmasını kolaylaştıran genleri açar (**Şekil 20.3**). Diğer taraftan Ubx, kelebeklerde, üçüncü göğüs segmentindeki hücrelerde kanat gelişebilsin ve arka kanatların gelişimi tamamlansın diye hedef genleri etkiler. Onun için basit bir genetik değişiklik, sineklerin ve kelebeklerin kanatlarında büyük bir morfolojik farklılıkla sonuçlanır.




**20.3 Segmentler Genetik Anahtarların Kontrolünde Farklılaşır** Tek bir proteinin bağlanması, yani Ultrabitoraksın (Ubx), bir göğüs segmentinin tam bir kanadı ya da halterleri (dengeleyicileri) meydana getirip getirmeyeceğini belirler.




**20.4 Heterokroni, Ağaca Tırmanan Bir Semenderin Evrimleşmesiyle Sonuçlanır** (A) Karada yaşayan ergin bir *B. rostratus*'un ayağı. (B) Yakın akraba bir semender olan *B. occidentalis*'in ayağı, perde yapısını kaybetmez. Bu semender türü, ağaçlar üzerindeki yaşam biçiminde perdeli ayaklarınının vakumunu kullanır.

## Modülarite, gen ifadesinin yer ve zamanlamasındaki farklılıklara izin verir

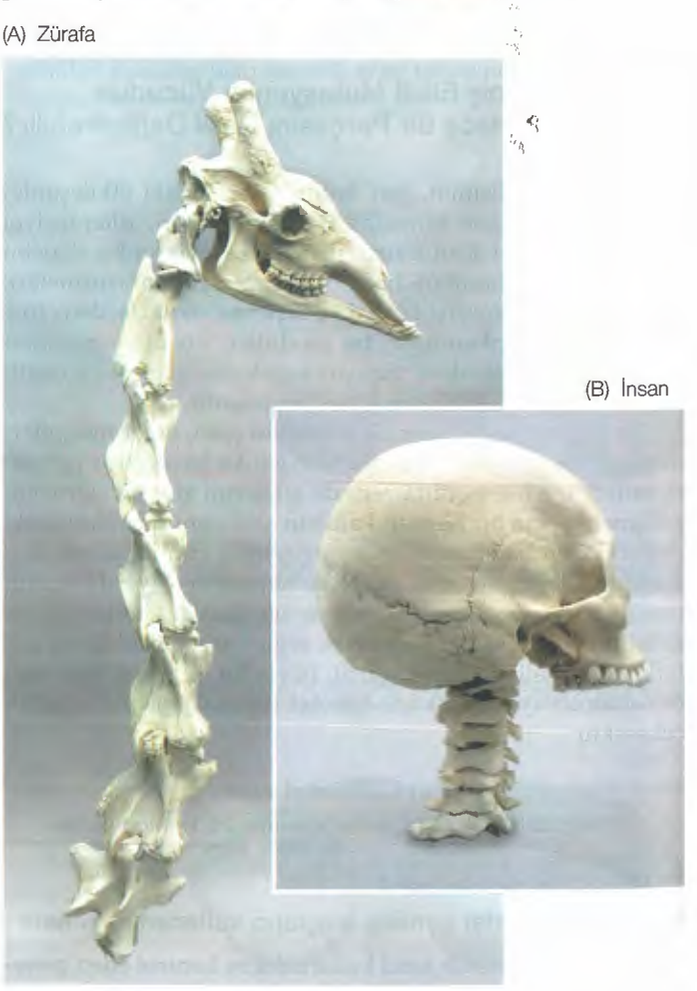
Modülerite, **heterokroni** olarak adlandırılan bir süreçte farklı gelişim süreçlerinin *zamanlamasını* birbirinden bağımsız olarak değiştirmek için olanak sağlar. Yani bir modülün gelişimini (diyelim ki, omurgalıların gözleri) düzenleyen genler, farklı türlerde farklı gelişim evrelerinde ifade edilebilir.

*Bolitoglossa* cinsi semenderler, heterokroninin, büyük morfolojik değişikliklerle nasıl sonuçlanabildiğini gözler önüne sermektedir. Semender embriyoları, ayak parmakları arasında perdeler oluşturur; fakat semenderlerin çoğu çeşidinde belirli bir gen, semender geliştikçe perde oluşumundaki apoptozu tetikler. Sonunda oluşan serbest parmaklar, yetişkin semenderler eğer perdeli ayaklara sahip olsaydı durumuyla karşılaştırılacak olursa, semenderin daha kolay bir şekilde yürümesini sağlar. Bu, orman zemininde yaşayan bir tür olan *Bolitoglossa rostratus* ile ilgili bir durumdur (**Şekil 20.4A**). *Bolitoglossa occidentalis* (**Şekil 20.4B**) gibi ağaçlar üzerinde yaşayan türlerde bu gen ifade edilmez ve apoptoz da gerçekleşmez. *B. occidentalis*'in ayakları, yaşamı boyunca perdelidir; bu ayaklar, ağaç gövdeleri gibi dikey yüzeylere vakum yaparak tutunmayı sağlar. Böylece gen ifadesindeki küçük bir değişiklik, büyük bir morfolojik değişime yol açmış ve yeni yaşam tarzının oluşumuna izin vermiştir.

Zürafa boynunun evrimi, heterokroninin başka bir örneğini oluşturur. Hemen hemen tüm memeliler (Ddeniz inekleri ve tembel hayvanların dışında) olduğu gibi zürafanın boynunda da yedi tane omurga vardır. Yani zürafalar, fazladan omur eklenerek daha uzun bir boyuna sahip olmamışlardır. Bunun yerine zürafanın boyun omuru, diğer memelilerinkinden daha uzundur (**Şekil 20.5**). Kemikler, kondrosit adı verilen kıkırdak üreten hücrelerin çoğalmasına bağlı olarak büyür. Kemiklerin büyümesi, kondrositlerin ölmesi ve kemik matriksin kalsifikasyonu ile sonuçlanan bir sinyal tarafından durdurulur. Zürafalarda bu sinyal süreci, boyun omurlarında ertelenir; bu ise bu omurların daha uzun süre büyümesiyle sonuçlanır. Böylece, daha uzun olan boyunların evriminde, kemik oluşumunu kontrol eden *genlerin ifade edilmesinin zamanlamasındaki* değişiklikler etkili olmuştur.

Bir gelişim geninin *bulunduğu yerde ifade edilmesindeki* farklılıklar, evrimsel değişimle de sonuçlanabilir. Semenderlerdeki ayağın perdelenmesi, bir gelişim geninin geçici olarak ifade edilmesiyle belirlenir; fakat ördeklerde ve tavuklardaki ayakların perdelenmesi, bir genin mekansal olarak ifade edilmesindeki değişikliklerden etkilenir. Tüm kuş embriyolarındaki ayaklar, ayak parmaklarını bağlayan perdelere sahiptir. Bu perdeler, yetişkin ördeklerde (ve diğer su kuşlarında) devam ettirilir; fakat yetişkin tavuklarda (ve diğer suda yaşamayan kuşlarda) devam ettirilmez. Perdelerin kaybolması, perdelerdeki hücrelere apoptoz geçirmeleri talimatını veren kemik morfogenetik proteini 4 (BMP4) denen bir sinyal proteini sayesinde gerçekleşir. Bu hücrelerin ölümü, ayak parmakları arasındaki perdeleri ortadan kaldırır.

Embriyonik dönemdeki ördek ve tavuğun arka üyelerinde her ikisi de ayak parmakları arasındaki perdelerde *BMP4* genini ifade eder; ancak onlar, bir BMP *inhibitör* proteinini kodlayan *Gremlin* olarak adlandırılan genin ifade edilmesinde farklılık gösterir (**Şekil 20.6**). Tavuklarda değil ama ördeklerde *Gremlin* geni, perdelerdeki hücrelerde ifade edilir. Gremlin proteini, BMP4 proteininin apoptoz için sinyal vermesini engeller ve sonuçta da perdeli bir ayak oluşur. Eğer tavuğun arka üyeleri, gelişim sırasında deney yöntemiyle Gremlin proteinine maruz bırakılırsa apoptoz meydana gelmez ve ördeğinkine benzer perdeli ayaklar, tavukta da oluşur (**Şekil 20.7**).




**20.5 Daha Uzun Bir Boyun Gelişimindeki Heterokroni** Zürafa ve insanın boynunda yedi tane omur vardır. Ancak gelişim sırasında büyüme uzun bir süre devam ettiği için zürafanın omurları daha uzundur (1.5 cm ile karşılaştırıldığında 25 cm'dir). Bu zamanlama farkı, heterokroni olarak adlandırılmaktadır.




**20.6 Gremlin İfadesindeki Değişiklikler, Arka Ayağın Yapısındaki Değişikliklerle İlişkilidir** Fotoğrafların sol sütunu, bir tavuğunun ayağının gelişimini, sağ sütun ise bir ördekteki gelişimi göstermektedir. Ördeğin ayağındaki perdeleşmedeki Gremlin proteini, BMP4'ün sinyal vermesini engeller. Böylece embriyo perdeleşmesinin apoptoz geçirmesini engeller.

## 20.2 ÖZET

**Embriyolar ve yetişkin organizmalar, modül olarak adlandırılan bağımsız birimlerden oluşur. Bazı gelişim genleri, etkilerini sadece tek bir modül üzerine gösterdiği için her bir modülün biçimi, bağımsız olarak değişebilir.**

- Genetik anahtarlar, bir genin kullanım yolunu nasıl kontrol eder? **Bakınız s. 429 ve Şekil 20.3**
- Heterokroninin nasıl evrimsel değişikliklerle sonuçlandığını açıklayınız. **Bakınız s. 430 ve Şekil 20.4 ve 20.5**

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

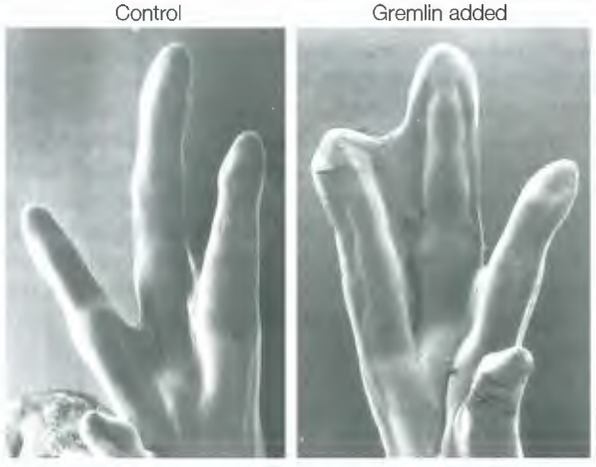
### 20.7 Bir Üyenin Biçiminin Değişimi

Ördeklerin perdeli ayakları vardır ancak tavukların yoktur. Bu durum, bu türlerin adaptasyonlarındaki büyük bir farklılıktır. Tavuk embriyosunda başlangıçta perde oluşumu vardır; fakat BMP4 proteini tarafından uyarılan apoptoza girer. Ördeklerde, başka bir protein olan Gremlin, BMP4 proteinine bağlanır ve onu inhibe ederek apoptozu önler ve sonuç olarak perdeli ayak oluşur. J.J. Hurbe ve İspanya'daki Cantabria Üniversitesi'ndeki meslektaşları, Gremlin proteininin gelişmekte olan bir civciv ayağına konulduğu takdirde ne olacağını merak ettiler. Apoptozun inhibe edileceği yönünde hipotez öne sürdüler ve öyle de oldu. Civciv, perdeli ayaklı olarak gelişti. Bu şekilde tek bir gelişim anahtarı, çevreyle ilgili önemli bir adaptasyon olan ayak biçimini kontrol eder.

**HİPOTEZ** **Gelişmekte olan bir civciv ayağına Gremlin proteinini (bir BMP4 inhibitörü) ilave etmek, civcivin ayağını ördek ayağına dönüştürür.**

**YÖNTEM** Yumurtanın kabuğunda küçük bir pencere açın ve embriyonik tavuk arka ayaklarının perdeleşmesine dikkatli bir şekilde Gremlin salgılayıcı taneler ekleyin. Diğer arka ayaklara (kontroller) Gremlin içermeyen taneleri ekleyin. Yumurtaları kapatın ve ayakların gelişimini izleyin.

**BULGULAR** Gremlin salgılanan arka ayaklarda perdeleşme apoptoz geçirmez ve arka ayaklar, ördeğinkine benzer. Kontrol arka ayaklar ise normal tavuk ayağı şeklinde gelişir.




**SONUÇ** **Gremlin genindeki farklılıklar, ördeğin arka ayaklarının perdeleşmesinin devam etmesine neden olan morfolojideki farklılıklara yol açar.**

Orijinal alıntılartartışmalar için veYAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

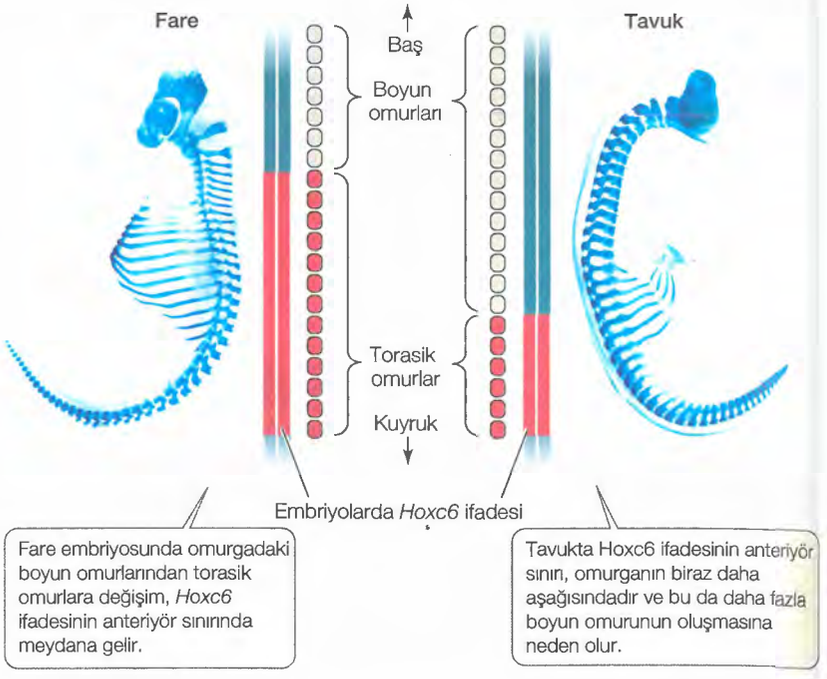
Genetik manipülasyonlar ve embriyolardaki örüntü oluşumu çalışmaları, aynı sinyallerin bireysel bir organizmadaki farklı yapıların gelişimini kontrol edebileceğini göstermiştir. Örneğin BMP4 proteini, ayaklardaki gelişmekte olan parmaklar arasındaki apoptozu teşvik eder; ve daha sonra da

kemiğin oluşumunda görev alır. Bu çalışmalar, *bir organizmadaki* çoklu yapıları üreten süreçlerin, farklı türlerde farklı yapıların nasıl geliştiğini açıklayabileceğini de akla getirir.

## 20.3 Türler Arasındaki Farklılıklar Nasıl Evrimleşir?

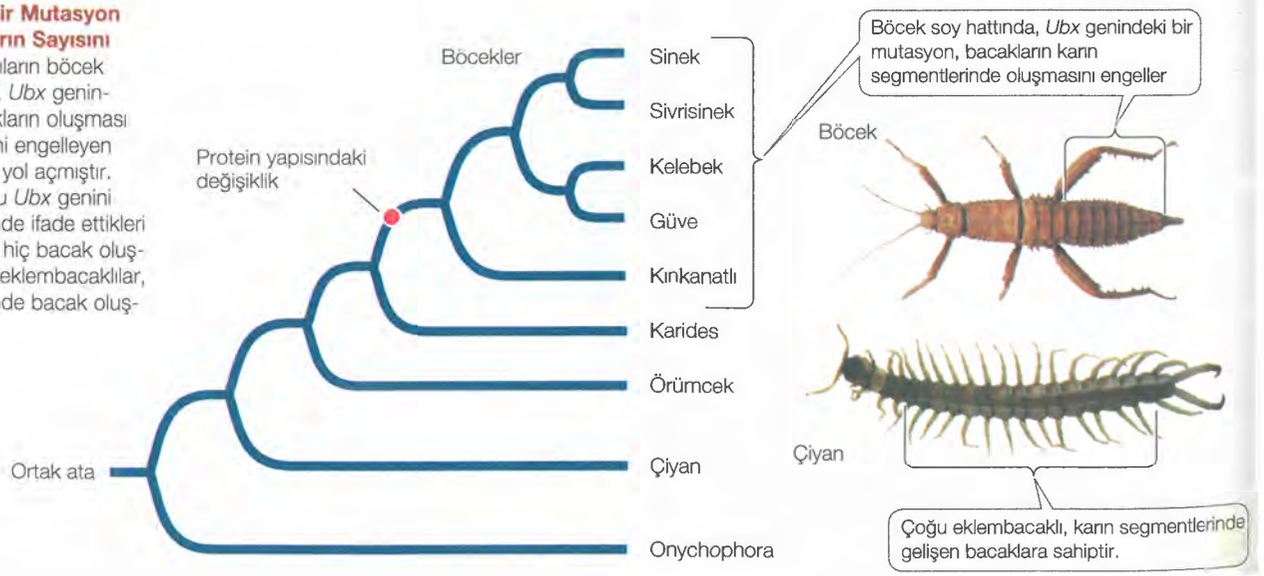
Bir embriyonun farklı bölgelerinde farklı yapıların gelişmesine izin veren süreçler, ayrıca türler arasındaki büyük morfolojik değişiklikleri de açıklar mı? Görünen o ki yapabilirler. Bir bireyin yumurtadan ergine dönüşümünde ve türler arasında vücut şekillerinde birçok büyük farklılığın var olmasının altında, genlerin nerede ve ne zaman ifade edileceğini belirleyen genetik anahtarların yer aldığı görünmektedir. Eklembacaklılar, türler arasındaki morfolojik farklılıkların, segmentlerin farklılaşmasını düzenleyen genlerdeki mutasyonlar sayesinde nasıl ortaya çıkabildiğine ilişkin iyi örnekler sunar.

İçinde kabukluların, çiyanların, örümceklerin ve böceklerin yer aldığı eklembacaklılar, baş, göğüs ve karın segmentlerinden oluşmuş segmentli vücuda sahiptirler. Çiyanlarda hem göğüs hem de karın segmentlerinde bacaklar mevcuttur; ancak böceklerde sadece göğüs segmentlerinde bacaklar oluşur. Eklembacaklılar, segmentlerden bacak oluşmasına neden olan *Distal-less* (*Dll*) genini ifade ederler. Böceklerin karın segmentlerindeki *Dll*'nin ifadesini ne kapatır? Bir Hox geni olan *Ubx*'in ürünü, eklembacaklıların karın segmentlerinde üretilir. Fakat bu, farklı organizmalarda çok farklı etkilere sahiptir. Çiyanlarda Ubx proteini, bacakların oluşumunu teşvik etmek için *Dll* geninin ifadesini görünüşte, aktive eder. Fakat böceklerin evrimleşme sürecinde *Ubx* gen dizisindeki bir değişiklik, *Dll* geninin karın segmentlerinde ifade edilmesini baskılayan değişikliğe uğramış bir Ubx proteininin oluşmasıyla sonuçlanır; böylece bacağın oluşumu engellenir. Eklembacaklıların filogenetik ağaç, *Ubx*'teki bu değişikliğin böceklerin atasında meydana geldiğini ve aynı zamanda da karın bacaklarının yok olduğunu göstermektedir (**Şekil 20.8**).




**20.9 Gen ifadesindeki Değişiklikler ve Omurganın Evrimi** *Hoxc6* geninin ifadesinin biçimindeki farklılıklar, fare ve tavukta boyun ve torasik omurlar arasında farklı bir sınırın oluşmasına yol açar.

Omurgalılardaki benzer bir süreç, omurga sütununun segmentlerindeki farklılıkların gelişimini yönetir. Omurga sütunu, bir dizi anteriyör- posteriyör bölgeden oluşur. Bunlar, servikal (boyun), torasik (göğüs), lumbar (sırt), sakral ve kaudal (kuyruk) bölgelerdir. Hox geni ifadesinin mekansal örüntüsü, bir bölgeden diğerine değişimi yönetir (**Şekil 20.9**). Örneğin *Hoxc6*'nın ifadesinin anteriyör sınırı, bu hayvanlar farklı sayılarda boyun ve göğüs omurlarına sahip olsalar da her zaman fare ve tavuğun servikal ve torasik omurları arasındaki sınıra




**20.8 Hox Genindeki Bir Mutasyon Böceklerdeki Bacakların Sayısını Değiştirir** Eklembacaklıların böcek soy hattında (mavi kutu), *Ubx* genindeki bir değişiklik, bacakların oluşması için gerekli olan *Dll* genini engelleyen bir proteinin oluşmasına yol açmıştır. Böcekler, değiştirilmiş bu *Ubx* genini kendi karın segmentlerinde ifade ettikleri için bu segmentlerinden hiç bacak oluşmaz. Çiyanlar gibi diğer eklembacaklılar, kendi karın segmentlerinde bacak oluştururlar.

düşer. *Hoxc6*'yı ifade eden en öndeki segment, ön üyelerin gelişeceği segmenttir. böylece, farklı Hox genlerinin ifade edilen domainlerini genişleten veya daraltan genetik değişiklikler, evrimsel süreçte farklı omurların karakteristik sayılarında değişikliklere neden olur.

## 20.3 ÖZET

**Genlerin nerede ve ne zaman ifade edileceğini belirleyen genetik anahtarlardaki değişiklikler, türler arasında biçim bakımından farklılıkların ortaya çıkmasının asıl nedenidir.**

- Eklembacaklıların tersine böceklerin karınlarında neden bacak yoktur? **Bakınız s. 432 ve Şekil 20.8**
- Omurga sütununun evrimi, gelişimle ilgili bir gendeki değişiklikler ile nasıl açıklanabilir? **Bakınız s. 432 ve Şekil 20.9**

*Şimdiye kadar bu bölümde modüler genetik sinyal şelalelerinin bir organizmanın gelişimini nasıl kontrol ettiği ve genetik anahtarlardaki değişikliklerin türler arasındaki değişiklikleri nasıl meydana getirdiği üzerinde yoğunlaştık. Tüm bu süreçlerin* döllenmiş yumurtadaki genetik bilgilerden ortaya çıktığı kanısına kapılabilirsiniz. Ancak durum böyle değildir. Çevreden gelen bilgiler, genetik sinyal serilerini etkileyebilir ve böylece organizmanın biçimini değiştirir.

# 20.4 Çevre, Gelişimi Nasıl Düzenler?

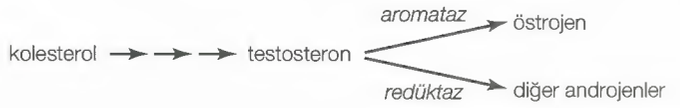
Bir bireyin yaşadığı çevre, ailesinin yaşadığı çevreden farklı olabilir. Bazı çevresel sinyaller, bir organizmada gelişimsel değişikliklere neden olabilir. Eğer böyle değişiklikler yüksek üreme yeteneğine yol açarsa bunlar, doğal seçme tarafından ayrıcalıklı hale getirilir. Bir organizmanın çevresel koşullara cevap olarak gelişimini değiştirebilmesi yeteneği, **gelişimsel esneklik** veya *fenotipik esneklik* olarak adlandırılır. Bu, *tek bir genotipin iki veya daha fazla farklı fenotip üretme kapasitesine sahip olduğu anlamına gelir.*

### Sıcaklık, cinsiyeti belirleyebilir

Bölüm 12'de cinsiyeti belirleyen genetik mekanizmaları tartıştık. Memelilerde iki eşey kromozomu vardır. XX bireyleri dişi, XY bireyleri ise erkektir. Ama bazı sürüngenlerde cinsiyet, bireyler arasındaki genetik farklılıklar tarafından değil de yumurtaların kuluçkaya yatırıldığı sıcaklık tarafından belirlenir. Bu da gelişimsel esnekliğin dikkate değer bir durumudur.

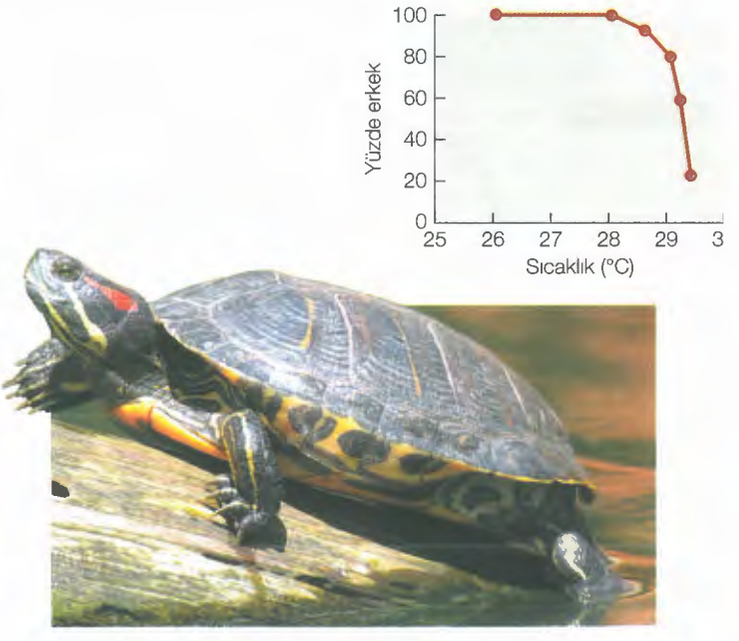
Teksas Üniversitesi'nde David Crews'in laboratuvarında yapılan araştırma, kırmızı kulaklı su kaplumbağasının yumurtası eğer 28.6°C'nin altındaki bir sıcaklıkta kuluçkaya yatırılırsa bu yumurtaların hepsinin erkek olacağını, eğer 29.4 °C'nin üstünde kuluçkaya yatırılırsa hepsinin dişi olacağını göstermiştir. Bu sıcaklıkların arasındaki 1°C'den daha düşük bir sıcaklıkta yumurtalardan hem erkekler ve hem de dişiler çıkar (**Şekil 20.10**). Sıcaklığa bağlı cinsiyet belirlemesi olan diğer türlerde, dişilerin ve erkeklerin oluştuğu kuluçka sıcaklıkları, kırmızı yanaklı su kaplumbağalarındakinden farklı olabilir. Bu farklı sıcaklık bağımlılıkları, kuluçka sıcaklığının etkilerinin türler arasında değişiklik gösterdiğini belirtmiştir. Fakat sıcaklık bu gelişimsel esnekliği nasıl kontrol eder?

Omurgalılarda, embriyoda erkeklerin ve dişilerin organlarının gelişimi cinsiyet steroid hormonlarının eylemleri tarafından kontrol edilir. Durum, organizmanın cinsiyetinin belirlenmesinin genetik olarak veya sıcaklık tarafından kontrol edilip edilmediğiyle ilgilidir. Hem erkeklerdeki hem de dişilerdeki cinsiyet steroid biyosentezi, kolesterolle başlar; ve hem. erkek cinsiyet steroidlerini (androjenler) ve hem de dişi cinsiyet steroidlerini (östrojenler) üretmek için birçok kimyasal tepkime gerçekleşir. Bu biyosentez sıralamasında, ilk androjenleri -testosteronları- üreten basamak, östrojenleri üreten basamakla devam eder ve böylece hem erkek hem de dişiler testosteron üretir.




Sıcaklık kontrollü cinsiyet belirlemesine sahip hayvanlarda, kuluçka sıcaklığı, testosteronu östrojene çeviren enzim olan aromatazın ifadesini kontrol ederek cinsiyet gelişimini etkiler. Eğer aromataz çok bol ifade edilirse, östrojenler baskın olur ve dişi organlar gelişir. Eğer aromataz ifade edilmezse, testosteron baskın olur ve erkek organlar gelişir. Yumurtalara östrojen uygulanırsa erkekliği uyaran sıcaklıkta olsa bile dişilerin oluşmasına neden olunur.

Bu cinsiyet belirlenmesi mekanizmasının evrimsel avantajı nedir? Kuluçka sıcaklığı, embriyonun büyüme oranını ve yumurtadan çıkma sürecini etkileyebilir. Yaşam




**20.10 Sıcak Dişiler, Soğuk Erkekler** Kırmızı kulaklı bir su kaplumbağasının embriyosunun dişi veya erkek olup olmaması, yumurtanın kuluçkaya yatırıldığı sıcaklığa bağlıdır. Yüksek sıcaklıklarda sadece dişiler ve düşük sıcaklıklarda ise sadece erkekler oluşur. Bu durumun cinsiyet hormonlarının sentezindeki sıcaklık hassasiyetinden dolayı olduğu açıktır.

alanı için yarışan türlerde, vücudun büyük olması, erkekler için bir avantaj olabilir; fakat dişiler için öyle olmasına gerek yoktur. Çevrede yiyeceğin hazır olarak bulunabilmesine bağlı olarak yumurtadan daha erken çıkma, büyüme oranı üzerinde pozitif veya negatif etkiye sahiptir. Bu tür nedenlerden dolayı kuluçka sıcaklığı, bir populasyondaki dişilerin ve erkeklerin üreme başarılarında farklı bir etkiye sahiptir.

İlginç bir deney, sıcaklığa bağlı cinsiyet belirlenmesinin uyum değerini açıkça göstermektedir (**Şekil 20.11**). Sydney *Üniversitesi'nde* Daniel Warner ve Richard Shine, normalde dişilerin oluştuğu sıcaklıklarda erkek üretmek için Jacky ejderha (*Amphibolurus muricatus*) olarak adlandırılan bir kertenkelenin yumurtalarına hormon uyguladılar. Bu türde dişiler, her kuluçka sıcaklığında üretilir; fakat erkekler sadece 27°C ve 30°C arasındaki kuluçka sıcaklıklarında üretilir. Hormon uygulamaları, araştırmacıların, düşük, orta ve yüksek olmak üzere üç ayrı kuluçka sıcaklığında hem erkek hem de dişi elde edebilmelerini ve sonraki büyüme özellikleri ile üreme başarılarını karşılaştırabilmelerini sağlamıştır.

Genç kertenkeleler, dışarıda bulunan çevrili alanlara konuldu ve üç yıl boyunca daha doğal bir şekilde yaşamalarına izin verildi. Orta sıcaklıkta kuluçkaya yatırılan yumurtalardan çıkan erkekler üç yıllık çalışma boyunca daha yüksek üreme başarılarına sahip oldular. Düşük ve orta kuluçka sıcaklıklarında elde edilen dişilerin üreme başarıları farklılık göstermedi; ancak yüksek kuluçka sıcaklığında elde edilenlere göre daha yüksekti. Bu veriler, kuluçka sıcaklıklarının erkeklerde ve dişilerdeki üreme başarılarını farklı açılardan etkileyen ve bazı türlerde sıcaklığa bağlı cinsiyet belirlenmesi için niçin bir seçim olduğuna dair açıklama getiren hipotezi desteklemektedir.

### Organizmalar, gelecekteki koşulları tahmin eden bilgileri kullanır

Fenotipik esnekliğin çoğu örneğinde, farklı vücut formlarının farklı ancak tahmin edilebilir çevrelere adaptasyonu oldukça açıktır. Bunun mükemmel bir örneği, her yıl iki kuşak üreten bir güve olan *Nemoria arizonaria türüdür.*

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

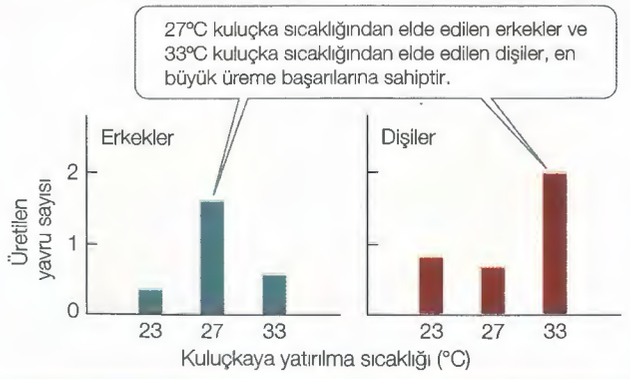
**20.11 Sıcaklığa Bağlı Cinsiyet Belirlemesi, Cinsiyete Özgü Uyum Farklılıklarıyla Bağdaştırılır**

Bazı sürüngenlerde cinsiyet, gelişmekte olan embriyonun kuluçka sıcaklığı tarafından belirlenir. Bu, gelişim sırasında erkek oluşmasını uyaran sıcaklıkların, daha yüksek üreme yetenekli erkeklerin oluşumuna yol açtığı hipotezini doğurmuştur. Warner ve Shine, yüksek ve düşük sıcaklıklarda dişiler yerine erkekler gelişsin diye östrojen sentezini engelleyen bir ilaç kullanarak bu hipotezi test ettiler. Bu erkekler,-normal erkek oluşumunu uyarıcı sıcaklıkta (ara sıcaklık) gelişen erkeklerden daha düşük üreme yeteneğine sahiplerdi. Bunun tersine dişler, daha yüksek sıcaklıklarda kuluçkaya yatırılan yumurtalardan geliştiklerinde en yüksek üreme yeteneği gösterdiler.

**HİPOTEZ** Kuluçka sıcaklığı, kertenkelelerin üreme başarıları üzerinde farklı bir etkiye sahiptir.

**YÖNTEM** Jacky ejderha yumurtalarını 23°C, 27°C ve 33°C'de kuluçkaya yatırın. Yumurtaların yarısına aromataz inhibitörünü uygulayın. Kertenkeleleri doğal ortamda yetiştirin ve üretilen yavruların sayılarını kaydedin.

**BULGULAR** İşleme tabi tutulmamış yumurtalar: 27°C'deki erkekler; 23°C ve 33°C'deki dişiler İnhibitör uygulanan yumurtalar: 23°C, 27°C ve 33°C'deki erkekler






**SONUÇ** Gelişim sırasındaki kuluçka sıcaklığının, dişi ve erkek Jacky ejderhalarının üreme yeteneği üzerinde farklı bir etkisi vardır ve bu yüzden de bu türlerdeki cinsiyetin sıcaklıkla belirlenme biçimine neden olan seçici bir baskı olabilir.

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için yourBioPortal.com sitesini ziyaret ediniz.

Bunun mükemmel bir örneği, her yıl iki kez yavru veren *Nemoria arizonaria* güvesidir. İlkbaharda yumurtadan çıkan tırtıllar, meşe ağacının çiçekleriyle beslenirler. Bu tırtıllar, gelişimlerini tamamlarlar ve yaz mevsiminde yetişkin haline gelirler. Yaz güveleri, yumurtalarını meşe ağaçlarının yapraklarına bırakırlar ve yumurtadan çıkan tırtıllar yaprakları yer. Bu tırtıllar, yetişkin güveye dönüşürler ve kış boyunca yumurta bırakırlar ve baharda meşe ağaçlarının çiçekleri tekrar açıp bollaştığında bu yumurtalar açılır. Kelebeklerin her iki tipi de beslendikleri ortamda kamufle olurlar. İlkbahar tırtıllarının vücut şekli, çiçeklere (kediciklere) (**Şekil 20.12A**); ve yaz tırtıllarının vücut şekli ise küçük meşe dallarına benzer (**Şekil 20.12C**). Yumurtadan çıkma anında genç tırtılların hepsi birbirine benzer ama beslenme şekilleri, görünüşlerinde farklılıklara yol açan gelişimsel değişiklikleri tetikler. Fenotipik esneklik sayesinde avlanmadan kaçınma, evrimsel uyum yeteneğini artırır.

### Çeşitli çevresel sinyaller, gelişimi etkiler

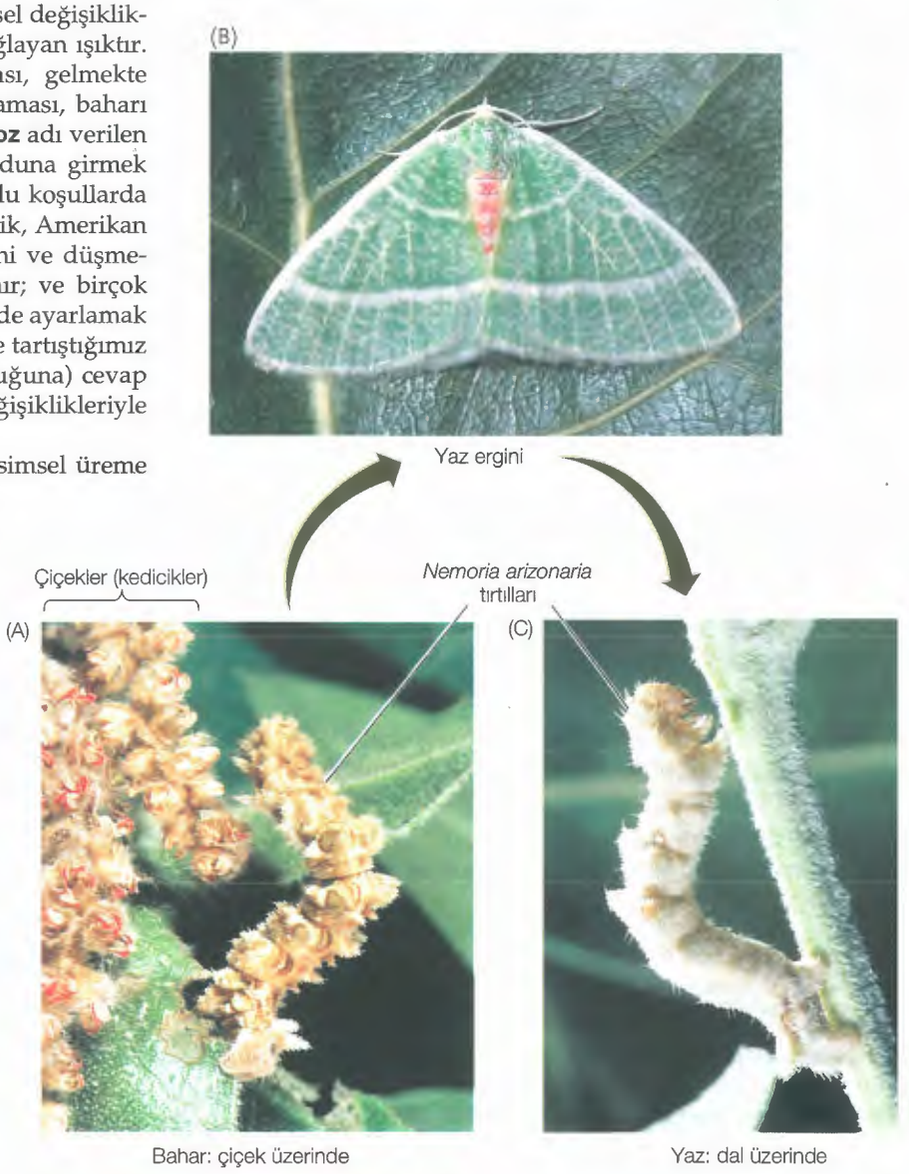
Sıcaklığa ve beslenme şekline ek olarak gelişimsel değişiklikleri başlatan diğer çevresel sinyaller de vardır. Çevresel bilginin yaygın ve bağımlı bir kaynağı, mevsimsel değişiklikler hakkında öngörü değeri taşıyan bilgileri sağlayan ışıktır. Ekvator bölgesinin dışında, günlerin kısalması, gelmekte olan sonbaharı ve kışı belirtirken günlerin uzaması, baharı ve yazı bildirir. Birçok böcek, gün ışığını, **diyapoz** adı verilen üremenin veya gelişimin durdurulması periyoduna girmek ya da çıkmak için kullanır; diyapoz, onlara zorlu koşullarda daha iyi hayatta kalabilme yeteneği sağlar. Geyik, Amerikan geyiği ve Kanada geyiği, boynuzların gelişimini ve düşmesini zamanlamak için gün uzunluğunu kullanır; ve birçok organizma da üreme zamanlamasını en iyi şekilde ayarlamak için yine gün uzunluğunu kullanır. Bölüm 38'de tartıştığımız gibi birçok bitki, gece uzunluğuna (ışığın yokluğuna) cevap olarak üremeyi başlatır; ve diğerleri, gelişim değişiklikleriyle ışığın belirli dalga boylarına cevap verirler.

Gelişim üzerine yazılmış bir bölümde, mevsimsel üreme ve boynuz büyümesi gibi süreçlerden niçin bahsettiğimizi merak edebilirsiniz. Gelişim, bir organizma olgunluğa erişmeden olan olaylardan daha fazlasını kapsamaktadır. Gelişim, organizmanın hayatı boyunca meydana gelen vücuttaki işlevler ve vücudun şeklindeki değişiklikleri kapsar.

Bitkiler, bunun açık bir örneğini teşkil etmektedir. Binlerce yıllık olan sekoya ağaçları, meristem denen ve ağaca yaşamı boyunca farklılaşmış yeni dokular üreten –gövdeler, yapraklar, üreme yapıları vd.- farklılaşmamış olan dokulara halen daha sahiptirler. Bu gelişimsel süreçler, bir genetik programın basit bir şekilde okunması değildir. Bunlar, bitkinin büyüdüğü ortamda bitkinin şeklini en iyi hale getirmek için ayarlamalar yapar. Bitkilerin fotosentez için ihtiyaç duydukları ışık, bitki gelişiminde önemli bir sinyaldir. Loş ışık, gölgede büyüyen bitkiler, ince ve uzun olsunlar diye gövde hücrelerinin uzamasını uyarır (**Şekil 20.13**). Gelişimdeki bu esneklik, uyumsaldır; çünkü ince ve uzun olan bir bitki, daha kalın ve kısa olan bir bitkiye göre parlak ışığa daha kolay ulaşır. Parlak ışıktaki bir bitki, büyüyüp uzun boylu olmaya ihtiyaç duymaz;ve enerjisini yapraklarını büyütmeye verebilir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 20.1 • Bitki Gelişimi

Doğal seçme, üreme başarısını etkileyebilen önemli gelişim işlevleri ile her genin veya sinyal yollarının üzerinde etkili olabilir. Geyiklerin boynuzlarının büyüme döngüsünde, kemik büyümesini kontrol eden genlerin açılması ya da kapanması gerekmektedir. Mevsimsel üreme olayında ise, cinsiyetin gelişiminde ve olgunlaşmada görev alan aynı genlerin açılması veya kapanması söz konusudur. Gelişimin evrimi, yaşamın tüm evrelerine uzanır.




**20.12 Bir Tırtılın Bahar ve Kış Formları**
(A) *N. arizonaria* güvesinin baharda oluşan tırtılları, beslendikleri meşe çiçeklerine (kediciklerine) benzer. Onlar, yumurtalarını meşe yapraklarına bırakanlar yetişkin (B) haline gelirler. Aynı türün yaz tırtılları (C) meşenin ince dallarına benzer.




**20.13 Işığı Arayanlar** Soldaki fasulye bitkileri, düşük ışık koşullarında büyütülmüştür. Bitkinin hücreleri az ışığa tepki olarak uzamış ve bitkiler ince-uzun olmuştur. Sağdaki kontrol bitkileri ise normal ışık koşullarında büyütülmüştür.

## 20.4 ÖZET

**Gelişimsel esneklik, gelişen organizmaların kendi biçimlerini yaşadıkları ortama uydurabilmelerini sağlar. Organizmalar, gelecekteki koşulların net tahmin unsurları olan çevresel sinyallere tepki verir. Gelişim, ömür boyunca devam eder ve yetişkin organizmanın biçimindeki ve işlevlerindeki uyarlanabilir değişikliklerle sonuçlanabilir.**

- Bir organizmanın fenotipinin, çevresel sinyallere karşı nasıl bir tepki veebileceğini tanımlayınız. Bakınız ss.433-435 ve Şekil 20.10 ve 20.12
- Gelişim üzerindeki çevresel bir etkinin uyumsal olup olmadığını nasıl tanımlarsınız? Bakınız ss.434-435 ve Şekil 20.11

Yeni çevresel koşullara verilen uygun tepkilerin zaman içinde evrimleşerek gelişmesi muhtemeldir; fakat böyle evrimleşmenin sınırları nelerdir? Gelişimle ilgili olan genler, hangi yapıların ve formların mümkün olabileceğini belirler mi?

# 20.5 Gelişimle İlgili Genler Evrimi Nasıl Sınırlar?

Fransız genetikçi François Jacob, 40 yıl önce, evrimin nasıl çalıştığıyla ilgili olarak bir benzetme yapmıştır: bu benzetmede evrimin işleyiş biçimi, çarpıcı bir biçimde farklı tasarımlar (jet motorunu pervaneli motorla değiştirmeyi farz edin) geliştirme konusunda serbest olan bir mühendisin çalışmasından ziyade, *mevcut materyallerin birleştirilmesi ve değiştirilmesiyle* yeni yapılar oluşturan bir tamircinin çalışmasına benzetilmiştir. Morfolojinin evriminin, tamamen yeni olan genlerin ortaya çıkmasıyla değil ama mevcut genlerin ve bunların düzenleyici yollarının modifikasyonları tarafından yönetildiğini görmüştük. Böylece gelişimle ilgili genler ve bunların ifade edilmeleri, iki önemli yol ile evrimi baskılar:

- Evrimsel yeniliklerin neredeyse hepsi, daha önceden var olan yapıların modifikasyonlarıdır.
- Gelişimi kontrol eden genler, yüksek oranda korunmuştur; yani düzenleyici genlerin kendisi evrim süreci boyunca yavaş yavaş değişir.

### Evrim halihazırda mevcut olan şeyleri değiştirerek ilerler

Organizmaların özellikleri, neredeyse her zaman atalarında daha önceden var olan özelliklerden türer. Yeni "kanat genleri", böceklerde, kuşlarda ve yarasalarda aniden ortaya çıkmadı. Aksine kanatlar, var olan yapıların modifikasyonları olarak ortaya çıktı. Kanatlar, böceklerde ve omurgalılarda bağımsız olarak ortaya çıkmıştır -böceklerde bir kez; omurgalılar arasında ise birbirinden bağımsız olarak üç kez (Şekil 20.14). *Omurgalılardaki kanatlar, değişikliğe uğramış üyelerdir.*

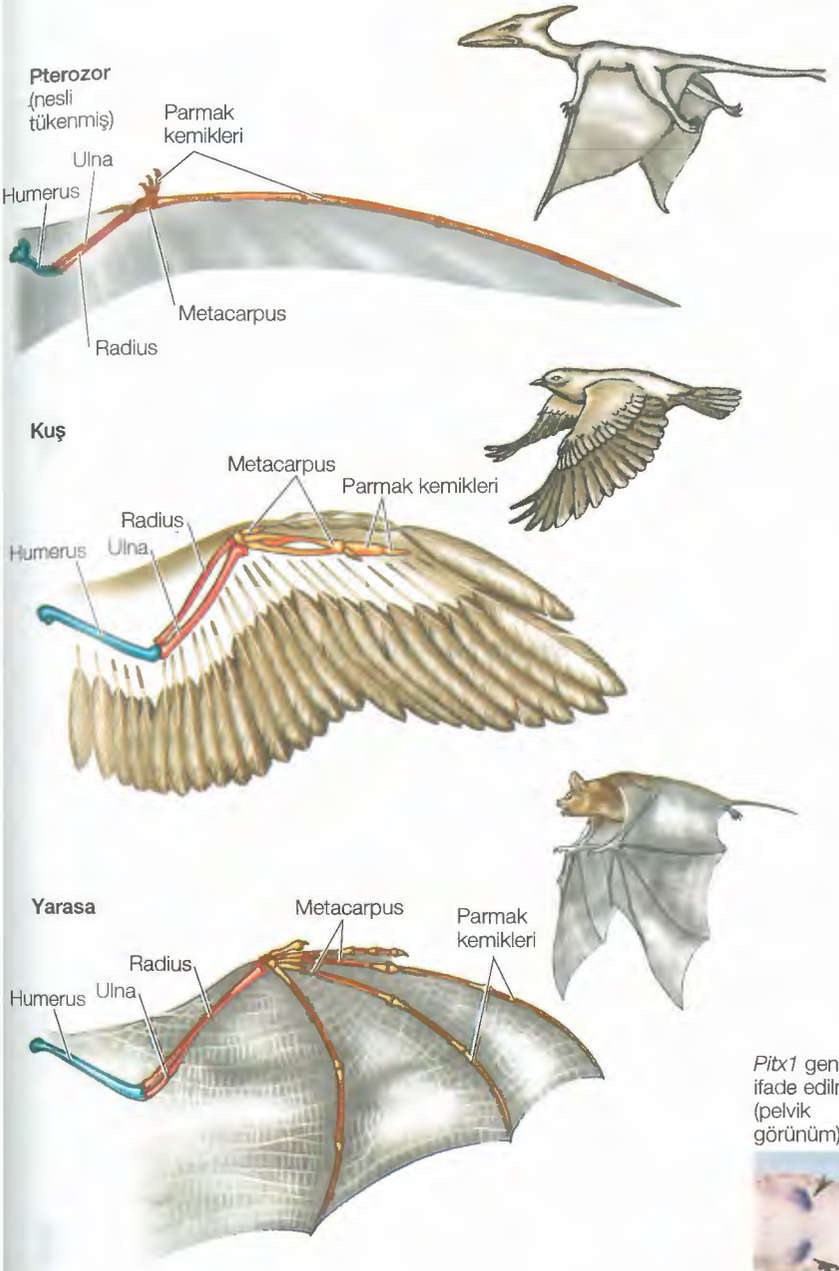
Kollar gibi kanatlar da ortak bir yapıya sahiptir: vücutla eklem yapan pazıkemiği (humerus); pazıkemiği ile eklem yaparak uzanan iki uzun kemik olan ön kol ve dirsek kemikleri (radius ve ulna); ve daha sonra el tarak kemikleri ve parmak kemikleri. Gelişim sırasında bu yapılar, farklı organizmalarda farklı uzunluklara ve farklı ağırlıklara sahiptir.

Gelişimle ilgili kontroller, organizmaların yapıları nasıl kaybettiğini de ayrıca etkiler. Bugünkü yılanların ataları, Hox genlerinin segmentlerdeki ifadesindeki değişiklikler nedeniyle ön üyelerini kaybettiler. Yılan soy hattında, üye tomurcuğu dokusundaki *Sonic hedgehog* geninin ifade edilmesinin kaybedilmesiyle arka bacaklar da kaybedildi. Fakat boa yılanları ve pitonlar gibi bazı yılan türleri, gelişmemiş pelvik kemiklere ve üst bacak kemiklerine halen daha sahiptir.

### Gelişimle ilgili korunmuş genler, paralel evrime yol açabilir

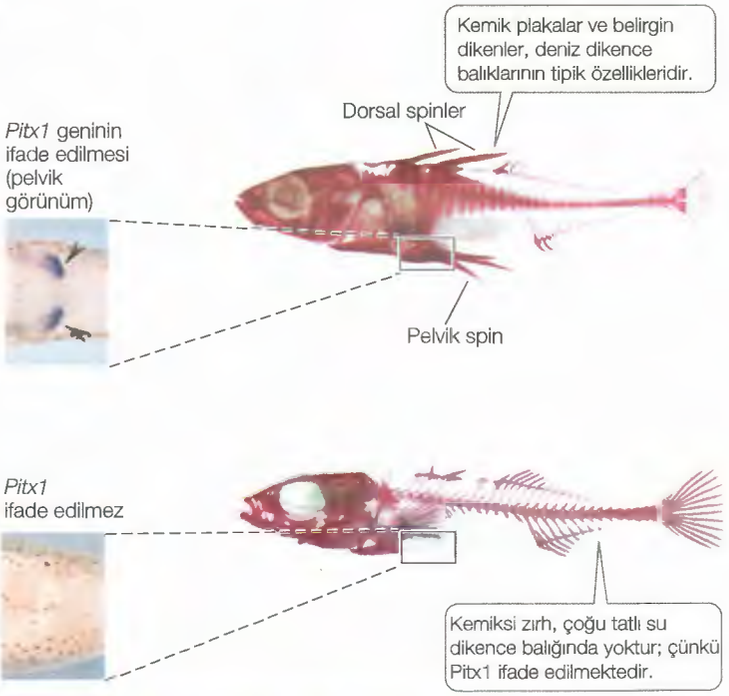
Gelişimi yöneten genlerin çoğunun nükleotid dizilimi, çok hücreli organizmaların evrimi süresince yüksek oranda korunmuştur. Diğer bir deyişle bu genler, çok sayıda türde benzer bir formda bulunur (bakınız Şekil 20.2).

Yüksek oranda korunmuş gelişimle ilgili genlerin varlığı, özellikle yakından akraba olan türler arasında benzer özelliklerin tekrar tekrar ortaya çıkmasını mümkün kılar. Bu süreç **paralel fenotipik evrim** olarak adlandırılır. Bu sürecin güzel bir örneğini, küçük bir balık olan üç dikenli dikence balığı (*Gasterosteus aculeatus*) vermektedir.




**20.14 Kanatlar Omurgalılarda Üç Kez Ortaya Çıkmıştır** Pterozorların (265'ten 220 milyon yıl öncesine kadar yaşamış olan uçan ilk omurgalı), kuşların ve yarasaların kanatları, tümü değişmiş olan aynı iskelet elemanlarından oluşmuş ön üyelerdir. Ancak bu elemanlar, farklı omurgalı gruplarında farklı formlara sahiptir.

Deniz ve tatlı su dikence balıkları arasındaki farklılıklar, çevresel koşullar tarafından uyarılmaz. Tatlı suda yetiştirilen deniz türlerinde hala diken çıkmaktadır. Bu farklılığın, gelişimi etkileyen bir gen yüzünden meydana gelmesi sürpriz değildir. *Pitx1* geni, bir traskripsiyon faktörünü kodlar. Bu transkripsiyon faktörü, normal olarak, gelişen embriyonun deniz dikencebalığında başı, gövdeyi, kuyruğu ve pelvisi oluşturacak bölgelerinde ifade edilir. Ancak Japonya, İngiliz Kolombiya'sı, Kaliforniya ve İzlanda'daki birbirinden bağımsız populasyonlarda gen evrim geçirerek artık pelviste ifade edilmemektedir ve dikenler de gelişmez. *Bu aynı gen, birbirinden bağımsız birkaç populasyonda benzer fenotipik değişiklikleri meydana getirmek için evrilmiştir* ve bu nedenle paralel evrimin iyi bir örneğidir. Bu vakalardaki ortak seçilim mekanizması ne olabilirdi? Muhtemelen tatlı su ortamında azalmış olan avlanma baskısı, korunma için gereksiz yapıların gelişimine daha az enerji harcayan hayvanların üreme başarılarında artışa izin vermektedir.




**20.15 Dikence Balıklarında Paralel Fenotipik Evrim** Gelişimle ilgili bir gen olan *Pitx1*, plakaların ve dikenlerin üretimini başlatan bir transkripsiyon faktörünü kodlar. Bu gen, deniz dikence balıklarında aktiftir; ancak balıkların tatlı sudaki populasyonlarında mutasyona uğramıştır ya da aktif değildir. Bu mutasyonun coğrafik olarak birbirinden uzak yerlerde ve izole olmuş tatlı su populasyonlarında bulunması paralel evrim için kanıttır.

Dikence balıkları, Atlantik ve Pasifik Okyanuslarında geniş alanlara yayılmışlardır ve ayrıca birçok tatlı su gölünde de bulunmaktadırlar. Bu türlerin denizlerdeki populasyonları, yaşamlarının çoğunu denizde geçirir; fakat üremek için tatlı suya dönerler. Tatlı sudaki populasyonlarının üyeleri, göllerde yaşar ve asla tuzlu suya gitmezler. Genetik kanıtlar, tatlı su populasyonunun, en son olarak son buz çağının sonlarında olmak üzere birçok kez deniz populasyonundan bağımsız olarak ortaya çıktığını göstermektedir. Denizdeki dikence balıklarının, kendi avcılardan koruyan çeşitli yapıları vardır. Bunlar, pelvik dikenleri olan iyi gelişmiş pelvik kemikler ve kemik plakalardır. Bunların soyundan gelen tatlı su populasyonlarında, bu vücut silahı, büyük ölçüde indirgenmştir; dorsal ve pelvik dikenler, daha kısadır hatta yoktur (**Şekil 20.15**).

## 20.5 ÖZET

**Evrimsel yeniliklerin neredeyse tümü, daha önce var olan yapıların modifikasyonları olduğu için gelişimle ilgili kontroller, evrimi baskılar. Birçok genin korunması, muhtemelen benzer özelliklerin tekrar tekrar ortaya çıkmasına yol açar.**

- Farklı vücut biçimleri, var olan genlerin işlevlerindeki modifikasyon sayesinde nasıl ortaya çıkmıştır? **Bakınız s. 436 ve Şekil 20.14**
- Deniz ve tatlı su dikenli balıklarının arasındaki farkların, gen düzenlemesindeki değişiklikler aracılığıyla paralel evrimi nasıl örneklediğini açıklayınız. **Bakınız s. 437 ve Şekil 20.15**

Evrim sırasında birçok yeni özellik ortaya çıkmıştır ama tek bir nesilden öteye geçememiştir. Bu kitabın altıncı bölümünde, evrimin süreçleri yani çeşitli yaşam formlarının, hayatta kalma ve üreme başarılarını etkileyen etkili güçler incelenmektedir. Şimdi de farklı adaptasyonların, farklı çevrelerde nasıl yaygın hale geldiğini inceleyeceğiz. Ayrıca bu adaptasyonlar, günümüzde yeryüzünde sıra dışı farklılıklarla sonuçlanmıştır.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 20.1 Evo-Devo Nedir?

- **Evrimsel gelişim biyolojisi (evo-devo),** gelişmenin evrimsel yönünün modern çalışmasıdır ve moleküler mekanizmaya odaklıdır.
- Gelişmedeki değişikliklerin altında morfolojide vücut şekillerindeki büyük farklılıkları yaratan evrimsel değişiklikler yatar.
- Çeşitli organizmalardaki temel gelişim mekanizmasındaki benzerlikler ortak atadan gelindiğini yansıtır. **İnceleyiniz Şekil 20.1**
- Evrimsel çeşitlilik, az sayıdaki düzenleyici genin kullanılmasıyla meydana getirilir.
- Çok hücreli organizmalıların vücudundaki model oluşumunu yöneten ve kodlayan genler olan transkripsiyon faktörleri ve kimyasal sinyaller, **genetik araç takımı** olarak düşünülebilir.
- Düzenleyici genler, evrim boyunca oldukça fazla korunmuştur. **İnceleyiniz Şekil 20.2**

### 20.2 Geniş Etkili Mutasyonlar Vücudun Sadece Bir Parçasını Nasıl Değiştirebilir?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 20.1**

- Gelişen ve olgunlaşan organizmaların vücutları, bağımsız olarak değişebilen **gelişimsel modüller** denilen bağımsız üniteler şeklinde organize olurlar. Modülerite, farklı gelişim aşamalarının birbirinden bağımsız bir şekilde **heterokroni** adlı bir süreçle değişmesini sağlar. **İnceleyiniz Şekil 20.4 ve 20.5**
- Düzenleyici genlerin mekansal olarak değişimleri, evrimsel değişikliklerle de sonuçlanabilir. **İnceleyiniz Şekil 20.6**

### 20.3 Türler Arasındaki Farklılıklar Nasıl Evrimleşir?

- **Genetik anahtarlarda** olan değişiklikler, bir grup genin ne zaman ve nerede ifade edileceğini belirleyecektir. Bunun asıl nedeni hem yumurtadan yetişkine transformasyondur hem de türler arasındaki farklılıkların evrimidir.
- Türlerdeki morfolojik değişiklikler, vücut segmentlerinin farklılaşmasını düzenleyen genlerdeki mutasyonlarla ortaya çıkabilir. **İnceleyiniz Şekil 20.8**

### 20.4 Çevre Gelişimi Nasıl Düzenler?

**BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 20.1**

- Bir organizmanın çevresindeki şartlar karşısında değişebilme yeteneği, **gelişimsel esneklik** (plastisite) olarak adlandırılır.
- Sürüngenlerin birçok türünde cinsiyet, kuluçka dönemindeki sıcaklıkla belirlenir. Bu sıcaklık, cinsiyet hormonlarının üretilmesini, modifikasyonunu ve aktivitesini kontrol eden genleri etkiler. **İnceleyiniz Şekil 20.10**
- Gelişimle ilgili esnekliğin uyumsal önemi, her zaman çok net olmayabilir. Ancak deneyler, üreme başarısındaki etkileri üzerini test edebilir. **İnceleyiniz Şekil 20.11**
- Mevsimlerin değişmesi gibi bazı çevresel işaretler, oldukça düzenlidir; ve vücut formunda ve işlevdeki mevsimsel adaptasyonları güvenli bir şekilde yönetebilir. **İnceleyiniz Şekil 20.12**
- Gelişimsel değişiklikleri etkileyen çevresel ipuçları, değişkendir ve bir organizmanın yaşamının herhangi bir evresinde rol oynayabilir.

### 20.5 Gelişimle İlgili Genler Evrimi Nasıl Sınırlar?

- Hemen hemen tüm evrimsel yenilikler, mevcut olan önceki yapıların değişiklikleridir. **İnceleyiniz Şekil 20.14**
- Gelişimi kontrol eden birçok gen, yüksek oranda korunduğu için benzer özelliklerin, özellikle yakından akraba türler arasında tekrar tekrar ortaya çıkması olasıdır. Bu süreç, **paralel fenotipik evrim** olarak isimlendirilir. **İnceleyiniz Şekil 20.15**

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi evrimsel gelişim biyolojisinin (evo-devo) ilkelerinden biri *değildir*?
   *a.* Hayvan grupları morfogenez için benzer moleküler mekanizmaları paylaşır.
   *b.* Gen ifade edilmesinin zamanlanmasındaki değişimler yeni yapıların evriminde önemlidir.
   *c.* Gelişimin evrimi, çevreye karşı yanıt değildir.
   *d.* Embriyoda gen ifadesinin lokasyonundaki değişiklikler, yeni yapıların oluşmasına yol açabilir.
   *e.* Evrim, gelişimle ilgili mevcut olan genlerin ve yolların değişimiyle olur.

2. *Drosophila*'daki baş-abdomen ekseninin kutuplaşma ve örüntü oluşumuyla sonuçlanan gelişim kontrol yolu,
   *a.* faredeki benzer gen dizisine ve kromozom düzenine sahiptir.
   *b.* yalnızca böceklerde evrim esnasında ortaya çıkar.
   *c.* yalnızca baş bölgesinde ortaya çıkan organları belirler.
   *d.* yalnızca embriyo tarafından yapılan gen ürünlerini içerir.
   *e.* daha önce her hangi bir formda hiç mevcut olmamış yeni genler sayesinde ortaya çıkar.

3. Genetik anahtarlarla ilgili aşağıdakilerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Genetik araç takımının kullanımını kontrol ederler.
   *b.* Embriyodaki konumla ilgili bilgiyi entegre ederler.
   *c.* Her bir geni tek bir açma/kapama noktası kontrol eder.
   *d.* Bireysel organizmada farklı yapıların gelişmesini sağlarlar.
   *e.* Bir genin ne zaman ve nerede işlev yapıp yapmayacağını belirler.
4. Ördeklerin perdeli ayakları vardır ancak tavuklarda bu yoktur çünkü,
   *a.* ördeklerin yüzmek için ayaklarının perdeli olması gerekir ancak karada yaşayan tavukların buna ihtiyacı yoktur.
   *b.* hem ördek hem de tavuk embriyoları ayak parmakları arasındaki perdeler için *BMP4* genini ifade eder; ancak *Gremlin* geni yalnızca ördeklerin ayak perdelerindeki hücrelerde ifade edilir.
   *c.* hem ördek hem de tavuk embriyoları ayak parmakları arasındaki perdeler için *BMP4* genini ifade eder; ancak *Gremlin* geni yalnızca tavukların ayak perdelerindeki hücrelerde ifade edilir.
   *d.* yalnızca ördek embriyoları ayak parmakları arasındaki perdelerde *BMP4* genini ifad eder.
   *e.* yalnızca tavuk embriyoları ayak parmakları arasındaki perdelerde *BMP4* genini ifade eder.
5. Modülarite gelişme için önemlidir çünkü,
   *a.* gelişen embriyonun tüm birimlerinin düzenli bir biçimde gelişmesini garanti eder.
   *b.* gelişen embriyonun anteriyör ve posteriyör eksenlerinin gelişmesini koordine eder.
   *c.* gelişim genlerinin vücudun tek bir bölümünü değiştirip diğer tarafları etkilemeden değişmesini sağlar.
   *d.* gelişen embriyonun tüm parçalarının gen ifadesi zamanının aynı anda olmasını sağlar.
   *e.* organizmaların her seferinde bir modül oluşturmasını sağlar.
6. Organizmalar genelde gelecekte olacak durumları doğru olarak tahmin ettiren çevresel sinyallere ne yaparak tepki verirler?
   *a.* Sinyal değişikliğine kadar gelişmeyi durdururlar.
   *b.* Gelişimlerini gelecekteki çevre koşullarına uyarlayarak değiştirirler.
   *c.* Sonuçta, gelecek çevre koşullarına uyum sağlayacak yavrular üretebilen erginleri oluşturacak tarzda gelişimlerini değiştirirler.
   *d.* Yeni mutantlar üretirler.
   *e.* Normal olarak gelişirler çünkü tahmin edilen çevre koşulları uzun sürmeyebilir.
7. Gelişimle ilgili olayların zamanlamasındaki değişikliklerin bir organizmanın biçimini değiştirebildiği sürece ne ad verilir?
   *a.* Heterokroni
   *b.* Gelişimsel esneklik
   *c.* Adaptasyon
   *d.* Modülarite
   *e.* Mutasyon
8. Bazı sürüngenlerde cinsiyetin sıcaklıkla belirlenmesi ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
   *a.* Erkek ve dişilerin yılın farklı sezonlarında üretilmesini sağlar.
   *b.* Erkeklerin dişilerden daha hızlı olmasını sağlar.
   *c.* Erkek eşey kromozomunun etkisizleştirmesini etkiler.
   *d.* Üretim başarısına etkisi olduğu için bu durumun olmasıyla ilgili kanıt yoktur.
   *e.* Sıcaklığın etkileri, cinsiyet steroidlerinin konsantrasyonundaki ve etkisindeki değişikliklerden dolayıdır.
9. Aşağıdaki örneklerden hangisi, Hox genlerinin görev *almadığı* evrimsel değişimlere örnektir?
   *a.* Arı ve çiyanların bacak sayısında değişiklik.
   *b.* Zürafa ve kazın boyun omurları sayısındaki değişiklik
   *c.* Yılanların ön bacaklarının kaybolması
   *d.* Tavuklarda ayaklardaki perdenin yok olması
   *e.* *Drosophila*'daki bacak ve antenin yerleri.
10. Paralel fenotipik evrimin olması mümkündür çünkü,
    *a.* birbiriyle yakından akraba olan organizmaların benzer problemleri vardır.
    *b.* evrim esnasında düzenleyici genlerin muhafaza edilmesi benzer özelliklerin tekrar tekrar ortaya çıkabileceğini gösterir.
    *c.* bir çok farklı fenotip mevcut bir genotipten üretilebilir.
    *d.* paralel fenotipik evrimi meydana getiren fenotipik esneklik yaygındır.
    *e.* evrim biyologları bunun kanıtını bulmak için çok çaba sarf ettiler.

## TARTIŞMA

1. Eğer gelişme hakkındaki araştırmalar bakteri ve bir hücreli organizmalarla sınırlı kalıyorsa, çevresel hangi faktörler gözden kaçırılıyordur?
2. Eğer evrimsel yenilikler, bazı genlerin ifade edilme zamanlarındaki küçük farklılıklardan çıkıyorsa, niçin bu tip yenilikler evrimsel süreçte pek sık olarak ortaya çıkmıyor?
3. François Jacob, evrimin mühendislikten çok tamircilik olduğunu belirtmiştir. Gelişim genlerinin evrimsel süreçte az değiştiğinin gözlemlenmesi bu fikri destekliyor mu? Niçin?
4. Temel farklılıklara rağmen bitkiler ve hayvanlar, gelişimi düzenleyen çok sayıda geni paylaşmaktadır. Bu gözlemin, hayvan ve bitkilerin gelişimlerinde anormalliklere neden olan insanların ortama saldığı birçok maddenin olumsuz etkilerine insanların tepki verebileceği yollar hakkındaki yansımaları nelerdir? Ne tür maddeler, böyle etkileri sahip olabilir? Niçin?

## EK ARAŞTIRMA

Şekil 20.7'de *BMP4* geninin ifadesini engelleyen Gremlin proteininin gelişmekte olan bir civcivin ayağına enjekte edilmesiyle ilgili bir deney gösteriliyor. Gremlin proteinini, gelişmekte olan civcivin başka bölgelerine enjekte ettiğimizde ne olmasını beklersiniz? Niçin? Gremlin proteini tanımak için bu proteini hangi diğer vücut kısımlarına enjekte ederseniz sizin için daha bilgi verici olur? Eğer paralel fenotipik evrimle özellikle ilgileniyorsanız, bu deneylerde başka hangi organizmaları kullanabilirsiniz?

# 21 Evrimin Kanıtları ve Mekanizmaları

## Evrim teorisi daha iyi grip aşılarının geliştirilmesini sağlar

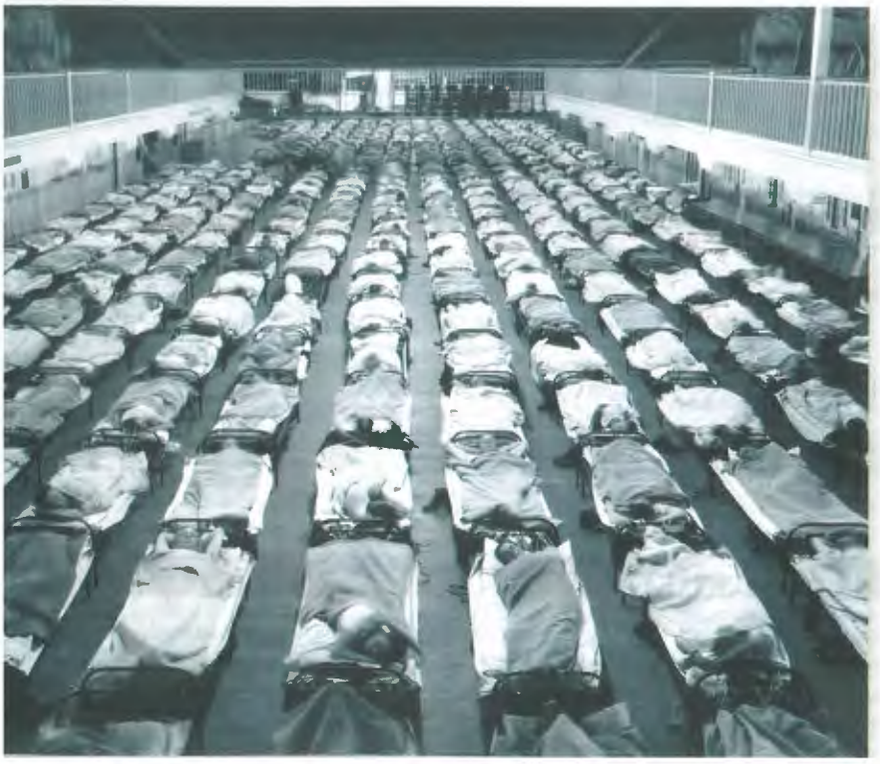
Fransa'da 11 Kasım 1918'de imzalanan ateşkes anlaşması, Birinci Dünya Savaşının sonuna işaret ediyordu. 1918 baharında başlayan büyük bir grip salgını, kısa sürede ABD kışlasındaki askerlerde, dört yıllık savaşta verilen ölü sayısından daha fazla bir kayıba neden oldu. Birbuçuk yıl içinde dünya çapında 50 milyondan fazla insanı öldüren gerçek bir pandemi durumuna gelerek, Birinci Dünya Savaşı nedeniyle olan ölümlerin iki katından fazla insanın ölümüne neden oldu.

1918-1919 pandemisi, bir başka açıdan da kayda değerdi; genç erişkinlerde – genellikle yaşlı veya çok genç olanlara göre gripten ölme olasılığı daha düşük olan- ölüm oranı, epidemiden önceki dönemlere göre 20 kat daha yüksekti. Neden bu grip virüsü özellikle daha güçlü olan bireylerde bu denli öldürücüydü?

Grip virüsü sürekli ve hızlı şekilde evrimleşir. 1918 suşu, özellikle insan bağışıklık sisteminde şiddetli reaksiyon başlatmıştı. 'Sitokin fırtınası' olarak adlandırılan bu yoğun reaksiyon, güçlü bağışıklık sistemi olan insanların daha ciddi etkilenme ihtimali anlamına geliyordu. Halbuki bağışıklık sistemi, genellikle grip virüsleriyle savaşmaya yardım eder ve oluşan bağışık yanıt *aşılama* olayının temelini oluşturur(-bakınız Bölüm 42). Ilk grip aşısı, 1945 yılında elde edildi ve o zamandan bu yana salgınların sayı ve şiddetini kontrol altında tutmak için aşılama programları kullanılmaktadır. Ancak, grip virüsleri o kadar hızlı evrim geçirir ki bir önceki yılın aşısı bu yılın virüsüne etki etmez.

Her ne kadar belirli bir dönemde ortamda dolaşan grip suşları, akraba iseler de aynı değillerdir. *Genetik varyasyon* farklı suşların oluşmasını sağlar ve bunlar birbirleriyle rekabet halindedir. Konağın bağışıklık sisteminden en iyi kaçabilen suşlar, yayılım olasılığı en fazla olanlardır, bu nedenle diğer suşlara göre daha avantajlıdır. Ancak, bağışıklık sistemi virüse reaksiyon gösterir ve bir önceki yılın virüsü avantajını kaybeder. Eğer grip virüsleri evrimleşmeseydi dirençli hale gelirdik ve her yıl aşılama işlemi de gereksiz olurdu.

Bağışıklık sistemimiz virüs yüzeyinde bulunan hemaglutinin denen proteini tanıyarak grip enfeksiyonunu farkeder. Yeni mutasyonlar, hızlı bir şekilde ortaya çıkar ve bazen virüs genomundaki nükleotid değişimleri hemaglutinin proteininin yapısında varyasyonla sonuçlanır. Değişime uğramış hemaglutinin yapısına sahip olan varyantlar, bağışıklık sistemimiz tarafından artık kolayca tespit edilemezler, böylece hayatta kalır ve çoğalırlar. *Pozitif seçilim* terimi, grip



**Ölümcül Salgın** 1918-1919'de ortaya çıkan grip salgınında hastalanan birçok insan için geçici hastaneler kurmak gerekti. Burada salgının en yoğun olduğu dönemde, ABD'deki Dartmouth Koleji Gimnazyumunda gribe yakalanan hastalar görülmektedir.



**Ölümcül Virüsü Yeniden Yapılandırma** Hastalık Kontrol ve Önleme Merkezinden Terrence Tumpey, 1918 yılındaki grip virüsünün bu kadar ölümcül yapan özelliklerini belirleyebilmek için virüsü laboratuvarda yeniden yapılandırdı.

hematoglutinin proteininde olduğu gibi lehte değişimlerin evrimini tanımlar.

Biyologlar, grip aşısı geliştirirken, hemaglutinin geninin özellikle değişim için pozitif seçilim altında olduğu bilinen kısımlarını incelerler. Bu bölgelerinde en fazla değişikliğe sahip olan virüsler, sonraki yılın grip salgınına neden olma olasılıkları en yüksek olanlardır, bundan dolayı yeni aşı için en iyi hedeflerdir. Evrim teorisini anlamak, nedenleri belirlememize ve potansiyel olarak ölümcül olabilecek hastalıklara karşı çözüm bulmamıza yardım eder.

**BU BÖLÜMDE** evrimin somut temelini inceleyecek ve evrimsel değişimle sonuçlanan bazı mekanizmaları değerlendireceğiz. Charles Darwin'in böyle bir mekanizma üzerindeki fikirlerini nasıl geliştirdiğini göreceğiz (doğal seçilim). Evrimin genetik temelini tartışacak ve populasyonlarda genetik çeşitliliğin nasıl ölçüldüğünü göstereceğiz. Bölüm boyunca, evrimin pratikteki problemlere nasıl uygulandığını tartışacağız; bu, yaşam çeşitliliğini daha iyi anlamamızı sağlayacaktır.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


21.1 Evrim Düşüncesinin Temelini Hangi Gerçekler Oluşturur?

21.2 Evrimsel Değişim Mekanizmaları Nelerdir?

21.3 Doğal Seçilim Evrimle Nasıl Sonuçlanır?

21.4 Genetik Varyasyon Populasyonlarda Nasıl Korunur?

21.5 Evrim Üzerindeki Kısıtlamalar Nelerdir?


## 21.1 Evrim Düşüncesinin Temelini Hangi Gerçekler Oluşturur?

Canlı dünya, sürekli değişir. Biyologlar bu değişimlerin çoğunu hem laboratuvar deneyleriyle hem de doğal populasyonlarda doğrudan gözlemleyebilir. Diğer birçok değişiklik ise yaşamın fosil kayıtlarında kaydedilmiştir. Biz, yeni mutasyonların ortaya çıkma hızını ölçebilir, genetik varyantların populasyonda yayılışını gözlemleyebilir ve genetik değişimin etkilerini organizmaların form ve fonksiyonlarında görebiliriz. Diğer bir deyişle, evrim doğrudan gözlemleyebileceğimiz bir gerçektir. Biyologların evrimsel değişimlerin *nasıl* olduğu ve geçmişte *hangi* evrimsel değişimlerin meydana geldiği konularında elde etmiş oldukları çok sayıda kanıtları vardır. Evrimsel değişim mekanizmalarının anlaşılması ve biyolojik problemlere uygulanması, evrimsel teori olarak bilinmektedir.

Bu bölümün başında grip aşılarının geliştirilmesinde anlatıldığı gibi, evrim teorisinin birçok yararlı uygulaması vardır. Biz, hastalıkları çalışmada, anlamada ve tedavi etmede; daha iyi tarımsal ürünler ve uygulamalar geliştirmede ve yararlı özellikleri olan yeni molekülleri üreten endüstriyel işlemler geliştirmede evrimi kullanırız. Evrimsel prensipler hakkındaki bilgiler, biyologlara yaşamın nasıl çeşitlendiğini ve türlerin nasıl etkileşimde bulunduğunu anlamasına yardımcı olur. Ayrıca biyolojik dünya hakkında tahminler yapmamıza olanak sağlar.

Günlük konuşmalarda, insanlar "teori" kelimesini sınanmamış bir hipotez ya da tahmin anlamında kullanırlar. Fakat "Evrim teorisi" terimi tek bir hipotezi ifade etmez ve kesinlikle bir tahmin işi değildir. Bilimde kullanılan haliyle, "teori" bir bilim alanının anlaşılması ve uygulanması üzerindeki tüm bir çalışma alanını kapsar. "Yerçekimi teorisi" dediğimizde yerçekiminin sınanmamış bir fikir olduğunu ima etmeyiz. Yerçekiminin var olduğu konusunda kimsenin şüphesi yoktur, çünkü etkilerini çevremizde her yerde görebiliriz. Aslında yerçekimi dediğimizde çekimle sonuçlanan mekanizmalardan bahsederiz ve bu mekanizmaların fiziksel nesnelerin etkileşimleri konusunda tahminler yapmayı kastederiz. Bu kitabı bıraktığında yerçekimi teorisine göre kitap tahmin edilebilir bir hızda yere düşecektir.

Benzer şekilde, evrim teorisi dediğimizde, populasyonlarda zaman içerisinde biyolojik değişimlerle sonuçlanan mekanizmaları anlamayı, biyolojik organizmaların etkileşimlerini ve meydana gelen değişimleri yorumlamayı kastederiz. Biyolojik populasyonların zaman içinde evrimleştikleri biyologlar tarafından tartışma götürmez bir gerçek olarak kabul edilmektedir. Evrimsel değişimler, sürekli olarak gözlemlenmektedir. Grip virüslerinin evrimini doğrudan gözlemleyebiliriz,

fakat sadece evrim teorisi bilgimiz bize daha etkili aşılar geliştirme konusunda yardımcı olabilir.

Evrimsel değişimin çeşitli mekanizmaları bilinmektedir ve bilim dünyası bu mekanizmaların özgün biyolojik problemlere nasıl ve ne zaman uygulanması gerektiği konusundaki bilgilerini sürekli olarak artırmaktadır. Evrim mekanizmaları ve bunların sayısız uygulamaları, evrim teorisinin aktif ve heyecan verici bir alanını oluşturur.

## Charles Darwin doğal seçilim prensibini ekledi

Bugün bir dizi zengin jeolojik, morfolojik ve moleküler veri seti evrim temelinin gerçekliğini desteklemekte ve güçlendirmektedir. Ancak 1820'lerde, o zamanın genç Charles Darwin'ine (ya da başka herhangi birine) yaşamın evrim geçirdiği bu kadar aşikar değildi. Darwin, tutkuyla jeoloji ve doğa tarihi ile -doğada canlıların yaşamlarını nasıl devam ettirdiklerinin ve farklı organizmaların fonksiyonlarının bilimsel olarak çalışılması- ilgilendi. Bu ilgiye rağmen, o doktor olmayı planladı (babasının isteğiyle). Ancak anestezi kullanılmadan yapılan bir ameliyat, Darwin'in midesini bulandırdı ve tıp okumaktan vazgeçerek İngiltere Kilisesi'nde papazlık kariyeri için Cambridge Üniversitesi'nde eğitim aldı. Darwin, her zaman bilime teolojiden daha fazla ilgi duyarak fakültenin bilim insanlarına özellikle de botanikçi John Henslow'a yöneldi. Henslow, 1831'de Darwin'e Dünya çapında bir araştırma gezisine çıkacak olan H.M.S. *Beagle* isimli keşif gemisindeki bir işi önerdi (**Şekil 21.1**).

Beş yıllık yolculuk sırasında Darwin (kendisini genellikle deniz tutmuştu), mümkün olduğu kadarıyla kayaçları incelemek, bitki ve hayvanları gözlemlemek ve onları toplamak için karaya çıktı. Güney Amerika'da gördüğü türlerin Avrupa'da gördüklerinden çarpıcı şekilde farklı olduğunu gördü. Güney Amerika'nın ılıman bölgelerindeki (Arjantina ve Şili) türlerin, tropik Güney Amerika'dakilere (Brezilya) Avrupa'nın ılıman türlerine göre çok daha fazla benzediğini gördü. Ekvador'un











**21.1 Darwin ve Beagle'la yolculuk** H. M. S. Beagle'ın görevi okyanuslar ve dünyanın dört bir yanından oşinografik ve biyolojik bilgi toplamaktı. Dünya haritası geminin rotasını; küçük harita ise Darwin'in doğal seçilim fikrinin önemli kaynağını oluşturan canlıların bulunduğu Galapagos Adalarını göstermektedir. 24 yaşındaki Charles Darwin'in portresi Beagle'la İngiltere'ye döndükten kısa süre sonrasına aittir.

batısındaki Galapagos Takımadalarındaki adaları ziyaret ettiğinde buradaki hayvan türlerinin başka hiçbir yerde gördüklerine benzemediğini, ama Güney Amerika kıtasında gördüklerine benzediğini farketti. Darwin aynı zamanda bu türlerin adadan adaya da farklılıklar gösterdiğini gözlemledi. Bazı hayvanların Güney Amerika anakarasından adalara gelmiş olduğunu ve bunu takiben herbir adada farklı yönde değişikliklere uğradığını düşündü. Bu değişikliklere neyin neden olmuş olduğunu merak etti.

Darwin 1836'da İngiltere'ye döndüğünde gözlemlerini düşünmeye devam etti. On yıl boyunca, başlıca unsurları üç ana maddeye dayalı olan evrim için açıklayıcı bir teori geliştirmeye çalıştı:

- Türler değişmez değildir, zaman içinde değişebilir.
- Farklılaşarak dallanmış olan türler ortak atayı paylaşırlar.
- Bir türde değişiklik oluşturan mekanizma ya da bir populasyonda bireylerin varyasyon gösteren özellikleri nedeniyle farklı oranda hayatta kalma ve üreme başarısı yaratan mekanizma **doğal seçilim**dir.

Darwin'in devrim niteliğindeki ilk iki önermesi, evrimin var olduğunun ispat edilebilecek bir tarihsel gerçek olduğu ve türlerin birbirleriyle ortak ata yoluyla ilişkili olduğuydu. Darwin, 1844'de doğal seçilimin evrimin bir mekanizması olduğu konusunda uzun bir makale yazdı (üçüncü önerme), ancak meslektaşlarının yoğun ısrarına rağmen, daha fazla kanıt toplamayı tercih ederek makaleyi yayınlamayı erteledi.

Darwin 1858 yılında bir diğer gezgin ve doğa bilimci olan ve Malaya Takımadalarının biyotasını çalışan Alfred Russel Wallace'dan bir mektup ve makale taslağı aldığında çalışmalarını hızlandırmak zorunda kaldı. Wallace Darwin'e, Darwin'in doğal seçilim üzerindeki benzer açıklamalarını içeren makalesini değerlendirip değerlendiremeyeceğini soruyordu. Darwin, ilk önce Wallace'ın kendi fikirlerini aldığını düşünerek dehşete düştü. Ancak, Darwin'in 1844 makalesinin bir kısmı ile birlikte Wallace'sın yazısı, 1 Temmuz 1858'de Londra Linnaeus Derneği'ne sunuldu, böylece her ikisi de doğal seçilim fikrini birlikte ele almış oldular. Daha sonra, Darwin bir sonraki yıl yayınlanacak olan *Türlerin Kökeni* isimli eserini bitirmek için yoğun bir şekilde çalışmaya başladı. Darwin ve Wallace birbirinden bağımsız olarak doğal seçilim kavramını ortaya atmışlardı, ancak Darwin bu fikri ilk geliştiren kişiydi.

Ayrıca, *Türlerin Kökeni* hem doğal seçilim hem de evrimi destekleyen birçok kanıt sunuyordu. Bu nedenle, her iki kavram Wallace'a göre Darwin'le daha yakından ilişkilidir. Gerçekte, Darwin'in geliştirdiği doğal seçilim yoluyla evrimi açıklaması, zamanın çağdaş biyologlarına yabancı da değildi. Darwin bu gerçekler arasındaki ilişkilerin önemine vurgu yapıyordu. Hem Darwin hem de Wallace, ekonomist olan Thomas Malthus'un 1838'de yayınladığı *Populasyon Prensibi Üzerine Bir Deneme* adlı yazısındaki fikirlerinden oldukça etkilenmişlerdi. Malthus, insan populasyonundaki artışın besin üretimindeki artıştan fazla olduğu sürece, kontrolsüz büyümenin kaçınılmaz bir şekilde açlığa neden olacağını ileri sürüyordu. Darwin, doğada buna parallelik gösteren bazı benzerlikleri gözlemledi. Bütün türlerin populasyonlarının sayıca hızla artma potansiyeline sahip olduğunu farketti. Bu noktayı açıklamak için aşağıdaki örneği kullandı:

> Varsayalım ... Sekiz kuş çifti var ve bunların yılda sadece 4 çifti .... 4 yavru oluşturur ve bunlar da aynı sayıda yavru oluşturmaya devam eder, 7 yıl sonunda..... başlangıçtaki 16 kuş yerine 2048 kuş olur.

Bu artışlar doğada nadir de olsa görülür. Darwin bu nedenle doğada ölüm oranlarının da yüksek olması gerektiği sonucunu çıkardı. Eğer böyle olmasaydı, en yavaş çoğalan türler bile kısa sürede çok büyük populasyon büyüklüğüne ulaşırdı.

Darwin, yavruların ebeveynlerine benzeme eğiliminde olmasına rağmen, çoğu canlının yavrularının ne ebeveynleriyle ne de birbiriyle aynı olmadığını gözlemledi. Bireyler arasındaki küçük varyasyonların onların hayatta kalma ve üreme şansını etkileyeceğini ileri sürdü. Darwin bireylerin hayatta kalma ve üreme başarısındaki bu farklılıkları doğal seçilim olarak adlandırdı.

Darwin doğal seçilim terimini kullandı, çünkü hayvan ve bitki üreticileri tarafından istenilen özelliklere sahip ırkların **yapay seçilim** yoluyla elde edildiğini biliyordu. Darwin'in varyasyonun doğasına dair olan çoğu gözlemi, evcilleştirilmiş bitki ve hayvanlar üzerineydi. Darwin, bir güvercin yetiştiricisiydi ve yetiştiricilerin renk, boy, biçim ve davranışlarda elde edebileceği şaşırtıcı derecedeki çeşitliliği gayet iyi biliyordu (**Şekil 21.2**). Darwin doğadaki seçilim ile yetiştiricilerin seçimi



**21.2 Yapay Seçilim** Charles Darwin hobi olarak güvercin yetiştiriyordu ve doğal seçilim ile yapay seçilim arasındaki benzerlikleri farketmişti. 'Süslü' güvercinlerden renk ve tüy yapısı gibi karakterleri nedeniyle tercih edilen ve yabani kaya güvercini *Columba livia* (solda) türünden yapay seçilimle elde edilen 300'den fazla çeşit arasından burada sadece üç tanesi gösterilmiştir.

arasında bulunan yakın benzerliği farketti. *Türlerin Kökeni*'nde bahsettiği gibi,

*Herbir bireyin güçlü olma ve hayatta kalma mücadelesinde o bireyin yeni koşullara daha iyi uyum yapmasını sağlayan herhangi küçük bir yapısal, davranışsal veya içgüdüsel varyasyonlarından nasıl şüphe edilebilir? Bu mücadelede o bireyin hayatta kalma şansı daha fazla olur; çok az bile olsa kalıtsal varyasyon nedeniyle yavru döller de daha fazla şansa sahip olurlar.*

150 yıldan daha önce yazılan bu ifade hala doğal seçilimle evrimi açıklayan en iyi tanımdır.

Burada unutulmaması gereken önemli nokta, Darwin'in açıkça kavradığı *bireylerin değil populasyonların evrim geçirdiğidir*. Populasyon belirli bir coğrafik alanda aynı zamanda bulunan, aynı türe ait bireylerin oluşturduğu gruptur. Populasyonların evriminin önemli bir sonucu, üyelerinin yaşadıkları çevreye uyum sağlamış olmalarıdır. Ancak, biyologlar organizma çevresine adapte olmuş dediğinde acaba neyi kastetmektedirler?

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 21.1 • Doğal Seçme

## Adaptasyonun iki anlamı vardır

Evrimsel biyolojide, **adaptasyon** hem taşıyıcıları için yararlı gözüken özellikleri üreten *süreçleri* –yani, karakterleri üreten evrimsel mekanizmaları - hem de *özelliklerin* kendilerini ifade eder. İkincisi bakımından adaptasyon, bir canlının onun hayatta kalması ve üremesini daha olası kılan fenotipik bir özelliktir.

Biyologlar, bir organizmanın belirli bir ortama adapte olduğunu, çok az farklı olan bu organizmaların içinde bulunduğu ortamda üreme ve hayatta kalmasının birazcık daha iyi olduğunu kanıtladıklarında, kabul ederler. Biyologlar adaptasyonu anlamak için özellikleri farklı olan bireylerin performansını karşılaştırır. Örneğin; biyologlar, bu bölümün başında da bahsedildiği gibi grip virüsünün hemaglutinin proteinindeki değişimlerin uyumsal rolünü değerlendirebilirler. Biyologlar, farklı gen dizileri olan hemaglutinin proteinine sahip grip virüslerinin, yaşama ve çoğalma oranlarını karşılaştırarak, virüslerin zaman içindeki adaptasyonlarını çalışabilirler.

Darwin doğal seçilimle evrim fikrini ilk ortaya attığında, evrim mekanizmalarının doğadaki işleyişine birçok örnekle işaret edebildi, fakat bunların hiçbiri henüz deneysel olarak test edilmemişti. O günden bu yana, biyologlar yaptıkları binlerce gözlem ve deneyle evrimin temel mekanizmasının doğal seçilim olduğunu doğruladılar. Biyologlar aynı zamanda birçok populasyonun morfolojik ve genetik yapısının zaman içinde değişimini belgelemiş ve Darwin'den sonra kalıtımın mekanizmalarını anlamamız, bunu büyük ölçüde desteklemiştir.

## Populasyon genetiği Darwin'in teorisine dayanak oluşturur

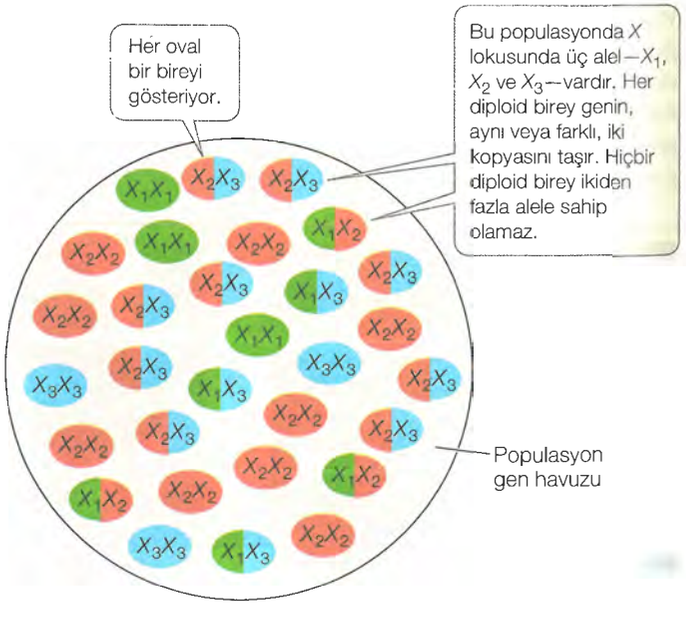
Darwin, genetik aktarım mekanizmaları konusunda bilgiye sahip değildi ve konu ile ilgili yaptığı spekülasyonların da yanlış olduğu ortaya çıktı. 1900'lerin başlarında aktarım genetiği alanı gelişene kadar, biyologların doğal seçilimin nasıl işlediğine ilişkin genetik ayrıntılar konusunda bilgisi yoktu. Ancak Gregor Mendel'in yayınlarının yeniden keşfi (Bölüm 12.1'e bakınız) 1930 ve 1940'larda *populasyon genetiği* alanının gelişmesine yol açtı. Bu zaman diliminde, evrimin ilkeleri modern genetiğin prensipleriyle birleştiğinde, *Modern Sentez* olarak bilinen, evrimsel biyolojinin yeni bir anlayışı ortaya çıktı. Bu, biyologların doğada geniş bir yelpazede gözlenen evrimsel örüntüleri olduğu kadar evrimin mekanistik yönlerini de çalışmaya başlamalarıyla oldu.

Bir populasyonun evrimleşebilmesi için, üyelerinin evrimsel mekanizmaların üzerinde işlediği hammadde olan kalıtılabilir genetik varyasyona sahip olması gerekir. Günlük hayatta, organizmaların genetik kompozisyonlarını doğrudan gözlemleyemeyiz. Aslında gördüğümüz canlının genlerinin fiziksel ifadesi, yani onların fenotipidir (genler arası ilişkiler de dahil olmak üzere). Bir fenotipin özellikleri -göz rengi gibi- onun karakterleridir. Bir karakterin özel bir formu, örneğin kahverengi göz, bir *özelliktir*. Kalıtılabilir bir özellik canlının, en azından kısmen de olsa, genleri tarafından belirlenir. Bir karakteri belirleyen genetik yapı da onun *genotipi* olarak adlandırılır. *Farklı genotiplere sahip bireyler farklı oranlarda hayatta kalır ve farklı oranlarda çoğalırlarsa populasyon evrimleşir.*

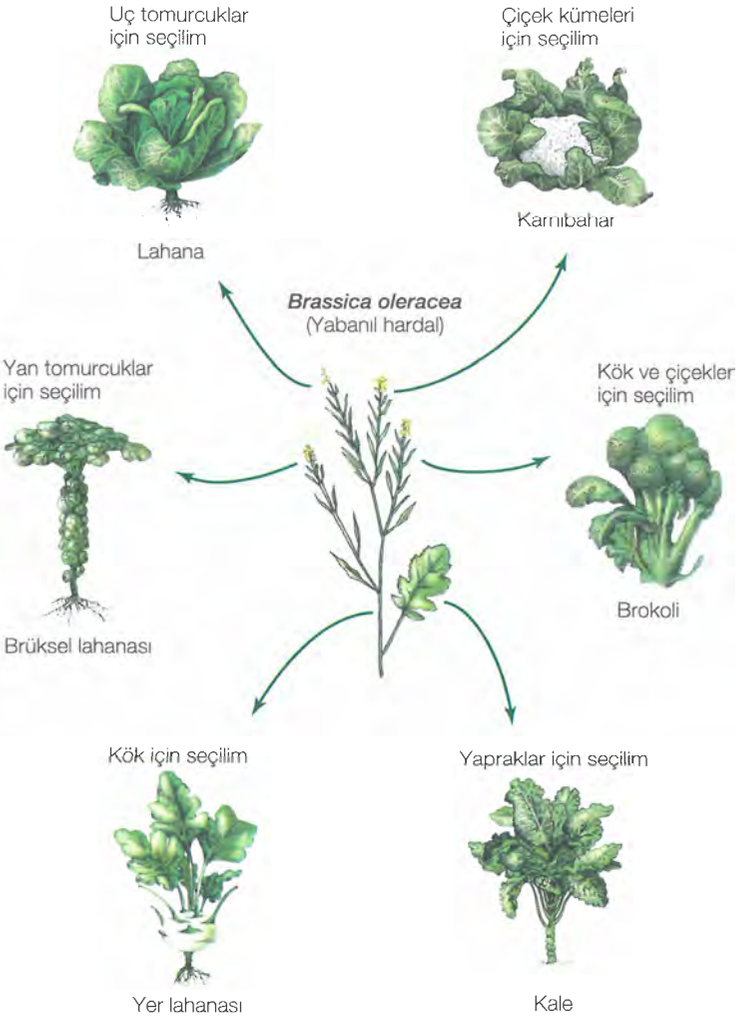
Populasyon genetiği alanının üç temel amacı vardır:

- Genetik varyasyonun modellerini ve organizasyonunu açıklamak
- Genetik varyasyonun kökenini ve devamlılığını açıklamak
- Populasyonlarda allel frekanslarının değişmesine neden olan mekanizmaları anlamak

Populasyon genetiği bakış açısı, Bölüm 20'de anlatılan gelişim biyolojisi tarafından sağlanan evrimsel süreçleri anlamamızı sağlar.




**21.3 Gen Havuzu** Gen havuzu, bir populasyonda belirli bir lokusta bulunan tüm allellerin toplamıdır. Bu şekil *X* lokusu için gen havuzunu göstermektedir. Allel frekansları $X_1$ için 0.20, $X_2$ için 0.50 ve $X_3$ için 0.30 dur.




**21.4 Aynı Türden Birçok Sebze** Burada gösterilen tüm bitkiler tek bir yabani hardal türünden köken almıştır. Avrupalı ziraatçiler, bu bitki türlerini büyük tomurcuk, gövde, yaprak ve çiçeklere sahip bitkileri seçerek ve üreterek elde ettiler. Bu sonuçlar gen havuzunda büyük oranda varyasyonun bulunduğunu kanıtlar.

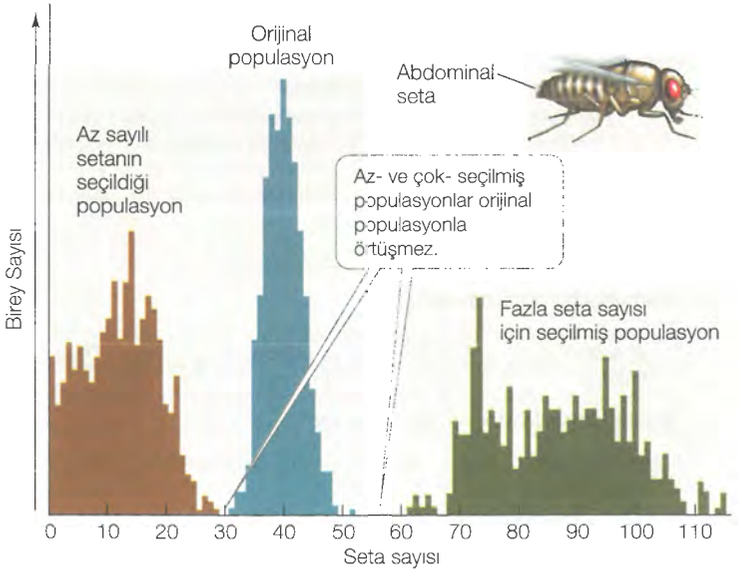
Bir genin **allel** olarak bilinen farklı formları, belirli bir lokusta bulunur. Belirli bir lokus için bir birey o populasyonda bulunan allellerin sadece bazılarına sahiptir (**Şekil 21.3**). Bir populasyondaki bütün allellerin tüm kopyalarının toplamı, onun **gen havuzunu** oluşturur ("Gen havuzu" belirli bir lokus ya da lokuslar olarak da ele alınabilir.) Gen havuzu doğal seçilimin üzerinde işlediği fenotipik özellikleri oluşturan genetik varyasyonun kaynağıdır. Evrimi ve doğal seçilimin rolünü anlamak için, populasyonların ne kadar genetik varyasyona sahip olduğunu, bu genetik varyasyonun kaynağının ne olduğunu ve populasyonlarda genetik varyasyonun zaman ve mekan içinde nasıl değiştiğini bilmemiz gerekir.

## Çoğu populasyon genetik olarak değişkendir

Hemen hemen bütün populasyonlar, çoğu karakter için genetik varyasyona sahiptir. Tek bir Avrupa yabani hardal türünün farklı karakterlerine yapay seçilim uygulanmak suretiyle farklı özelliklere sahip birçok önemli bitki elde edildi (**Şekil 21.4**). Ziraatçilerin bu sonuca ulaşabilmesinin nedeni, orijinal hardal populasyonunda ilgili karakterler için önemli miktarda genetik varyasyonun bulunmasıydı.

Laboratuvar deneyleri populasyonlarda önemli miktarda genetik varyasyonun olduğunu göstermektedir. Böyle bir deneyde, araştırmacılar meyve sineği *Drosophila melanogaster*'in başlangıç populasyonunda, ortalama sayıda abdominal seta taşıyan bireylerle başlayıp, bunlardan az veya daha fazla sayıda abdominal setalara sahip bireyler elde etmeyi denediler. Otuzbeş nesil sonra elde edilen hem fazla hem de az sayıda setalara sahip bütün sinekler, ortalama sayıda setalara sahip başlangıç populasyonu soyhattından geliyordu (**Şekil 21.5**). Yani, seçilimin üzerinde işleyebileceği orijinal meyve sineği populasyonu, önemli miktarda genetik çeşitliliğe sahipti.

Doğal seçilimin genetik temelinin çalışılması zordur. Çünkü bütün fenotipleri belirleyen yalnızca genotip değildir. Örneğin baskın olan belirli bir fenotip, birden fazla genotip tarafından oluşturulabilir (örneğin, *AA* ve *Aa* bireyleri fenotipik olarak aynı olabilir). Aynı zamanda, Kısım 20.5'de belirttiğimiz gibi, belirli bir genotip, gelişim sırasında maruz kaldığı çevresel faktörlere bağlı olarak farklı fenotipler meydana getirebilir. Örneğin, bir ağaç ya da çalının tüm yaprak hücreleri, genellikle genetik olarak özdeştir. Fakat aynı bitkinin yaprakları, şekil ve büyüklük bakımından ortamdan aldıkları ışık miktarına bağlı olarak genellikle farklılık gösterir.




**21.5 Yapay Seçilim Genetik Varyasyon Üretir** *Drosophila melanogaster*'in seta sayısı üzerindeki yapay seçilim deneyleri bu özelliğin hızlı bir şekilde evrimleştiğini göstermiştir. Grafik, 35 nesil sonra orijinal popu asyonda varolan seta sayılarından ortaya çıkmış (ortadaki mavi çubuklar) farklı seta sayılarına sahip sinekleri göstermektedir.

### Evrimsel değişim alel ve genotip frekansları ile hesaplanabilir

Allel frekansları, bir türün coğrafik populasyonu içerisindeki, Mendel populasyonları da denen, kendi aralarında üreyebilen lokal bir grubu için hesaplanabilir. Mendel populasyonlarında allel frekanslarını kesin olarak hesaplayabilmek için populasyondaki herbir bireyin her lokusundaki her alleli saymamız gerekecektir. Bunu yaparak, populasyonda bulunan tüm allellerin frekanslarını belirleyebilirdik. Burada kullanılan *frekans* kelimesi belirli bir lokusdaki bir allelin gen havuzundaki oranı olarak kullanılmaktadır.

Neyse ki, populasyondan örneklenmiş bazı bireylerin allellerini sayarak belirli bir lokusdaki allel frekanslarını güvenilir bir şekilde tahmin edebilir ve tamamını ölçmek zorunda kalmayız. Bir lokustaki tüm allel frekanslarının toplamı 1'e eşittir, yani allel frekansları 0 ile 1 arasında değişir. Bir allelin frekansı aşağıdaki formül kullanılarak hesaplanır:

$$p = \frac{\text{populasyonda bir alelin kopyalarının sayısı}}{\text{populasyondaki allellerin toplam sayısı}}$$

Eğer diploid bir populasyonun üyeleri arasında belirli bir lokus için sadece iki allel (bunları *A* ve *a* olarak adlandıralım) varsa, bunlar üç farklı genotip oluşturacak şekilde bir araya gelebilir: *AA*, *Aa* ve *aa*. Sözkonusu lokus için birden fazla allel olduğunda o populasyonun *polimorfik* olduğu söylenir. Yukarıda verilen formülü kullanarak *N* sayıda bireye sahip bir populasyonda *A* ve *a* allellerinin oransal frekanslarını hesaplayabiliriz:

- $N_{AA}$, *A* alleli (*AA*) için homozigot olan bireylerin sayısı olsun.
- $N_{Aa}$ heterozigot sayısı (*Aa*).
- $N_{aa}$, *a* alleli için (*aa*) homozigot sayısı olsun.

Populasyon diploid olduğu için $N_{AA} + N_{Aa} + N_{aa} = N$'nin populasyondaki bireylerin toplam sayısı ve $2N$'nin de her iki allelin populasyondaki mevcut kopyalarının toplam sayısı olduğunu düşünelim. Herbir *AA* bireyi *A* allelinin iki kopyasına, herbir *Aa* bireyi de *A* allelinin bir kopyasına sahiptir. Bu nedenle, *A* allelinin populasyondaki toplam sayısı $2N_{AA} + N_{Aa}$ olacaktır. Benzer şekilde, populasyonda *a* allelinin toplam sayısı $2N_{aa} + N_{Aa}$ dır. Burada *p A*' nın ve *q* da *a*'nın frekansını göstersin.

$$q = \frac{2N_{aa} + N_{Aa}}{2N}$$

ve

$$p = \frac{2N_{AA} + N_{Aa}}{2N}$$

**Şekil 21.6**'daki formüller, herbiri 200 diploid bireyden oluşan iki farklı varsayımsal populasyonda allel frekanslarının nasıl hesaplanacağını göstermektedir. Populasyon 1'in çoğu homozigot (90 *AA*, 40 *Aa* ve 70 *aa*), populasyon 2'nin ise çoğu heterozigottur (45 *AA*, 130 *Aa* ve 25 *aa*).

Şekil 21.6'da verilen hesaplamalar, iki önemli noktaya işaret etmektedir. Bunlardan ilki, her populasyon için $p + q = 1$, bir başka ifadeyle $q = 1 - p$ olduğudur. Yani, bir populasyonda belirli bir lokus için sadece iki allel varsa, bir allelin frekansını hesaplayabilir, sonra da ikinci allelin frekansını çıkarma işlemi ile bulabiliriz. Bir populasyonda belirli bir lokus için sadece bir allel varsa, frekansı 1'dir: bu durumda populasyonun o lokus için *monomorfik* olduğu söylenir ve o allelin populasyonda *sabitlenmiş* olduğundan bahsedilebilir.

İkinci dikkat edilmesi gereken nokta ise, populasyon 1 (çoğunlukla homozigot genotipler içeren) ve populasyon 2'nin (çoğunlukla heterozigot genotipler içeren) *A* ve *a* için aynı allel frekansına sahip olduğudur. Yani, iki populasyon da bu lokus için aynı gen havuzuna sahiptir. Gen havuzundaki alleller, bireyler arasında farklı şekilde dağılmıştır, ancak iki populasyonun *genotip frekansları* farklıdır. Genotip frekansları belirli bir genotipe sahip bireylerin saysının populasyondaki bireylerin toplam sayısına bölünmesiyle hesaplanır. Bu sayılar kullanılarak Şekil 21.6'daki populasyon 1'de genotip frekansları 0.45 *AA*, 0.20 *Aa* ve 0.35 *aa* olarak hesaplanabilir.

Bir Mendel populasyonunda herbir lokus için farklı allellerin frekansları ve farklı genotiplerin frekansları, populasyo-

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ARAÇLAR

### 21.6 Alel Frekanslarını Hesaplama

Herhangi bir gen havuzundaki alel frekansları panel 1 deki eşitlikler kullanılarak hesaplanabilir. Bu eşitlikler panel 2 deki populasyonlara uygulandığında iki populasyonda A ve a allellerinin frekanslarının aynı olduğunu görürüz, ama bu aleller heterozigot ve homozigot genotipler arasında farklı dağılmışlardır.

**1** Populasyonda alel frekanslarını belirle.

**Herhangi bir populasyonda:**

*A* alelinin frekansı $= p = \frac{2N_{AA} + N_{Aa}}{2N}$ *a* alelinin frekansı $= q = \frac{2N_{aa} + N_{Aa}}{2N}$

*N* populasyondaki toplam birey sayısıdır.

**2** Farklı populasyonlarda alel frekanslarını hesapla.

**Populasyon 1 için: (çoğu homozigot):**

$N_{AA} = 90$, $N_{Aa} = 40$ ve $N_{aa} = 70$

yani

$$p = \frac{180 + 40}{400} = 0.55$$

$$q = \frac{140 + 40}{400} = 0.45$$

**Populasyon 2 için: (çoğu heterozigot):**

$N_{AA} = 45$, $N_{Aa} = 130$ ve $N_{aa} = 25$

yani

$$p = \frac{90 + 130}{400} = 0.55$$

$$q = \frac{50 + 130}{400} = 0.45$$

nun **genetik yapısı** olarak tanımlanır. Allel frekansları, populasyondaki genetik varyasyonun miktarını verir; genotip frekansları ise populasyondaki genetik varyasyonun o populasyonun üyeleri arasında nasıl dağıldığını gösterir. Polimorfik lokuslar gibi diğer ölçümler de populasyonlardaki varyasyonu belirlemek için kullanılabilir. Bu ölçümlerle populasyonda genetik yapının nesiller boyunca aynı kalıp kalmadığı ya da nasıl değiştiğinin belirlenebilmesi olası olur; yani evrimsel değişimi ölçebilmek olası hale gelir.

## Populasyonun genetik yapısı bazı kısıtlayıcı koşullar olmazsa zaman içinde değişir

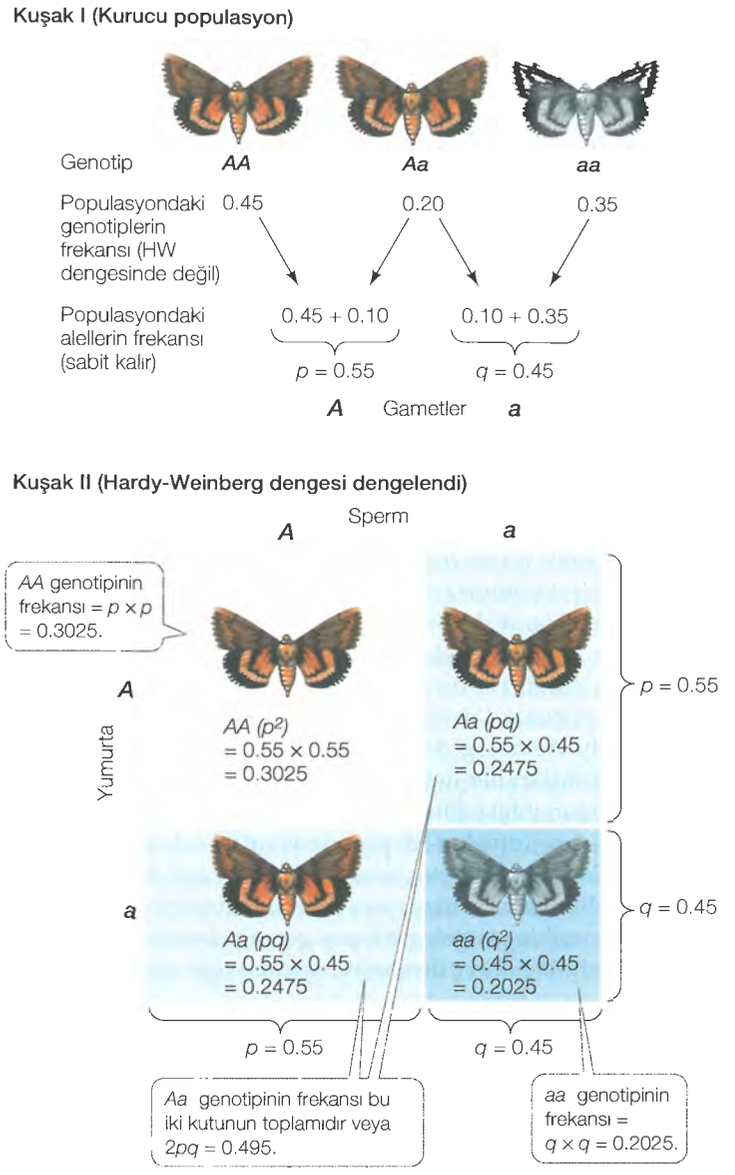
İngiliz matematikçi Godfrey Hardy ve Alman Hekim Wilhelm Weinberg, 1908'de birbirlerinden bağımsız olarak, populasyonun genetik yapısının zaman içinde değişmeden kalacağı koşulları belirlediler. Eğer belirlenen şartlar yoksa, evrim gerçekleşecektir. **Hardy-Weinberg dengesi** olarak bilinen bu prensip populasyon genetiğinin mihenk taşıdır. Hardy-Weinberg dengesi, nesilden nesile allel frekanslarının değişmediği ve genotip frekanslarının allel frekanslarından tahmin edilebildiği modeli tanımlar (**Şekil 21.7**). Hardy-Weinberg denge prensipleri sadece eşeyli üreyen organizmalar için geçerlidir. Bir populasyonun Hardy-Weinberg dengesinde olabilmesi için çeşitli koşulların yerine gelmesi gerekir:

- *Rastgele Çiftleşme.* Bireyler çiftleşmek için belirli genotiplere sahip bireyleri tercih etmemelidir.
- *Populasyon büyüklüğü sonsuzdur.* Populasyonun daha büyük olması **genetik sürüklenmenin** -bir nesilden diğerine allel frekanslarının rastgele bir şekilde dalgalanması- etkisinin azalması anlamına gelir.
- **Gen akışı** (populasyona ya da populasyondan bireylerin göçü veya diğer populasyonlarla üreme teması) *yoktur.*
- *Mutasyon yoktur.* Populasyonda hiçbir allel değişikliği yoktur ve populasyona gen havuzunu değiştiren yeni alleller eklenmez.
- *Seçilim, belirli genotiplerin hayatta kalmasını etkilemez.* Farklı genotipe sahip olmak, bireylerin hayatta kalma oranlarını etkilemez.

Bu "ideal" koşullar mevcutsa, iki önemli sonuç ortaya çıkar. Öncelikle, bir lokustaki allel frekansları, kuşaktan kuşağa değişmeden kalır. İkincisi, rastgele çiftleşmeden bir kuşak sonraki genotip frekansları, aşağıdaki oranlar gibidir:

| Genotip | *AA* | *Aa* | *aa* |
|---|---|---|---|
| Frekans | $p^2$ | $2pq$ | $q^2$ |

Şekil 21.7'deki kuşak I gibi, Hardy-Weinberg dengesinde *olmayan* bir populasyon düşünün. Örneğin, eğer başlangıçtaki populasyon diğer birkaç populasyondan gelen göçmenler tarafından kurulursa, Hardy-Weinberg kuralının gen akışı olmamalı varsayımına aykırı bir durum ortaya çıkar. Bu örnekte, "kuşak I" Hardy-Weinberg dengesine göre beklenenden daha fazla homozigot ve daha az heterozigot bireye sahip olacaktır (*heterozigot yetersizliği* olarak bilinen durum).




**21.7 Bir Kuşak Rastgele Çiftleşme Hardy-Weinberg Dengesine Geri Dönülmesine Neden Olur** Bu örnekte kullanılan kuşak I birkaç farklı kaynak populasyonundan gelen göçmenlerce kurulduğundan başlangıçta zaten Hardy-Weinberg dengesinde değildi. Rastgele çiftleşmeden bir kuşak sonra allel frekansları değişmez ve genotip frekansları Hardy-Weinberg'den beklenene döner. Herbir dikdörtgenin kenar uzunlukları populasyondaki allel frekansları ile orantılıdır; dikdörtgenlerin alanları genotip frekansları ile orantılıdır.

Hardy-Weinberg dengesinde olmayan başlangıç populasyonunda, diğer Hardy-Weinberg varsayımları ihlal edilmezse, rastgele çiftleşmeyle tek bir nesil sonra *allel frekasları* değişmeden kalacaktır, ama *genotip frekansları* Hardy-Weinberg dengesine ulaşacaktır. Şimdi bunun niçin doğru olduğuna bakalım.

Şekil 21.7'deki kuşak I'de *A* allelinin frekansı ($p$) 0.55 dir. Bireylerin eşlerini onların genotiplerini gözönüne almaksızın rastgele seçtiklerini varsayarsak, *A* ya da *a*'yı taşıyan gamet-

ler rastgele birleşecektir, buradan $p$ ve $q$'nun allel frekansları tahmin edilebilir. Yani bu örnekte, belirli bir sperm ya da yumurtanın $A$ alleli taşıma ihtimali 0.55 dir. Diğer bir deyişle, rastgele seçilen 100 sperm veya yumurtanın 55 tanesi bir $A$ alleli taşıyacaktır. $q = 1 - p$ olduğundan bir sperm veya bir yumurtanın bir $a$ alleli taşıma ihtimali 1- 0.55 = 0.45'dir. (Olasılık tartışmasını gözden geçirmek istersiniz Kısım 12.1'e bakınız.)

Döllenmeyle iki tane $A$ taşıyan gametin oluşma olasılığını bulmak için bunların ayrı ayrı bağımsız olasılıkları çarpılır:

$$p \times p = p^2 = (0.55)^2 = 0.3025$$

Böylece kuşak II, yavruların 0.3025'i, ya da %30.25'i homozigot $AA$ genotipinde olacaktır. Benzer şekilde, iki $a$ taşıyan gametlerin biraraya gelme olasılığı aşağıdaki gibidir:

$$q \times q = q^2 = (0.45)^2 = 0.2025$$

Böylelikle, II. kuşağın % 20.25'i $aa$ genotipine sahip olacaktır.

Heterozigot üretmenin iki yolu vardır: Bir $A$ spermi bir $a$ yumurtasıyla birleşebilir, bunun olasılığı $p \times q$ dur; ya da bir $a$ spermi bir $A$ yumurtası ile birleşebilir; bunun da olasılığı $q \times p$ dir. Sonuç olarak, bir heterozigot elde etme olasılığı $2pq$ veya 0.495 dir. Şekil 21.7'deki kuşak II'nin $AA$, $Aa$ ve $aa$ genotip frekansları, şimdi Hardy-Weinberg dengesindedir ve iki allelin de ($p$ ve $q$) kuşak I'deki frekansları değişmemiştir.

Hardy-Weinberg denge varsayımlarına göre, $p$ ve $q$'nun allel frekansları her nesilde sabit kalır. Eğer Hardy-Weinberg varsayımları ihlal edilir ve ebeveyn nesildeki genotip frekansları değişirse (diyelim ki, populasyondan çok sayıda $AA$ bireyinin kaybı nedeniyle), sonraki kuşağın allel frekansları da değişir. Bununla birlikte, yeni allel frekanslarına dayanarak, sonraki nesilde rastgele çiftleşme genotip frekanslarının yeniden Hardy-Weinberg dengesine ulaşması için yeterli olacaktır.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 21.2 • Hardy-Weinberg Eşitliği

### Hardy-Weinberg dengesinden sapmalar evrimin olduğunu gösterir

Doğadaki populasyonların, Hardy-Weinberg dengesinde olmak için gerekli olan koşullarla hiçbir zaman karşılaşmadıklarını muhtemelen farketmişsinizdir. Öyleyse bu model evrim çalışmaları için neden bu kadar önemlidir? Bunun iki nedeni vardır. İlki, bu eşitlik, populasyondaki allel frekaslarından yaklaşık genotip frekanslarını tahmin etmede yararlıdır. İkinci ve en önemli olanı ise bu modelin populasyonda evrimin *olmaması* için gerekli olan koşulları açıklıyor olmasıdır.

Gerçek populasyonlarda Hardy-Weinberg modelinin koşullarından herhangi biriyle hiç karşılaşılmasa ve bütün populasyonlardaki allel frekansları zaman içinde değişirse, bu populasyonlar evrimleşiyor demektir. Hardy-Weinberg dengesinden olan bazı sapma modelleri, evrimsel değişimin çeşitli mekanizmalarını belirlememize yardımcı olabilir.

## 21.1 ÖZET

**Evrimsel değişim biyolojik populasyonlarda doğrudan gözlemlenebilir. Genetik varyasyon evrimsel değişim için gereklidir, doğal seçilim varyasyon üzerinde etkili olan en önemli mekanizmalardan biridir ve evrimle sonuçlanır.**

- Doğal seçilim prensiplerini ifade edebilir misiniz? Peki adaptasyonun iki anlamını ifade edebilir misiniz? Bakınız ss. 442-444
- Allel frekanslarını hesaplamak, evrimsel değişimi ölçmemizi nasıl sağlar? Bakınız ss. 446-447 ve Şekil 21.6'ya
- Varsayımları doğada tamamıyla hiç karşılaşılmamış olsa bile, Hardy-Weinberg eşitliği kavramı niçin önemlidir? Bakınız ss. 447-448

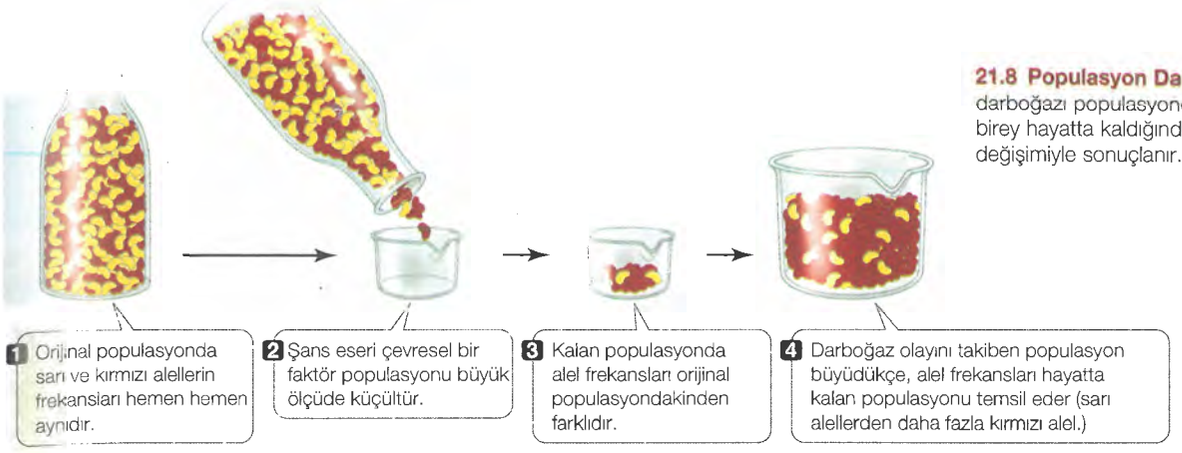
Charles Darwin'in doğal seçilim ve adaptasyon hakkındaki görüşlerini kısaca özetledik ve Hardy-Weinberg dengesinin matematiksel temelini ve evrim çalışmalarındaki önemini açıkladık. Şimdi ise, populasyonların dengeden sapmasına neden olan bazı güçleri, yani evrimsel değişim mekanizmalarını inceleyeceğiz.

## 21.2 Evrimsel Değişim Mekanizmaları Nelerdir?

Evrimsel mekanizmalar, populasyonların genetik yapısını değiştiren güçlerdir. Hardy-Weinberg dengesi, bu güçlerin olmadığını varsayan bir sıfır hipotezidir. Herbiri Hardy-Weinberg dengesinin beş temel varsayımıyla çelişen, bilinen evrim mekanizmaları mutasyon, gen akışı, genetik sürüklenme, rastgele olmayan çiftleşme ve seçilimdir. Darwin'in doğal seçilim olarak bilinen evrimle ilgili temel açıklamasını daha önce tartıştık. Çoğu durumda doğal seçme, evrimin önemli bir bileşeni olmasına rağmen Darwin'in de farkettiği gibi evrimin tek mekanizması değildir; Darwin zamanından bu yana birçok ek evrimsel güç keşfedilmiştir. Burada evrimle sonuçlanan diğer mekanizmaların bazılarını tartışacağız.

### Mutasyonlar genetik varyasyon oluşturur

Genetik çeşitliliğin kökeni mutasyondur. Kısım 14.6'da tanımlandığı gibi mutasyon, bir organizma DNA'sının nükleotid dizisindeki herhangi bir değişikliktir. DNA'nın kopyalanması mükemmel değildir, bir genom kopyalanırken hemen hemen her zaman değişiklikler ortaya çıkar. Organizmanın uyumsal ihtiyaçlarına göre mutasyonlar rastgele meydana gelir; seçilim, adaptasyonla sonuçlanan bu rastgele varyasyon üzerinde işler. Çoğu mutasyon, taşıyıcıları için ya nötr ya da zararlıdır. Ancak, eğer koşullar değişirse daha önce zararlı veya nötr allellerden birkaç tanesi yararlı duruma geçerek avantajlı hale gelebilir. Ayrıca, mutasyonlar diğer evrimsel süreçlerin elediği genetik varyasyonu yeniden populasyona katabilir. Böylece




**21.8 Populasyon Darboğazı** Populasyon darboğazı populasyonda rastgele olarak birkaç birey hayatta kaldığında allel frekanslarının değişimiyle sonuçlanır.

mutasyonlar, populasyonlarda hem genetik çeşitlilik oluşturur hem de onun korunmasına yardım eder.

Bu bölümün başında verilen influenza virüsü örneğinde görüldüğü gibi, mutasyon oranları yüksek olabilir, ancak çoğu organizmada mutasyon oranı oldukça düşüktür (her nesilde DNA baz çifti başına $10^{-8}$ - $10^{-9}$ değişiklik). Ancak bu kadar düşük toplam mutasyon oranı bile kayda değer genetik varyasyon oluşturmak için yeterlidir. Çünkü çok sayıdaki genin herbiri değişebilir ve populasyonlar genellikle fazla sayıda bireyden oluşmaktadır. Örneğin, bir nokta mutasyonun olasılığı (baz eklenmesi, delesyon ya da tek bir nükleotidin yer değiştirmesi) bir nesilde baz başına $10^{-9}$'dur. Bu durumda insanın 3 x$10^9$ baz çiftlik DNA'sını içeren her gameti ortalama olarak üç yeni nokta mutasyonuna ($3x10^9 \times 10^{-9} = 3$) ve herbir zigot da ortalama altı yeni mutasyona sahip olur. Yaklaşık 7 milyar kişiden oluşan günümüz insan populasyonunun bir önceki kuşakta bulunmayan 42 milyar yeni mutasyona sahip olması beklenir. Böylece, insanda mutasyon oranı oldukça düşük olmasına rağmen hala populasyonda üzerinde seçilimin işleyebileceği muazzam bir genetik çeşitlilik vardır.

Hardy-Weinberg dengesi için gerekli koşullardan biri, mutasyonun olmamasıdır. Bu koşul hiçbir zaman kesinlikle oluşmasa da, tek lokusta mutasyonların ortaya çıkma hızı çok düşüktür. Öyle ki mutasyonların kendileri Hardy-Weinberg dengesinden sadece küçük bir sapmaya neden olur. Büyük sapmalar olursa, bunun nedeni olarak mutasyonu değil de, populasyon üzerinde etkili olan başka bir evrimsel mekanizmayı düşünmek gerekir.

### Gen akışı allel frekanslarını değiştirebilir

Aynı türün bazı populasyonları diğerlerinden tamamen izole olarak bulunurlar. Populasyonlar arasında bireylerin göçü ve gametlerin hareketi gen akışı olarak adlandırılır ve gen akışı populasyonda allel frekanslarını değiştirebilir. Eğer göç eden bireyler hayatta kalır ve yeni yerlerinde çoğalırlarsa, populasyonun gen havuzuna yeni alleller ekleyebilirler; ya da eğer farklı allellere sahip bir populasyondan gelmişlerse var olan allel frekanslarını değiştirebilirler. Bir populasyonun Hardy-Weinberg dengesinde olabilmesi için, farklı allel frekanslarına sahip olan populasyonlardan hiçbir gen akışının olmaması gerekir.

### Genetik sürüklenme küçük populasyonlarda büyük değişikliklere neden olur

Küçük populasyonlarda genetik sürüklenme, yani allel frekanslarının nesilden nesile rastgele olan değişimleri, zaman içinde allel frekanslarında büyük değişiklikler meydana getirir. Zararlı allellerin frekansı artabilir ve nadir olarak bulunan avantajlı allelleri kaybolabilir. Hatta büyük populasyonlarda genetik sürüklenme, taşıyıcılarının hayatta kalma ve üreme oranları üzerinde etkisi olmayan allellerin frekanslarını değiştirebilir.

Örneğin, *Aa* x *Aa* meyve sineklerini, $p = q = 0.5$ ve genotip frekanslarının da 0.25 *AA*, 0.50 *Aa* ve 0.25 *aa* olduğu bir $F_1$ populasyonu elde etmek için çaprazladığımızı varsayalım. Eğer rastgele olarak $F_1$ populasyonundan 4 bireyi (=genin 8 kopyası) $F_2$ neslini üretmek için seçersek, bu küçük populasyondaki allel frekansları $p = q = 0.5$'den belirgin şekilde farklılık gösterebilir. Eğer örneğin şans eseri 2 *AA* homozigot ve 2 heterozigot (*Aa*) bireyi seçersek, örneklerin allel frekansları $p$= 0.75 (8'de 6) ve $q = 0.25$ (8'de 2) olacaktır. Eğer bu deneyi 1000 kez tekrarlarsak, iki allelden biri 1000 örnekli populasyondan da yaklaşık 8 tanesi tamamen yok olacaktır. Aynı ilkeler bir populasyonun büyüklüğü ciddi şekilde küçüldüğünde de geçerli olur. Normalde büyük olan populasyonlar bazen çok az sayıda bireyin hayatta kaldığı bir dönemden geçer, bu durum **populasyon darboğazı** olarak bilinir.

Populasyon darboğazları sırasında, genetik varyasyon genetik sürüklenme ile azalabilir. Bu **Şekil 21.8**'de kırmızı ve sarı fasulyelerle bir genin iki farklı allelini temsil ettiği örnekde gösterilmiştir. Orijinal populasyondan alınan az sayıdaki örnekte "hayatta kalan" fasulyelerin çoğu, sadece şans eseri olarak kırmızıdır. Yani, yeni populasyon bir önceki nesilde bulunan kırmızı fasulyelerden daha yüksek frekansta kırmızı fasulyeye sahiptir. Bu durum, gerçek bir populasyonda, allel frekansları "sürüklendi" şeklinde tanımlanır.

Darboğaza sürüklenen populasyon, büyük olasılıkla genetik varyasyonun çoğunu kaybedecektir. Örneğin, Avrupalılar Kuzey Amerika'ya ilk geldiğinde çayırlıklarda milyonlarca büyük çayır tavuğu (*Tympanuchus cupido*) bulunuyordu. Yeni yerleşimcilerin avlanma ve yaşam alanlarını yok etmesi sonucu 1900'lerde bu kuş türünün Illinois populasyonun içerdiği yaklaşık 100 milyonluk birey sayısı, 1990'larda 50'nin de altına düşmüştü (**Şekil 21.9A**). Yirminci yüzyılın ortasında Illinois'den

(A) *Tympanuchus cupido*



(B) *Washingtonia filifera*

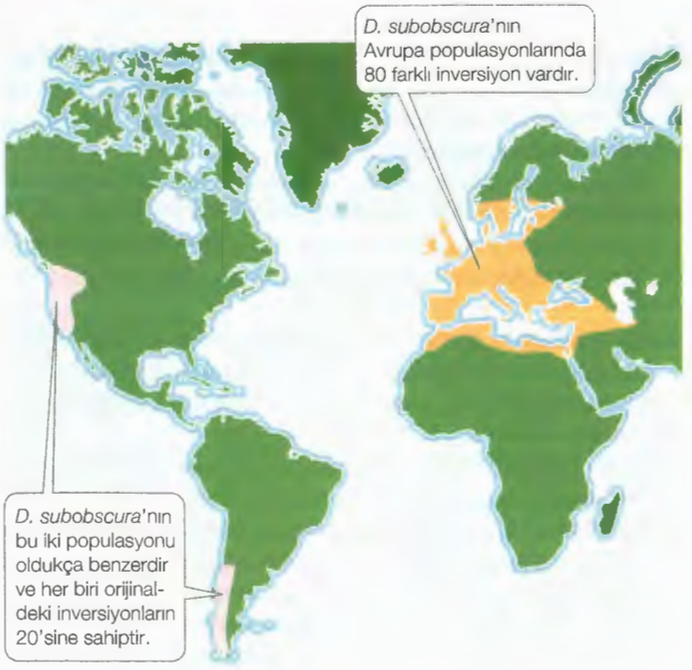


**21.9 Düşük Genetik Varyasyonlu Tür** (A) Illinois'deki büyük çayır tavukları, birkaç milyondan 50 bireye düştüğünde genetik varyasyonun çoğunu kaybetti. (B) Dağılım alanı Kaliforniya'nın güneyi ile komşu Meksika'da küçük bir alana sınırlanmış fan palmiyesi çok az genetik varyasyona sahiptir.

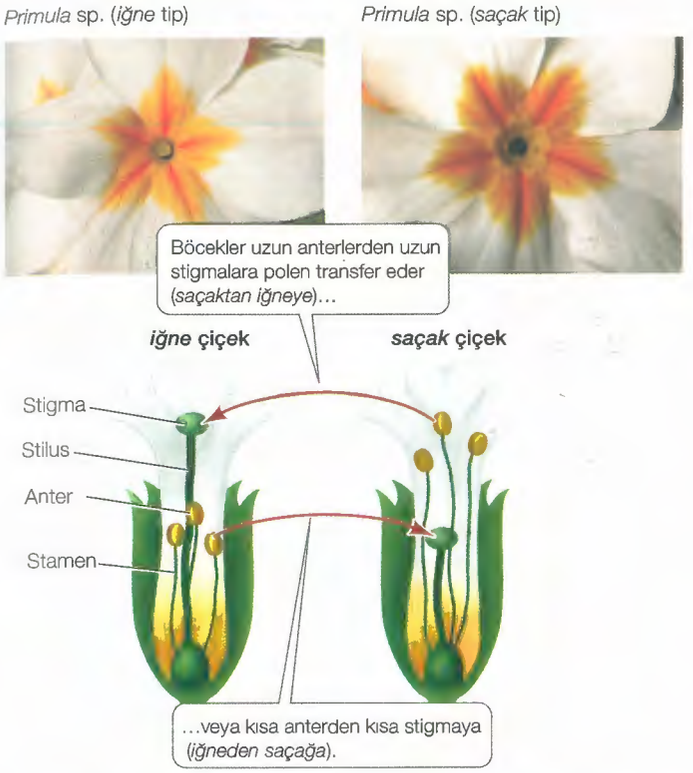
toplanan kuşların DNA'sı ile 1990'larda hayatta kalan populasyona ait kuşların DNA'sının karşılaştırması, Illinois çayır tavuklarının genetik çeşitliliğinin çoğunu kaybetmiş olduğunu gösterdi. Geri kalan populasyonun ise üreme başarısı düşüktü. Benzer şekilde, Kaliforniya fan palmiyesi (*Washingtonia filifera*) bir zamanlar Kaliforniya ve Meksika'da yaygındı; günümüzde ise Güney Kaliforniya ve komşu Meksika'da bir kaç vahaya sınırlanmış olarak bulunmaktadır (**Şekil 21.9B**). Bu tür, düşük genetik varyasyona sahiptir: ortalama olarak bir bireyin lokuslarının heterozigotluk oranı %1'den daha azdır.

Birkaç öncü birey, yeni bir bölgeyi işgal ettiğinde genetik sürüklenmeye benzer etkileri gösterebilir. Yeni kurulan populasyon, az sayıda bireyden oluştuğu için, kaynak populasyonun sahip olduğu allellerin hepsine sahip olma olasılığı azdır. Genetik varyasyonda ortaya çıkan bu durum büyük bir populasyonda oluşan darboğaza eşdeğerdir ve **kurucu etkisi** olarak adlandırılır. Örneğin, Orta Ohio'da küçük bir adada bulunan ibrikotu bitkisinin (*Sarracenia purpurea*) günümüz populasyonu, 1912'de dikilmiş olan tek bir birey tarafından meydana getirilmiştir. Bugün populasyon, tüm genomu belirlenebilmiş sadece bir polimorfik lokusa sahiptir. Bilim insanları, Avrupa'da doğal olarak bulunan meyve sineği *Drosophila subobscura*'nın genetik yapısını çalışırken, Puerto Montt- Şili (1978'de) yakınlarında ve Port Townsend, Washington'da (1982'de) kurucu populasyonları keşfettiler. *D. subobscura* kurucuları, olasılıkla bir gemiyle Avrupa'dan Şili'ye ulaştı ve birkaç sinek bir başka gemiyle kuzey Şili'den taşınarak Kuzey Amerika populasyonunu kurdu. Hem Güney hem de Kuzey Amerika'daki sinek populasyonu, hızla büyüdü ve dağılış alanları genişledi. Bugün Kuzey Amerika'da, *D. subobscura* İngiliz Kolombiyası'ndan Orta Kaliforniya'ya kadar yayılış göstermektedir. Şili'de 15. enleme kadar yayıldı (**Şekil 21.10**).

*D. subobscura*'nın Avrupa populasyonları, 80 farklı kromozom inversiyonuna sahipken, Kuzey ve Güney Amerika populasyonları sadece 20 inversiyona sahiptir –her iki kıtadaki bu 20 inversiyon aynıdır. Kuzey ve Güney Amerika populasyonları, Avrupa populasyonlarıyla karşılaştırıldığında bazı enzim üreten genlerde daha düşük allel çeşitliliği gözlenmiştir. Avrupa populayonlarında 0.10'dan daha yüksek frekansa sahip alleller Amerika'da bulunmuştur. Yani, küçük kurucu populasyondan beklendiği gibi, Avrupa populasyonunda bulunan toplam genetik varyasyonun sadece küçük bir kısmı Amerika'ya ulaşmıştır. Genetikçiler sayıları 4 ile 100 arasında değişen sineklerin Kuzey ve Güney Amerika populasyonunu kurmuş olduğunu tahmin etmektedirler.




**21.10 Kurucu Etkisi** Kuzey ve Güney Amerika'daki meyve sineği *D. subobscura* populasyonları köken aldıkları Avrupa populasyonlarına göre, her bir populasyondaki kromozom inversiyonu sayısındaki genetik varyasyon olarak, daha düşük genetik varyasyona sahiptir. Düşük genetik varyasyonlarına karşın Amerika'ya vardıktan sonra 20 yıl içinde önemli şekilde arttı ve yayıldı.




**21.11 Çiçek yapısı rastgele olmayan çiftleşmeyi teşvik eder** Bu çuha çiçeğinde olduğu gibi aynı bitki türünde çeşitli çiçek yapıları, farklı genotiplere sahip bireyler arasında tozlaşmayı garantilemeye çalışır.

### Rastgele olmayan çiftleşme genotip frekanslarını değiştirebilir

Eğer populasyondaki bireyler eşlerini rastgele seçmezlerse çiftleşme modelleri, genotip frekanslarını değiştirebilir. Örneğin, eğer aynı genotipe sahip bireyler birbirleriyle çiftleşmeyi tercih ederlerse Hardy-Weinberg beklentisine göre homozigot bireylerin sayısı artar ve heterozigot bireylerin sayısı azalır. Alternatif olarak, bireyler yalnızca farklı genotiplere sahip bireylerle çitleşmeyi de seçebilirler.

Rastgele olmayan çiftleşme, bireylerinin iki farklı çiçek tipinden sadece birine sahip çuha çiçekleri gibi (*Primula* cinsi) bazı bitki türlerinde görülür. *İğne* olarak bilinen çiçek tipi, uzun bir stilus (polenin kabul edildiği stigmayı destekleyen sap) ve kısa stamenlerden (polenin üretildiği anterde sonlanan sap) oluşur. *Saçak* olarak bilinen diğer tip, kısa bir stilusa ve uzun stamenlere sahiptir (**Şekil 21.11**). Bu resiprokal düzenlemeye sahip olan birçok türde, bir tipteki çiçekten gelen polen sadece diğer tipteki çiçekleri dölleyebilir. *İğne* ve *saçak* tipteki çiçeklerden gelen polen taneleri, çiçekleri ziyaret eden böceklerin vücutlarının değişik yerlerine yapışarak buralarda toplanır. Tozlaşmayı sağlayan böcek, çiçekleri ziyaret ettiğinde *iğne* tipteki çiçeklerin polen taneleri büyük olasılıkla *saçak* tipteki çiçeklerin stigmalarıyla temas eder, ya da bunun tam tersi olur.

Bir diğer rastgele olmayan çiftleşme şekli kendi kendini dölleme (*kendileşme*) olup, başta bitkiler olmak üzere birçok organizma grubunda yaygın olarak görülür. Kendileşme, heterozigotların frekansının Hardy-Weinberg dengesinden sapmasını sağlayarak heterozigot frekansını azaltır ve homozigotların frekansını artırır, ancak allel frekanslarını değiştirmez.

*Eşeysel seçilim*, allel frekanslarını değiştirmeyen rastgele olmayan çiftleşmenin özel bir formudur ve bir türün erkek ve dişileri arasında genellikle önemli evrimsel farklılıklarla sonuçlanır. Sonraki bölümde bu önemli evrim mekanizmasını ayrıntılı olarak tartışacağız.

## 21.2 ÖZET

**Evrimsel mekanizmalar, populasyonun genetik yapısını değiştiren süreçlerdir. Bilinen evrimsel mekanizmalar arasında mutasyon, gen akışı, genetik sürüklenme, rastgele olmayan çiftleşme ve seçilim yer alır.**

- Neden mutasyonlar Hardy-Weinberg dengesinden sadece küçük sapmalara neden olur? **Bakınız ss. 448-449**
- Genetik sürüklenmenin küçük populasyonlarda nasıl büyük değişikliklere neden olduğunu açıklayınız. **Bakınız ss. 449-450 ve Şekil 21.8**
- Neden bazı rastgele olmayan çiftleşme tipleri allel frekanslarını değil de, genotip frekanslarını değiştirir? **Bakınız s. 451**

Şimdiye kadar tartışılan evrimsel mekanizmalar, populasyonlarda allel ve genotip frekanslarını etkiler. Bütün bunlar biyolojik evrim sürecini etkiler, ancak sadece doğal seçilim adaptasyonla sonuçlanır. Adaptasyonun oluşması için, kalıtılabilir özellikleri bakımından farklılık gösteren bireylerin farklı oranda hayatta kalma ve üreme başarısı göstermesi gerekir.

## 21.3 Doğal Seçilim Evrimle Nasıl Sonuçlanır?

Evrim, bir populasyonda bir nesilden diğerine gen frekanslarının değişmesi olarak tanımlanmasına karşın, doğal seçilim canlının belirli bir genotipi üzerine doğrudan değil de, ifade edilen fiziksel özellikleri olan *fenotipi* üzerinde işler. Diğer fenotiplerin katkısıyla karşılaştırıldığında, bir fenotipin sonraki kuşaklara üreme anlamındaki katkısı, **uyum gücü** (**fitness**) olarak ifade edilir.

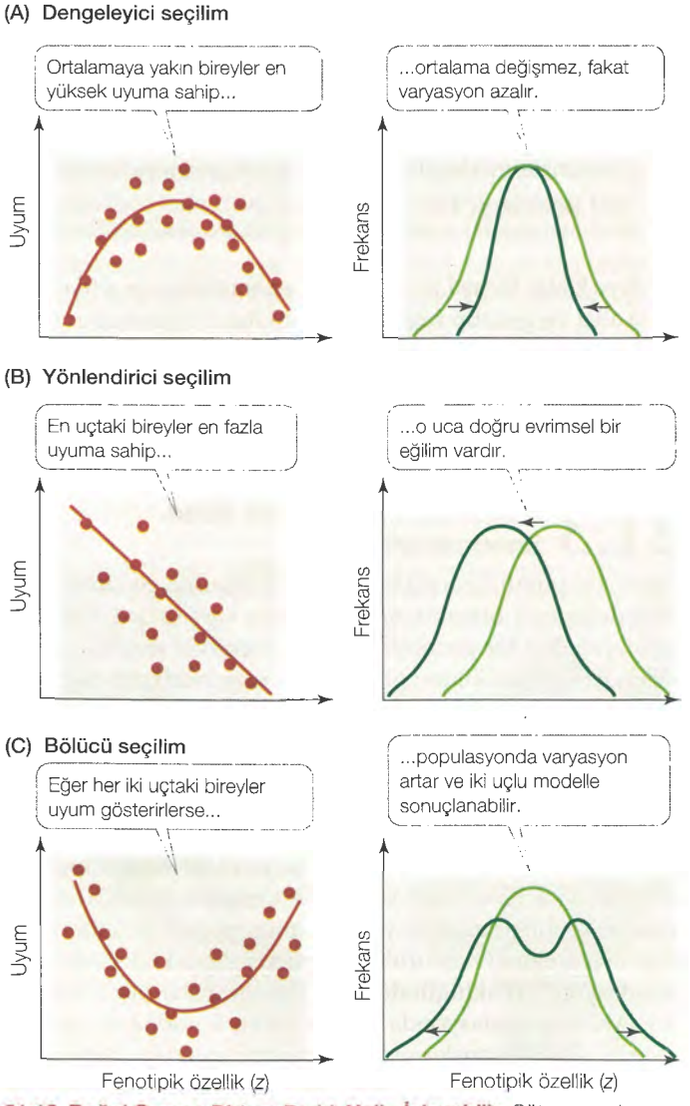
Üreme oranındaki değişiklikler, populasyonun genetik yapısında mutlaka bir değişiklikle sonuçlanmak zorunda değildir. Örneğin, eğer bir populasyondaki bütün bireyler aynı üreme artış oranını gösterirse (örneğin oldukça uygun çevresel koşulları olan bir yılda) populasyonun genetik yapısı değişmeyecektir. Oluşturulan yavru sayısındaki değişiklikler, populasyon büyüklüğündeki artış ve azalışlardan sorumludur. Ancak populasyonda sadece farklı fenotiplerin *göreceli* başarısı, allel frekanslarının bir kuşaktan diğerine değişmesine neden olur. Belirli bir fenotipe sahip bireylerin uyum gücü, bireylerin yaşama olasılıkları ile ömürleri boyunca ürettikleri ortalama yavru sayısının çarpımının bir fonksiyonudur. Diğer bir deyişle *bir fenotipin uyum gücü, göreceli yaşama oranları ve o fenotipe sahip bireylerin üremesi tarafından belirlenir.*

### Doğal seçme populasyonları değiştirebilir ya da kararlı hale getirebilir

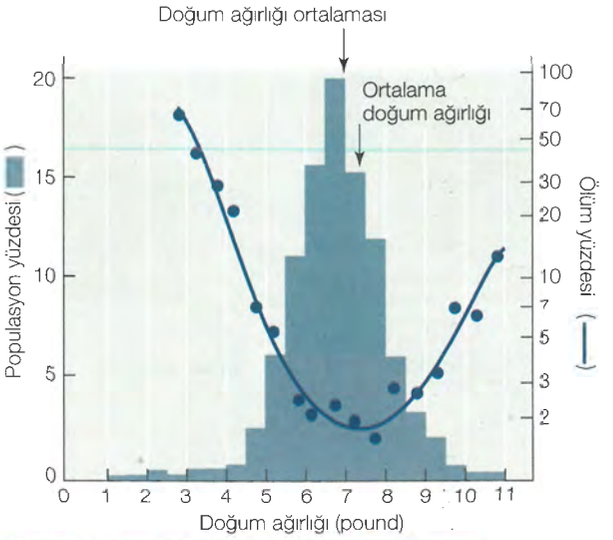
Şimdiye kadarki tartışmamızı basitleştirmek için sadece tek bir lokustaki alleller tarafından etkilenen karakterleri ele aldık. Bununla birlikte Kısım 12.3'de açıklandığı gibi çoğu karakter, birden fazla lokustaki alleller tarafından etkilenir. Böyle karakterler, nitelikten çok nicel varyasyon gösterir. Örneğin, bir populasyondaki bireylerin vücut büyüklüklerinin dağılımı, böyle bir karakter olup hem birçok lokustaki genler tarafından hem de çevre tarafından belirlenir ve sağdaki sütunda gösterilen Şekil 21.12'deki çan eğrisine benzer bir dağılım eğrisi ortaya çıkarır.

Doğal seçme, nicel varyasyon gösteren karakterler üzerine birçok farklı yoldan biriyle etki ederek oldukça farklı sonuçların ortaya çıkmasına neden olur:

- **Dengeleyici seçilim** ortalama bireyler lehine işleyerek populasyonun ortalama özelliklerini korur.




**21.12 Doğal Seçme Birkaç Farklı Yolla İşleyebilir** Sütunun sol tarafında gösterilen grafik aynı özelliğin farklı fenotiplerine sahip bireylerin uyumunu göstermektedir. Sağdaki grafik ise, populasyondaki fenotiplerin seçilimden önce (açık yeşil) ve seçilimden sonraki (koyu yeşil) dağılımını göstermektedir.




**21.13 İnsan Doğum Ağırlığı Dengeleyici Seçilimden Etkilenir** Populasyon ortalamasına yakın ağırlıkta doğan bebeklerle karşılaştırıldığında ortalamadan daha ağır veya daha hafif olan bebeklerin doğumdan kısa süre sonra ölme olasılığı daha yüksektir.

- **Yönlendirici seçilim** populasyon ortalamasının bir yönündeki bireyler lehine işleyerek populasyon özelliklerini bir yönde değiştirebilir.
- **Bölücü seçilim** populasyon ortalamasından her iki yönde değişim gösteren bireyler lehine işleyerek populasyonun özelliklerini değiştirebilir.

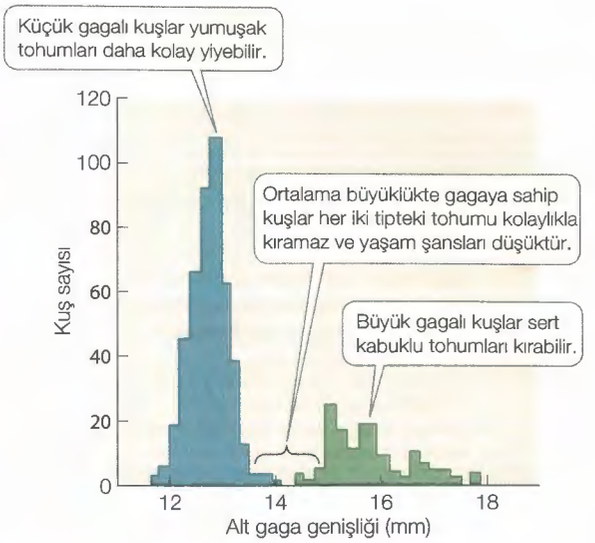
**DENGELEYİCİ SEÇİLİM** Eğer populasyondaki en küçük ya da en büyük bireyler gelecek nesile ortalama büyüklüğe yakın bireylerden daha az sayıda bireyle katkıda bulunurlarsa, o zaman büyüklük üzerinde dengeleyici seçilimin işlediğini söyleyebiliriz (**Şekil 21.12A**). Dengeleyici seçilim, populasyondaki varyasyonu azaltır; fakat ortalamayı değiştirmez. Doğal seçme, sıklıkla, eşeysel rekombinasyon, mutasyon veya göçün getirdiği varyasyon artışına zıt yönde işler. Doğal seçme, sıklıkla, kararlı hale getirici yönde etki ettiğinden birçok türdeki evrimleşme hızı düşüktür. Örneğin dengeleyici seçilim, insandaki bebeklerin doğum ağırlığı üzerinde etkilidir. Ağırlık olarak populasyon ortalamasına yakın doğan bebeklerle karşılaştırıldığında, ortalamadan daha hafif ya da daha ağır doğan bebeklerin ölüm oranı yüksektir (**Şekil 21.13**). Belirli genlerin tartışılmasında, dengeleyici seçilim genellikle *arındırıcı seçilim* olarak adlandırılır; çünkü alışıldık genel gen diziliminde oluşan herhangi bir zararlı mutasyona karşı seçilim vardır.

**YÖNLENDİRİCİ SEÇİLİM** Yönlendirici seçilim, karakter dağılımında uçtaki bireyler diğerlerinden gelecek kuşağa daha fazla katkıda bulunduğu durumlarda ortaya çıkar; ve populasyonda o uca doğru karakterin ortalama değerini değiştirir. Bir gen lokusunda yönlendirici seçilim, belirli genetik varyantların (o varyant için *pozitif seçilim* olarak bilinir) tercih edilmesiyle sonuçlanır. Yönlendirici seçilim, bir fenotipi diğerine tercih ederek, tercih edilen fenotipin ürettiği allellerin frekansının artmasıyla sonuçlanır (bölümün başında verilen influenza hemaglutinin geninde olduğu gibi).

Eğer yönlendirici seçilim birçok kuşak boyunca iş başında olursa, populasyonda *bir evrimsel eğilim* gözlenir (**Şekil 21.12B**). Yönlendirici evrimsel eğilimler, genellikle birçok ku-



**21.14 Teksas Longhorn Sığırları Yönlendirici Seçilimin bir Sonucudur** Uzun boynuzlar avcı saldırılarına karşı genç buzağıların savunulmasında avantajlıydı. Böylelikle yabani İspanyol sığır sürüleri 1500ler ile 1860lar arasında çok daha uzun boynuzlar geliştirdi. Günümüzde bu eğilim yapay seçilim uygulayan çiftçiler tarafından devam ettirilmektedir.




**21.15 Bölücü Seçilim İki Uçlu Dağılımla Sonuçlanır** Batı Afrika siyah karınlı tohum kırıcının gaga büyüklüğünün iki uçlu dağılımı; daha büyük ve daha küçük gagalı bireyler ortalama gagaya sahip olanlara göre tercih edildiği bölücü (dallandırıcı) seçilimin bir sonucudur.

şakta devam eder, ama eğer çevre koşulları değişirse bu sefer farklı fenotipler tercih edilebilir veya optimal fenotipe ulaşıldığında durum tersine döner. Karakter daha sonra dengeleyici seçilimin kontrolü altına girer.

Birçok yönlendirici seçilim vakası, doğrudan gözlemlenmiştir; ve uzun-vadeli örneklerine fosil kayıtlarında bolca rastlanmaktadır. Texas Longhorn sığırlarının uzun boynuzları (**Şekil 21.14**), bu özelliğin yönlendirici seçilimle evrimleştiğinin güzel bir örneğidir. Texas Longhorn, Kristof Kolomb'un Yeni Dünya'ya getirdiği sığırların torunlarıdır. Kolomb, Kanarya Adalarından birkaç sığır aldı ve bunları 1493'de Hispaniola adasına getirdi. Sığırlar hızla çoğaldı ve onların soyundan gelenler Meksika ana karasına götürüldü. İspanyollar, daha sonra Texas ve güneybatı Amerika Birleşik Devletleri olarak bilinen bölgeye yerleştiğinde bu sığırlardan bazılarını kendileriyle beraber getirdiler. Bunlardan bazıları kaçtı ve yabani sürüler oluşturdu. Takibeden birkaç yüzyıl içinde yabani sığır populasyonları sayıca büyük oranda arttı, fakat özellikle genç buzağılar ayı, dağ aslanı ve kurtlar tarafından yoğun bir şekilde avlanıyordu. Uzun boynuzlu inekler, saldırılara karşı özellikle yavrularını koruma konusunda daha başarılıydı ve takibeden birkaç yüz yıl içinde yabani sürülerdeki sığırların ortalama boynuz uzunluğu önemli ölçüde arttı. Ayrıca, sığırlar Güneybatı'daki endemik hastalıklara da direnç geliştirmenin yanısıra daha uzun ömürlü ve üreme açısından daha verimliydiler. Texas Longhorn ineklerinin çoğu yirmili yaşlarına kadar yaşar ve buzağı verirler; bu süre içerisinde, yüksek yağ içeriği veya fazla süt üretimi gibi özellikleri nedeniyle insanlar tarafından yapay seçilimi yapılan (yapay yönlendirici seçilime örnek) diğer sığırlardan yaklaşık iki kat daha fazla yavru verirler.

**BÖLÜCÜ SEÇİLİM** Bölücü seçme, iş başındayken karakter dağılımının aşırı zıt uçlarında olan bireyler gelecek kuşağa, ortalamaya yakın olan bireylerden daha fazla yavruyla katkıda bulunurlar, bu da populasyondaki varyasyonu artırır (**Şekil 21.12C**).

Batı Afrika ispinozu olan siyah karınlı tohumkırıcının (*Pyrenestes ostrinus*) gaga büyüklüğünün belirgin olarak iki tepeli dağılımı (**Şekil 21.15**), doğada bölücü seçilimin populasyonları nasıl değiştirdiğini göstermektedir. Bataklık bitkilerin iki tipte tohumları, bu ispinozlar için yılın büyük kısmında en bol gıda kaynağıdır. Büyük gagalı kuşlar *Scleria verrucosa* sazlarının sert tohumlarını rahatça kırabilir. Küçük gagalı kuşlar ise *S. verrucosa* tohumlarını zorlukla kırar, fakat büyük gagalı kuşlara göre *S. goossensii*'nın yumuşak tohumlarıyla daha kolay beslenebilirler.

Her iki baskın gaga büyüklüğünden önemli oranda sapma gösteren genç ispinozlar, tepe noktalarındaki büyüklüklere yakın gagalı ispinozlar kadar başarılı bir şekilde hayatta kalamazlar. Ortamda besin kaynağı az olduğundan ve iki bataklıktaki tohumların sertlikleri farklı olduğundan, orta büyüklükte gagaya sahip kuşlar için bu besin kaynaklarını kullanmak verimli olmaz. Bu nedenle bölücü seçilim, gaga büyüklüğünün iki tepeli (bimodal) dağılımını devam ettirir.

## Eşeysel seçilim üreme başarısını etkiler

**Eşeysel seçilim**, üreme başarısını belirleyen karakterler üzerinde etkilidir. Darwin *Türlerin Kökeni* adlı kitabında eşeysel seçilime sadece bir kaç sayfa ayırmıştı. Ancak 1871 yılında bu konuda bir kitap yazdı: *İnsanın Türeyişi ve Eşeye Bağlı Seçilim*. Eşeysel seçilim, Darwin'in birçok türün özellikle erkeklerinde görülen parlak renkler, uzun kuyruk ve özenli kur davranışları gibi hayatta kalmayı zorlaştıran, göz alıcı karakterlerin evrimi hakkında açıklamalarını içeriyordu. Darwin, bu özelliklerin taşıyıcılarına eş edinmede diğerleriyle rekabet edebilme yeteneğini artırdığı (eşey içi seçilim) veya taşıyıcılarını karşı eşey üyeleri için daha çekici hale getirdiği (eşeyler arası seçilim) hipotezini ileri sürdü. Eşeysel seçilim kavramı yıllarca sorgulandı ya da gözardı edildi; ancak son araştırmalar eşeysel seçilimin önemini açıkça ortaya koymaktadır.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 21.16 Erkek Dulkuşlarında Eşeysel Seçilim

Uzun kuyruklu Afrikalı erkek dulkuşlarının (*Euplectes progne*) uzun kuyruğu aslında uçma yeteneğini sınırlar. Darwin bu özelliği eşeysel seçilimin evrimi olarak değerlendirdi. Davranış ekoloğu olan Malte Anderson bu hipotezi test etti.

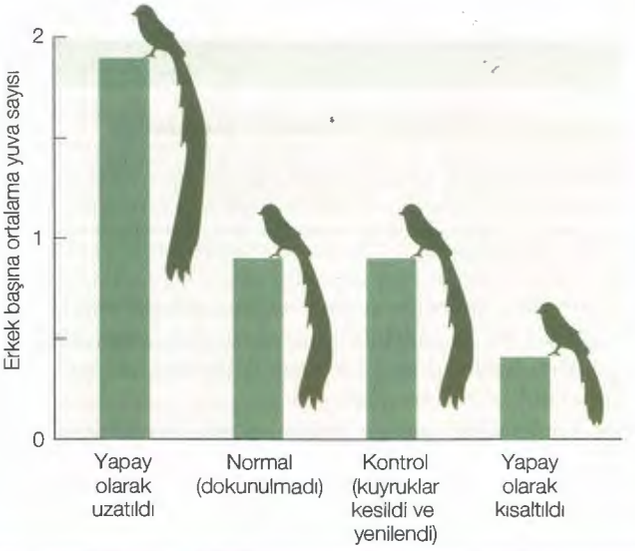
**HİPOTEZ** **Dişi dulkuşları en uzun kuyruğu olan erkekle çiftleşmeyi tercih eder; böylece daha uzun kuyruklu erkek dulkuşları eşeysel seçilim tarafından daha fazla sayıda yavruya babalık yapacağı için tercih edilir.**

**YÖNTEM**

1. Erkekleri yakalayın ve kuyruğu kesin veya kuyruğa yeni tüyler yapıştırarak uzatın. Kontrol grubunda ise, kuyruğu keserek ya da değiştirerek normal boylarına getirin (kuyruk kesmenin etkisini kontrol grubunda görmek için).
2. Erkekleri kendi savunaklarını oluşturmaları ve çiftleşmeleri için serbest bırakın.
3. Herbir erkeğin savunağındaki yumurta veya yavru taşıyan yuvaları sayın.



**BULGULAR** Kuyrukları deney amaçlı kesilen erkek dulkuşları kendi savunaklarını oluşturmada ve savunaklarını korumada daha başarılıydı, ancak kontrol grubu veya hiçbir değişikliğin yapılmadığı erkeklere nazaran daha az sayıda yavrunun babasıydılar.




**SONUÇ** ***Euplectes progne*'de eşeysel seçilim uzun kuyruklu erkeklerin evrimin desteklemektedir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Darwin, eşeysel seçilim konusunda kapsamlı bir kitap yazdı. Çünkü doğal seçilimin tipik olarak taşıyıcılarının ya da onların yavrularının hayatta kalmalarına yardım eden özelliklerin tercih edildiği bir durumken eşeysel seçilimin temel olarak üreme başarısı hakkında olduğunu farketmişti. Tabii ki bir hayvan üremek için öncelikle hayatta kalmalıdır, ancak eğer hayatta kalır da çoğalmazsa gelecek kuşaklara hiçbir katkısı olmaz. Böylece, eşeysel seçilim bireyin üreme şansını artıran özellikler lehine işler, fakat hayatta kalma şansını düşürür. Örneğin, dişilerin belirli bazı özelliklere sahip erkekleri görmesi ya da duyması (ve böylelikle bu erkeklerle çiftleşmesi) daha olasıdır, ancak tercih edilen özelliklere sahip olan erkeklerin avcılar tarafından görülmesi ya da duyulması ihtimali de artar. Diğer durumlarda, eşeysel sinyal erkekteki başarılı bir genotipe işaret edebilir. Örneğin, birçok kurbağa türünde dişiler düşük frekanslı çağrıları olan erkekleri tercih eder. Erkeğin çağrıları, vücut büyüklüğüne göre değişir; düşük frekanslı ses, büyük vücutlu bir erkeğin göstergesidir. Ortalama büyüme gösteren kurbağaların büyümeye devam edecekleri kesin değildir, dolayısıyla iri bir kurbağa, hayatta kalma başarısı yüksek uzun yaşamış bir kurbağa anlamına gelir. Bu durumda eşeysel sinyal, erkeğin kendi ortamında hayatta kalma yeteneğinin *doğru sinyalini* temsil etmektedir.

Darwin'in eşeysel seçilim için örnek gösterdiği özelliklerden biri, vücudun toplamından daha uzun olan olağanüstü kuyruklarıyla tanınan Afrika uzun kuyruklu dulkuşlarının (*Euplectes progne*) erkekleridir. Erkek dulkuşu, dişileri cezbetmede kur davranışlarını sergilemek için bir savunak seçer ve burayı diğer erkeklere karşı savunur. Eşeysel seçilimin dulkuşu kuyruğunun evrimini yönlendirip yönlendirmediğini araştırmak üzere İsveç Gothenburg Üniversitesi'nden davranış ekologu Malte Andersson, yakaladığı bazı erkek dulkuşlarının kuyruklarını kesti ve bunları diğerlerine yapıştırarak kuyruklarını uzattı. Sonra kontrol grubu olarak kullandığı erkeklerin de kuyruklarını keserek bunlarınkini de diğerlerine ekledi. Sonra kuyruk uzunluğunun erkek rekabetinde avantaj oluşturmadığına işaret eder şekilde, hem uzun hem de kısa kuyruklu erkeklerin gösteri savunaklarını başarıyla savunduklarını gözledi. Ancak, yapay olarak kuyrukları uzatılan erkekler, kısa kuyruklulara göre yaklaşık dört kat daha fazla dişiyi kendilerine çekti (**Şekil 21.16**).

Dişi dulkuşları, neden uzun kuyruklu erkekleri tercih etmektedir? Bir olasılık, bu kadar zor bir özelliği taşıma ve bunu devam ettirebilme yeteneği bu kuşların uzun kuyruklarının uçma yeteneğinde zorluk çıkarmasına rağmen, onu taşıyan erkeğin dinç ve sağlıklı olduğunun bir göstergesi olmasıdır. Eğer öyleyse, uzun kuyrukları çekici bulan dişiler dolaylı ola-

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 21.17 Parlak Gaga Sağlıklı Olmaya mı İşaret Ediyor?

Dişi zebra ispinoz kuşları (*Taeniopygia guttata*) tercihen en parlak renkli gagaya sahip erkekleri seçerler. Bu tercih onların daha sağlıklı erkeklerle çiftleşme şansını artırır mı? Bu deney hipotezi test etmek için karotenoidlerin (bağışıklık sistemi reaksiyonunu başlattığı düşünülen antioksidan moleküller) kullanımına dayanmaktadır.

**HİPOTEZ** **Erkek zebra ispinoz kuşunun kırmızı gagasının parlaklığı kuşun immün sisteminin vereceği reaksiyonla ve sağlıklı olma olasılığıyla ilişkilidir.**




*Taeniopygia guttata*

**YÖNTEM**
1. Deney grubu erkeklerinin içme suyuna karotenoid ekleyin, ancak kontrol grubu erkeklerinin içme suyuna karotenoid eklemeyin.
2. Tüm erkekleri immün olarak deneye tabi tutun ve verilen reaksiyonları ölçün.

**BULGULAR** Deney erkekleri immünolojik meydan okumaya daha güçlü reaksiyon gösterdi. Ayrıca kontrol grubu erkekleriyle karşılaştırıldıklarında daha parlak gagaya sahiptiler.




**SONUÇ** **Gaga rengi güçlü bağışıklığın ve genel olarak daha güçlü olmanın göstergesidir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Doğada bu hipotezi nasıl test edersiniz? Deney ve kontrol grubunu nasıl oluşturursunuz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

rak dinç ve sağlıklı erkekleri, dolayısıyla da yavruların yaşama ihtimalini artıracak yararlı genlere sahip erkekleri tercih etmektedir. Andersson deneyinde kuyrukları değiştirilmiş erkekler, büyüme ve yapay olarak uzatılmış kuyrukların bedelini ödemedi, gelişmiş süslü özelliklerin sağlıklı ve dinç olma durumuna işaret etmesi hipotezi, tutsak zebra ispinozlarıyla da deneysel olarak test edildi.

Erkek zebra ispinoz kuşlarının (*Taeniopygia guttata*) parlak kırmızı gagaları, kırmızı ve sarı karotenoid pigmentler sayesinde oluşturulur. Zebra ispinozları (ve diğer çoğu hayvan) karotenoidleri sentezleyemediklerinden bunları yedikleri besinden almak zorundadır. Ayrıca, gaga rengini belirleyen karotenoidler, bağışıklık sisteminin birer bileşenleri olan antioksidanlardır. Sağlıklı erkeklerin sağlıksız erkeklere göre bağışıklık sistemine daha az karotenoid harcamaları gerekir. Eğer durum böyleyse, dişiler erkeklerin gaga parlaklığını onların sağlık durumlarını belirlemek için kullanabilirler.

Sheffield Üniversitesi'nden Tim Birkhead ve arkadaşları, genetik olarak birbirine benzer erkek zebra ispinozlarının kanlarındaki karotenoid seviyesini değiştirmek için içme suyuna deneysel olarak karotenoid ekledi; kontrol grubu erkeklerine de sadece saf su verildi. Bütün erkeklerin aynı gıdayla beslenmesi sağlandı. Bir ay sonra, deneysel erkeklerin kanlarındaki karotenoid düzeyi daha yüksekti ve kontrol grubu erkeklerine nazaran daha parlak gagalara sahiplerdi ve dişi zebra kuşları tarafından da tercih edildiler.

Sonraki aşamada araştırmacılar, her iki grubun erkeklerinin kanatlarına immünolojik olarak fitohemaglutinin (PHA) enjekte ettiler. PHA bağışıklık sisteminde yabancı maddeleri tanıyarak bunları inaktif hale getiren T lenfosit denen kan hücrelerinde reaksiyonun başlatılmasına neden olur (bakınız Bölüm 42). Yapılan enjeksiyon, beyaz kan hücrelerinin enjeksiyon bölgesine toplanmasını sağlayarak deride o bölgenin kalınlaşmasına sebep olur. Artırılmış karotenoid düzeyine sahip olan erkekler, PHA'ya karşı kontrol erkeklerinden daha güçlü cevap verdikleri için daha kalın deri geliştirdi; bu, yüksek karotenoid seviyesinin daha güçlü bir bağışık sistemle ilintili olduğuna işaret etmektedir (**Şekil 21.17**).

Bu deney, dişinin parlak kırmızı gagalı bir erkek seçtiğinde aynı zamanda muhtemelen sağlıklı bir bağışıklık sistemi olan bir eşi seçtiğini de gösterir. Böyle erkeklerin parazit ve hastalıklar tarafından enfekte olma olasılığı da daha düşüktür ve yavruların bakımına yardımcı olmaları yönüyle de daha iyidirler.

# 21.3 ÖZET

**Genotipde var olan varyasyon, uyumda da varyasyona yol açar. Uyum gücü (fitness) bir fenotipin sonraki nesillere göreceli üreme katkısını ifade eder. Hem doğal hem de eşeysel seçilim, popülasyonda bulunan fenotipleri hem değiştirir hem de dengeler.**

- Doğal seçilimin fenotipler üzerine işlediği halde niçin genotip frekaslarında değişimle sonuçlandığını açıklayınız. **Bakınız s. 451**
- Örnekler vererek, dengeleyici, yönlendirici ve bölücü seçilim arasındaki farkları açıklayınız. **Bakınız ss. 452-453 ve Şekil 21.12**
- Darwin neden koca bir kitabın tamamını eşeysel seçilim konusuna ayırdı? **Bakınız ss. 453-455**

Genetik sürüklenme, dengeleyici seçilim ve yönlendirici seçilim populasyonlarda genetik varyasyonu azaltma eğilimindedir. Bununla birlikte, gördüğümüz gibi çoğu populasyon önemli miktarda genetik çeşitlilik barındırır. Populasyonlarda hangi süreçler, genetik varyasyon üretir ve bunun korunmasına yardımcı olur?

## 21.4 Genetik Varyasyon Nasıl Korunur?

Genetik varyasyon, evrimsel mekanizmaların üzerinde işleyebileceği hammaddedir. Bu bölümde, diğer evrimsel güçlerin (genetik sürüklenme ve diğer birçok seçilim tipi) varyasyonu azaltmasına karşın nötral mutasyonlar, eşeysel rekombinasyon, frekans-bağımlı seçilim ve heterozigot avantajı gibi populasyonlarda genetik varyasyonun sürdürülmesi için gerekli diğer süreçleri tartışacağız. Aynı zamanda genetik varyasyonun coğrafik yayılış alanının tümünde korunduğunu da göreceğiz.

### Populasyonlarda nötral mutasyonlar birikir

Kısım 14.6'da tartıştığımız gibi, bazı mutasyonlar mutant genler tarafından oluşturulan proteinlerin işlevini etkilemez. Organizmanın uyumunu etkilemeyen, yani aynı lokustaki alternatif allellere göre ne daha iyi ne de daha kötü etki yapmayan bir allel, nötral allel olarak isimlendirilir. **Nötral alleller**, doğal seçilimden etkilenmez. Büyük populasyonlarda bile sadece genetik sürüklenme nedeniyle kaybolabilir ya da frekansları artabilir. Nötral alleller, zamanla, populasyon gen havuzuna mutasyonlar yoluyla eklenerek populasyona önemli miktarda genetik çeşitlilik sağlar.

Gözlemleyebildiğimiz fenotipik varyasyonun çoğu nötral değildir. Bununla birlikte modern teknikler, nötral varyasyonu moleküler düzeyde ölçebilmemizi ve uyumsal varyasyondan ayırt edebilmemizi sağlar. Kısım 24. 2'de nötral moleküler özelliklerdeki varyasyonun genler, populasyonlar ve türler arasındaki farklılaşmayı araştırmak için nasıl kullanıldığı tartışılmaktadır.

### Eşeysel rekombinasyon olası genotiplerin sayısını artırır

Eşeysiz üreyen organizmalarda herbir yeni birey, mutasyon olmadıkça genetik olarak ebeveyniyle aynıdır. Ancak canlılar eşeyli ürediklerinde, Bölüm 11'de anlatıldığı gibi, mayoz sırasında kromozomların bağımsız ayrılması, krossing overin olması ve iki farklı gametten gelen genetik materyalin birleşmesi nedeniyle yeni oluşan yavrular ebeveynlerinden farklı olurlar. Eşeysel rekombinasyon -eşeyin uzun vadeli bir avantajı- populasyonların evrimleşme potansiyellerini artıran genotipik olasılıklar, sonsuz bir çeşitlilik oluşturur. Pekçok tür, çoğu zaman eşeysiz çoğalabilir, ancak çok az sayıda tür, evrimsel zamanın uzun dönemi boyunca sadece eşeysiz olarak çoğalır. Hemen hemen tüm türler, genetik rekombinasyonu başarmak için bazı araçlara sahiptir.

Mayoz ve eşeysel rekombinasyon mekanizmalarının evrimi, yaşam tarihindeki önemli olaylardı. Bu olayların tam olarak nasıl kazanıldığı henüz tam anlaşılmamıştır; çünkü kısa vadede eşeyin, en azından üç tane çarpıcı dezavantajı vardır:

- Rekombinasyon, genlerin adaptif kombinasyonlarını bozar.
- Eşey, dişilerin yavrulara genleri aktarma oranını azaltır.
- Yavruları farklı eşeylere paylaştırma, genel üreme oranını büyük ölçüde düşürür.

Bu sonuncu dezavantajın niçin varolduğunu görmek için, aynı sayıda yavru oluşturan eşeysiz üreyen bir dişi ile eşeyli üreyen bir dişiyi düşünelim. Her iki dişinin de iki yavru oluşturduğunu, fakat eşeyli üreyen dişinin %50 erkek ürettiğini varsayalım. Sonraki kuşakta eşeysiz $F_1$ dişilerinin ikisi de iki tane daha yavru verirken, yavru veren sadece bir tane eşeyli $F_1$ dişisi olacaktır. Yani, eşeysiz soyun üreme hızı, eşeyli soya göre iki kat fazladır. Buradaki evrimsel problem, eşeyin kısa vadeli dezavantajlarına üstün gelen avantajlarını belirlemektir.

Eşeyin var olmasının nedenlerini açıklamaya yönelik birbiriyle bağlantılı bir dizi hipotez önerilmiştir. Bu hipotezlerden biri, eşeysel rekombinasyonun hasarlı DNA onarımını kolaylaştırmasıdır. Çünkü bir kromozomun DNA'sındaki kırılma ve diğer hatalar, homolog kromozomdan gelen sağlam dizi kopyalanarak düzeltilebilir.

Eşeyli üremenin bir diğer avantajı, zararlı mutasyonların ortadan kaldırılmasına izin vermesidir. Kısım 13.4'de tanımlandığı gibi, DNA replikasyonu mükemmel değildir. Her nesilde hatalar oluşur ve bunların çoğu daha düşük uyumla sonuçlanır. Eşeysiz üreyen organizmaların zararlı mutasyonlarını temizleyecek herhangi bir mekanizması yoktur. Hermann J. Muller, rekombinasyon göstermeyen genomlardaki zararlı mutasyonların birikimini "genetik mandal" olarak tanımlamıştır. Her replikasyonda mutasyonlar artarak birikir yani bir mutasyon ortaya çıkar ve genom replikasyonuyla aktarılır, sonraki replikasyonda iki yeni mutasyon ortaya çıkar, böylece üç mutasyon aktarılır, bu böyle devam eder. Zararlı mutasyonlar, mutant soy ortadan kalkmadıkça ya da nadir de olsa geri mutasyonla düzelmedikçe, varlığını sürdürür. Genetik rekombinasyondan yoksun soyhatlarında zararlı mutasyonların bu birikimi *Muller mandalı* olarak adlandırılır.

Oysa eşeyli üreyen türlerde genetik rekombinasyon, bazıları daha fazla bazıları ise daha az zararlı mutasyonlara sahip bireylerin olmasını sağlar. Daha az sayıda zararlı mutasyona sahip bireylerin hayatta kalma olasılığı yüksektir. Bundan dolayı, eşeyli üreme doğal seçilimin zaman içinde populasyondan belirli zararlı mutasyonları elemesini sağlar.

Eşeyin varlığına yönelik bir başka açıklama, herbir nesilde ortaya çıkan çok çeşitli genetik kombinasyonların avantaj sağladığıdır. Örneğin, genetik varyasyon, patojenler ve parazitlere karşı bir savunma olabilir. Çoğu patojen ve parazit, konaklarına kıyasla çok daha kısa yaşam döngüsüne sahiptir ve konak savunmasına karşı hızlı bir karşı adaptasyon geliştirebilirler. Eşeyli rekombinasyon, konağa savunma için bir şans verir.

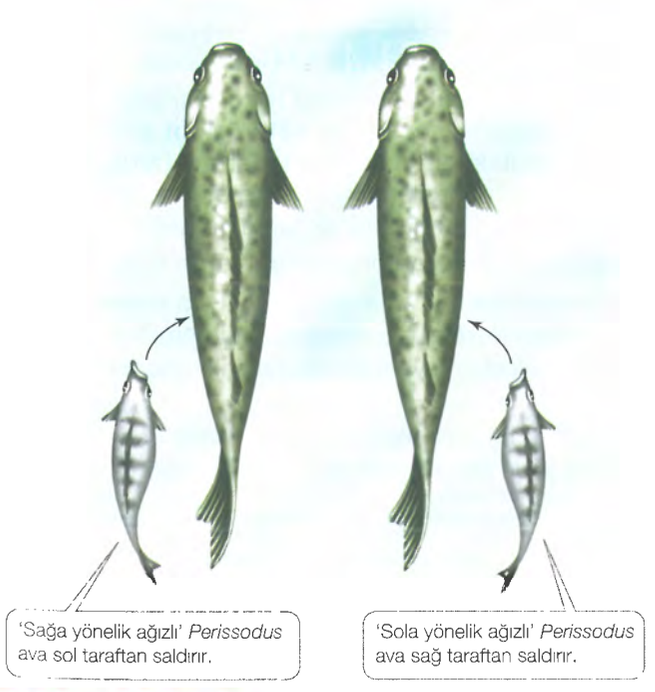
Eşeysel rekombinasyon, doğrudan allel frekanslarını etkilemez; bunun yerine *doğal seçilimin üzerinde çalışabileceği yeni allel kombinasyonları oluşturabilir*. Birçok lokustaki allellerle yeni genotipler oluşturarak karakterdeki varyasyonu artırır. Bu nedenle, *Drosophila* 'da seta sayısı için yapay seçilim (bakınız Şekil 21.5), başlangıç populasyondaki sineklerde olandan daha fazla ya da daha az setaya sahip sineklerin oluşması ile sonuçlanmıştır.

### Frekans bağımlı seçilim populasyon içindeki genetik varyasyonu korur

Doğal seçilim, genellikle varyasyonu polimorfizmde (aynı populasyonda mevcut özelliğin iki veya daha fazla türevi) olduğu gibi korur. Polimorfizm, populasyonda **frekans bağımlı seçilim** olarak bilinen, yani belirli bir fenotipin uyumunun onun frekansına bağlı olduğu durumda devam ettirilir.

Doğu Afrika'da Tanganyika Gölü'nde yaşayan küçük bir balık, frekans bağımlı seçilim için güzel bir örnektir. Simetrik olmayan çene eklemi nedeniyle pul yiyen balık *Perissodus microlepis*'in ağzı genetik olarak belirlenir ve ya sağa ya da sola dönüktür (**Şekil 21.18**). Pul yiyici avına (diğer bir balık) arkadan yaklaşır ve yan taraftan birkaç pul parçası koparmak için saldırır. 'Sağa dönük ağızlı' bireyler kurbanına daima soldan, 'sola dönük ağızlı' bireyler de daima sağdan saldırır. Çarpık ağız, avın yan tarafında dişlerinin temas edeceği alanı genişletir, ancak, eğer pul yiyen balık avına sadece doğru taraftan yaklaşırsa bu genişleme olur.

Av olan balık, pul yiyen balıklara karşı alarm durumundadır, eğer av her iki yanını da kontrol altında tutarsa saldırıları daha başarılı bir şekilde atlatabilir. Avın dikkati, böylelikle eşit sayıda sağ ve sol ağızlı pul yiyiciyi destekler. Çünkü eğer saldırılar bir tarafta diğerinde olduğundan daha fazla olsaydı, av olan balık potansiyel olarak o taraftan gelebilecek saldırılara karşı daha dikkatli olurdu. Tanganyika Göl'ünde 11 yıldan uzun süren bu balık üzerindeki çalışmada, polimorfizmin kararlı bir şekilde korunduğu tespit edilmiştir: *P. microlepsis* türünün iki formu hemen hemen eşit frekanslarda kalmıştır.




**21.18 Dengeli Polimorfizm** Frekans bağımlı seçilim pul yiyici balık *Perissodus microlepis*'in sağ ve sol ağızlı bireylerini eşit oranlarda destekler.

### Heterozigot avantajı polimorfik lokusların devamını sağlar

Birçok durumda, belirli bir genin farklı allelleri farklı çevre koşullarında avantaja sahiptir. Bununla birlikte, çoğu organizma zaman içinde çok fazla çeşitlilik gösteren ortamlarda bulunur. Gece gündüzden önemli derecede farklıdır. Soğuk, bulutlu bir gün açık ve sıcak bir günden farklıdır. Gün uzunluğu ve sıcaklık mevsimsel olarak değişir. Birçok gen için, tek bir allelin tüm bu koşullar altında iyi bir şekilde performans göstermesi olası değildir. Bu gibi durumlarda, heterozigot bireyin (farklı iki allele sahip) bu allellerden herhangi biri için homozigot bireylerden daha iyi performans göstermesi daha olasıdır.

*Colias* kelebeklerinin yaşadığı Kayalık Dağlarında kelebeklerin uçması için sabahları sıcaklık çok soğuk ve öğleden sonra ise çok sıcaktır. Bu kelebek populasyonunda, kelebeklerin farklı sıcaklıklarda uçabilmelerini etkileyen fosfoglukoizomeraz (PGI) enzimi polimorfiktir. Belirli PGI genotipine sahip kelebekler, sabahın erken saatlerinde soğukta daha iyi uçarken, diğerleri öğle sıcağında daha iyi uçabilirler. Uçuş için optimum vücut sıcaklığı, 35°C ile 39°C arasında değişir, ancak bazı kelebekler 29°C gibi düşük sıcaklıkta, bazıları da 40°C gibi yüksek vücut sıcaklığında uçabilir. Alışılmadık sıcak hava dönemlerinde, sıcaklığa dayanıklı genotipler tercih edilirken, alışılmadık soğuk hava dönemlerinde, soğuğa dayanıklı genotipler tercih edilmektedir.

Homozigot bireylere göre heterozigot *Colias* kelebekleri, çok daha geniş sıcaklık aralığında uçabilir; bu da onlara besin ve eş bulmada avantaj sağlar. Bu tahminin test edilmesi, heterozigot erkeklerin eş bulmada avantaj sağladığını ortaya koydu ve daha da önemlisi bu avantajın populasyonda polimorfizmin devamını sağlamasıdır (**Şekil 21.19**). Heterozigotlar populasyonda asla sabitlenmez, çünkü iki heterozigot bireyin yavruları arasında heterozigotlara ilave olarak homozigotlar da bulunmaktadır.

### Türlerdeki çoğu genetik varyasyon, coğrafik olarak ayrı olan populasyonlarda korunur

Bir türde genetik varyasyonun çoğu, farklı yerlerde (populasyon) yaşayan üyeleri arasındaki farklılıklar olarak korunur. Farklı ortamlarda farklı seçilim baskıları altında bulunan populasyonlar, genetik olarak genellikle farklılık gösterir. Ortamlar, kısa mesafelerde bile önemli değişiklikler gösterebilir. Örneğin, Kuzey Yarımkürede sıcaklık ve toprak nemliliği, kuzey ve güneye bakan dağ yamaçlarında önemli ölçüde farklıdır. Colorado'daki Kayalık Dağlarında, belirli bir peroksidaz enzimi için heterozigot ponderosa çamlarının oranı (*Pinus ponderosa*) özellikle sıcaklığın günlük olarak önemli ölçüde dalgalanma gösterdiği güneye bakan yamaçlarda daha fazladır. Bu heterozigot genotip, geniş bir sıcaklık aralığında yüksek performans sergilemektedir. Sıcaklığın düşük olduğu ve daha az sıcaklık dalgalanmalarının olduğu kuzeye bakan yamaçlarda ve daha yüksek rakımlarda, daha düşük optimum sıcaklığa sahip olan peroksidaz homozigot genotipler çok daha sık bulunur.

Bitkiler, ayrıca herbivorlara karşı kendilerini savunmak için sentezledikleri kimyasallar bakımından da coğrafi farklılık gös-

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 21.19 Heterozigot Çiftleşme Avantajı

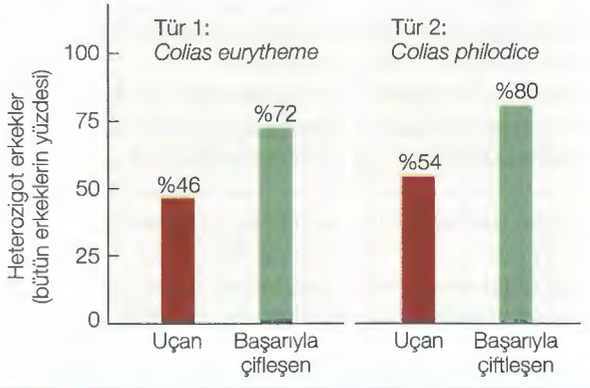
*Colias* cinsi kelebekler arasında PGI enzim allellerinden ikisinde de heterozigot olan erkekler, her iki allel için homozigot olanlara göre, daha geniş sıcaklık aralığında daha uzun mesafelere uçabilirler. Bu yetenek heterozigot erkeklere bir çiftleşme avantajı sağlar mı?

**HİPOTEZ** **Heterozigot erkek *Colias* homozigot erkeğe göre çifftleşmede daha yüksek başarı oranı gösterir.**

**YÖNTEM**

1. Araziden herbir *Colias* türünden kelebekler yakalayın. Genotiplerini belirleyin ve laboratuvarda çiftleşmelerini sağlayın.
2. Yavruların genotiplerini belirleyin, böylelikle erkeklerin ebeveynlik durumlarını ve çiftleşme başarılarını saptayın.

**BULGULAR** Her iki türde, başarıyla çiftleşen heterozigot erkeklerin oranı, dişileri araştıran ('uçan') erkeklerin oranından daha fazladır.

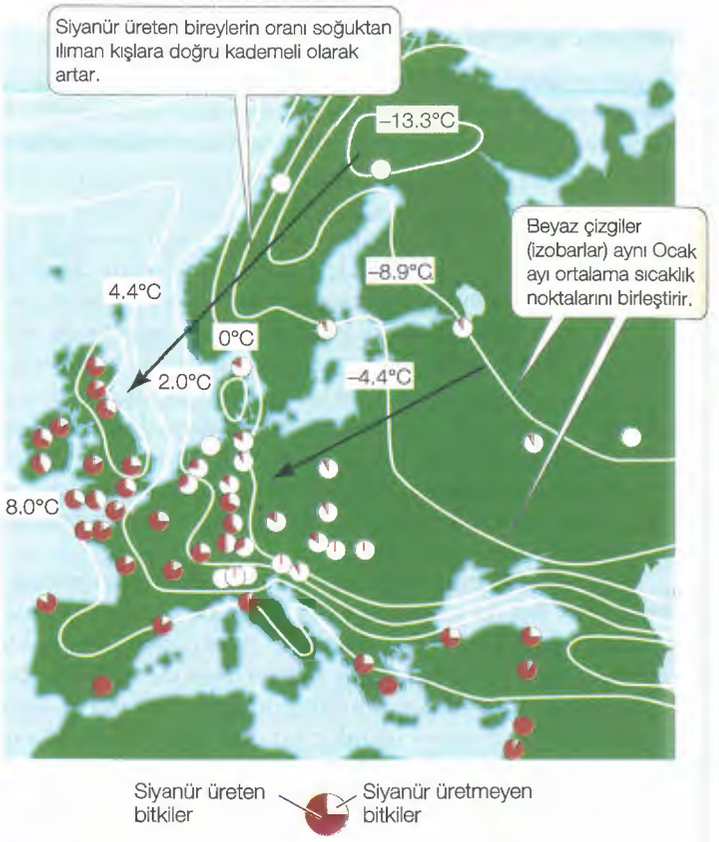



**SONUÇ** **Heterozigot *Colias* erkeklerinin homozigot erkeklere nazaran çiftleşme avantajı vardır.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

terebilir. Bazı beyaz yonca (*Trifolium repens*) bireyleri, zehirli bir kimyasal olan siyanür üretir. Zehirli bireyler, özellikle salyangoz ve fare gibi herbivorlar için zehirli olmayanlara göre daha az çekicidir. Ancak, siyanür üreten yonca bitkilerinin donma ile ölme olasılığı daha fazladır. Çünkü donma, hücre zarlarına zarar verir ve bitki kendi dokularına siyanür salar.

*Trifolium repens*'in Avrupa populasyonlarında, siyanür üreten bireylerin frekansı kuzeyden güneye ve doğudan batıya doğru giderek artar (**Şekil 21.20**). Fenotipin bu kademeli coğrafik değişimi **klinal varyasyon** olarak bilinir. Bu klinde, yonca populasyonun büyük bir kısmını zehirli bitkiler, sadece kışları ılıman olan alanlarda oluşturmaktadır. Herbivorların yoğun bir şekilde yonca ile beslenmesine karşın kışların soğuk geçtiği yerlerde siyanür üreten yonca bireyleri nadirdir.




**21.20 Savunma Kimyasallarında Coğrafik Varyasyon** Beyaz yoncanın (Trifolium repens) Avrupa populasyonlarında siyanür üreten bireylerinin frekansı kış sıcaklığına bağlıdır.

## 21.4 ÖZET

**Nötral mutasyonlar, eşeysel rekombinasyon, frekans bağımlı seçilim ve heterozigot avantajı, çoğu populasyonda kayda değer miktarda genetik varyasyonu koruma yönünde etki eder. Tür içi varyasyon, coğrafik olarak farklı ve genetik olarak varyasyon gösteren populasyonlarda sürdürülür.**

- Eşeysel seçilimin en az üç tane bilinen kısa vadeli evrimsel dezavantajı olmasına rağmen, doğada neden bu kadar yaygın olduğunu anladınız mı? **Bakınız s. 456**
- Frekans bağımlı seçilim populasyonda genetik varyasyonun korunmasında nasıl etkili olur? **Bakınız s. 457**

Evrimsel mekanizmalar, canlılarda olağanüstü çeşitlilik üretmişlerdir, bunlardan bazıları Dünya'daki çok sayıda ortama uyum sağlamıştır. Doğal varyasyon ile evcil bitki ve hayvanlarda istenilen özellikleri üretmek için çalışan yetiştiricilerin başarısı, evrimin çeşitli uyumsal özellikleri oluşturabileceğini göstermektedir. Ancak evrimin üretebileceği adaptasyonların da sınırları var mıdır?

# 21.5 Evrim Üzerindeki Kısıtlamalar Nelerdir?

Evrimsel mekanizmaların, hayal ettiğimiz özellikleri oluşturacağını varsaymak yanlış olacaktır. Evrim, birçok şekilde sınırlandırılmıştır. Örneğin, uygun genetik varyasyonun olmaması potansiyel olarak pekçok olumlu özelliğin gelişimini engeller. Belirli bir özelliğin alleli populasyonda mevcut değilse, doğal seçilim tarafından tercih edilecek olsa bile o özellik evrimleşemez. Genlerin ve genotiplerin olası kombinasyonlarının birçoğu, hiçbir zaman herhangi bir populasyonda var olamadı ve dolayısıyla doğal seçilim tarafından asla test edilemedi.

Canlılar üzerinde etkili olan sınırlayıcı faktörler, fizik ve kimyanın işlediği esaslar doğrultusunda gerçekleşir. Örneğin hücre büyüklüğü, yüzey alanı ve hacim oranı arasındaki ilişkiyle sınırlandırılmıştır (Kısım 2.1'e bakınız). Proteinlerin katlanması, kendini oluşturan moleküllerin bağlanma kapasitesi ile sınırlanmıştır (bakınız Kısım 3.2).Yaşam için gerekli enerji aktarımları termodinamik kanunları çerçevesinde gerçekleşir (bakınız Kısım 8.1). Evrimin burada bahsedilen sınırlandırıcı faktörlerle birlikte, evrensel olarak kısıtlanmış sınırlar içinde çalıştığını unutmamak gerekir.

### Gelişimle ilgili süreçler evrimi sınırlandırır

Kısım 20.5'de açıklandığı gibi, evrim üzerindeki gelişimle ilgili sınırlayıcılar çok önemlidir, çünkü *bütün evrimsel yenilikler daha önceki mevcut yapılarda olan değişikliklerdir*. Güçlü bir uçak yapmak isteyen mühendisler, çizimden başlayarak eski modelin (pervaneli) yerini alacak tümüyle yeni bir makine dizayn ederek yapabilirler (jet motorlu). Ancak evrimsel değişiklikler, bu şekilde olmaz. Organizmaların mevcut fenotipleri, eski koşullar ve geçmiş seçilim baskıları tarafından sınırlandırılmıştır.

Böyle gelişimsel sınırlandırıcılara güzel bir örnek, çoğu zamanını deniz tabanında geçiren balıkların evrimidir. Köpekbalıklarıyla ortak atayı paylaşan vatozlar ve tırpana balıklarının vücutları ventralden basıktır ve iskelet elemanları esnek kıkırdaktan yapılmıştır. Vatoz ve tırpana balıklarının vücutlarının karın kısımları okyanus tabanında yüzmelerine izin verecek şekilde daha da basıklaşarak evrim geçirmiştir (**Şekil 21.21A**).

Buna karşılık, pisibalığı, dilbalığı ve derepisi balıkları, vücudu yanlardan basık olan derin karınlı kemikli atalardan gelen deniz tabanında yaşayan balıklardır. Bu balıkların düz durabilmelerinin tek yolu, yanlardan dönmektir. Bunlar yüzme yetenekleriyle kısıtlanmış olmalarına rağmen, vücutlarıyla hala düz durabilir ve kendilerini iyi bir şekilde kamufle edebilirler. Gelişim sırasında, bu yassı balıkların bir gözü yer değiştirerek heriki gözün de vücudun aynı tarafında yerleşmesi mümkün olmuştur (**Şekil 21.21B**). Göz yerleşimindeki bu tür değişiklikler, birkaç kez ortaya çıkmıştır; değişiklikler, her iki yöne doğru da olmuştur (yani, hem sola hem de sağa yönelik gözlü yassı balıklar, birbirinden bağımsız olarak evrim geçirmiştir). Göz yerleşimindeki küçük kaymalar, muhtemelen atasal yassı balıkların, bugün görülen yassı vücut formlarında olduğu gibi, daha iyi görmelerini sağlamıştır. Bu şekilde vücudun yassılaşması, muhtemelen en ideal durum değildir, ancak balıkların gelişimsel yetenekleri evrimin izleyebileceği yolları sınırlandırmıştır.

**21.21 Tek Probleme İki Çözüm** (A) Atası dorsoventral olarak basık olan, bu iğneli vatoz karın üstünde uzanır. İğneli vatozların vücutları sırt kemiği civarında simetriktir. (B) Ataları yanlardan basık olan bu derepisi balığı yana yatıktır (bu bireyin sırt kemiği sağdadır). Gelişimleri sırasında, derepisi balığının gözlerinin ikisi de vücudun aynı tarafında olacak şekilde yerleşir.

### Uzlaşılar evrimi sınırlandırır

Adaptasyonlar çoğunlukla hem uyum maliyetini hem de yararları etkiler. Bir adaptasyonun evrimleşebilmesi için, sağladığı uyumsal faydanın uyumun getirdiği maliyetten fazla olması gerekir, başka bir deyişle **uzlaşmaya** değecek değerde olmalıdır. Örneğin, erkeklerin dişi için diğer erkeklerle rekabette kullandıkları bazı göze çarpan özellikleri (boynuz ya da geyiklerin çatal boynuzları gibi) geliştirme ve bunlara sahip olmanın metabolik maliyeti vardır. Bu özelliklerin birçok türde yaygın olarak bulunması, bunlara sahip olmanın faydalarının maliyetinden fazla olması gerektiğini göstermektedir.

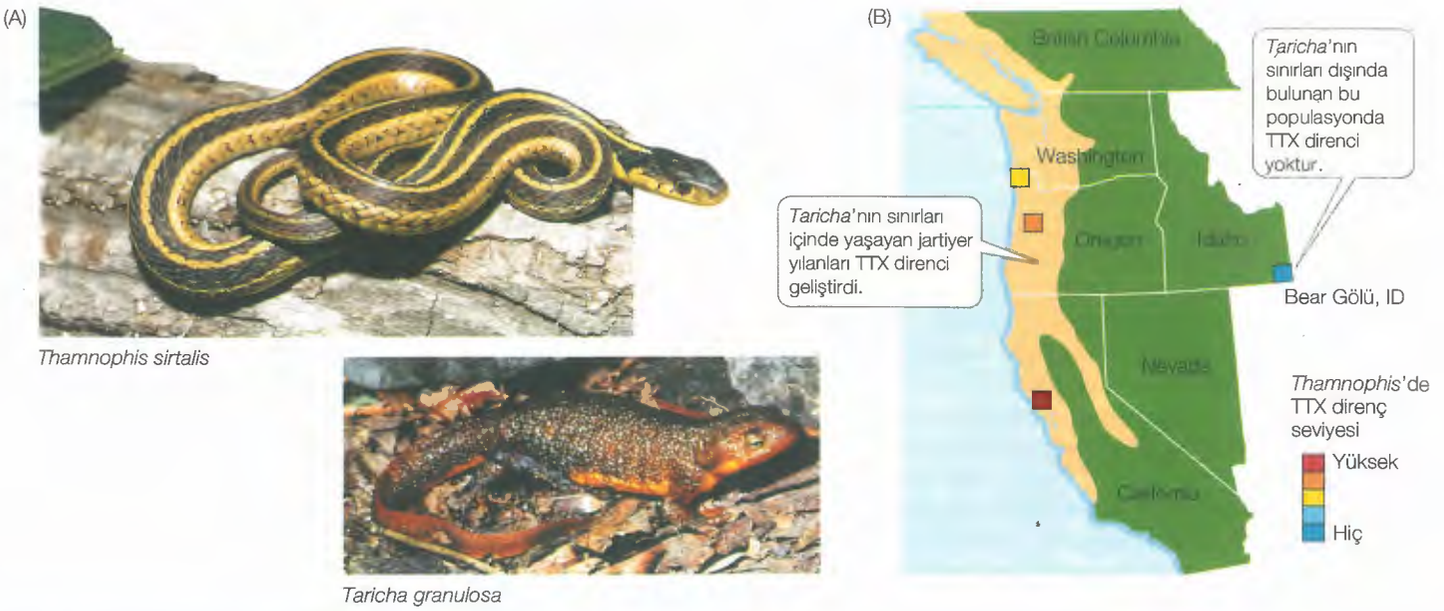
Uzlaşıların bir sonucu olarak, bir açıdan uyumsal olan bir özellik başka bir açıdan uyumsuz olabilir. Örneğin, sertderili semender *Taricha granulose* ile bunun avcısı jartiyer yılanı *Thamnophis sirtalis*'i ele alalım (**Şekil 21.22A**). Semender derisinde Tetro-dotoxin (TTX) adı verilen güçlü bir nörotoksine sahiptir. TTX, sodyum kanallarını bloke ederek sinir ve kasları



(A) *Taeniura lymma*



(B) *Bothus lunatus*




**21.22 Toksine Dirençli Olmanın Bedeli Vardır** (A) Jartiyer yılanı (yukarıda) semenderle (aşağıda) avlanır. Sertderili semender, derisinde TTX denen nörotoksini biriktirme yeteneğine sahiptir. Buna karşılık, bazı yılan populasyonlarında bu yılanların zehirli avları yemelerine izin veren ama aynı zamanda da daha yavaş hareket etmelerine neden olan TTX dirençli sodyum kanalları evrimleşti. (B) Jartiyer yılanlarında yüksek TTX direnci sadece yılan ve semender populasyonlarının birlikte bulunduğu bölgelerde (koyu renkte) görülür.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 21.3 • Adaptasyonların Maliyetlerini Değerlendirmek

felç eder (bakınız Kısım 6.3). Jartiyer yılanları da dahil olmak üzere çoğu omurgalı, sert derili semenderi yediğinde ölür. Fakat bazı yılanlar, sertderili semenderi yese bile hayatta kalır. Bazı jartiyer yılanı populasyonlarında sinir ve kaslarda TTX dirençli sodyum kanalları evrimleşmiştir (sodyum kanallarının evrimine ilişkin bir başka örnek için Bölüm 24'e bakınız). Ancak, yılanlar bu özellik için bedel öder. Bir semender yedikten sonra birkaç saat için TTX dirençli yılanlar, dirençli olmayan yılanlar kadar hızlı değil, aksine daha yavaş bir şekilde hareket edebilirler. Böylece, dirençli yılanlar basitçe zehirli semenderle karşılaşmayan TTX-duyarlı yılanlardan kendi avcılarına karşı daha savunmasızdırlar. Bu nedenle, sert derili semenderin dağılış alanının dışındaki jartiyer yılanlarının populasyonunda TTX-dirençli sodyum kanallarına karşı bir seçilim vardır. Fakat semenderin bulunduğu birçok alanda TTX dirençliliği için seçilim bulunmaktadır (**Şekil 21.22B**).

## Kısa ve uzun vadeli evrimsel sonuçlar bazen farklıdır

Bu bölümde vurguladığımız populasyonlarda allel frekanslarındaki kısa vadeli değişimler, evrimsel biyologların çalışmalarında önemli bir odak noktasını oluşturmaktadır. Bu değişimler, doğrudan gözlemlenebilir, deneysel olarak oynanabilir ve evrimin gerçekleştiği süreçleri gösterebilir.

Ancak, uzun vadeli evrimsel değişiklikleri tahmin etmemizi sağlamazlar. Evrimsel değişimin uzun vadeli modelleri, kısa vadeli çalışmalarla gözlemleme olasılığının hemen hemen olmadığı, çok nadir görülen olaylar (örneğin, bir göktaşı çarpması) veya çok yavaş (kıtaların kayması) gelişen olaylar tarafından çok güçlü bir şekilde etkilenebilir. Evrimsel süreçlerin etkilendiği yollar, zaman içinde değişen çevre koşullarıyla değişir. Tek bir atasal türden köken alan soylar arasında bile, farklı soyhatları farklı yönlerde evrimleşebilir. Bu nedenle, milyarlarca yıllık evrimsel süreci anlamak istiyorsak, fosil kayıtlarında nadir görülen ve olağandışı olayların eğilimlerini gösteren ek kanıtlar toplamamız gerekir.

## 21.5 ÖZET

**Gelişim süreçleri, evrimi sınırlandırır. Aynı zamanda tüm evrimsel yenilikler daha önce varolan yapıların modifikasyonuyla ortaya çıkar. Adaptasyon, sadece eğer sağladığı yarar getirdiği zararı karşılıyorsa evrimleşebilir.**

- Uzun vadede avantajları maliyetinden fazla olan evrimsel bir uzlaşı örneği veriniz. **Bakınız ss. 459-460**
- Populasyonda bulunan bu kadar çok genetik varyasyonun daha önce benzeri görülmemiş çevresel değişiklik altında hayatta kalma şansını artıracağının nedenlerini anladınız mı? Bunun böyle olacağının bir garantisinin olmadığını da anladınız mı? TTX direnci *Taricha*'nın dağılım alanı içinde yaşayan jartiyer yılanlarında evrimleşti. *Taricha*'nın dağılım alanı dışında yaşayanlarda TTX direnci yoktur.

# BÖLÜM ÖZETİ

## 21.1 Evrim Düşüncesinin Temelini Hangi Gerçekler Oluşturur?

- Charles Darwin, zaman içinde bazı bireylerin avantaj sağlayan özelliklere sahip olmasıyla türün değiştiğini öne sürdü. Bireylerin değil, **populasyonların** evrim geçirdiğini gördü. Populasyon tercih edilen bazı **kalıtılabilir özelliklere** sahip bireylerin hayatta kalması ve populasyondaki diğer bireylerden daha yüksek oranda çoğalmasıyla evrimleşir.
- **Uyum** hem organizmaların özelliklerini hem de bu özelliklerin **doğal seçilim** yoluyla kazanılmasını ifade eder. **ANİMASYONLA ÖĞRENME 21. 1**
- Populasyonda bir lokustaki tüm allellerin toplamı o populasyonun **gen havuzudur** ve doğal seçilimin üzerinde çalışacağı farklı fenotipik özellikleri oluşturan genetik varyasyonu temsil eder. **İnceleyiniz Şekil 21.3**
- **Yapay seçilim** ve laboratuvar deneyleri, çoğu populasyonda önemli miktarda genetik varyasyonun varlığına işaret eder. **İnceleyiniz Şekil 21.5**
- Allel frekanslarının ölçülmesi populasyondaki genetik varyasyon miktarını; genotip frekansları ise populasyondaki genetik varyasyonun bireyler arasında nasıl dağıldığını gösterir. Allel ve genotip frekanslarının ikisi birlikte populasyonun **genetik yapısını** tanımlamaktadır. **İnceleyiniz Şekil 21.6**
- **Hardy-Weinberg dengesi** evrimin olmadığı populasyonlarda allel frekanslarını tahmin eder. Bu frekanslardan herhangi bir sapma, evrimsel mekanizmaların iş başında olduğunun göstergesidir. **İnceleyiniz Şekil 21.7, ANİMASYONLA ÖĞRENME 21.2**

## 21.2 Evrimsel Değişim Mekanizmaları Nelerdir?

- **Mutasyon** yeni genetik varyantların olmasını sağlar; tercih edilen varyantlar doğal seçilim yoluyla populasyonda artar.
- Göç ya da populasyonlar arası çiftleşme **gen akışıyla** sonuçlanır.
- Küçük populasyonlarda, bireylerin ve sahip oldukları allellerin rastgele kaybı, yani **genetik sürüklenme,** bir kuşaktan diğerine allel frekanslarında büyük değişikliklere yol açar ve genetik varyasyonu önemli ölçüde azaltır. **İnceleyiniz Şekil 21.8**
- **Populasyon darboğazı** sadece birkaç birey rastgele bir olay sonucu hayatta kalırsa ortaya çıkar ve populasyonda allel frekanslarının köklü şekilde değişimiyle ve çeşitlilik kaybıyla sonuçlanır. Keza, yeni bir bölgede az sayıda birey tarafından kurulmuş populasyon **kurucu etkisi** ile varyasyonu kaybedebilir.
- Rastgele olmayan çiftleşme, genotip frekanslarında değişmeye yol açarak Hardy-Weinberg dengesinden sapmayla sonuçlanabilir.

## 21.3 Doğal Seçilim Evrimle Nasıl Sonuçlanır?

- **Uyum gücü**, belirli bir fenotipin diğer fenotiplerin katkılarına kıyasla sonraki nesillere olan üreme katkısıdır.
- Döl sayısındaki değişiklik, populasyonun mutlak büyüklüğündeki değişiklikten sorumludur, ancak populasyonda farklı fenotiplerin sadece göreceli başarılarındaki değişiklikler allel frekanslarında değişikliğe yol açar.
- Doğal seçilim, çeşitlilik gösteren özellikler üzerinde birkaç farklı yolla etkili olabilir; bunlar **dengeleyici, yönlendirici** ya da **bölücü seçilim**dir. **İnceleyiniz Şekil 21.12**
- **Eşeysel seçilim** hayatta kalma başarısından ziyade öncelikli olarak üreme başarısını etkiler. **İnceleyiniz Şekiller 21.16 ve 21.17**

## 21.4 Genetik Varyasyon Populasyonlarda Nasıl Korunur?

- Nötral mutasyonlar, eşeysel rekombinasyon, frekans bağımlı seçilim ve heterozigot avantajı populasyonlardaki genetik varyasyonu koruyabilir.
- **Nötral alleller** organizmanın uyumunu etkilemez; doğal seçilim tarafından etkilenmez ve genetik sürüklenmeyle birikebilir veya kaybedilebilir.
- Kısa vadeli dezavantajlarına rağmen, eşeyli üreme sayısız genotipik kombinasyon meydana getirerek, populasyonların hayatta kalmasını ve evrimsel potansiyellerin artırılmasını sağlar.
- Populasyonda bir genotipin uyumu onun frekansına bağlı olduğunda, **frekans bağımlı seçilim**le polimorfizm devam ettirilir.
- Tür içindeki genetik varyasyon, coğrafik yayılış alanında genetik olarak farklı populasyonların varlığı ile korunabilir. Fenotipin coğrafik alanda kademeli değişimi, **klinal varyasyon** olarak bilinir. **İnceleyiniz Şekil 21.20**

## 21.5 Evrim Üzerindeki Kısıtlamalar Nelerdir?

- Gelişimle ilgili süreçler evrimi sınırladığından bütün evrimsel yenilikler önceden var olan, mevcut yapıların değişmesiyle olur.
- Çoğu adaptasyonun maliyeti vardır. Adaptasyon sadece eğer sağladığı yarar kazandırdığı maliyetten fazlaysa evrimleşir; bu durum da **uzlaşıya** yol açar. **İnceleyiniz Şekil 21.22, ANİMASYONLA ÖĞRENME 21.3**

# DENEME TESTİ

1. Boynuzsuz ya da kısa boynuzlu sığıra göre, uzun boynuzlu sığırın yoğun ormanlık alanda hareketi oldukça zordur, ama uzun boynuzlu sığır düşmanlarına karşı kendini daha iyi savunabilir. Bu zıtlık, aşağıdakilerden hangisinin örneğidir?
   *a.* adaptasyon
   *b.* genetik sürüklenme
   *c.* doğal seçilim
   *d* uzlaşı
   *e* yukarıdakilerin hiçbiri

2. Aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Hem Darwin hem de Wallace, Malthus'un çalışmalarından etkilenmiştir.
   *b.* Wallace'ın önerdiği teori, Darwin'in doğal seçilimle evrim teorisine benzerdi.
   *c.* Malthus, insan nüfus artışının gıda üretimini aşabileceğini ve kıtlığın olası bir sonuç olduğunu ileri sürdü.
   *d.* Darwin, bütün populasyonların sayıca hızlı bir şekilde artma potansiyeline sahip olduğunu ileri sürmüştür.
   *e.* Yukarıdakilerin hepsi.

3. Bir organizmanın fenotipi,
   *a.* türün müzedeki tip örneğidir.
   *b.* onun özelliklerini oluşturan genetik yapısıdır.
   *c.* genlerinin kronolojik ifadesidir.
   *d.* genotipinin fiziksel ifadesidir.
   *e.* onun ergin formudur.
4. Genetik varyasyonun tanımlanması ve ölçülmesi için uygun birim,
   *a.* hücredir.
   *b.* bireydir.
   *c.* populasyondur.
   *d.* komünitedir.
   *e.* ekosistemdir.
5. Allel frekansları ile ilgili hangi açıklama doğru *değildir*?
   *a.* Bir lokustaki tüm allel frekanslarının toplamı her zaman 1'dir.
   *b.* Bir lokusta iki allel varsa ve bunlardan birinin frekansını biliniyorsa, diğerinin frekansı çıkarma işlemi yapılarak bulunabilir.
   *c.* Eğer bir allel bir populasyonda yoksa o allelin o populasyondaki frekansı 0'dır.
   *d.* İki populasyon bir lokusta aynı allel frekanslarına sahipse, o populasyonlarda o lokustaki homozigotların aynı oranda olması gerekir.
   *e.* Bir lokusda tek bir allel varsa, frekansı 1'dir.
6. Aşağıdakilerden hangisinin Hardy-Weinberg dengesinde olan bir populasyon için *olmaması* gerekir?
   *a.* Populasyonlar arasında göç yoktur.
   *b.* Doğal seçilim populasyondaki alleller üzerinde etkili değildir.
   *c.* Çiftleşme rastgeledir.
   *d.* Her lokusta birçok allelin olması gerekir.
   *e.* Yukarıdakilerin hepsi.
7. Bir genotipin uyum gücü aşağıdakilerden hangisinin bir fonksiyonudur?
   *a.* Ortalama hayatta kalma oranı ve o genotipe sahip bireylerin çoğalmasının
   *b.* En fazla hayatta kalan ve çoğalan bireylerin
   *c.* En fazla hayatta kalma oranına sahip bireylerin
   *d.* En fazla üreme oranına sahip bireylerin
   *e.* O genotipe sahip bireylerin ortalama çoğalma oranının
8. Meyve sinekleri üzerindeki laboratuvar denemeleri,
   *a.* seta sayısının genetik olarak kontrol edilmediğini gösterdi.
   *b.* seta sayısı genetik olarak kontrol edilmez, seta sayısındaki değişiklik sineğin yetiştiği çevre ile ilgilidir.
   *c.* seta sayısı genetik olarak kontrol edilmektedir, ancak doğal seçilimin üzerinde çalışabileceği çok az varyasyon vardır.
   *d.* seta sayısı genetik olarak kontrol edilir, ancak seçilim başlangıç populasyonundaki bireylerde olandan daha fazla sayıda setası olan sineklerle sonuçlanmaz.
   *e.* seta sayısı genetik olarak kontrol altındadır ve seçilim başlangıç populasyonundaki bireylere göre daha fazla veya daha az setası olan sineklerin ortaya çıkmasına yol açar.
9. Bölücü seçilim, Batı Afrika tohumkırıcısında gaga büyüklüğünün iki uçlu dağılımını destekler çünkü,
   *a.* ortalama büyüklükte gaga oluşturmak zordur.
   *b.* kuşların iki önemli besin kaynağının büyüklük ve sertlikleri belirgin olarak farklıdır.
   *c.* erkekler büyük gagalarını gösteriş amaçlı kullanır.
   *d.* göç edenler populasyona her yıl farklı gaga büyüklüğüne sahip bireylerin gelmesini sağlar.
   *e.* yaşlı kuşlar genç kuşlardan daha büyük gagaya ihtiyaç duyar.
10. Aşağıdakilerden hangisi evrimi kısıtlayan uzlaşıların bir nedeni değildir?
    *a.* Çoğu adaptasyonun hem yararı hem de maliyeti vardır.
    *b.* Boynuz ve çatal boynuz gibi yapılara sahip olma metabolik olarak oldukça maliyetli olmasına rağmen bunlara sahip olan erkeklerin daha çok çoğalmasına neden olur.
    *c.* Allel frekanslarındaki değişiklikler rastgele olaylardan etkilenebilir.
    *d.* Zehirli avlarla beslenme, hareket yeteneğini zayıflatır.
    *e.* Adaptasyonlar, sağladığı faydalar getirdiği maliyetten daha fazla ise evrimleşebilir.

## TARTIŞMA

1. İnsan tarafından uygulanan yapay seçilimle doğal seçilim arasındaki fark nedir? Darwin'in yapay seçilimi temel alarak doğal seçilim için bu kadar tartışması mantıklı mıydı?
2. Doğada, bir populasyondaki bireyler arasındaki çiftleşme gerçekten asla rastgele değildir, iç ve dış göç oldukça yaygındır ve doğal seçilim süreklidir. Öyleyse niçin evrim çalışmalarında yanlış olduğu bilinen varsayımlara dayandırılan Hardy-Weinberg dengesi bu kadar faydalıdır? Bilimde yanlış kabullere dayanan başka model biliyor musunuz? Böyle modeller nasıl kullanılır?
3. Bildiğimiz kadarıyla, doğal seçilim organizmaları gelecekte olacak olaylara adapte etmez. Buna rağmen birçok organizma, gerçekleşmeden önce doğal olaylara yanıt veriyor gibi görünmektedir. Örneğin, birçok memeli, hava daha sıcak iken kış uykusuna yatmaya hazırlanır. Benzer şekilde birçok kuş, kış gelmeden çok önce ılman bölgeleri terkederek güneydeki kışlama alanlarına gider. Böyle "beklenti" davranışları nasıl evrimleşir?
4. Zararlı olanlar da dahil olmak üzere, daha önce hiç bulunmadıkları alanları işgal eden binlerce türün çoğu populasyonu sadece birkaç birey tarafından kurulmuştur. Kurucu populasyonları bundan dolayı ata populasyonların sahip olduğu varyasyonun sadece çok az bir kısmıyla işe başlamıştır. Genetik varyasyon genellikle avantajlı ise neden bu kadar tür yeni ortamlarında bu kadar başarılıdır?
5. Erkeklerin dinç ve sağlıklı olduklarını, dişilere bu kadar farklı ve güvenilir yollarla göstermeleri neden önemlidir?
6. Daha fazla sayıda insan daha uzun yaşadığından, ilerleyen yaşla bağlantılı olarak birçok kişi Alzheimer hastalığı gibi (çoğu durumda) dejeneratif hastalıklarla karşı karşıya kalır. Bazı bireylerin bu koşullarla başarıyla mücadele etmede genetik olarak yatkın olabileceğini varsayarsak, insanlarda doğal seçilimin tek başına böyle bir yatkınlık lehine işlemesi olası mıdır?

## EK ARAŞTIRMA

Son 50 yıl boyunca, ürünlere saldıran 200'den fazla böcek türü, DDT'ye ve diğer pestisitlere karşı çok dirençli hale gelmiştir. Yakın zamanda edinmiş olduğunuz evrimsel süreçler hakkındaki bilginizi kullanarak, direnç gelişiminin hızlı ve yaygın bir şekilde olmasını açıklayınız. Direncin gelişme hızını yavaşlatmak için pestisit kullanımıyla ilgili önerileriniz nelerdir? Önerilerinizin niçin iş görebileceğini ve onları nasıl test edebileceğinizi açıklayınız.

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com SİTESİNİ ZİYARET EDİNİZ)

**Farklılığın Önemini Test Etmek** Şekil 21.16'ya dayandırılan bu pratik alıştırmada, farklı deney grupları arasındaki farkın önemini test etmede Malte Andersson'un verilerini normalleştirmek için basit bir metod kullanın. Ayrıca, örnek büyüklüğünün deney sonuçlarına ilişkin önemli çıkarsamalar yapma gücünü ne kadar etkilediğini de göreceksiniz.

**Zebra İspinozlarında Dişi Çiftleşme Tercihleri** Şekil 21.17'ye dayanan bu uygulamada, Jonathan Blount ve arkadaşlarının zebra ispinozları dişilerinin parlak gagalı zebra ispinozlu erkeklerle çiftleşme tercih verilerini değerlendireceksiniz. Ayrıca deneydeki sınırlamaları dikkate alarak alternatif çalışma tasarımlarını göz önüne alacaksınız.

**Kelebek Larvalarında Ebeveyn Belirlenmesi** Şekil 21.19'da anlatılan deney için Ward ve arkadaşları tarafından toplanan verilerle çalışırken bir yumurta kümesinin heterozigot ya da homozigot erkek tarafından oluşturulduğunu anlamak için (yüksek güven aralığında) bir kelebek yumurta kümesinden kaç tane larva çalışmanız gerektiğini öğreneceksiniz. Ayrıca yazarların sundukları sonuçlara alternatif hipotezler bulacak ve bu alternatif fikirlerin nasıl test edileceği hakkında önerilerde bulunacaksınız.

# 22 Filogenilerin Yapılması ve Kullanımı

## Mahkeme salonundaki filogenetik ağaçlar

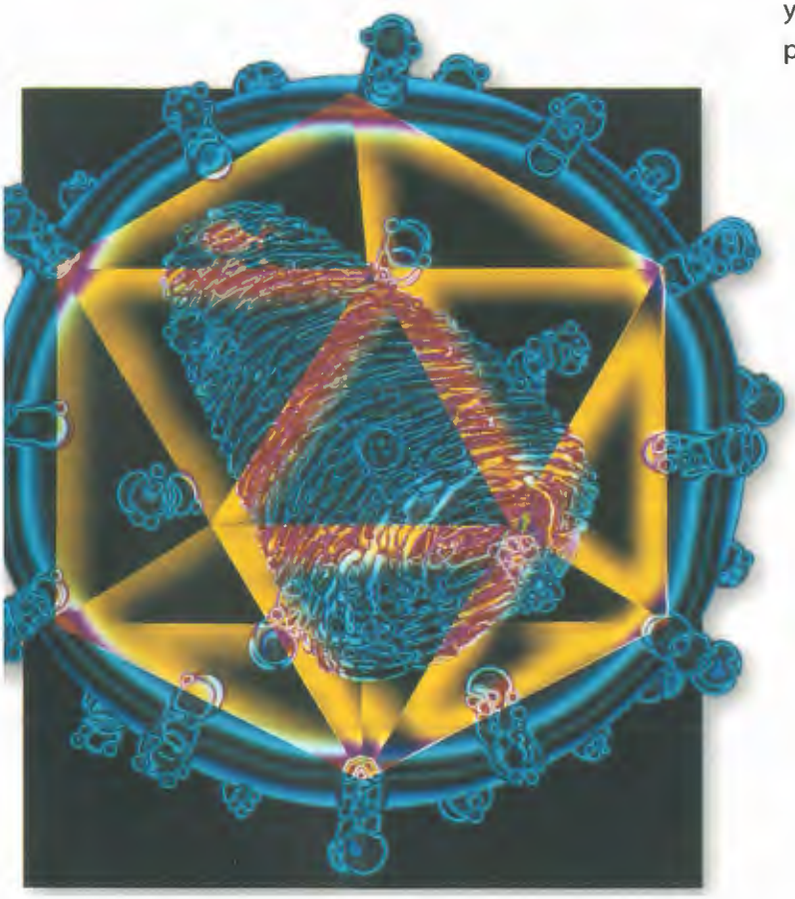
HIV'i bulaştırmak sorumsuzluk olmasına rağmen, genellikle bir suç olarak kovuşturulmamaktadır. Fakat bir gerçek suç vakasında, burada "April" olarak isimlendireceğimiz bir kadın HIV-pozitif olduğunu öğrenmesi üzerine hemen polise başvurdu. April, ayrılmak istediğinde sürekli olarak şiddet kullanmakla tehdit eden, eski erkek arkadaşı doktor "Victor'un" cinayete teşebbüsünün bir kurbanı olduğuna inanıyordu. April, vitamin tedavisi uyguladığı bahanesiyle Victor'un, kendisine HIV-enfeksiyonlu hastalarından birinin kanını enjekte ettiğini ileri sürdü.

Polis soruşturmacıları, Victor'un April'e iğne yapmadan hemen önce HIV-pozitif bir hastasından kan aldığını ortaya koydular. Alınan kanın hiçbir klinik amacı yoktu ve Victor bunun kayıtlarını saklamaya çalışıyordu. Polis gerçekten de Victor'un iddia edilen suçu işlemiş olabileceği konusunda ikna oldu.

Ancak bölge savcısı April'e HIV bulaşmasının başka hiçbir kaynaktan değil, ancak Victor'un hastasından geldiğini göstermek zorundaydı. Enfeksiyonun tarihini yeniden yapılandırmak için, bölge savcısı bir grup organizma arasında evrimsel ilişkinin çalışılması olan *–filogenetik analize–* başvurdu.

Bölge savcısının işi, HIV'in doğası nedeniyle oldukça zordu. HIV, replikasyon hatalarının zayıf tamirinin yol açtığı yüksek evrim hızına sahip bir retrovirüstür. Bir kez bir kişi HIV ile enfekte olduğunda, virüs sadece hızlı biçimde çoğalmaz aynı zamanda hızlı biçimde evrimleşir; böylece enfeksiyonlu birey kısa zamanda virüsün genetik olarak faklılaşmış populasyonlarının konağı haline gelir. Böylece, bir kişi bir başka kişiye HIV bulaştırdığında, tipik olarak sadece birkaç viral partikül (sıklıkla sadece bir) enfeksiyon olayını başlatır. Ancak enfeksiyonun kaynağı olan kişi, –sadece alıcıya bulaştırdığı varyanta değil– virüsün genetik olarak farklılaşmış geniş populasyonları için konak olabilir.

Moleküler filogenisine bakarız. Enfeksiyonlu bir bireyden alınan HIV örneklerinin kökeni olan virüsün, geriye doğru evrimsel soy hatlarının izini sürebilmek için dizileri çıkarılabilir. Alıcıya geçmiş olan virüs, kaynak bireydeki bazı virüslerle oldukça yakın akraba ancak diğerleriyle daha uzak akraba olacaktır. Her iki bireyin virüslerinin evrimsel tarihini oluşturmaya, sadece iki bireyin virüslerinin yakın akraba olup olmadıklarını değil aynı zamanda kimin kimi enfekte ettiğini aydınlatmak için de gereksinim vardır.



**İnsan Bağışıklık-Yetmezlik Virüsü** Kazanılmış bağışıklık-yetmezlik sendromuna ya da AIDS'e yol açan HIV'in bir bilgisayar resmi. AIDS ile savaşmak için HIV'in filogenisini bilmek de zorunludur.



**Virüsün Bir Kaynağı** AIDS zoonotik bir hastalıktır, yani virüs insana başka bir hayvandan geçer. Bağışıklık-yetmezlik virüslerinin filogenetik analizleri insanların HIV-1'i şempanzelerden (bakınız Şekil 22.9) aldıklarını göstermektedir. Virüsün diğer formları insana farklı simiyanlar tarafından bulaştırılmıştır.

Cinayete teşebbüsü kanıtlamak için bölge savcısının April'in HIV'inin içinde yaşadığı kendi toplumunda bulunan diğer HIV varyantlarından daha çok Victor'un hastasının HIV'i ile yakın akraba olduğunu göstermesi gerekiyordu. HIV örnekleri bu hastanın, April'in ve toplumun diğer HIV pozitif bireylerinin kanından izole edildi. Filogenetik analiz April'deki HIV'in gerçektende hasta HIV'inin bir alt seti ile yakın akraba olduğunu ve toplumdaki diğer HIV kaynakları ile daha uzak ilişkili olduğunu ortaya koydu. Davadaki diğer kanıtlar ile birlikte bu maddi kanıt ışığında, Victor cinayet teşebbüsünden hüküm giydi.

**BU BÖLÜMDE** yaşam çeşitliliğinin bilimsel olarak çalışılması olan sistematik alanını inceleyeceğiz. Filogenetik metotların evrimsel tarihi oluşturmada ve genler, populasyonlar, türler ve daha büyük organizma grupları arasındaki çeşitliliği çalışmak için nasıl kullanıldıklarını göreceğiz. Sistematikçilerin geçmişi nasıl yeniden yapılandırdıklarını ve biyolojide öngörülerde bulunmak için filogenileri nasıl kullandıklarını göreceğiz. Bölümü organizmaları sınıflandırmanın teori ve pratiği olan taksonomi ile sonlandıracağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


22.1 Filogeni Nedir?
22.2 Filogenetik Ağaçlar Nasıl Oluşturulur?
22.3 Biyologlar Filogenetik Ağaçları Nasıl Kullanırlar?
22.4 Filogeni Sınıflandırma ile Nasıl İlişkilidir?

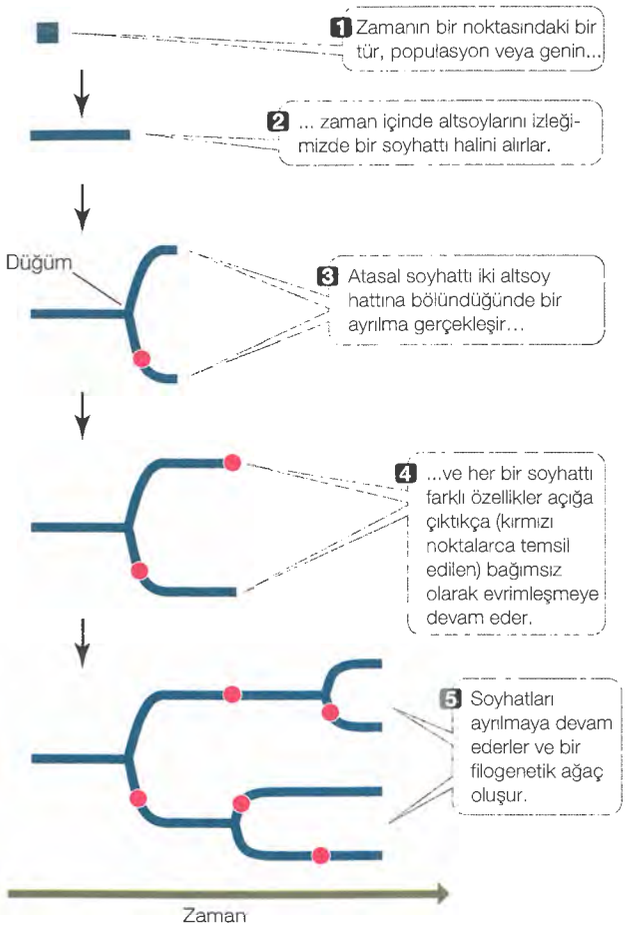

# 22.1 Filogeni Nedir?

**Filogeni**, organizmalar ya da genleri arasındaki akrabalık ilişkilerinin evrimsel tarihidir. **Filogenetik ağaç** bu tarihin bir yapılandırılmasını resmeden bir diyagramdır. Filogenetik ağaçlar genler, populasyonlar ve türlerin evrimsel tarihini betimlemek için yaygın biçimde kullanılmaktadır. Bir filogenetik ağaçtaki her bir ayrılma (ya da *düğüm*) geçmişte soy hatlarının ayrıldığı bir noktayı temsil eder. Türlerle ilgili olduğu durumda, bir soy hattı ikiye bölündüğünde bu ayrılmalar geçmiş türleşme olaylarını temsil ederler. Öyleyse, bir filogenetik ağaç bir grup türün eski ortak atasından, çeşitli türleşme olayları yoluyla (soy hatları ayrıldığında), organizmaların günümüz populasyonlarına kadar evrimsel akrabalık ilişkilerini izlemek için kullanılabilir (**Şekil 22.1**). Son birkaç on yıl süresince, filogenetik ağaçlar evrimsel örüntüleri çalışmak ve tanımlamak yanında, evrimsel teoriyi biyolojinin her alanına uygulamak için önemli bir araç haline gelmiştir. Biyoloji konusunda birçok makaleyi ve kitabı kavramak için filogenetik ağaçları anlamaya ihtiyacınız vardır.

Bir filogenetik ağaç, bütün yaşam formlarının, büyük bir evrimsel grubun (böcekler gibi) ya da yakın akraba türlerden oluşan küçük bir grubun evrimsel tarihini, ya da bazı durumlarda bir tür içindeki bireylerin, populasyonların ya da genlerin tarihini de tanımlayabilir. Ağaçtaki bütün organizmaların ortak atası, ağacın *kök*ünü oluşturur. Bu kitaptaki filogenetik ağaçlar soldan (en eski) sağa (en yeni) doğru bir zaman akışını göstermektedir (**Şekil 22.2A**). En eski zamanın altta gösterildiği ağaçlar çizmek de yaygın bir uygulamadır.

Soy hatlarındaki ayrılma olaylarının zamanı, bazen *ayrılma ekseni* olarak da adlandırılan bir zaman ekseni üzerindeki düğümlerin pozisyonu ile gösterilir. Bu ayrılmalar, bir türleşme olayı (bir tür ağacı için), bir gen duplikasyonu olayı (bir gen ağacı için) ya da bir konak değişimi olayı (bir konak populasyonuna geçen viral soy hatları ağacı için) gibi bir soy hattının ikiye ayrıldığı olayları temsil eder. Ayrılma ekseni kesin bir ölçeğe sahip olabilir ya da sadece ayrılma olaylarının göreceli zamanını gösterebilir. Bu kitapta, yatay (zaman) eksen boyunca olan düğümlerin sırasının bir anlamı vardır, ancak dallar arasındaki düşey uzaklık bir anlam taşımaz. Düşey uzaklıklar sunumun okunabilirliği ve netliğini sağlamak için ayarlanmıştır; gruplar arasındaki benzerlik ya da farklılığın derecesi ile bir ilişkisi yoktur. Ayrıca, soy hatlarının düğümler etrafında döndürülebildiğine ve böylelikle soy hatlarının düşey sıralarının büyük ölçüde keyfi olduğuna da dikkat ediniz (**Şekil 22.2B**). Çeşitli soy hatlarının son ortak bir atayı paylaştıklarına işaret ettiği için, ağaçlardaki önemli bilgi yatay eksen boyunca olan dallanma sırasıdır.

Belirlediğimiz ya da adlandırdığımız herhangi bir tür grubu **takson** (çoğulu *taksa*) olarak adlandırılır. Aşina olunan bazı takson örnekleri insanlar, primatlar, memeliler ve omurgalıları (bu seride listedeki her bir taksonun bir sonraki daha kapsayıcı




**22.1 Bir Filogenetik Ağaç** Soy hatları arasındaki evrimsel ilişkiler yanında, yeni özelliklerin evrimi de ağaç-benzeri bir diyagramla gösterilebilir.

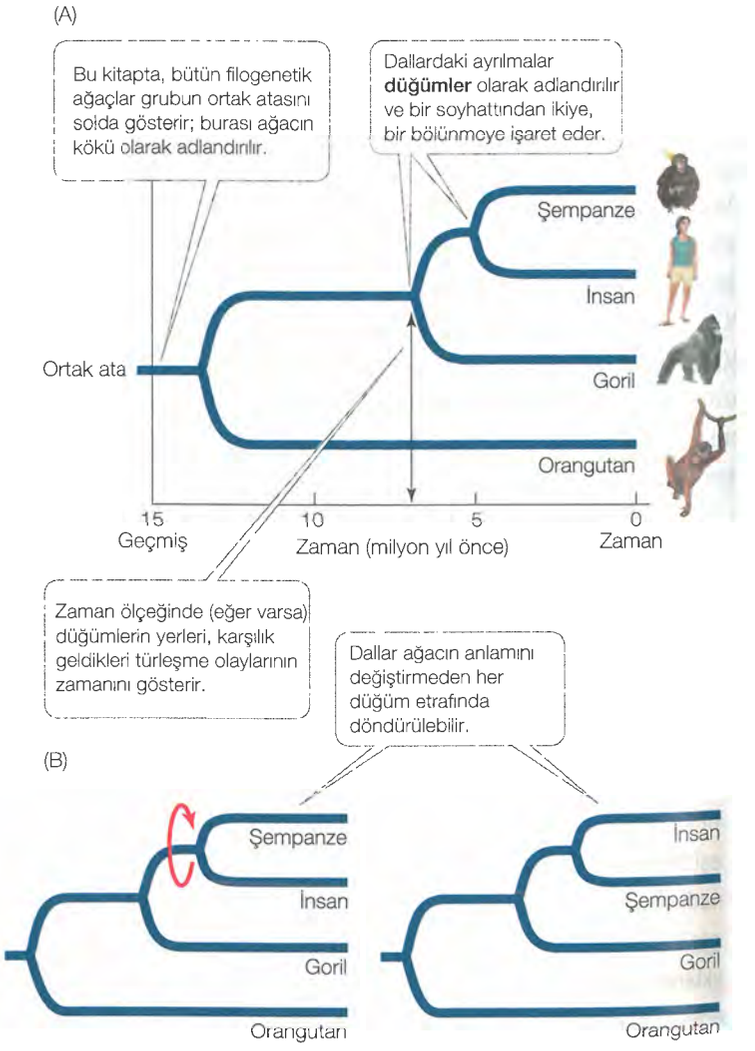
bir taksonun üyesi olduğuna dikkat ediniz) kapsar. Bir ortak atanın bütün evrimsel altsoylarından (türevlerinden) meydana gelen her takson, bir **klad** olarak adlandırılır. Kladlar, bir filogenetik ağaçta herhangi bir noktanın seçilmesi ve bütün türemiş soy hatlarının terminal (son) dalların uçlarına kadar izlenmesi ile tanımlanabilirler (**Şekil 22.3**). Birbirilerinin en yakın akrabası olan iki tür, **kardeş türler** olarak adlandırılırlar; benzer biçimde birbirlerinin en yakın akrabası olan iki klad da **kardeş kladlar** olarak adlandırılır.

I980'lerden önce filogenetik ağaçlar sadece evrimsel biyoloji literatüründe, özellikle de biyoçeşitliliğin tanımlanması ve sınıflandırılması olan **sistematik** alanında görülme eğilimindeydi. Fakat son beş yılda, yaşam bilimleri alanında yayınlanan neredeyse her dergi, filogenetik ağaçlar içermektedir. Ağaçlar moleküler biyoloji, biyomedikal, fizyoloji, davranış ekoloji ve biyolojinin hemen hemen diğer tüm alanlarında geniş biçimde kullanılmaktadır. Filogenetik çalışmalar, niçin oldukça önemli hale gelmiştir?

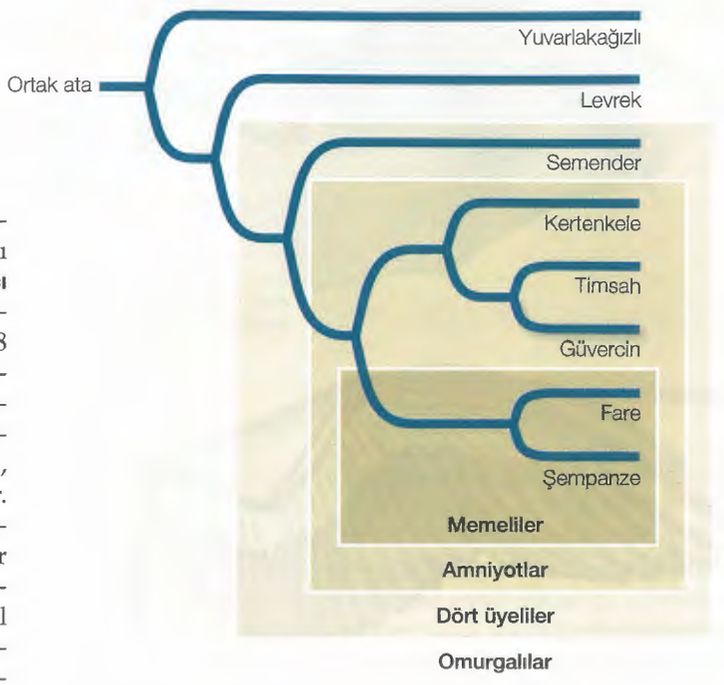
## Canlıların tümü evrimsel tarih yoluyla bağlantılıdır

Biyolojide biz yaşamı –genler, hücreler, organizmalar, populasyonlar ve türlerden canlılığın büyük şubelerine kadar– bütün organizasyon düzeylerinde çalışırız. Ancak çoğu durumda, çalıştığımız hiçbir gen ya da organizma (ya da diğer çalışma birimleri) diğer herhangi bir gen ya da organizmaya tam olarak benzemez.

Biyoloji sınıfındaki bireyleri göz önüne alalım. Her bir kişiyi bir insan bireyi olarak tanırız; ancak herhangi ikisinin de bütünüyle aynı olamadıklarını biliriz. Eğer her birinin aile soyağacını biliyor olsaydık, her bir öğrenci çiftinin genetik benzerliklerini daha öngörebilir olacaktık. Daha yakın akraba olan öğrencilerin ortak özelliklerinin (saçlarının renginden bir hastalığa karşı duyarlı ya da dirençli olmaya kadar) daha fazla olduğunu görecektik. Benzer şekilde biyologlar genler, populasyonlar ve türler arasında paylaşılan özellikler konusunda öngörüde bulunmak ve karşılaştırmalar yapmak için filogenilerden yararlanırlar.




**22.2 Bir Filogenetik Ağaç Nasıl Okunmalı** (A) Bir filogenetik ağaç, organizmalar arasındaki evrimsel ilişkileri gösterir. Böylesi ağaçlar, burada gösterildiği gibi zaman ölçekli olabildikleri gibi zaman ölçeksiz olarak da üretilebilirler. Eğer zaman ölçeği yok ise, dal uzunlukları tam farklılaşma zamanından çok göreceli bir zamanı gösterir. (B) Soy hatları ele alınan herhangi bir düğüm etrafında döndürülebilir; yani taksonların düşey sırası büyük ölçüde keyfidir.




**22.3 Kladlar Bir Ortak Atanın Bütün Altsoylarını Temsil Ederler** Bütün kladlar, daha büyük kladların alttakımlarıdır; canlıların tümü, en kapsamlı taksondur. Bu örnekte memeliler, amniyotlar, dört üyeliler ve omurgalılar ardışık daha büyük kladları temsil ederler. Ağaçta her kladı temsilen sadece birkaç tür gösterilmiştir.

Biyolojideki önemli bütünleştirici kavramlardan biri canlıların tümünün evrimsel tarihi yoluyla birbiri ile bağlantılı olduğudur. Canlıların tam bir evrimsel tarihi, **yaşam ağacı** olarak adlandırılır. Biyologlar Yerkürede 10 milyonlarca türün bulunduğunu tahmin etmektedirler. Sadece yaklaşık 1.8 milyon kadarı kurallara uygun olarak tanımlanmış ve adlandırılmıştır. Her zaman yeni türler keşfedilmekte ve adlandırılmakta; filogenetik analizler gözden geçirilmekte ve düzeltilmektedir. Ancak yaşam ağacı konusundaki bilgilerimiz, bilinen türler için bile henüz tam olmaktan oldukça uzaktır. Diğer yandan, evrimsel ilişkiler üzerine bilgi, biyolojide karşılaştırma yapabilmek için elzemdir. Bu nedenle, biyologlar ihtiyaç duydukça ilgilenilen grupların filogenisini inşa etmektedirler. Yaşam ağacında görünen türler arasındaki evrimsel ilişkiler, biyolojik sınıflandırma için bir temel oluşturur. Bu evrimsel çerçeve biyologların, henüz ayrıntılı olarak çalışılmamış türlerin davranış, ekoloji, fizyoloji, genetik ve morfolojileri konusunda birçok kestirimde bulunmalarına olanak sağlar.

## Türler arası karşılaştırma evrimsel bir bakış açısı gerektirir

Biyologlar, türler arasında karşılaştırma yaptıkları zaman, ilgilendikleri grup içindeki farklı olan özellikleri gözlerler ve bu özelliklerin ne zaman evrimleştiklerini saptamaya çalışırlar. Birçok durumda, araştırmacılar bir özelliğin evriminin çevresel koşullar ya da seçilim baskılarına nasıl bağlı olduğu ile ilgilenirler. Örneğin, bilim insanları belli bir ilaç tedavisine direnç gösteren HIV genomundaki değişimleri keşfetmek için filogenetik analizlerden yararlanırlar. HIV'deki belli bir genetik değişim ile belli bir tedavi arasındaki bağlantı, direncin evrimi konusunda deneysel olarak sınanabilir bir hipotez oluşturur.

Ortak bir atadan kalıtımla alınan iki ya da daha fazla tür tarafından paylaşılan her özelliğin **homolog** olduğu ifade edilir. Homolog özellikler, DNA dizileri, protein yapıları, anatomik yapılar ve bazı davranış modellerini de kapsayan herhangi bir kalıtımsal özellik olabilir. Araştırma altındaki grup üyeleri arasında paylaşılan özelliklerin ortak bir atadan kalıtımla geçtikleri varsayılır. Örneğin, yaşayan tüm omurgalılar bir omurga sütununa sahiptirler ve bilinen tüm omurgalı fosillerinde de bir omurga sütunu vardır. Öyleyse, omurga sütununun bütün omurgalılar için homolog olduğuna hükmedilebilir.

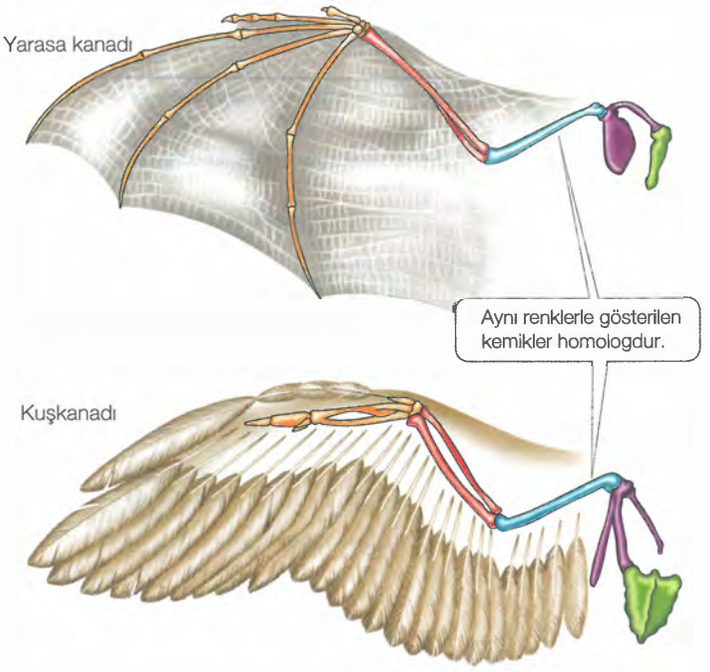
Bir özelliğin evriminin izini sürerken biyologlar, *atasal* ve *türemiş* özellikler arasında ayrım yaparlar. Bir grubun atasında zaten var olan bir özellik, bu grup için **atasal bir özellik** olarak bilinir. Atasal formundan farklılaşmış olarak bir altsoyda bulunan bir özellik ise **türemiş bir özellik** olarak adlandırılır. Bir grup organizma arasında paylaşılan ve bu grubun ortak ata ilişkisinin kanıtı olarak görülen türemiş özellikler, **sinapomorfiler** (*sin*, "paylaşılan"; *apo*, "türemiş"; *morf*, "biçim", özelliğin biçimine gönderme yapar) olarak adlandırılırlar. Yani omurga sütunu, omurgalıların bir sinapomorfisi –paylaşılan, türemiş bir özellik– olarak ele alınır.

Ancak, bütün benzer özellikler, ilişkili olmanın kanıtı değildir. İlişkisiz organizma grupları arasındaki benzer özellikler aşağıdakilerden biri nedeniyle gelişebilir:

- Benzer seçilim baskıları altında birbirlerinden bağımsız olarak evrimleşen özellikler görünüşte benzer hale gelebilirler; bu olgu **daralan (konvergent) evrim** olarak bilinir. Örneğin, yarasa ve kuşların kanat kemikleri homolog olmakla ve ortak bir atadan kalıtılmakla beraber, uçamayan farklı ataların ön üyelerinden bağımsız olarak evrimleşmiş olduklarından, yarasa kanadı ile kuş kanadı homolog değildir (**Şekil 22.4**).
- Bir karakter, türemiş durumdan atasal duruma, **evrimsel geriye dönüş (reversal)** olarak bilinen bir olayla, yeniden geri dönebilir. Örneğin çoğu kurbağa, altçenelerinde dişlerden yoksundur; ancak kurbağanın atası bu dişlere sahipti. Altçenedeki dişler, bir Güney Amerika türünde tekrar kazanılmıştır ve bir evrimsel geriye dönüşü temsil etmektedir.

Daralan evrim ve evrimsel geriye dönüşler tarafından üretilen benzer özellikler, *homoplastik özellikler* ya da **homoplaziler** olarak adlandırılırlar.

Belli bir özellik, bir filogenide referans aldığımız noktaya bağlı olarak atasal ya da türemiş olabilir. Örneğin, tüm kuşlar, çok fazla değişmiş pullar olan tüylere sahiptirler. Buradan telek tüylerin, günümüz kuşlarının ortak atasında bulunmuş olduğunu çıkarsamaktayız. Bu nedenle de, tüyün bulunuşunun ötücü kuşlar dahil günümüzdeki herhangi bir kuş grubu için *atasal* bir özellik olduğunu düşünürüz. Ancak tüyler yaşayan hiçbir diğer hayvan türünde bulunmaz. Eğer yaşayan tüm omurgalıların bir filogenisini oluşturuyor olsaydık, tüyün




**22.4 Kemikler Homolog, Kanatlar Değildir** Yarasa ve kuşkanadının her ikisini de destekleyen kemik yapısı, ortak bir dört üyeli atadan türemiş ve dolayısıyla da homologtur. Ancak, kanatların kendileri –uçma adaptasyonu– her iki grupta bağımsız olarak evrimleşmiştir.

bulunuşu sadece kuşlar arasında rastlanan *türemiş* bir özellik olacaktı (yani kuşların bir sinapomorfisi).

## 22.1 ÖZET

**Bir filogenetik ağaç, evrimsel akrabalık ilişkisinin –bir grup gen, populasyon ya da türün ortak bir atadan nasıl evrimleştiğinin– tanımlanmasıdır. Tüm yaşayan organizmalar ortak bir atayı paylaşırlar ve filogenetik yaşam ağacı yoluyla akrabadırlar.**

- Filogenetik bir ağacın farklı bileşenlerini anladınız mı? Bakınız ss.465-466 ve Şekil 22.2
- Atasal ile türemiş bir özellik arasındaki farkı açıklayınız. Bakınız s.467
- Oldukça uzak akraba olan türler arasında benzer özelliklerin bağımsız olarak nasıl ortaya çıkabileceklerini anlayabiliyor musunuz? Bakınız s. 467 ve Şekil 22.4

Filogenetik analizler, son yıllarda biyolojik araştırmaların birçok tipinde giderek artan ölçüde önemli hale gelmiş olup, biyoloji biliminin karşılaştırmalı doğasının temelini oluştururlar. Ancak çoğu kısmı için evrimsel tarih doğrudan gözlenemez. Öyleyse biyologlar geçmişi nasıl yeniden yapılandırırlar? Yollardan biri bir ağaç oluşturmak için filogenetik analizlerden yararlanmaktır.

## 22.2 Filogenetik Ağaçlar Nasıl Oluşturulur?

Bir filogenetik ağacın nasıl oluşturulduğunu göstermek için, Tablo 22.1'de listelenen sekiz omurgalı hayvanı ele alalım; yuvarlakağızlı, levrek, semender, kertenkele, timsah, güvercin, fare ve şempanze. Başlangıçta verilen bir türemiş özelliğin bu hayvanların evrimleri boyunca sadece bir kez gelişmiş olduğu (yani, hiç daralan evrim olmadığını) ve türemiş hiçbir özelliğin hiçbir altsoy grupta kaybedilmediğini (hiç evrimsel geriye dönüş olmadığını) var sayacağız. Basit olsun diye, ya var olan (+) ya da olmayan (-) özellikleri seçtik.

Filogenetik bir çalışmada, temel olarak üzerinde çalışılan organizma grubu **iç grup** olarak adlandırılır. Bir referans noktası olarak, iç grup bir **dış grup** ile yani filogenetik olarak ilgilenilen grubun dışında olduğu bilinen en yakın akraba bir tür ya da grup ile karşılaştırılır. Eğer dış grubun iç gruptan önce ayrıldığı bilinirse dış grup, iç gruptaki hangi özelliklerin türemiş (iç grup içerisinde evrimleşmiş), hangi özelliklerinin ise atasal (iç grubun kökeninden önce evrimleşmiş) olduğunun belirlenmesinde kullanılabilir. Bölüm 33'te göreceğimiz gibi, yuvarlakağızlılar olarak bilinen çenesiz balıkların bir grubunun çene meydana gelmeden önce, diğer omurgalılara giden soy hattından ayrıldıkları düşünülmektedir. Bu nedenle, biz yuvarlak ağızlıyı, analizimiz için dış grup olarak aldık. Türemiş özellikler, diğer omurgalı soy hattı üyeleri tarafından bu dış gruptan ayrıldıktan *sonra* kazanılan özellikler olduğu için, hem yuvarlakağızlı ve hem de diğer omurgalılarda bulunan herhangi bir özelliğin atasal olduğu sonucuna varılır.

Hem dış grup hem de iç grubun diğer türlerinde bulunmayan iki türemiş özelliğin –süt bezi ve kürk– şempanze ve farede paylaşıldığını not ederek başlarız. Böylece, süt bezleri ve kürkün diğer omurgalıları oluşturan soy hattından ayrıldıktan sonra ortaya çıkan soy hattı olan şempanze ve farelerin ortak atasında evrimleşmiş türemiş özellikler olduğunu çıkarsarız. Diğer bir deyişle, geçici olarak süt bezi ve kürkün iç grubumuzda bulunan hayvanlar arasında sadece bir kez evrimleştiğini (ortaya çıktığını) kabul ederiz. Bu karakterler şempanze ve fareleri (ve bu örnek diğer memeli türlerini içermemiş olsa da, diğer bütün memelileri) birleştirir. Aynı mantık yürütme biçimiyle, diğer paylaşılan türemiş özelliklerin ortaya çıktıkları çeşitli gruplar için sinapomorfiler olduklarını söyleyebiliriz. Örneğin, keratin pullar kertenkele, timsah ve güvercinin bir sinapomorfisidir.

Tablo 22.1 iç grubumuzda bulunan hayvanlar arasında güvercinlerin özgün bir özelliğe sahip olduğunu söyler: tüyün bulunuşu. Tüy, kuşların bir sinapomorfisidir; fakat bu örnekte sadece bir kuş olduğu için, tüyün bulunuşu burada örneklediğimiz sekiz omurgalı türü arasındaki akrabalık ilişkisi konusunda hiçbir ipucu oluşturmaz. Ancak, taşlık hem kuş hem de timsahlarda bulunur, böylece bu özellik kuşlar ve timsahlar arasındaki yakın akrabalık ilişkisi için bir kanıttır.

Çeşitli sinapomorfiler konusundaki bilgiyi birlikte ele almak yoluyla, bir filogenetik ağaç inşa edebiliriz. Örneğimizdeki kürk ve süt bezini paylaşan tek iki hayvan olan fare ve şempanzelerin, örneğin birbirlerine güvercin ve timsahla paylaştıklarından daha yakın bir ortak ata paylaştıklarını çıkarsayabiliriz. Aksi durumda, güvercin ve timsahların atasının da

## TABLO 22.1

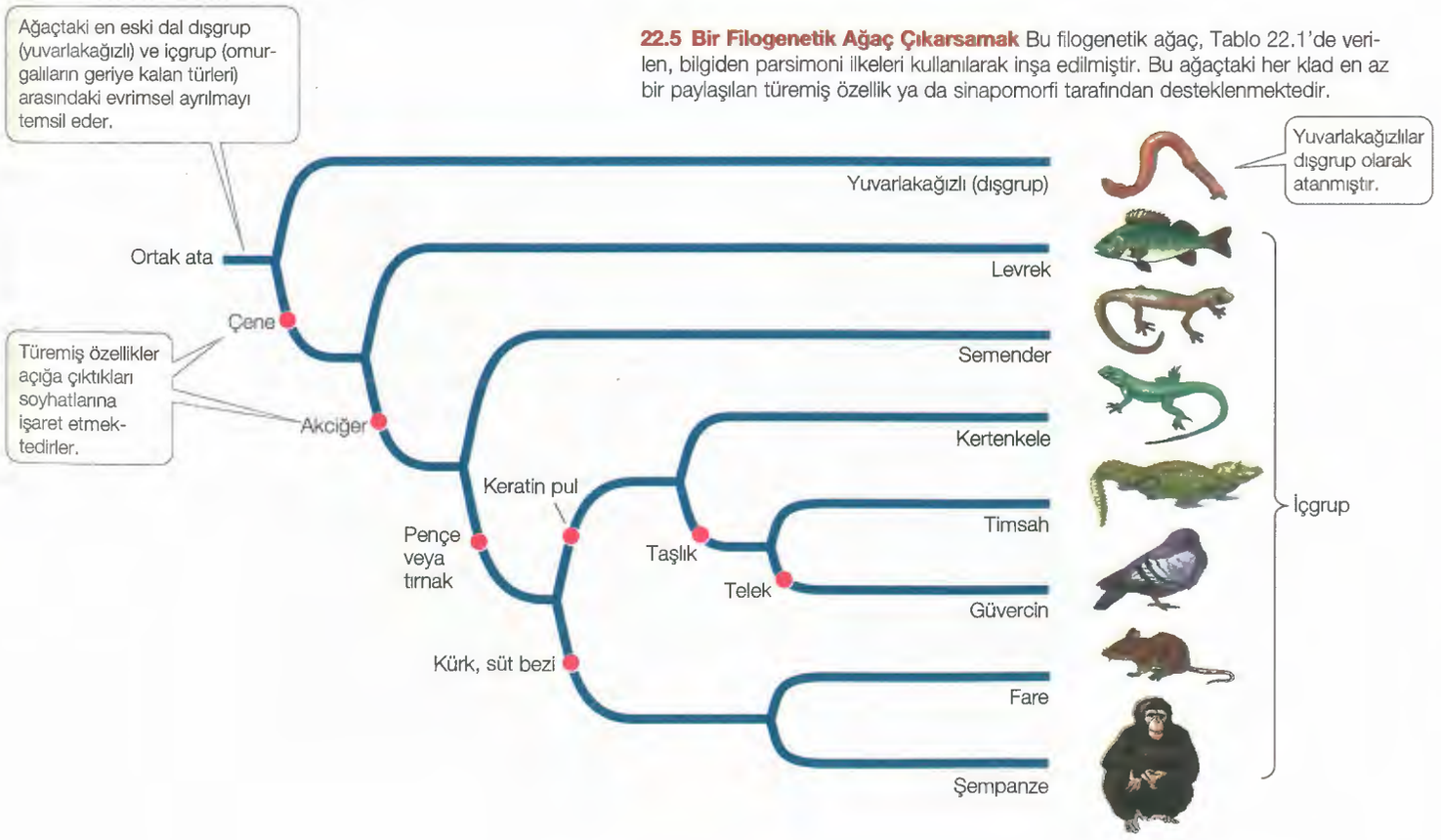
### Özgün Türemiş Özelliklere Göre Omurgalıların Sekiz Takımı

| TAKSON | TÜREMİŞ ÖZELLİKLER[a] | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ÇENE | AKÇİĞER | TIRNAK YA DA PENÇE | TAŞLIK | TÜYLER | KÜRK | SÜT BEZİ | KERATİN PUL |
| Yuvarlakağızlı (dış grup) | – | – | – | – | – | – | – | – |
| Levrek | + | – | – | – | – | – | – | – |
| Semender | + | + | – | – | – | – | – | – |
| Kertenkele | + | + | + | – | – | – | – | + |
| Timsah | + | + | + | + | – | – | – | + |
| Güvercin | + | + | + | + | + | – | – | + |
| Fare | + | + | + | – | – | + | + | – |
| Şempanze | + | + | + | – | – | + | + | – |

[a]Artı (+) özelliğin bulunduğunu, eksi(-) özelliğin bulunmadığını göstermektedir.

kürk ve süt bezlerine sahip oldukları –gereksiz bir fazladan varsayım– kabulünü yapmak zorundayız.

**Şekil 22.5** incelediğimiz paylaşılan özellikler ve her bir türemiş özelliğin sadece bir kez evrimleştiği varsayımları temelinde Tablo 22.1'deki omurgalıların bir filogenetik ağacını göstermektedir. Bu ağacı inşa etmek, türemiş özelliklerin sadece bir kez görüldükleri ve bir kez görüldüklerinde asla kaybolmadıkları varsayımlarını karşılayan hayvanlar ve karakterler seçtiğimizden dolayı kolaydı. İç gruba bir yılan dahil etmiş olsaydık, ikinci varsayımımızı ihlal etmiş olacaktık. Çünkü kertenkele ve yılanların atalarının daha sonra kaybettikleri üyelere sahip olduklarını biliyoruz. Yılanlara giden soy hattının kertenkelelere giden bir soy hattından çok sonra kertenkeleye giden soy hattının diğerlerinden ayrıldığını saptamak için ek karakterler incelemeye ihtiyacımız olacaktır. Gerçekten de, birkaç karakterin analizi, yılanların yer altı yaşamına uyum




**22.5 Bir Filogenetik Ağaç Çıkarsamak** Bu filogenetik ağaç, Tablo 22.1'de verilen, bilgiden parsimoni ilkeleri kullanılarak inşa edilmiştir. Bu ağaçtaki her klad en az bir paylaşılan türemiş özellik ya da sinapomorfi tarafından desteklenmektedir.

sağlamış oyuk-açan kertenkelelerden evrimleştiğini göstermiştir

### Parsimoni filogenetik veri için en basit açıklamayı sunar

Şekil 22.5'te gösterilen filogenetik ağaç, oldukça küçük bir özellik örneklemine dayalıdır. Tipik olarak biyologlar yüzlerce ya da binlerce özellik kullanarak filogenetik ağaçlar inşa ederler. Büyük veri setlerinde bazı özelliklerin birden fazla kez değiştiğini gözlemeyi ve böylece bazı konvergensler ve evrimsel geriye dönüşler görmeyi bekleriz. Hangi özelliklerin sinapomorfi, hangilerinin homoplazi olduğunu nasıl belirleriz? Yollardan biri *parsimoni* (*tutumluluk*) ilkesine başvurmaktır.

En genel şekliyle **parsimoni ilkesi**, incelenen verinin tercih edilen açıklamasının en basit açıklama olduğunu söyler. Parsimoni ilkesini filogenilerin yeniden inşasına uygulamak, ağaçtaki bütün grupların tüm karakterlerinin toplamı gözetilerek evrimsel değişim sayısını en aza indirmeyi gerektirir. Diğer bir deyişle parsimoni ilkesi altında en iyi hipotez en az homoplazi gerektiren hipotezdir. Parsimoninin bu uygulaması *Occam'ın ustrası* olarak adlandırılan genel bir mantık ilkesinin özgün bir örneğidir: en iyi açıklama en az varsayımda bulunarak veriye en iyi uyan açıklamadır.

Biz parsimoni ilkesini filogenetik ağaçlar oluşturmada, bütün evrimsel değişimlerin her zaman parsimonik olarak açığa çıktıkları için değil fakat incelenen veriyi açıklayabilen en basit açıklamayı benimsemenin mantıksal olmasından dolayı uygularız. Daha karmaşık açıklamalar, sadece kanıtlar gerektirdiği zaman kabul edilirler. Filogenetik ağaçlar evrimsel akrabalık ilişkisi konusundaki en iyi tahminlerimizi temsil ederler. İlave kanıtlar ortaya çıktıkça sürekli olarak değişime uğrarlar.

### Filogeniler birçok veri kaynağından yeniden inşa edilirler

Doğa bilimciler, 150 yıldan daha fazla bir süreden beri, filogenetik ağaçların çeşitli şekillerini inşa etmişlerdir. Gerçekten de, Darwin'in *Türlerin Kökeninin* ilk baskısındaki tek şekil, bir filogenetik ağaçtı. Ancak ağaç inşası, daha önceleri işlenen veriden çok daha fazla veriyi incelememize olanak veren, özelliklerin analizi ve ağaç inşası için bilgisayar yazılımlarındaki gelişmeler sayesinde bütünüyle değişmiştir. Bu gelişmeler genom çalışmalarından elde edilen karşılaştırmalı büyük veri setleri ile birleştirildiğinde, biyologlar yaşam ağacı konusundaki ayrıntıları dikkate değer bir hızda öğreniyorlar.

Genetik olarak belirlenen ve bu yüzden kalıtımsal olan her bir özellik filogenetik bir analizde kullanılabilir. Evrimsel akrabalık ilişkisi morfoloji, gelişim, fosil kayıtlar, davranışsal özellikler ile DNA ve protein dizileri gibi moleküler özelliklerin çalışılması yoluyla aydınlatılabilir. Şimdi modern filogenetik analizlerde kullanılan veri tiplerine daha yakından bakalım.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 22.1 • Bir Filogenetik Ağaç Yapmak

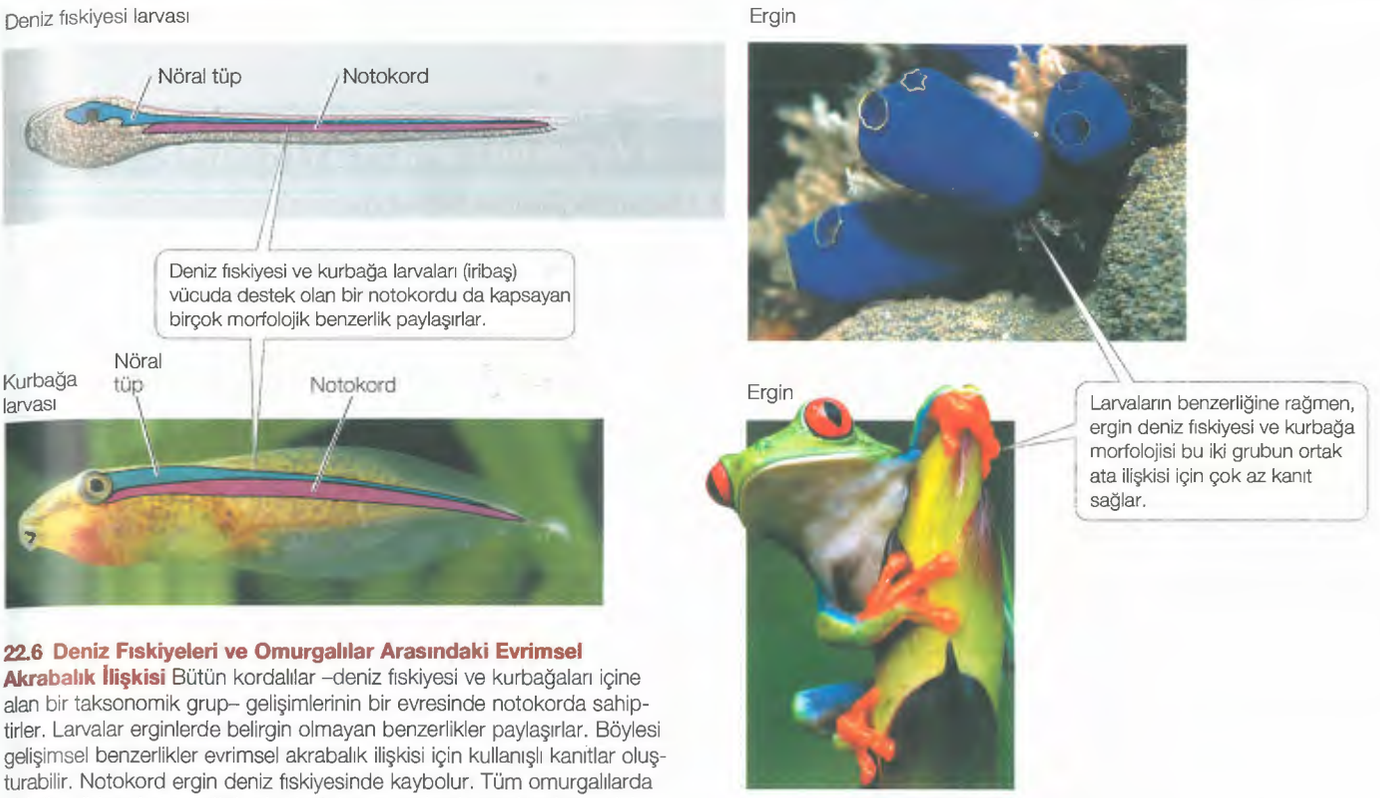
**MORFOLOJİ** Önemli bir filogenetik bilgi kaynağı *morfoloji*dir: vücut kısımlarının varlığı, büyüklüğü, şekli ve diğer nitelikleri. Canlı organizmalar, binlerce yıldır çalışılmış, incelenmiş ve tanımlanmış olduklarından, zengin bir morfolojik veri kaydı yanında, özelliklerini ölçebileceğimiz organizmaların bulunduğu kapsamlı müze ve herbaryum koleksiyonlarına sahibiz. Elektron mikroskop ve bilgisayarlı tomografi (CT) taramaları gibi yeni teknolojik araçlar sistematikçilere, organizmaların yapılarını eskiden mümkün olandan daha ayrıntılı ölçeklerde inceleme ve analiz etme olanağı sunmaktadır.

Çoğu tür, ilk kez morfoloji üzerinden tanımlanmış ve bilinmekte olup, morfoloji birçok taksa için mevcut en kapsamlı veri setini oluşturur. Filogenetik analiz için önemli olan morfolojik özellikler, çoğunlukla belirli bir grup organizmaya özgüdür. Örneğin, iskelet sisteminde çeşitli özelliklerin varlığı, gelişimi, şekli ve büyüklüğü omurgalı filogenisi çalışmalarında önemliyken, çiçek yapısı çiçekli bitkiler (*angiosperm*) arasındaki akrabalık ilişkisi çalışmaları için önemlidir.

Çoğunlukla kullanışlı olmakla beraber, filogenetik analizde morfolojik yaklaşımların bazı sınırlamaları vardır. Bazı taksonlar, büyük tür çeşitliliklerine rağmen, küçük morfolojik çeşitlilik sergilerler. Örneğin, davranış ve fizyolojilerindeki önemli farklılıklara rağmen birçok türün oldukça benzer görünmesinden dolayı, Kuzey ve Orta Amerika leopar kurbağalarının filogenisini sadece morfolojik farklılıklardan çıkarsamak zor olabilir. Diğer uç ise, uzak akraba türler arasında sadece birkaç morfolojik özelliğin (örneğin toprak solucanları ile memelileri düşününüz) karşılaştırılabilir olmasıdır. Bazı morfolojik varyasyonlar, çevresel (genetik olmaktan çok) temelli olup, filogenetik analizlerden çıkarılmak zorundadırlar. Doğru bir filogenetik analiz, çoğunlukla morfoloji tarafından sağlananın ötesinde bilgi gerektirir.

**GELİŞİM** Gelişimsel modellerde benzerlikler gözlenmesi, evrimsel akrabalık ilişkisini ortaya koyabilir. Bazı organizmalar sadece erken gelişimsel evrede benzerlikler sergilerler. Örneğin, deniz fıskiyesi (bir tunikat) olarak bilinen deniz canlılarının larvaları sırtlarında larva ergine geliştiğinde kaybolan esnek jelatinimsi bir çubuğa –*notokord*– sahiptir. Bütün omurgalı hayvanlarda da gelişimlerinin bir döneminde bir notokord bulunur (**Şekil 22.6**). Paylaşılan bu yapı, deniz fıskiyelerinin omurgalılarla yakından ilişkili olduğunu çıkarsamamızın bir nedenidir; oysa sadece ergin deniz fıskiyeleri incelenmiş olsaydı, akrabalık konusunda kuşku duyacaktık.

**PALEONTOLOJİ** Fosil kayıtlar, evrimsel tarih konusunda önemli bir diğer kaynaktır. Fosiller bize organizmaların geçmişte nerede ve ne zaman yaşadıklarını gösterir, neye benzedikleri konusunda bize fikir verirler. Fosiller bize atasalı, türemiş özellikten ayırt etmekte yardımcı olan önemli kanıtlar sağlarlar. Fosil kayıtlar, ayrıca, soy hatlarının ne zaman ayrıldıkları ve kendi bağımsız evrimsel tarihlerine başladıklarını aydınlatabilirler. Bundan başka, günümüze birkaç tür ile gelebilmiş gruplarda, yok olmuş türler konusundaki bilgiler çoğunlukla hayatta kalmış türler arasındaki büyük farklılaşmayı anlamada kritik öneme sahiptirler. Ancak, fosil kayıtların da sınırlamaları vardır. Bazı grupların hiç fosili yoktur ya da az sayıda fosili bulunur; çoğu grup için ise fosil kayıtlar eksiktir.




**22.6 Deniz Fıskiyeleri ve Omurgalılar Arasındaki Evrimsel Akrabalık İlişkisi** Bütün kordalılar –deniz fıskiyesi ve kurbağaları içine alan bir taksonomik grup– gelişimlerinin bir evresinde notokorda sahiptirler. Larvalar erginlerde belirgin olmayan benzerlikler paylaşırlar. Böylesi gelişimsel benzerlikler evrimsel akrabalık ilişkisi için kullanışlı kanıtlar oluşturabilir. Notokord ergin deniz fıskiyesinde kaybolur. Tüm omurgalılarda olduğu gibi ergin kurbağalarda destek yapısı olarak notokordun yerini omurga sütunu alır.

**DAVRANIŞ** Bazı davranışsal özellikler, kültürel olarak aktarılır; bazıları ise kalıtsaldır. Eğer belli bir davranış kültürel olarak aktarılıyorsa, evrimsel akrabalık ilişkisini doğru biçimde yansıtmayabilir (fakat yinede kültürel bağlantıyı yansıtır). Örneğin kuş ötüşleri çoğunlukla öğrenilir ve filogenetik analiz için uygun olmayabilirler. Halbuki kurbağa ötüşleri, genetik olarak belirlenmiştir ve filogenilerin inşasında kabul edilebilir bilgi kaynağı olarak görülürler.

**MOLEKÜLER VERİLER** Bütün kalıtsal varyasyonlar DNA'da şifrelidir; öyle ise bir organizmanın tam genomu filogenetik analizlerde kullanılabilecek olağanüstü büyüklükte özellik (DNA'nın her bir nükleotid tabanı) seti içerir. Son yıllarda, DNA dizileri filogenetik ağaç oluşturmada en yaygın kullanılan veri kaynaklarından biri haline geldi. Nükleotid dizilerinin karşılaştırılması hücre çekirdeğindeki DNA ile sınırlı değildir. Ökaryotların çekirdeklerinin yanı sıra mitokondrilerinde de genler bulunur; bitki hücreleri ayrıca kloroplastlarında genlere sahiptirler. Bitkilerin filogenetik çalışmalarında yaygın biçimde kullanılan kloroplast genomu (cpDNA), evrimsel süreç boyunca yavaş biçimde değişmiş olduğundan, çoğunlukla görece eski filogenetik akrabalık ilişkilerini çalışmak için kullanılır. Çoğu hayvan mitokondri DNA'sı (mtDNA) daha hızlı değişime uğradığı için, mitokondri genleri yaygın biçimde yakın akraba hayvan türlerinin evrimsel akrabalık ilişkilerinin çalışılmasında kullanılmıştır (bitkilerin mitokondri genleri çok daha yavaş evrimleşir). Birçok çekirdek geni dizisi de yaygın biçimde analiz edilmekte olup günümüzde birçok tam genom dizisi çıkarılmış bulunmaktadır. Bunlar da filogenetik ağaç oluşturmada kullanılmaktadır. Gen ürünleri üzerine bilgiler (proteinlerin aminoasit dizileri gibi) Bölüm 24'de tartıştığımız gibi filogenetik analizler için yaygın bir biçimde kullanılmaktadır.

## Matematiksel modeller filogenetik yeniden yapılandırmanın gücünü arttırır

Biyologlar 1970 ve 1980'lerde DNA dizileri kullanarak filogeniler çıkarsamaya başladıklarından bu yana, DNA dizilerinin zaman içinde nasıl değiştiğini tanımlayan kesin matematiksel modeller geliştirdiler. Bu modeller bir DNA dizisinde verilen bir pozisyon için çoklu değişimler oluşturur. Ayrıca bu modeller bir genin farklı bir pozisyonunda, bir kodonun farklı bir pozisyonunda ve farklı nükleotidler arasındaki farklı değişim oranlarını dikkate alırlar (bakınız Kısım 24.1). Örneğin, *transisyonlar* (iki pürin ya da iki pirimidin arasındaki değişimler) genellikle *transversiyonlar*dan (bir pürin ile bir pirimidin arasındaki değişimler) daha olasıdırlar.

Matematiksel modeller, eldeki verilerin ışığı altında bir ağacın nasıl evrimleşmiş olabileceğini hesaplamada kullanılabilir. **Maksimum olasılık** metodu, varsayılan evrimsel değişim modeli verildiğinde, eldeki verinin oluşturacağı en olası ağacı tanımlayacaktır. Maksimum olasılık metodu, herhangi bir karakter tipi için kullanılabilir. Fakat kesin matematiksel evrimsel değişim modellerini geliştirmek daha kolay olduğu için, çok daha sıklıkla moleküler veriyle kullanılmaktadır. Maksimum olasılık analizlerinin başlıca avantajları, evrimsel değişim konusunda parsimoni metotlarının içerdiğinden daha fazla bilgi içermeleri ve bir istatistiksel çerçevede daha kolay uğraşılabilir olmalarıdır. Başlıca dezavantajları ise yoğun hesaplama gerektirmeleri ve kesin evrimsel değişim modellerine (bazı karakter değişim tipleri için mevcut olmayabilir) gereksinim duymalarıdır.

## Filogenetik metotların doğruluğu test edilebilir

Eğer filogenetik ağaçlar geçmişteki olayların yeniden yapılandırılmalarını temsil ediyorsa ve bu olayların çoğu onlara tanıklık edecek hiçbir insan henüz etrafta yokken açığa çıkmış-

larsa, filogenetik metotların doğruluğunu nasıl test edebiliriz? Biyologlar, filogenetik metotların doğruluğunu ve etkinliğini, hem bilgisayar simülasyonları hem de yaşayan organizmalarda gerçekleştirdikleri deneylerle göstermişlerdir.

Filogenetik analizin doğruluğunu denemek için tasarlanmış bir analizde, bakteriyofaj T7'nin tek bir virüs kültürünü bir başlangıç noktası olarak kullanılmış ve laboratuvarda soy hatlarının bu atasal virüsten evrimleşmesine izin verilmiştir (**Şekil 22. 7**). Başlangıç kültürü, biri analiz için iç grup, diğeri ise ağacı köklendirmek için dış grup olarak ele alınan, iki ayrı soy hattına ayrılmıştır. İç gruptaki soy hatları, her bir 400 nesilden sonra ikiye bölünmüş ve virüs örnekleri her bir dallanma noktasında analiz için saklanmıştır. Soy hatlarının evrimleşmesine iç grupta 8 soy hattı oluşuncaya kadar izin verilmiştir. Virüs kültürüne mutasyon oranını arttırmak için mutajenler eklenmiş ve böylelikle ortalama filogenetik analizlerde analiz edilen organizmaların tipik olarak bulunduracakları değişim miktarı ve homoplazi derecesi oluşturulmaya çalışılmıştır. Daha sonra araştırmacılar, 8 soy hattının son noktalarından aldıkları örnekler yanında dallanma noktalarındaki atalardan aldıkları örnekleri dizilediler. Bir sonraki adımda, son noktalardan elde ettikleri dizileri analiz etmeleri için, soy hatlarının bilinen tarihleri ya da atasal virüslerin dizileri konusunda bilgi sahibi olmayan diğer araştırmacılara verdiler.

Filogenetik analizin tamamlanmasından sonra araştırmacılar iki soru sordular: Filogenetik metotlar bilinen tarihi doğru bir biçimde yeniden yapılandırabildi mi ve atasal virüslerin dizileri doğru bir biçimde tahmin edilebildi mi? Her iki durumda da cevap evetti: soy hatlarının dallanma sırası, bütünüyle deneyde oluşturulan gibi yeniden yapılandırıldı; atasal virüslerin nükleotid pozisyonlarının %98'den fazlası ve viral proteinlerdeki aminoasit değişimlerinin %100'ü doğru bir biçimde oluşturuldu.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 22.1 • Evrimsel Tarihi Yeniden Yapılandırmak İçin Filogenetik Analiz Kullanmak

Şekil 22.7'de gösterilen deney, filogenetik analizin test edilen koşullar altında doğru olduğunu gösterdi, ancak tüm olası koşulları incelemedi. Diğer deneysel çalışmalar ise benzer (konvergent) çevrelere ve oldukça değişken evrimsel değişim oranına filogenetik analizin duyarlılığı gibi diğer faktörleri dikkate aldı. Bunlara ek olarak evrimsel modellere dayalı bilgisayar simülasyonları, filogenetik analizin etkinliğini çalışmak için yaygın bir şekilde kullanılmıştır. Bu çalışmalar da filogenetik metotların doğruluğunu onaylamış olup, bu metotları geliştirmede ve yeni alanlara uygulamada kullanılmıştır.

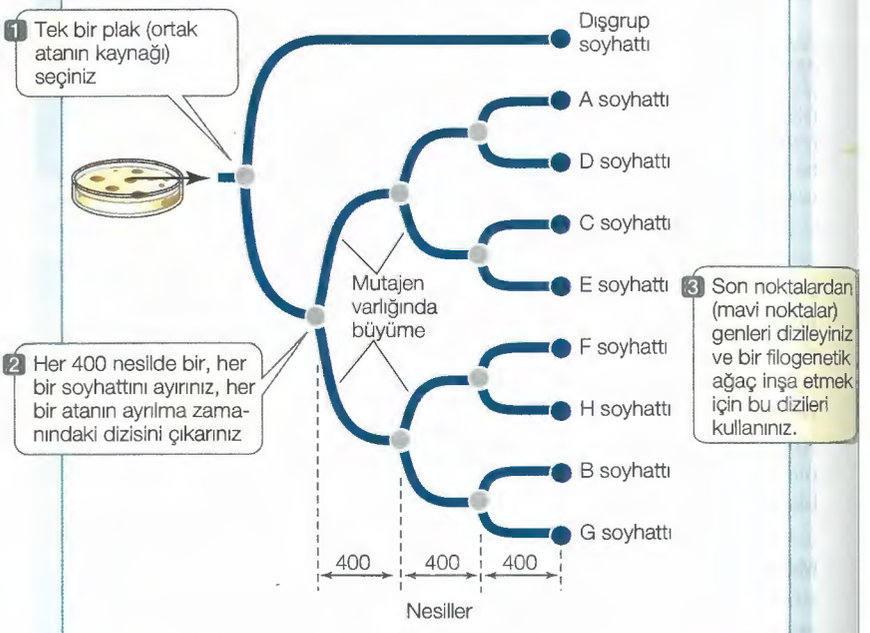
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 22.7 Filogenetik Analizin Doğruluğu

Gen dizi analizlerinin evrimsel filogeniyi doğru bir şekilde inşa edip etmediğini denemek için, inşa ettiniz bu ağacı karşılaştıracağımız açık şekilde bilinen bir filogeniye sahip olmak zorundayız. Gözlenen filogeni ile inşa edilen uyuşacak mıdır?

**HİPOTEZ** **Yaşayan organizmaların DNA dizilerinin analizinden inşa edilen bir filogeni organizmaların bilinen evrimsel tarihleri ile doğru bir biçimde uyuşur.**

**YÖNTEM** Laboratuvarda araştırmacılar soy hatları arasındaki varyasyon oranını artırmak için mutasyon oluşturdukları dokuz virüs soy hattının açık şekilde bilinen bir filogenisini oluşturdular.




Her bir soy hattının son noktalarındaki (mavi noktalar) virüs dizileri, soy hatlarının tarihlerinden ve atasal virüs gen dizilerinden haberdar olmayan araştırmacılar tarafından filogenetik analize tabi tutuldular. Bu araştırmacılar filogeniyi sadece altsoyların genomlarının analizinden inşa ettiler.

**BULGULAR** Doğru filogeni ve atasal DNA dizileri, sadece ağacın uçlarındaki virüslerin DNA dizilerinden doğru bir şekilde yeniden inşa edildi.

**SONUÇ** **DNA dizlerinin filogenetik analizi evrimsel tarihi doğru bir biçimde yeniden inşa edebilir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Bu deneydeki soy hatları benzer koşullar altında evrimleştiler. Bu soy hatlarının ortam koşullarını değiştirmek, sonuçları nasıl etkileyebilir?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

## 22.2 ÖZET

**Filogenetik ağaçlar, özelliklerin evrimi için en basit açıklamayı bulmada parsimoni ilkesini kullanarak oluşturulabilirler. Maksimum olasılık metotları, evrimsel tarihi yeniden inşa etmek için daha kesin evrimsel değişim modellerini kapsarlar.**

- Bir filogenetik ağacın nasıl oluşturulduğunu anladınız mı? Bakınız ss. 468-471 ve Şekil 22.5
- Filogenetik ağaçların evrimsel tarihin doğru yeniden yapılandırmasını yansıtıp yansıtmadıklarını sınamanın bir yolu var mıdır? Bakınız s. 474 ve Şekil 22.7

Biyologlar günümüzde birçok alanda rutin olarak filogenetik akrabalık ilişkileri inşa etmektedirler. Bu filogenetik ağaçların birçok kullanımından bazılarını analiz edelim.

## 22.3 Biyologlar Filogenetik Ağaçları Nasıl Kullanırlar?

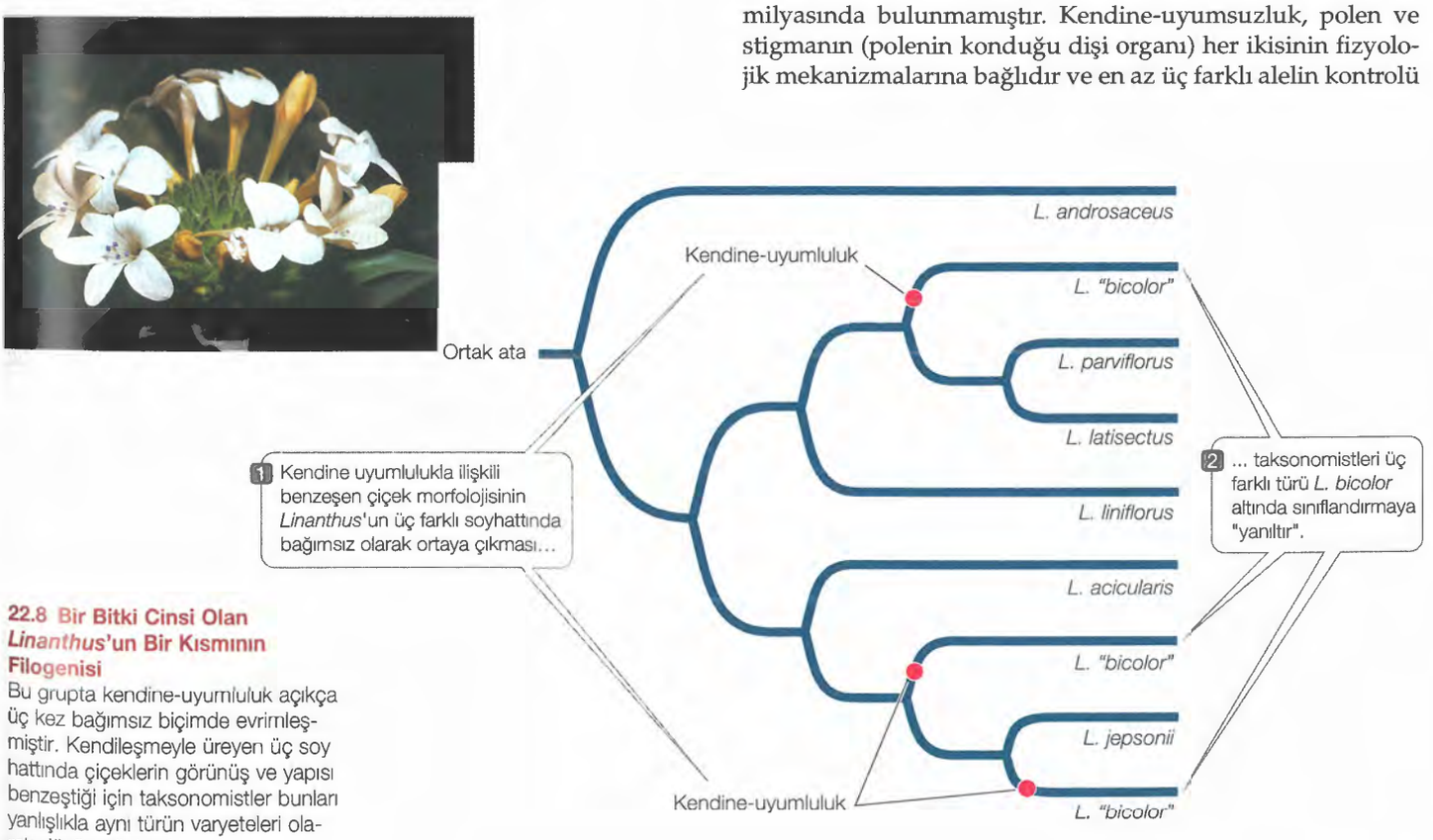
Organizmalar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkisi konusundaki bilgiler, çok çeşitli biyolojik sorunları araştıran bilim insanları için kullanışlıdır. Bu kısımda, filogenetik ağaçların geçmişle ilgili soru sormada ve günümüzdeki canlıların biyolojik yönlerini karşılaştırmada nasıl kullanılabildiğini açıklayacağız.

### Filogeniler, geçmişi yeniden yapılandırmada bize yardımcı olurlar

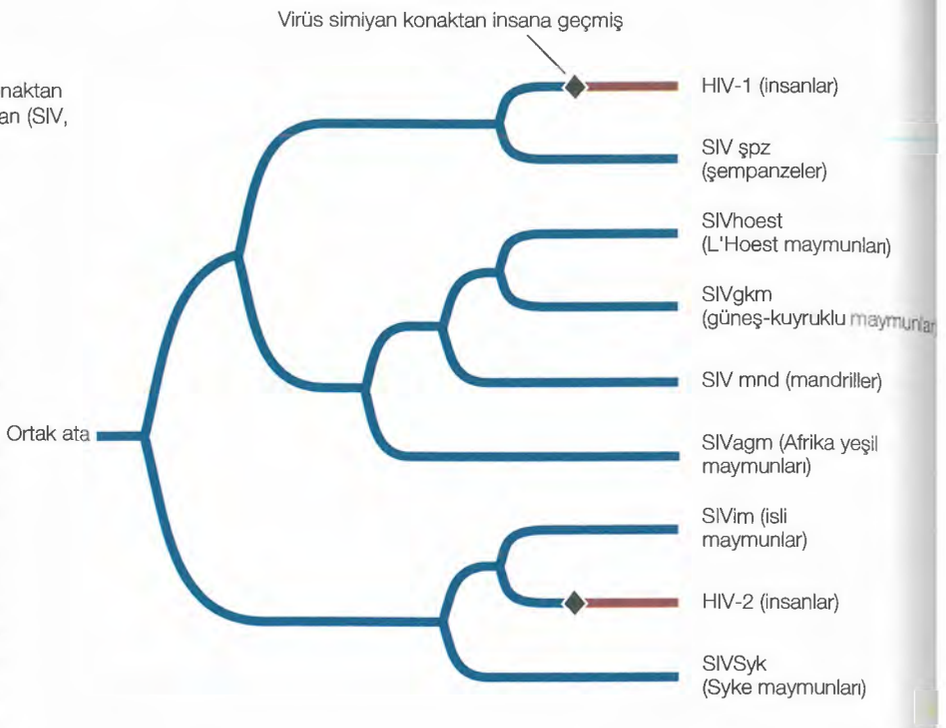
Çoğu çiçekli bitki, başka bir bireyle eşleşerek ürer –bu işlem, *dışa-döl*eklik olarak bilinir. Birçok dışa-dölek tür, kendine-dölek olmayı önleyen mekanizmalara sahiptir; ve bu yüzden *kendine-uyumsuz* olarak tanımlanır. Ancak bazı türlerin bireyleri devamlı biçimde kendilerini kendi polenleri ile döllerler; bunlar *kendileşen* türler olarak adlandırılırlar ve şüphesiz *kendine-uyumlu* olmaları bir gerekliliktir. Kendine-uyumluluğun bir bitki grubunda hangi sıklıkta evrimleştiğini nasıl söyleyebiliriz? Bunu, dışa-dölek ve kendileşen türlerin bir filogenetik analizini gerçekleştirerek ve türleri kendine-uyumluluk açısından test ederek yapabiliriz.

Çeşitli üreme sistemleri ve tozlaşma mekanizmaları sergileyen alev çiçeği familyasından bir cins olan *Linanthus*'ta döllenme mekanizmalarının evrimi incelenmiştir. *Linanthus*'un dışa-dölek türleri uzun petallere sahiptir, uzun-dilli sinekler tarafından tozlaştırılırlar ve kendine-uyumsuzdurlar. Kendi kendine tozlaşmayı gerçekleştiren *Linanthus* türlerinin hepsi, bunun aksine, kısa petallere sahiptir ve başarılı bir üreme için tozlaşmayı sağlayan böceklere gereksinim duymazlar. Araştırmacılar, çekirdek ribozomal DNA dizilerini kullanarak cinsin 12 türü için bir filogeni inşa ettiler (**Şekil 22.8**). Her bir türün kendine-uyumlu olup olmadığını belirlemek için çiçekleri, yapay olarak bitkinin kendi polenleri ya da başka bir bireyin polenleri ile tozlaştırarak bekledi̇ler ve verimli tohumların oluşmadığını gözlediler.

Birçok kanıt hattı, *Linanthus* cinsinde kendine-uyumsuzluğun atasal durum olduğunu önermektedir. Kendine-uyumsuzluğun çoklu kökeni, bugüne kadar hiçbir çiçekli bitki familyasında bulunmamıştır. Kendine-uyumsuzluk, polen ve stigmanın (polenin konduğu dişi organı) her ikisinin fizyolojik mekanizmalarına bağlıdır ve en az üç farklı alelin kontrolü




**22.8 Bir Bitki Cinsi Olan *Linanthus*'un Bir Kısmının Filogenisi**
Bu grupta kendine-uyumluluk açıkça üç kez bağımsız biçimde evrimleşmiştir. Kendileşmeyle üreyen üç soy hattında çiçeklerin görünüş ve yapısı benzeştiği için taksonomistler bunları yanlışlıkla aynı türün varyeteleri olarak düşünmüşlerdir.




**22.9 Bağışıklık-yetmezlik Virüslerinin Filogenetik Ağacı** Bağışıklık-yetmezlik virüsleri insana iki farklı simiyan konaktan bulaşmıştır: HIV-1 şempanzelerden ve HIV-2 isli maymunlardan (SIV, simiyan bağışıklık-yetmezlik virüsü anlamına gelir).

altındadır. Öyle ise kendine-uyumsuzluktan kendine-uyumluluğa bir değişim, tersine değişimden daha kolay olmalıdır. Buna ek olarak diğer bitki familyaları arasında polenin reddedildiği yer oldukça değişkenlik gösterdiği halde *Linanthus*'un bütün kendine-uyumlu türlerinde polenin reddedilme yeri stigmadır.

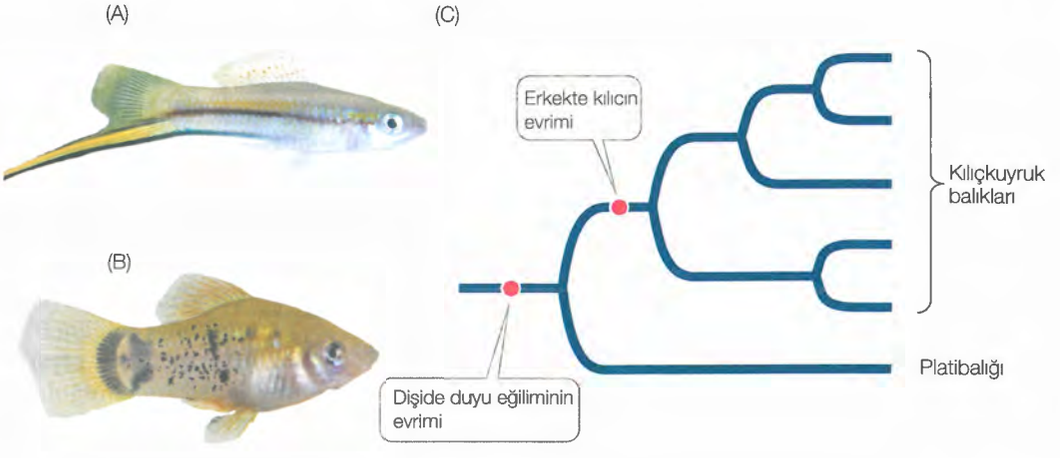
Kendine-uyumsuzluğun atasal olduğu varsayıldığında, elde edilen filogeni *Linanthus*'un bu grubu içinde kendine-uyumluluğun üç kez evrimleştiğini önermektedir (bakınız Şekil 22.8). Kendine-uyumluluğa değişime, petal büyüklüğünde azalma eşlik etmektedir. İlginç bir biçimde, kendine-uyumlu gruptakilerin üyelerinin çiçeklerinin olağanüstü benzerliği bunların bir zamanlar tek bir tür olarak sınıflandırılmalarına yol açmıştır. Ancak ribozomal DNA kullanılarak yapılan filogenetik analizler, bunların üç ayrı soy hattının üyeleri olduğunu göstermiştir.

Geçmişi yeniden yapılandırmak, birçok biyolojik süreci anlamak için önemlidir. Zoonotik hastalık vakalarında (insana diğer hayvan konaklarından bulaşan, enfeksiyon yapan organizmaların neden olduğu hastalıklar) hastalığın ne zaman, nerede ve nasıl, bir insan populasyonuna ilk kez girdiğini anlamak önemlidir. İnsan bağışıklık-yetmezlik virüsü (HIV), böylesi bir zoonotik hastalığın yani kazanılmış bağışıklık-yetmezlik sendromunun ya da AIDS'in nedenidir. Bu bölümün girişinde tanımladığımız gibi filogenetik analizler, HIV gibi virüslerin yayılmalarının çalışılmasında önemli hale gelmiştir. Filogeniler HIV'in günümüz küresel yayılışının anlaşılması ve insan populasyonlarında virüsün kökenini belirlemek için de önemlidirler. Bağışıklık-yetmezlik virüslerinin daha kapsamlı bir filogenetik analizi, insanların bu virüsleri farklı kaynaklardan aldıklarını göstermektedir: HIV-1'i şempanzelerden ve HIV-2'yi isli maymunlardan almışlardır (**Şekil 22.9**).

HIV-1, şempanzelerin yiyecek olarak avlandıkları Orta Afrika insan populasyonlarında yaygın virüs formu; HIV-2 ise isli maymunların yiyecek olarak avlandıkları Batı Afrika insan populasyonlarında yaygın virüs formudur. Bu nedenle bu virüslerin insan populasyonlarına şempanze ve isli maymunların derilerini yüzme sırasında yaralanmış olan avcılar yolu ile girdiği olası görülmektedir. AIDS'in görece yakın zamanda gerçekleşen küresel pandemisi, yerel Afrika populasyonlarındaki bu enfeksiyonun dünya genelindeki insan populasyonları arasında hızla yayıldığı zaman, ortaya çıktı.

## Filogeniler yaşayan organizmaları karşılaştırma ve karşıtlaştırmamıza izin verir

Erkek kılıçkuyruk –*Xiphophorus* cinsinden bir balık grubu – uzun, renkli kuyruk uzantısına sahiptir (**Şekil 22.10A**) ve üreme başarıları bu uzantı ile yakından ilişkilidir. Uzun bir kılıca sahip erkeklerin, kısa bir kılıca sahip erkeklere göre başarılı bir şekilde eşleşmeleri daha olasıdır (*eşeysel seçilimin* bir örneği; bakınız Bölüm 21 ve 23). Kılıcın sadece dişinin duyu sisteminde önceden var olan bir eğilimi sömürdüğü hipotezi dahil birçok açıklama bu yapının evrimi için öne sürülmüştür. Bu *duyu sömürme*




**22.10 Eşeysel Olarak Seçilmiş Bir Özelliğin Kökeni** (A) Erkek kılıçkuyruk balıklarının (*Xiphophorus* cinsi) uzun kuyruğu, açıkça dişilerin daha uzun "kılıca" sahip erkeklerle tercihli olarak eşleştikleri eşeysel seçilim yoluyla evrimleşmiştir. (B) Aynı cins içinde akraba bir türün (plati) erkek bireyi. (C) Filogenetik analiz bu akraba türün, kılıcın evriminden önce kılıçkuyruklardan ayrıldığını ortaya koymaktadır. Akraba türün dişi bireylerinin yapay kılıçlı erkekleri tercih ettiklerinin gösterildiği bağımsız bulgular, dişilerde önceden var olan tercihin bir sonucu olarak bu uzantının evrimleştiği düşüncesine ek destek sunmaktadır.

*hipotezi*, dişi kılıçkuyrukların kuyruk evrimleşmeden önce bile uzun kuyruklu erkekler yönünde bir tercihe sahip olduklarını (muhtemelen dişiler, erkekleri değerlendirirken onların kuyruk uzunluğu dahil toplam vücut uzunluğunu değerlendirip daha büyük erkekleri tercih ettiklerinden) ileri sürer.

Duyu sömürme hipotezinin sınamak için kılıç uzamasının evriminden önce soy hatlarından en son ayrılmış olan kılıçkuyruk akrabalarını tanımlamada bir filogeni kullanıldı. Burada en yakın akrabalarının diğer bir *Xiphophorus* grubu olan platibalıkları olduğu ortaya çıktı (**Şekil 22.10B**). Erkek platilerin normalde kılıçları bulunmadığı halde araştırmacılar bazı erkek platilerin kuyruklarına yapay kılıç benzeri yapılar iliştirdiklerinde, dişi *Xiphophorus*'un bu özellik evrimleşmeden önce bile kuyruk uzantısı lehinde önceden var olan bir duyusal eğilimi olduğu hipotezine destek oluşturacak şekilde, dişi platiler yapay kılıca sahip erkekleri tercih ettiler (**Şekil 22.10C**). Böylece uzun kuyruk, dişilerin önceden var olan tercihinden dolayı, eşeysel olarak seçilmiş bir özellik haline geldi.

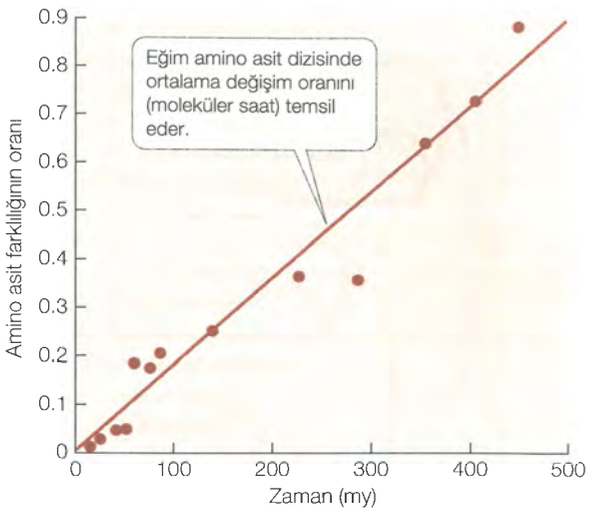
### Atasal durumlar yeniden yapılandırılabilir

Filogenetik metotları soy hatları arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerini çıkarsamakta kullanmaya ek olarak biyologlar, bunları atasal türlerin morfoloji, davranış ya da nükleotid ve aminoasit dizilerini yeniden yapılandırmak için kullanabilirler (Şekil 22.7'de sunulan deneydeki bakteriyofaj T7'nin atasal dizileri için gösterildiği gibi). Örneğin bir filogenetik analiz atasal Archosauria üyelerinin (kuşlar, dinozorlar ve timsahların en yakın ortak atası) bir opsin proteinini yeniden yapılandırmak için kullanılmıştır. Opsinler, görmede işlev gören pigment proteinleridir; farklı opsinler (farklı aminoasit dizisine sahip) farklı dalga boyundaki ışık tarafından uyarılırlar. Atasal Archosauria'daki opsin dizisi bilgisi, bu hayvanların görme kapasiteleri ve böylelikle bazı olası davranışları hakkında ipuçları sağlayabilir. Araştırmacılar atasal Archosauria'da açığa çıkmış olan pigmentin aminoasit dizisini tahmin etmek için, yaşayan omurgalıların opsinlerinin filogenetik analizini kullandılar. Daha sonra laboratuvarda, bu aynı diziye sahip protein inşa edildi. Araştırmacılar bu yeniden yapılandırdıkları opsini test ettiler ve çoğu günümüzdeki opsinle karşılaştırıldığında bu proteinin ışık duyarlılığında, spektrumun kırmızı ucuna doğru önemli bir kayma buldular. Benzer duyarlılık sergileyen günümüz türleri, nokturnal (gececi) görüşe uyum sağlamıştır, böylece araştırmacılar atasal Archosauria üyelerinin gece aktif olmuş olabileceğini çıkarsadılar. Böylece filogenetik analizler, *Jurassic Park* filminde yok olmuş türleri yeniden oluşturmaya benzer şekilde, geçmişteki bir proteini günümüzde inşa etmekte kullanılmaktadır.

### Moleküler saatler evrimsel olayları tarihlendirmeye yardımcı olur

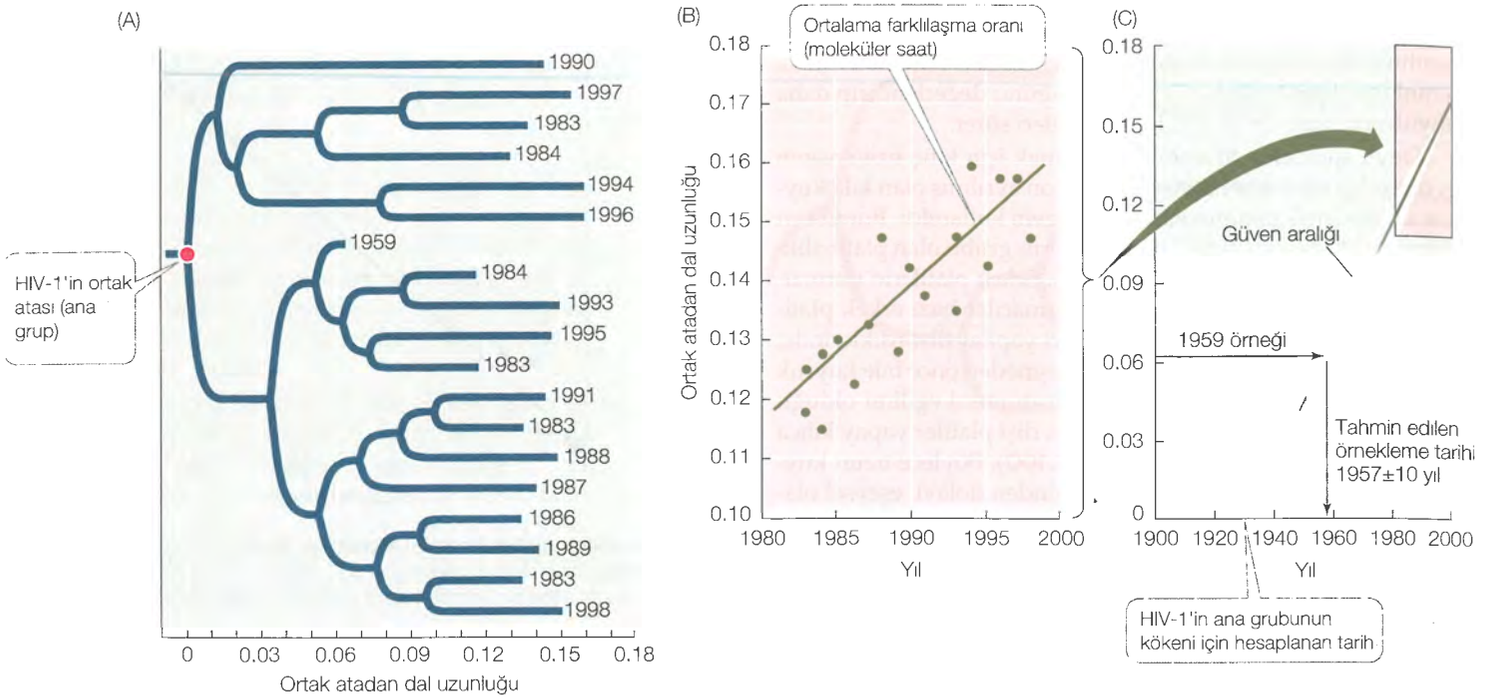
Birçok uygulama için biyologlar, evrimsel soy hatlarının sadece ayrılma sıralarını değil, fakat aynı anda bu ayrılmaların zamanını da bilmek isterler. Emile Zuckerkandl ve Linus Pauling, 1965'de moleküler değişme oranlarının evrimsel ayrılma zamanını tahmin etmek için kullanılabilecek kadar sabit olduğu –*moleküler saat hipotezi* olarak bilinen bir düşünce haline gelen– hipotezini ileri sürdüler.

Şüphesiz farklı genler farklı hızda evrimleşir ve ayrıca türler arasında nesil zamanları, çevreleri, DNA tamir sistemlerinin etkinliği ve diğer biyolojik faktörlerdeki farklılıklarla ilişkili olarak evrimleşme oranında farklılık vardır. Buna rağmen yakın akraba türler arasında verilen bir gen, genellikle makul derecede bir sabit hızda evrimleşir. Öyle ise bu gen tarafından şifrelenen protein, göreceli olarak sabit bir hızda aminoasit yer değişimleri de biriktirir (Şekil 22.11). Moleküler saat, verilen bir gen ya da proteinin biriktirdiği değişimlerin ortalama hızını, filogenideki belli bir ayrılmanın zamanını ölçeklendirmek için kullanılır. Moleküler saatler fosil kayıtlar, bilinen ayrılma zamanları ya da biyocoğrafik tarihler (kıtaların ayrılma zamanı gibi) gibi bağımsız veriler kullanılarak kalibre edilmek zorundadır. Böylesi kalibrasyonlar kullanarak, milyonlarca yıl boyunca farklılaşmış olan birçok tür grubu için ayrılma zamanları hesaplanmıştır.




**22.11 Bir Hemoglobin Proteini Moleküler Saati** Hemoglobinde amino asit yer değişimleri evrimin neredeyse 500 milyon yıllık süresi boyunca göreceli olarak sabit bir oranda ortaya çıkmıştır. Grafik omurgalı hemoglobin proteinlerinin 13 çifti için ayrılma zamanı ve amino asit değişim oranı arasındaki ilişkiyi göstermektedir. Ortalama değişim oranı omurgalılarda hemoglobin için moleküler saati temsil eder.

Moleküler saatler sadece eski olayları tarihlendirmek için kullanılmazlar; aynı zamanda kıyaslandığında çok daha yakın olayların zamanlamasını çalışmak için de kullanılırlar. Tıbbi biyopsilerden birkaç örneğin en eskisi 1950'lerden mevcut olsa da, HIV-1 örneklerinin çoğu 1980'lerin başlarından bu yana toplanmıştır. Fakat biyologlar tüm HIV-1 izolatlarının ortak atasını geriye doğru tahmin edebilmek için, birkaç on yıldan bu yana HIV-1'de gözlenen değişimleri kullanabilirler ve HIV-1'in şempanzelerden insana ilk geçtiği zamanı hesaplayabilirler. Bu saat 1980 ve 1990'lardan örnekler kullanılarak kalibre edilebilir ve sonrasında 1950'lerden kalan örnek kullanılarak sınanabilir. Şekil 22.12C'de gösterildiği gibi, 1959 biyopsisinden bir örnek, moleküler saat analizi ile 1957 ±10 yıl olarak tarihlendirilmiştir. Moleküler saat, ayrıca HIV-1 örneklerinin bu grubunun ortak atasını geriye doğru tahmin etmek için de kullanılmıştır. Tahminler, bu grup virüslerin köken tarihini yaklaşık 1930'lar olarak önermektedir. AIDS Batı tıbbı tarafından 1980'lere kadar bilinmese de, bu analiz HIV-1'in Afrika'daki insan populasyonlarında, küresel bir pandemi olarak açığa çıkışından en azından yarım yüzyıl önce var olduğunu (muhtemelen oldukça düşük bir sıklıkta) göstermektedir (**Şekil 22.12**). Biyologlar benzer analizleri bağışıklık-




**22.12 İnsan Populasyonlarındaki HIV-1'in Kökenini Tarihlendirmek** (A) HIV-1 virüsünün ana gruplarının filogenetik bir analizi. Tarihler, örneklerin alındığı yılları göstermektedir (Anlaşılır olması için, orijinal çalışmada incelenmiş olan örneklerin sadece küçük bir kısmı gösterilmiştir). (B) İzolasyon yılına karşı ortak atadan genetik farklılaşma derecesi grafiği, ortalama farklılaşma oranı ya da bir moleküler saat sağlar. (C) Bu moleküler saat, 1959'da alınan bir örneğin (saatin sınanması için) ve HIV-1 ana grubunun bilinmeyen kökenini tarihlendirmek için (yaklaşık 1930'lar) kullanılır.).

yetmezlik virüsünün insan populasyonlarına defalarca farklı primatlar tarafından, yüz yıldan fazla bir zamandan bu yana bulaştırıldığı sonucunu çıkarmak için kullandılar (bakınız Şekil 22.9).

## 22.3 ÖZET

**Filogenetik ağaçlar, soy hatlarının geçmiş tarihlerini yeniden yapılandırmak, özelliklerin ne zaman ve nerede açığa çıktıklarını belirlemek ve genler, populasyonlar ile türler arasında kullanışlı biyolojik karşılaştırmalar yapmak için kullanırlar. Ayrıca atasal özellikleri yeniden yapılandırmak ve evrimsel olayların zamanlamasını hesaplamak için kullanılabilirler.**

- Filogenetik ağaçların belirli bir özelliğin kaç kere ortay çıktığını belirlemede nasıl yardımcı olabildiğini açıklayınız. Bakınız ss.473-474 ve Şekil 22.8

  Atasal özelliklerin yeniden yapılandırılması görme ile ilgili pigment proteinlerinin evrimini açıklamada biyologlara nasıl yardımcı olmaktadır? Bakınız s. 475
- Moleküler saatler, filogenetik ağaçlara bir zaman boyutunu nasıl eklerler? Bakınız s.475 ve Şekil 22.12

Canlıların tümü, evrimsel tarih yoluyla ilişkilidir ve organizmalar arasındaki akrabalık ilişkisi, biyolojik karşılaştırmalar yapmak için doğal bir zemin oluşturur. Bu nedenlerden dolayı, bir sonraki kısımda tanımlandığı gibi, biyologlar filogenetik akrabalık ilişkilerini yaşamı tutarlı bir sınıflandırma sistemi içinde organize etmek için bir temel olarak kullanırlar.

## 20.4 Filogeni Sınıflandırma ile Nasıl İlişkilidir

Günümüzde yaygın olarak kullanılan biyolojik sınıflandırma sistemi, 1700'lerin ortalarında, İsveçli biyolog Carolus Linnaeus tarafından geliştirilen bir sistemden köken almıştır. Linne, tüm dünyadaki bilim insanlarının açık şekilde, aynı organizmayı aynı adla atıfta bulunmayı sağlayan, **ikili adlandırma (binomial nomenklatür)** olarak bilinen bir adlandırma sistemi geliştirdi (**Şekil 22.13**).

Linne her türe, birinin türün kendisini, diğerinin ise ait olduğu cinsi tanımladığı iki isim verdi. Bir **cins** (*genus*, çoğulu *genera*), yakın akraba türlerin bir grubudur. Tercihen, tür adının sonunda adı ilk kez öneren taksonomistin adı verilebilir. Yani, *Homo spaiens* Linnaeus günümüzdeki insan türünün adıdır. Burada *Homo*, türün ait olduğu cinstir; *spaiens* adı *Homo* cinsi içinde belli bir türü ifade eder; Linnaeus ise tür adı olan *Homo spaiens*'i öneren kişidir. Cins adı olan *Homo*'yu soyadımıza eşdeğer, *spaiens* olan tür adını ise adımıza eşdeğer düşünebiliriz. Cins ismi her zaman büyük harfle ve türü tanımlayan isim ise her zaman küçük harfle başlar. Her iki isim de italik yazılır; oysa organizmaların toplumda yaygın olarak kullanılan isimleri italik yazılmaz. Bir cins adının metinde birkaç kez kullanılması halinde, her seferinde tekrar etmek yerine biyologlar, çoğunlukla ilk geçtiği yerde açık yazarlar ve sonra sadece baş harf kısaltması kullanırlar (*Drosophila melanogaster* yerine *D. melanogaster* gibi).

(A) *Campanula rotundifolia*



(B) *Endymion non-scriptus*



(C) *Mertensia virginica*



**22.13 Birçok Farklı Bitki, Çançiçeği Olarak İsimlendirilir** Uzak akraba olan bu üç bitki türünün üçü de "çançiçeği" olarak bilinir. İkili adlandırma tam olarak tanımlananın ne olduğunu anlamamıza izin verir. (A) *Campanula rotundifolia*, Büyük Kuzey Amerika Otlakları'nda bulunan bu tür, çançiçeklerinin büyük bir grubuna aittir. (B) *Endymion non-scriptus*, İngiliz çançiçeği sümbüllerle akrabadır. (C) *Mertensia virginica*, Virjinya çançiçeği cinsi olarak bilinen oldukça farklı bir gruba aittir.

Daha önce işaret ettiğimiz gibi, *Drosophila* cinsi ya da bütün böcekler, bir biyolojik sınıflandırma sisteminde bir birim olarak ele alınan her organizma grubu, bir *takson* olarak adlandırılır. Linne sisteminde türler ve cinsler daha sonra yüksek taksonomik kategorilerin bir hiyerarşik sistemi içinde gruplanırlar. Linne sisteminde cinsin üzerindeki takson **familya**dır. Hayvan familyalarının adları –"idea" eki ile sonlanır. Yani Formicidae, bütün karınca türlerini içeren familyadır. Hominidea, insanlar ve yakın zaman fosil akrabalarımız yanında, şempanze ve goriller gibi yaşayan yakın akrabalarımızı kapsar. Familya isimleri, üye bir cinsin ismine dayanır; Formicidae *Formica* cinsinden; Hominidea ise *Homo* cinsinden köken alır. Aynı kurallar, bitki familya adlarında son ek olarak –"idea" yerine -"aceae" kullanılması dışında bitki sınıflandırılmasında da kullanılır. Yani Rosaceae, güller cinsini (*Rosa*) ve yakın akrabalarını içeren familyadır. Linne sisteminde familyalar **takım**lar, takımlar **sınıf**lar, *sınıf*lar şubeler (*phyla* tekili *phylum*) ve şubeler **alem**ler içerisinde gruplanırlar. Ancak Linne sınıflandırılması çoğunlukla sübjektiftir; hangi takson ele alınırsa alınsın, söz gelişi bir takım ya da bir sınıf, çoğunlukla sübjektif bir karardır. Günümüzde Linne'nin kavramları büyük ölçüde kolaylık açısından kullanılmaktadır. Familyalar her zaman takımlar, takımlar sınıflar ve benzeri şeklinde gruplansalar da, bir grupta bir "familya"yı oluşturan unsurlar (örneğin içerdiği cins sayısı ya da evrimsel yaşı) ile diğer bir gruptaki bir "familya"yı oluşturan unsurlar arasında hiçbir eşdeğerlik bulunmaz.

Linne, canlılığı hiyerarşik bir bütün olarak tanımladı; ancak Linne, sistemini evrimsel düşünce henüz yaygın hale gelmeden önce geliştirdi. Günümüzde biyologlar yaşam ağacını, biyolojik sınıflandırma için temel olarak kabul ederler ve çoğunlukla kladları hiçbir Linne düzeni içine sokmadan adlandırırlar. Ancak günümüzdeki biyologlar, ister organizmaları Linne kategorileri içinde düzenlesinler isterse de düzensiz klad adları kullansınlar, biyolojik taksonları birbirlerinden ayırmak için evrimsel akrabalık ilişkilerini bir temel olarak kullanırlar.

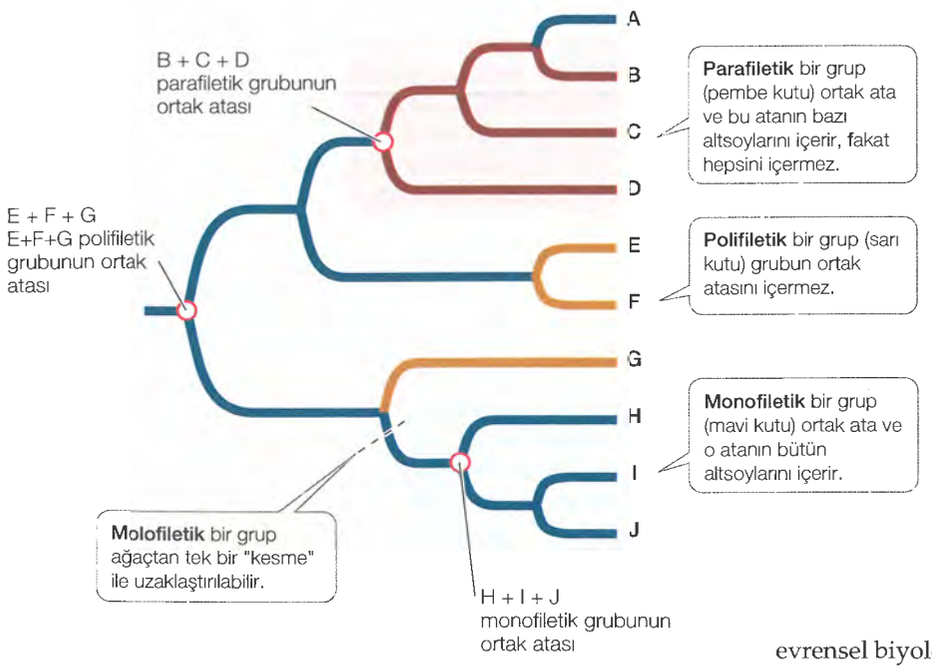
### Evrimsel tarih modern biyolojik sınıflandırma için bir temel oluşturur

Biyolojik sınıflandırma sistemleri, organizmalar arasındaki akrabalık ilişkisini ifade etmek için kullanılır. İfade etmek istediğimiz akrabalık ilişkisinin şekli, organizmaları sınıflandırmak için hangi özellikleri kullandığımızı etkiler. Örneğin, eğer hangi bitki ve hayvanların yiyecek olarak istendiklerine karar vermede bize yardımcı olabilecek bir sistem ile ilgilenmiş olsaydık, tatları, yakalama kolaylığı ve organizmanın taşıdığı yenilebilir kısımların sayısı temelinde bir sınıflandırma oluşturabilirdik. Hintlilerin erken dönem organizma sınıflandırmaları bu kriterlere göre oluşturulmuştur. Böylesi sistemler, onu geliştiren insanların ihtiyaçlarına cevap verir; ancak bilimsel sınıflandırma için yeterli değildir.

Günümüzde taksonomistler biyolojik sınıflandırmayı organizmaların evrimsel akrabalık ilişkilerini ifade etmek için kullanırlar. Taksonların, bir ata ve bu atanın bütün altsoylarını içeren ve başka hiçbir organizma içermeyen takson anlamına gelen **monofiletik** takson olmaları beklenir (**Şekil 22.14**). Diğer bir deyişle takson, akraba türlerin tarihsel bir grubu ya da yaşam ağacındaki tam bir daldır (klad). Biyologlar sadece monofiletik taksonlar tanımlamaya ve adlandırmaya çalışsalar da, bunu yapmak için gereksinim duyulan ayrıntılı filogenetik bilgi her zaman mevcut değildir. Ortak atayı içermeyen grup, **polifiletik** grup olarak adlandırılır. Bir ortak atanın alt soylarınının tümünü içermeyen bir grup ise **parafiletik** grup olarak adlandırılır.

Gerçek bir monofiletik grup (yani bir klad) Şekil 22.14'de gösterildiği gibi ağaçtaki tek bir "kesim" ile filogenetik ağaçtan uzaklaştırılabilir. Herhangi bir filogenetik ağaçta birçok monofiletik grup bulunduğuna ve bu grupların sıralı olarak daha büyük monofiletik grupların daha küçük alt setleri olduklarına dikkat ediniz. Tüm canlılığın en büyük takson olduğu, her bir türe kadar, birçok küçük taksonun daha büyük taksonlar içinde yer aldığı, biyolojik taksonların bu hiyerarşisi, biyolojik sınıflandırma için modern bir temeldir.

Günümüzde neredeyse bütün taksonomistler evrimsel tarihi doğru bir biçimde yansıtmadıkları için polifiletik ve parafiletik grupların taksonomik birimler olarak uygun olmadıkları konusunda hemfikirdirler. Bugün kullanılan sınıflandırmalarda bazı organizmalar henüz filogenetik olarak




**22.14 Monofiletik, Polifiletik ve Parafiletik Gruplar**
Monofiletik gruplar, modern sınıflandırmada biyolojik taksonların temelidir. Polifiletik ve parafiletik gruplar, evrimsel tarihi doğru bir biçimde yansıtmazlar.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 22.2 • Taksonların Tipleri

değerlendirilmemiş oldukları için halen böylesi gruplar içerirler. Önceki sınıflandırmalarda hatalar tespit edildikçe taksonomik adlar düzeltilmekte, polifiletik ve parafiletik gruplar sınıflandırmalardan çıkarılmaktadır.

### Bilimsel isimlerin kullanımını yöneten bazı biyolojik isimlendirme kuralları

Birkaç kesin kurallar seti, bilimsel isimlerin kullanımını yönetir. Dünya üzerindeki biyologlar iletişim ve diyalogu kolaylaştırmak için bu kuralları gönüllü olarak izlerler. Bir organizma grubu için birçok farklı dilde düzinelerce genel isim bulunmasına rağmen, biyolojik isimlendirme kuralları, her bir tanımlanmış takson için tek bir doğru bilimsel ismin olmasını ve (ideal olarak) verilen bir bilimsel ismin sadece tek bir taksona karşılık gelmesini (yani her bir bilimsel ismin özgün olduğu) sağlayacak şekilde düzenlenmiştir. Bazen aynı tür birden fazla kere isimlendirilmiştir (aynı işi birden fazla taksonomistin yaptığı durumlarda); yasalar geçerli ismin ilk önerilen isim olduğunu belirtir. Eğer aynı isim yanlışlıkla iki farklı türe verilmişse, ikinci olarak isimlendirilmiş türe yeni bir isim verilmek zorundadır.

Zooloji, botanik (orijinal olarak mantarların çalışılmasını da kapsayan) ve mikrobiyoloji alanlarının tarihsel olarak ayrılmalarından dolayı, bu grupların her biri için taksonomik yasaların farklı setleri geliştirilmiştir. Diğer bir yasa seti ise virüsleri sınıflandırmak için daha sonra doğmuştur. Bu durum farklı yasa setleriyle yönetilen bu gruplarda birçok çift isimle sonuçlanmıştır: örneğin *Drosophila* hem bir meyve sineği cinsi hem de bir mantar cinsidir. Her iki grupta da aynı isme sahip türler bulunur. Son yıllara kadar bu çift isimler, geleneksel olarak meyve sineği çalışan biyologların mantarlar konusunda literatür okumaları (ya da tersi) az olası olduğundan daha az karışıklık oluşturmaktaydı. Ancak günümüzde kapsamlı, evrensel biyolojik veri tabanlarının kullanımı düşünüldüğünde (tüm canlılardan DNA dizileri içeren GenBank gibi) her bir taksonun özgün bir ada sahip olması giderek önem kazanmaktadır. Şimdilerde taksonomistler tüm canlı organizmalara uygulanabilecek ortak yasa setleri üzerinde çalışmaktadır.

## 22.4 ÖZET

**Biyologlar yaşamı monofiletik gruplar tanımlayarak organize ederler ve sınıflandırırlar. Birkaç yasa seti, bütün türleri ve yüksek taksonların açık biçimde tanımlanabileceği ve adlandırılabileceği bilimsel isimlerin kullanımını yönetir.**

- Monofiletik, parafiletik ve polifiletik gruplar arasındaki farkı açıklayınız. **Bakınız s.477 ve Şekil 22.14**
- Biyologların resmi sınıflandırmada niçin monofiletik grupları tercih ettiklerini anlıyor musunuz? **Bakınız s.477**

Şimdi evrimin nasıl açığa çıktığını ve filogenilerin evrimsel akrabalık ilişkilerini çalışmak için nasıl kullanılabildiklerini gördüğümüze göre türleşme sürecini ele almaya hazırız. Türleşme, yaşam ağacında ayrılma olaylarına yol açar ve biyoçeşitliliği oluşturan ve milyonlarca türü ortaya çıkaran süreçtir.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 22.1 Filogeni Nedir?

- **Filogeni,** organizmaların ortak atalarından türemelerinin tarihidir. Evrimsel olarak akraba tür grupları bir **filogenetik ağaçta** ilişkili dallar olarak temsil edilirler. **İnceleyiniz Şekil 22.2**
- Ortak bir atanın bütün evrimsel altsoylarından meydana gelen bir grup tür **klad** olarak adlandırılır. İsimlendirilmiş klad ve türler **taksa** olarak adlandırılırlar.
- Homolojiler ortak bir atadan kalıtılmış olan benzer özelliklerdir. **İnceleyiniz Şekil 22.4**

- İki ya da daha fazla taksa tarafından paylaşılan ve ortak bir atasal formdan evrimleşmek suretiyle türeyen bir özellik **sinapomorfi** olarak adlandırılır.
- Benzer özellikler, ortak atadan kaynaklanmayan türler arasında da ortaya çıkabilir. **Daralan evrim** ve **evrimsel geriye dönüşler**, **homoplazi** olarak adlandırılan böylesi özelliklere yol açabilir.

## 22.2 Filogenetik Ağaçlar Nasıl Oluşturulur?

**BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 22.1**

- Filogenetik ağaçlar parsimoni ilkeleri kullanılarak sinapomorfilerden çıkarsanabilirler. **İnceleyiniz Şekil 22.5**
- Filogenetik bilgi kaynakları morfoloji, gelişim modelleri, fosil kayıtlar, davranış özellikleri ile DNA ve protein dizileri gibi moleküler özellikleri kapsar.
- Filogenetik ağaçlar, ayrıca gözlenen veriden belirli bir ağacın oluşacak olma olasılığını hesaplayan **maksimum olasılık** metotları ile de oluşturulabilir.

## 22.3 Biyologlar Filogenetik Ağaçları Nasıl Kullanırlar?

- Filogenetik ağaçlar, geçmişi yeniden yapılandırmak ve özelliklerin kökenini anlamak için kullanılırlar. **İnceleyiniz Şekil 22.8**
- Filogenetik ağaçlar yaşayan organizmalar arasında kullanışlı karşılaştırmalar yapmak için kullanılabilirler.
- Biyologlar, filogenetik ağaçları atasal durumları yapılandırmak için kullanabilir. **BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 22.1**
- Filogenetik ağaçlar, moleküler saat analizleri tarafından belirlenmiş olan, soy hatlarının ayrılma zaman tahminlerini içerebilirler. **İnceleyiniz Şekil 22.12**

## 22.4 Filogeni Sınıflandırma ile Nasıl İlişkilidir?

- Taksonomistler, biyolojik çeşitliliği evrimsel tarih temelinde organize ederler.
- Modern sınıflandırmalarda taksonların **monofiletik** gruplar olması istenir. **Parafiletik** ve **polifiletik** gruplar, geçerli taksonomik birimler olarak kabul edilmezler. **İnceleyiniz Şekil 22.14, WEB AKTİVİTESİ 22.2**
- Biyolojik taksonlar için özgün ve evrensel isimler oluşturmak amacıyla, birkaç yasa seti bilimsel isimlerin kullanımını yönetir.

# DENEME TESTİ

1. Bir *klad*,
   *a.* bir filogenetik ağaç tipidir.
   *b.* ortak bir ata paylaşan evrimsel olarak akraba türlerin bir grubudur.
   *c.* filogenetik ağaç inşa etmek için bir araçtır.
   *d.* yok olmuş bir türdür.
   *e.* atasal bir türdür.
2. Filogenetik ağaçlar, aşağıdakilerden hangisi için oluşturulabilirler?
   *a.* genler
   *b.* türler
   *c.* büyük evrimsel gruplar
   *d.* virüsler
   *e.* yukarıdakilerin hepsi
3. Monofiletik bir grup oluşturmak için temel olarak kullanılan paylaşılan türemiş özelliğe ne ad verilir?
   *a.* sinapomorfi
   *b.* homoplazi
   *c.* paralel özellik
   *d.* konvergent özellik
   *e.* filogeni
4. Parsimoni ilkesi filogenetik ağaçları oluşturmada kullanılabilir. Çünkü,
   *a.* evrim hemen her zaman parsimoniktir.
   *b.* bilinen gerçekleri açıklama yeteneğine sahip en basit hipotezleri benimsemek mantıksaldır.
   *c.* bir kez bir özellik değiştiğinde asla eski haline dönmez.
   *d.* bütün türler eşit evrimleşme olasılığına sahiptirler.
   *e.* yakın akraba türler her zaman birbirlerine oldukça benzerler.
5. Daralan evrim ve evrimsel geriye dönüşler aşağıdakilerin hangisinin iki kaynağıdır?
   *a.* homoloji
   *b.* parsimoni
   *c.* sinapomorfi
   *d.* monofili
   *e* homoplazi
6. Aşağıdakilerden hangisi hayvanlarda değil, fakat bitkiler arasında filogenetik akrabalık ilişkilerini ortaya koymak için yaygın olarak kullanılmaktadır?
   *a.* Çekirdek genleri
   *b.* Kloroplast genleri
   *c.* Mitokondri genleri
   *d.* Ribozomal RNA genleri
   *e.* Protein şifreleyen genler
7. Aşağıdakilerden hangisi filogeni çıkarsama metotları olan maksimum olasılık ya da parsimoni için doğru *değildir?*
   *a.* Maksimum olasılık metodu kesin bir karakter değişim modeli gerektirir.
   *b.* Parsimoni metodu bilgisayarda hesaplama bakımından maksimum olasılık metodundan daha kolaydır.
   *c.* Maksimum olasılık metodunu istatistiksel bir çerçevede ele almak daha kolaydır.
   *d.* Maksimum olasılık metodu sıklıkla moleküler veri ile kullanılır.
   *e.* Parsimoni genellikle filogenetik bir ağacın zamanını çıkarsamak için kullanılır.
8. Taksonomistler biyolojik sınıflandırmalarda ne tip taksonlar oluşturmaya çalışırlar?
   *a.* monofiletik
   *b.* parafiletik
   *c.* polifiletik
   *d.* homoplastik
   *e.* monomorfik
9. Aşağıdaki gruplardan hangisi, isimlendirilmek için ayrı kurallar takımına sahiptir?
   *a.* Hayvanlar
   *b.* Bitki ve mantarlar
   *c.* Bakteriler
   *d.* Virüsler
   *e.* Yukarıdakilerin hepsi

10. Eğer aynı tür için iki bilimsel isim önerilmiş ise, hangi ismin kullanılacağına taksonomist nasıl karar verir?
    *a.* Organizmanın en doğru betimini sağlayan isim kullanılır.
    *b.* En yakın zamanda önerilmiş isim kullanılır.
    *c.* En yakın zamanda yapılan taksonomik revizyonda kullanılmış olan isim kullanılır.
    *d.* ilk kez önerilmiş olan isim, daha önce başka bir tür için kullanılmamış olması koşuluyla kullanılır.
    *e.* Taksonomistler hangi ismi tercih ederse onu kullanırlar.

## TARTIŞMA

1. Taksonomistler, niçin belirli bir ortak atayı tanımlamakla uğraşırlar?
2. Fosiller, organizmaların atasal ve türemiş özelliklerini tanımlamak için nasıl kullanılırlar? Fosiller, filogenetik analizlere nasıl katılabilirler?
3. Parsimoni ilkeleri, sıklıkla filogenetik ağaçlar inşa etmek için kullanılırlar. Parsimoninin sınırlamaları nelerdir ve niçin bazı biyologlar maksimum olasılık metotları gibi model-tabanlı yaklaşımları tercih ederler?
4. Kurbağaların evrimini çalışan bir öğrenci, kurbağa türlerini yaklaşık %10'undan alınan birkaç mitokondri geninin bir analizi temelinde çarpıcı derecede yeni bir kurbağa sınıflandırması önerdi. Kurbağa taksonomistleri, hemen bu yeni sınıflandırmayı kabul etmeliler mi? Neden ya da neden değil?
5. Moleküler saat analizinde yer alan varsayımlardan bazıları nelerdir? Bu varsayımlar nasıl ihlal edilebilirler? Moleküler saat analizleri, bu ek varyasyon kaynaklarını da dikkate almak için nasıl değiştirilebilirler?
6. Sınıflandırma sistemleri, organizmalar hakkındaki çoğu bilgiyi özetler ve organizmaların birçok özelliğini hatırlamamıza olanak sağlar. Genel bilginizi kullanarak aşağıdaki isimler ile kaç özellik ilişkilendirebilirsiniz: kozalaklı, eğrelti, kuş, memeli?

## EK ARAŞTIRMA

Batı Nil virüsü, birçok türden kuşları öldürür; insanlar ve atlarda ensefalite (beyin iltihabı) neden olabilir. Bu virüs, ilk kez Afrika'da (endemik olduğunun düşünüldüğü yer) 1930'larda saptandı ve 1990'lara gelindiğinde Avrasya'nın büyük bir kısmında bulunuyordu. Batı Nil virüsüne 1999'a kadar Kuzey Amerika'da rastlanmadı, ancak o tarihten bu yana Birleşik Devletlerin çoğunda hızlı bir biçimde yayıldı. Batı Nil virüsünün genomu, hızlı biçimde değişim geçirir. Kuzey Amerika'ya 1999'da girmiş olan Batı Nil virüsünün coğrafik kökenini araştırmak için filogenetik analizi nasıl kullanırsınız?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com SİTESİNİ ZİYARET EDİNİZ)

**Bir Filogenetik Ağaç İnşa Etmek** Şekil 22.7'ye dayanan bu alıştırmada, virüsler arasında evrimsel akrabalık ilişkisini inşa etmek için deneysel soy hatlarından DNA dizisinin bir alt setini kullanacaksınız. Bu veriyi, ayrıca virüs atalarının DNA dizisini yeniden yapılandırmak için de kullanacaksınız.

# 23 Türler ve Oluşumları

## Türleşmenin izlenmesi

Biyologlar, Kuzey Meksika'nın Cuatro Ciénegas havzasını ilk keşfettiklerinde Dünya'nın başka yerinde bulunmayan organizmalar buldular. Kaşifler, bu küçük bölgeden şimdiye kadar yaklaşık 150 bitki ve hayvan türünü tanımlamışlardır. Cuatro Ciénegas bir çölün içerisinde yer almasına karşın, bu özgün türlerin 30 tanesi havzanın izole olmuş kaynak sularında ve bataklıklarında bulunan sucul canlılardır. İlginç kutu kaplumbağası, güzel sazancık balıkları ve minik kabuklular sadece Cuatro Ciénegas Bölgesinde bulunan sucul türlerdendir. Bu kadar çok farklı tür, neden başka yerde değil de burada bulunmaktadır?

Biyologlar ve jeologlar, bu vahanın birkaç milyon yıldır defalarca ardışık jeolojik olaylarla kuzey Meksika'daki nehir sistemleri ve dağ sıralarından izole olduğunu belirlediler. Bu jeolojik olaylar nedeniyle, pek çok *türleşme olayı* olmuştur. Bu durum Cuatro Ciénegas'yı jeolojik izolasyonun neden olduğu türleşmeleri çalışmak için doğal bir laboratuvar haline getirmiştir.

Her defasında havza ve çevreleyen alanlar arasındaki gen akışı kesildi ve havzanın içindeki ve dışındaki populasyonlar birbirlerinden farklılaşmaya başladılar. Böylesi binlerce nesil süren izolasyonlar yeni türleri oluşturdu. Artık aynı gen havuzunu paylaşmayan bu yeni türler, farklı çevrelere uyum sağladılar ve birbirlerinden farklılaştılar. Önemli olan ise bu organizmaların artık birbirleriyle üreyemeyecek bir noktaya kadar farklılaşmalarıdır -bu farklı türleri belirleyen ölçütlerden birisidir.

Türleşme sıklıkla Cuatro Ciénegas gibi doğal alanlarda çalışılmasının yanında, bazı yönleri nesil süreleri kısa organizmaları kullanarak kontrollü laboratuvar deneyleri ile çalışılabilmektedir. Örneğin William Rice ve George Salt, meyve sineklerinin aynı zamanda çiftleşebildikleri farklı habitatlarda besin kaynaklarını seçebildikleri bir deney yürüttüler. Habitatlar, bir deney kafesinin farklı kısımlarındaki cam kavanozlardı. Habitatlar üç parametre bakımından farklılık göstermekteydi: (1) ışık, (2) meyve sineklerinin hareket yönü (yukarı ya da aşağı) ve (3) kokulu iki kimyasalın (etanol ve asetaldehit) yoğunluğu. Sadece 35 nesilde, meyve sineklerinin iki grubu birbirinden hem genetik hem de üreme bakımından izole olmuştu. Çünkü farklı habitatlar için özgün tercihler evrimleştirmişlerdi. Biyologlar böylesi kontrollü deneylerle türleşmenin genetik ayrıntılarını çalışmaya ve anlamaya başladılar.



**Doğal Bir Laboratuvar** Bir yüzücü Kuzey Meksika'nın Cuatro Ciénegas havzasındaki vahada izole olmuş balık türlerini inceliyor.



**Deneysel Araçlar** *Drosophila* cinsine ait meyve sinekleri, laboratuvarda kolayca yetiştirilebilirler. Kısa nesil süreleri (7-10 gün içerisinde yumurtadan çıkıp üreyebilen erginler oluşur) onları türleşme konusunda kontrollü deneyler yapmak için ideal araçlar haline getirir.

*Türlerin oluşması* (bir soy hattının iki ya da daha fazla evrimsel olarak bağımsız soy hattına ayrılması ve farklılaşması) biyolojik bilimlerdeki en önemli olgulardan birisidir. Charles Darwin *Türlerin Kökeni* başlığını seçtiğinde böylesi bir başlığın seçkinliğinin farkındaydı. Ne var ki modern genetik biliminin temel bilgilerine sahip olmadığından, Darwin türleşmenin altında yatan nedenleri değil ancak sonuçlarını gözleyebiliyordu. Biyologlar günümüzde "gizemlerin gizemi" olarak adlandırdıkları türleşme süreçleri hakkında pek çok sorunun cevabını arıyor ve buluyor.

**BU BÖLÜMDE** türü tanımlayacak ve yeryüzündeki milyonlarca türün nasıl ortaya çıktığını tartışacağız. Soy hatlarının yeni türlere ayrılmasına neden olan mekanizmalar ve böylesi bölünmelerin nasıl sürdürüldüğünü inceleyeceğiz. Son olarak, türleşmenin hızlı ya da çok yavaş bir süreç olmasına neden olan farklı faktörlere bakacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


23.1 Tür Nedir?
23.2 Yeni Türler Nasıl Ortaya Çıkar?
23.3 Yeni Oluşmuş Türler Bir Araya Geldiğinde Ne Olur?
23.4 Türleşme Hızları Niçin Farklılık Gösterir?


# 23.1 Tür Nedir?

Her ne kadar "tür" biyolojide kullanılan faydalı ve yaygın bir terim olsa da, "tür" kavramı biyologlara göre farklılık gösterir. Biyologlar biyolojik soy hatlarının farklılaşmasının birçok farklı yönüyle ilgilenmektedir. Farklı biyologlar tür hakkında farklı sorular sorduklarından ve tür konusunda farklı düşündüklerinden; türleri nasıl tanır ve tanımlarız? Yeni türler nasıl ortaya çıkar? Farklı türler birbirinden nasıl ayrı kalır? Türleşme hızı, farklı canlı gruplarında neden farklılık gösterir? Biyologlar, bu soruları cevaplamada, "türün" farklı nitelikleri üzerine odaklanırlar; bu ise, türün ne olduğu ve nasıl ortaya çıktığı konusunda farklı görüşlerin ortaya çıkmasına yol açar. Biyologlar tarafından önerilen değişik *tür kavramlarının* çoğu, birbirini dışlamamaktadır —bu kavramlar, sadece "Tür nedir?" sorusuna cevap için farklı yaklaşımlardır.

### Pek çok türü görünüşleriyle ayırt ederiz

Biyolojik çeşitlilik, her zaman düzgün ve artan bir şekilde farklılık göstermez; organizma grupları, çoğunlukla açık ve belirgin şekillerde farklılık gösterir. İnsanlar, uzun zaman birbirleriyle çiftleşebilen benzer organizma gruplarını tanımlamışlardır ve genellikle bu gruplar arasında belirgin morfolojik farklılıklar vardır. Birbirleriyle çiftleşebilen organizma gruplarına *tür* adı verilir. Kuşlar ya da çiçekli bitkiler gibi bir organizma grubu hakkında bilgi sahibi olan birisi, sadece onlara bakarak belirli bir alanda bulunan farklı türleri ayırt edebilir. Kuşlar, memeliler, böcekler ve yabani çiçekler konusunda standart arazi rehberleri hazırlamak olasıdır. Çünkü pek çok tür, büyük coğrafik mesafelerde görünüş bakımından çok az farklılık göstermektedir. Sıradan bir kuş gözlemcisi Kuzey Amerika'nın doğusundan batı sahillerine kadar ayrı türün bireyleri olan kırmızı kanatlı erkek karakuşlarını (*Agelaius phoeniceus*) tanıyabilir (**Şekil 23.1A**).

Yaklaşık 250 yıl önce İsveçli biyolog Carolus Linnaeus, türlerin günümüzde de isimlendirilmesinde kullanılan biyolojik isimlendirmenin ikili adlandırma (binomial nomenclature) sistemini ortaya koydu (bakınız Kısım 22.4). Linnaeus, binlerce türü tanımladı; ancak genetik ya da organizmaların çiftleşme davranışları hakkında hiçbir şey bilmediğinden onları sadece görünüşlerine göre sınıflandırdı. Linnaeus, bir türün "birbirine benzeyen" bireylerden, farklı türlerin ise "birbirine benzemeyen" bireylerden oluştuğunu varsayan bir kavram olan **morfolojik tür kavramını** kullanarak türleri ayırt etti. Birçok grubun bireylerini görünüş olarak birbirlerine benzemelerinden dolayı tür olarak sınıflandırmıştı. Ancak Linnaeus türlerin vücut yapılarını kodlayan allelleri paylaşması nedeniyle birbirlerine benzediğini bilmiyordu.




*Agelaius phoeniceus*
Erkek, New York

*Agelaius phoeniceus*
Erkek, İngiliz Kolombiyası

*Agelaius phoeniceus*
Dişi

**23.1 Aynı türün bireyleri birbirlerine benzeyebilir de benzemeyebilir de** (A) Biri Birleşik Devletlerin doğusunda diğeri Kanada'nın batısında bulunuyor olsa da, bu kırmızı kanatlı karakuşlarının (*Agelaius phoeniceus*) her ikisi de aynı türe aittirler. Coğrafik uzaklıklarına karşın, her iki birey morfolojik olarak çok benzerdir. (B) Kırmızı kanatlı karakuşları eşeysel dimorfizm gösterirler. Yani aynı türün erkek ve dişi bireyleri birbirinden oldukça farklı görünürler.

Bununla birlikte morfolojik tür kavramının sınırları vardır. Örneğin, bazı durumlarda aynı türün bireylerinin tümü birbirlerine benzemezler. Örneğin erkek, dişi ve genç bireyler, her zaman birbirlerine çok benzemezler (**Şekil 23. 1B**). Melez oluşturamayan ancak morfolojik olarak birbirlerinden ayırt edilemeyen iki ya da daha fazla *kriptik (gizli) tür*ün var olduğu durumlarda, morfolojik tür kavramının kullanımı çok düşüktür. Biyologlar, bu nedenle organizmalara ait bireylerin aynı ya da farklı türün üyeleri olup olmadığına karar verirken her zaman sadece görünüşe güvenmezler. Birçok ilave bilgi çeşidi (özellikle davranış ya da genetik veri), tür kararını verirken biyologlara yardımcı olur.

## Türler yaşam ağacında üreme bakımından yalıtılmış olan soy hatlarıdır

Evrimsel biyologlar, çoğunlukla türlerin yaşam ağacında bir dal olduğunu düşünürler; bu, **soy hattı tür kavramı** olarak bilinir. Bu kavrama göre, her türün tarihi bir türleşme olayıyla başlar (ağaçtaki soy hattı ikiye ayrılır) ve sonra ya yok oluşla ya da başka bir türleşme olayı ile sonlanır, bu türleşme olayında tür, iki yavru tür meydana getirir. Soy hattının bölünmesi kademeli olabilir ve bu yüzden tamamlanması binlerce nesil sürebilir. Diğer yandan, atasal bir soy hattının yayılış alanı, volkan patlaması gibi ani jeolojik bir olaydan dolayı birbirinden izole iki alana bölünebilir. Her durumda, soy hattı tür kavramına göre türleşme bir türün iki ya da daha fazla kardeş türe bölündüğü ve daha sonra bağımsız soy hatlarına dönüştüğü bir süreçtir. Bazı bölünme olaylarının kademeli doğası gereği, belirli bir zaman noktasında, sürecin nasıl sonlanacağı çok net olmayabilir. Bu gibi durumlarda, *başlangıçtaki türe* ait izole populasyonların, farklılaşmaya devam ederek birbirlerinden tamamen izole olacaklarını, ya da ileride populasyonların tekrar karışarak birleşeceğini belirleyebilmek çoğunlukla olanaksızdır.

Eşeyli üreyen soy hatlarının birbirlerinden uzun süre izole kaldıklarını belirlemenin en önemli belirteci üreme **izolasyonunun** ortaya çıkışıdır; bu durumda iki populasyon artık gen alışverişi yapamazlar. Eğer bir populasyonun bireyleri birbirleriyle çiftleşir ve ürer, ancak diğer populasyonun bireyleri ile bunu yapamazsa, artık bunlar kendi gen kombinasyonuna sahip ayrı bir grup oluşturmuş demektir. Başka bir ifadeyle yaşam ağacında ayrı bir dalı, yani bağımsız evrimsel bir soy hattını oluştururlar.

Üreme izolasyonunun öneminin belirlenmesi Ernst Mayr'ı **biyolojik tür kavramını** teklif etmeye götürmüştür: "Tür birbirileriyle fiilen ve potansiyel olarak çiftleşip verimli döl verebilen ancak diğer benzeri gruplardan üreme bakımından izole olmuş populasyon gruplarıdır". Burada "fiilen" ve "potansiyel" kelimeleri bu tanımın önemli bileşenleridir. "Fiilen" kelimesi bireylerin aynı alanda yaşayan ve birbirleriyle çiftleşebilen anlamına gelmektedir. "Potansiyel" kelimesi, bireylerin aynı alanda yaşamıyor ve dolayısıyla çiftleşemiyor olsa bile, diğer bilgilerden yola çıkarak bu bireylerin eğer bir araya gelselerdi çiftleşebileceklerini öngörmektedir. Tür kavramının böylesi geniş kullanımı eşeysiz üreyen organizmalar için uygulanamaz ve evrimsel zamanın belirli bir anıyla sınırlıdır.

Değişik tür kavramları birbiriyle tamamen uyumsuz değildir; bu kavramlar, sadece türün farklı bileşenlerine vurgu yapmaktadır. Morfolojik tür kavramı, insanların türü pratik olarak belirlemesine bağlıdır, ne var ki bazı durumlarda bu yüzden gerçek tür sayısı daha az ya da daha çok belirlenebilmektedir. Mayr'ın biyolojik tür kavramı, yaşam ağacındaki eşeyli üreyen soy hatlarını birbirlerinden ayırmak için üreme izolasyonunu kullanmaktadır. Soy hattı tür kavramı, eşeyli üreyen türlerin üreme izolasyonu ile ayrıldığı fikrini kabul etmekle birlikte eşeysiz üreyen türlerin varlığını da tanımaktadır. Bir sonraki kısımda tartışılacağı gibi, soy hattı tür kavramı biyologlara türü evrimsel zaman içerisinde değerlendirme olanağı sunar.

Her ne kadar rekombinasyon göreceli olarak nadir olsa da, esas itibarıyla tüm türler, bireyler arasında bir dereceye kadar genetik rekombinasyon sergiler (bakınız Seksiyon 21.4). Soy hatlarının evrimsel süreçte ayrı kalabilmesi için türler arasında önemli derecede üreme izolasyonu bulunması gereklidir. Üreme izolasyonu, türler arasındaki morfolojik farklılığını korunmasından da sorumludur. Çünkü morfolojik değişime neden olan mutasyonlar, üreme bakımından izole olmuş populasyonlar arasında yayılamaz. Bu yüzden, hangi tür kavramına vurgu yaparsak yapalım üreme izolasyonunun gelişimi, türlerin ortaya çıkmasını anlamamız bakımından önemlidir.

## 23.1 ÖZET

**Türler, yaşam ağacındaki bağımsız soy hatlarıdır. Türleşme, bir soy hattının ikiye bölündüğü genelde tedrici bir süreçtir. Zaman geçtikçe eşeyli üreyen populasyonlar üreme izolasyonu nedeniyle birbirlerinden ayrı kalırlar.**

- Farklı tür kavramlarının türün farklı bileşenlerine nasıl vurgu yaptığını açıklayınız. Bakınız ss. 482-483.
- Biyolojik tür kavramı, eşeysiz üreyen organizmalara neden uygulanamaz?
- Üreme izolasyonunun burada tartışılan tüm tür kavramlarının neden önemli bir bileşeni olduğunu anladınız mı? Bakınız s. 483

Darwin çığır açan kitabına *"Türlerin Kökeni"* adını vermiş olsa da, kitapta türleşme süreci geniş olarak tartışılmamıştır. Darwin, kitabın neredeyse tamamını türlerin zaman içerisinde doğal seçilim nedeniyle değiştiğini göstermeye adamıştır. Biyologların Darwin'den bu yana türleşme hakkında çok daha fazla şey öğrendiğini birazdan tartışacağız.

## 23.2 Yeni Türler Nasıl Ortaya Çıkar?

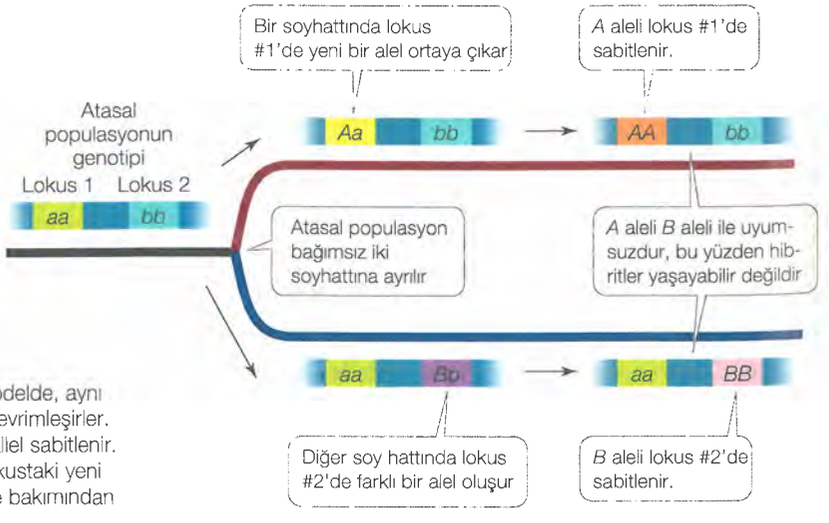
Tüm evrimsel değişimler sonucunda yeni tür oluşmaz. Bir soy hattı, yeni bir türe dönüşmeksizin uzun zaman içerisinde değişime uğrayabilir. Buna karşılık türleşme, genellikle, daha önce bireyleri arasında gen alış-verişinin gerçekleştiği bir türün içerisinde üreme izolasyonunun ortaya çıkmasını gerektirir. Ancak genetik değişiklik, bir türün bireyleri arasındaki üremeyi engellerse, böylesi bir değişiklik ilk etapta tür içerisinde nasıl yayılmaktadır?

### Gen uyumsuzlukları iki kardeş tür arasında üreme izolasyonuna neden olabilir

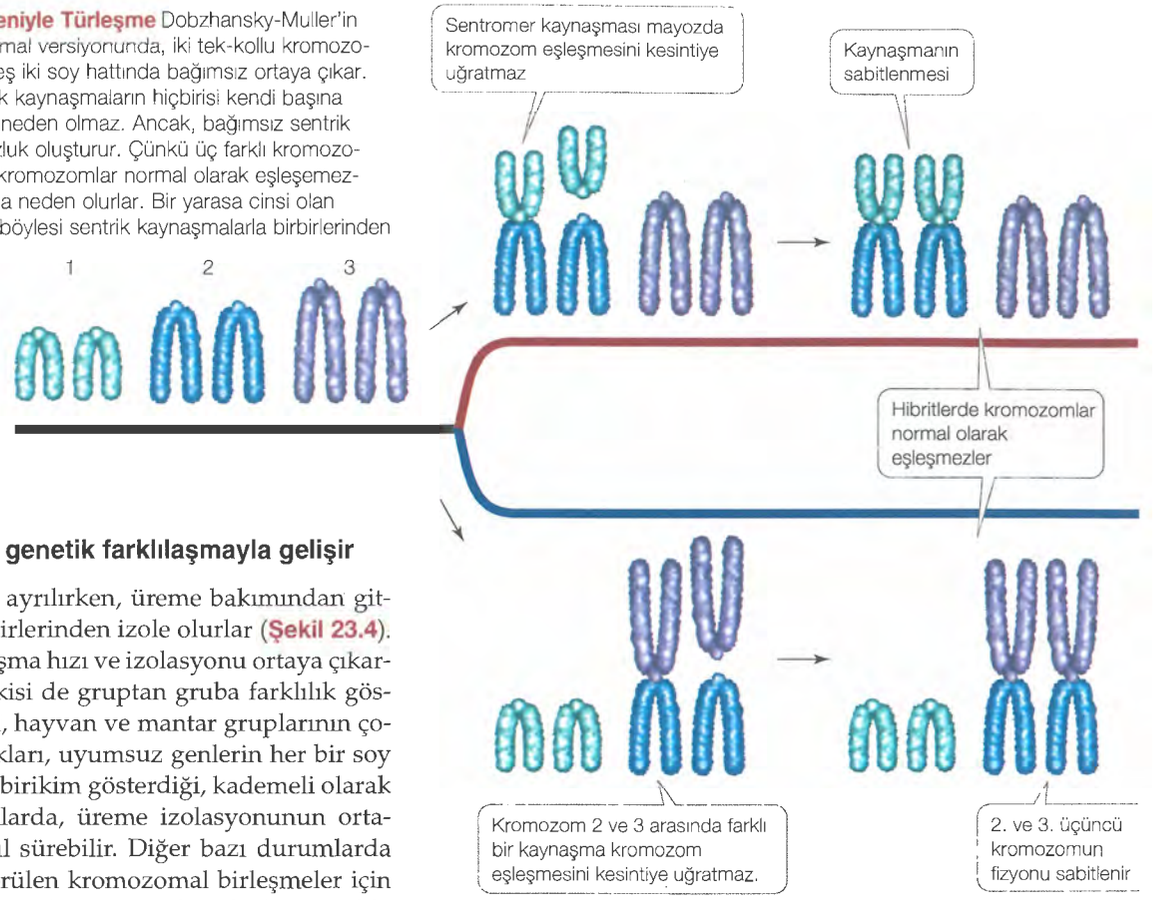
Yeni bir allel, bir populasyonda üreme uyumsuzluğu oluşturursa, populasyona yayılamaz. Çünkü diğer bireyler bu yeni alleli taşıyan bireylerle üreme bakımından uyumlu olamayacaktır. Öyleyse üreme birliği olan bir soy hattı, üreme bakımından izole olmuş iki soy hattına nasıl bölünebilir? Theodosius Dobzhansky ve Hermann Joseph Muller de dahil pek çok eski genetikçi, bu belirgin açmazı açıklamak için bir model tanımladılar (**Şekil 23.2**).

Dobzhansky-Muller modeli, çok basittir. Önce, tek bir ata populasyon ikiye bölünür (örneğin yeni bir dağ sırasının oluşması nedeniyle). Türemiş populasyonlardan birisinde yeni bir allel (*A*) ortaya çıkar ve sabitlenir (bakınız Şekil 23.2). Diğer populasyonda *farklı bir gen lokusunda* başka yeni bir allel (*B*) sabitlenir. Her genin alleli bulunduğu organizmada üreme açısından uyumsuzluğa yol açmaz. Ancak, bu iki genin yeni formları hiçbir zaman aynı organizmada birlikte bulunmayacaktır. Pek çok genin ürünleri birlikte çalışıyor olmalı ve yüksek olasılıkla bu yeni genlerce kodlanan protein formları birbirleriyle uyumlu değildir. Eğer bu iki populasyon tekrar bir araya gelirse, yine çiftleşir ya da **hibridler oluşturabilir**. Ancak, hibrid döller işlevsel olarak zayıf ya da öldürücü olan yeni gen kombinasyonlarına sahip olabilirler. Şüphesiz bu durum, tüm gen kombinasyonlarında meydana gelmeyecektir. Ancak zaman içinde izole kalmış populasyonlar birçok gen lokusunda birçok farklı alleller biriktirecektir. Böylece, izole olmuş bu iki populasyon arasında zamanla üreme uyumsuzluğu ortaya çıkacaktır.

Dobzhansky-Muller modeli, birçok deneysel veri ile desteklenmiştir. Öyle ki bu model, sadece gen çiftleri için değil, aynı zamanda bazı kromozomların yeniden düzenlenmesi durumu için de geçerlidir. Örneğin *Rhogeessa* cinsi, yarasalarda sentrik kromozom kaynaşmaları açısından önemli derecede varyasyon görülmektedir. Değişik türlerin kromozomlarında temel kromozom kolları vardır, ancak bazı türlerde iki akrosentrik (tek-kollu) kromozom daha büyük bir metasentrik (iki-kollu) kromozom oluşturacak şekilde kaynaşmıştır. Kromozom yapısında gözlenen polimorfizm, eğer olursa, mayozda bazı problemlere neden olur. Çünkü ilgili kromozomlar hala normal olarak hizalanabilmekte ve ayrılmaktadır. Bu yüzden belirli bir sentrik birleşme (füzyon) populasyonda sabitlenebilmektedir. Ancak *farklı* sentrik birleşmeler ikinci bir populasyonda sabitlenirse, o zaman bu iki populasyondan üretilen hibridler mayozda normal gametler oluşturamamaktadır (**Şekil 23.3**). *Rhogeessa*'nın yakın akraba olan çoğu türünde bu sentrik kaynaşmaların farklı kombinasyonları görülür ve bu sayede birbirlerinden üreme bakımından izoledirler.




**23.2 Dobzhansky-Muller Modeli** İki-lokuslu bu basit genetik modelde, aynı atasal populasyondan izole olmuş iki populasyon bağımsız olarak evrimleşirler. Türemiş her bir soy hattında, farklı iki lokusun her birinde yeni bir allel sabitlenir. Yeni allellerin hiçbirisi atasal alleller ile uyumlu değildir. Ancak iki lokustaki yeni alleller birbirleriyle uyumludur. Bu şekilde iki atasal soy hattı, üreme bakımından birbiriyle uyumsuz hale gelir.

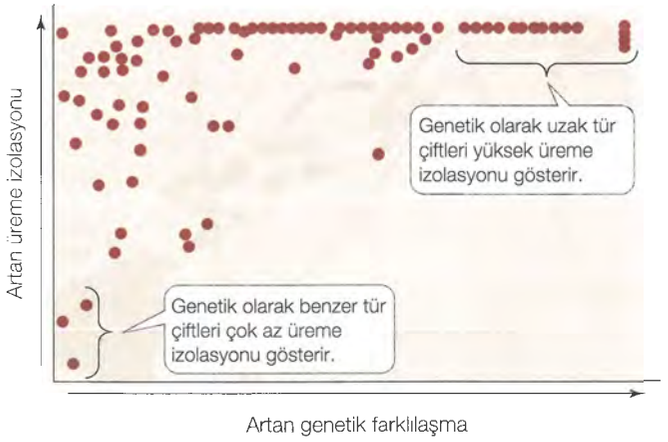



**23.3 Sentrik Kaynaşma Nedeniyle Türleşme** Dobzhansky-Muller'in türleşme modelinin bu kromozomal versiyonunda, iki tek-kollu kromozomun iki sentrik kaynaşma, kardeş iki soy hattında bağımsız ortaya çıkar. Polimorfik olduğu zaman, sentrik kaynaşmaların hiçbirisi kendi başına mayozda büyük çaplı sorunlara neden olmaz. Ancak, bağımsız sentrik kaynaşmalar mayozda uyumsuzluk oluşturur. Çünkü üç farklı kromozomun yer aldığı bu kaynaşmada kromozomlar normal olarak eşleşemezler ve F1 hibridlerin kısır olmasına neden olurlar. Bir yarasa cinsi olan *Rhogeessa*'ya ait türlerin çoğu, böylesi sentrik kaynaşmalarla birbirlerinden ayrılmaktadır.

## Üreme izolasyonu artan genetik farklılaşmayla gelişir

Tür çiftleri genetik olarak ayrılırken, üreme bakımından gittikçe artan bir şekilde birbirlerinden izole olurlar (**Şekil 23.4**). Üreme izolasyonunun oluşma hızı ve izolasyonu ortaya çıkartan mekanizmaların her ikisi de gruptan gruba farklılık gösterir. Bunun yanı sıra bitki, hayvan ve mantar gruplarının çoğunda üreme uyumsuzlukları, uyumsuz genlerin her bir soy hattında yavaş bir şekilde birikim gösterdiği, kademeli olarak ortaya çıkar. Bazı durumlarda, üreme izolasyonunun ortaya çıkması milyonlarca yıl sürebilir. Diğer bazı durumlarda (yukarıda *Rhogeessa*'da görülen kromozomal birleşmeler için tanımlandığı gibi), üreme izolasyonu sadece birkaç nesilde ortaya çıkabilmektedir.

İnsanlar tarafından yapay olarak izole edilmiş olan *Phlox drummondii*'nin suşlarında *kısmi* üreme izolasyonu gelişmiştir. Kendisine atfen adlandırılmış olan bu bitkinin tohumları Thomas Drummond tarafından 1835 yılında Teksas'dan toplandı ve yetiştirilmek üzere Avrupa'daki fidanlıklara dağıtıldı. Sonraki 80 yılda, Avrupa'daki fidanlıklar bu bitkinin çiçek büyüklüğü, rengi ve büyüme biçimiyle farklılık gösteren 200'den fazla saf soy geliştirdiler. Bitkiyi yetiştirenler doğrudan üreme uyumsuzluğu için seçilim uygulamadılar, ancak ardışık deneylerde döllenme oranları ölçüldü ve karşılaştırıldı. Biyologlar soylar arasında üremedeki uyumlulukta, çeşide bağlı olarak, yüzde 14 ile 50 arasında bir azalma olduğunu buldular.

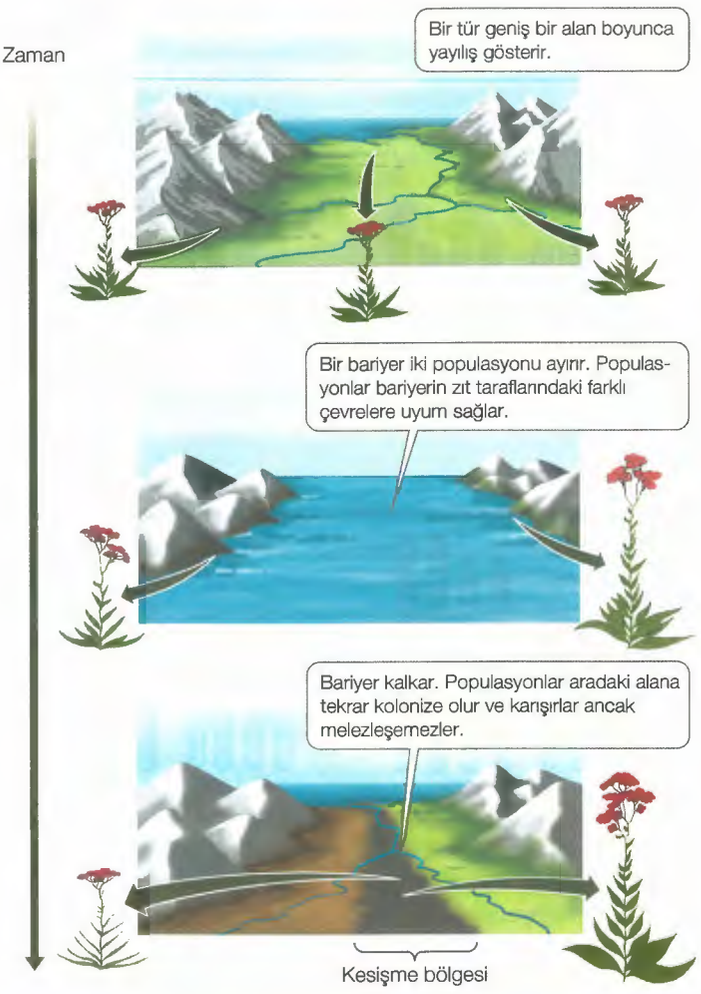



**23.4 Üreme İzolasyonu Ayrı Kalma Süresi Uzadıkça Artar** Burada *Drosophila* tür çiftleri için gösterildiği gibi, genetik uzaklık ve üreme izolasyonu arasındaki bu pozitif ilişki bitki, hayvan ve mantar gruplarının birçoğunda gözlenmiştir (her bir nokta, bir tür çifti karşılaştırmasını temsil etmektedir).

Pek çok laboratuvar deneyi, izolasyon sürecinde üreme uyumsuzluğunun kademeli gelişimini ortaya koymuştur. Böylesi bir deneyi bu bölümün girişinde tanımlamıştık. Bu laboratuvar deneyleri, bölümün girişinde Cuatro Ciénegas havzasına özgü türler için tanımlandığı gibi, doğal olarak izole olmuş populasyonlardan edinilen gözlemlerle uyumludur.

## Coğrafik engeller allopatrik türleşmeye neden olur

Bir populasyonun fiziksel bir engelle bölünmesi sonucu oluşan türleşme, coğrafik türleşme olarak da adlandırılan, **allopatrik türleşme** (Yunanca *allos*, "diğer"; *patra* "yurt") olarak bilinir (**Şekil 23.5**). Allopatrik türleşmenin, çoğu organizmada baskın türleşme biçimi olduğu düşünülmektedir. Bir türün yayılış alanını bölen engellerin karasal organizmalar için bir su kütlesi, bir dağ sırası ya da diğer uygun olmayan habitatlar olabilirken, sucul organizmalar için ise karasal bir alan olabilmektedir. Bariyerler kıtaların kayması, deniz seviyesindeki yükselme, buzulların ilerlemesi ya da gerilemesi, ya da iklim değişimi sonucu ortaya çıkabilir. Bu süreçler günümüzde de fiziksel engeller oluşturmaya devam etmektedir. Böylesi en-




**Şekil 23.5 Allopatrik Türleşme** Allopatrik türleşme, deniz seviyesinde bir yükselme gibi fiziksel bir engelle bir populasyon iki ayrı populasyona bölündüğünde ortaya çıkabilir.

geller tarafından ayrılan populasyonlar, her zaman değil ama çoğunlukla başlangıçta büyüktür. Örneğin genetik sürüklenmenin de (bakınız Kısım 21.1) yer aldığı değişik nedenlerle, bu populasyonlarda farklılıklar gelişir, fakat özellikle organizmaların yaşadığı çevreler farklıdır ya da farklılaşır.

Allopatrik türleşme, bir populasyonun bazı bireylerinin mevcut engelleri aşarak yeni bir izole populasyon kurmasıyla da ortaya çıkabilir. Hawaii takımadalarında yaşayan 800'den fazla *Drosophila* türünün çoğu, tek bir adada bulunmaktadır. Bu türlerin, adalara dağılarak kurulmuş yeni türev populasyonlar olduğunu biliyoruz. Çünkü bir adadaki bir türün en yakın akrabası genellikle aynı adadaki bir tür değil komşu diğer bir adadaki başka bir türdür. Bu meyve sineklerinin kromozomlarını çalışan biyologlar, *Drosophila* türleşmesinin en az böylesi 45 kurucu etkisi (**Şekil 23.6**) sonucunda oluştuğunu tahmin etmektedirler.

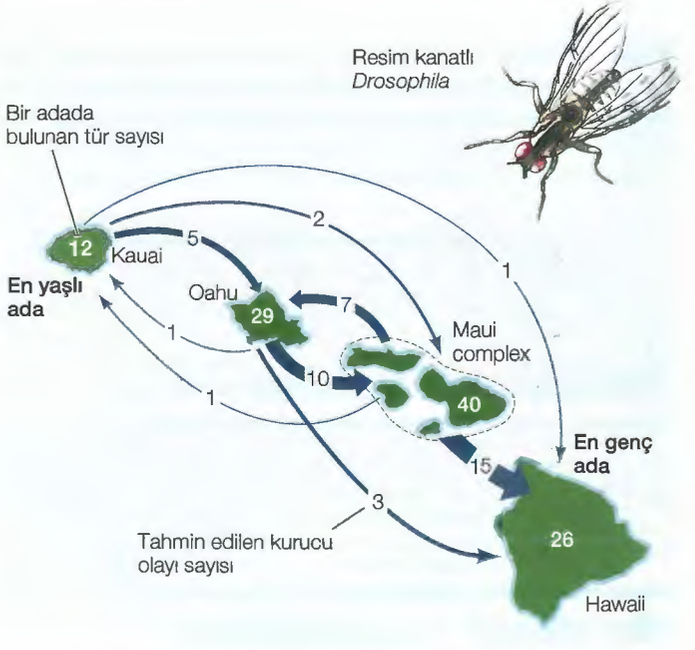
Ekvator'un 1.000 kilometre açığında yer alan Galápagos takımadalarında bulunan 14 ispinoz türü, allopatrik türleşmeyle ortaya çıkmıştır. İlk kez Darwin tarafından Galápagos'da çalışılmasından dolayı genellikle Darwin ispinozları olarak adlandırılan bu kuşlar, tek bir Güney Amerika türünün bu takımadalara yerleşmesi ile ortaya çıkmıştır. Günümüzde bu 14 farklı tür, en yakın anakaradaki en yakın akrabasından ve birbirlerinden çarpıcı biçimde farklılık göstermektedirler (**Şekil 23.7**). Galápagos takımadalarındaki adalar, ispinozların bir adadan diğerine nadir olarak ulaşmasına yol açacak kadar birbirlerinden uzaktır. Ayrıca, çevresel şartlar bir adadan diğerine farklılık göstermektedir. Bazıları nispeten düz ve kurak; diğerleri ormanlık yamaçlara sahiptir. Farklı adalardaki ispinoz türleri, çok nadir olarak diğer adalardan göçmenlerin uğradığı milyonlarca yıl boyunca birbirleriyle çiftleşemeyecek kadar farklılaşmıştır. Farklı ispinoz türlerinin genetik ayırt ediciliği ve kendi iç birliktelikleri böylece sağlanmıştır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 23.1 • Kurucu Olayları ve Allopatrik Türleşme**

## Simpatrik türleşme fiziksel engeller olmadan oluşur

Türleşme için fiziksel izolasyon, genellikle gerekli olsa da bazı durumlarda buna gerek olmadan da türleşme oluşur. Bir gen havuzunun fiziksel bir engel olmaksızın bölümlere ayrılması **simpatrik türleşme** olarak adlandırılır (Yunanca *sym*, "ile birlikte" anlamına gelir). Böylesi bir türleşme genelde kademeli bir süreçtir. Bireylerin birbirleriyle sıklıkla çiftleşme fırsatı bul-




**Şekil 23.6 Kurucu Etkisi Allopatrik Türleşmeye Neden Olur** Hawaii adalarındaki kanatları desenli *Drosophila* türlerinin büyük bölümü, kurucu etkisi sonucunda ortaya çıkmıştır: adalar arasında yayılan bireylerin yeni populasyonlar kurması. Bu adalar, volkanik "sıcak noktalar" üzerinde yerkabuğunun hareket etmesiyle sıralı bir şekilde oluşmuştur.

**Şekil 23.7 Darwin İspinozlarında Allopatrik Türleşme** Birkaç milyon yıl önce Galápagos takımadalarına yerleşen atasal ispinozun torunları değişik tohum, tomurcuk ve böceklerle beslenmeye uyum sağlamış 14 farklı türe evrimleşmiştir (Burada gösterilmemiş olan on dördüncü tür, Pasifik Okyanusunun daha kuzeyinde yer alan Cocos adasında yaşar).

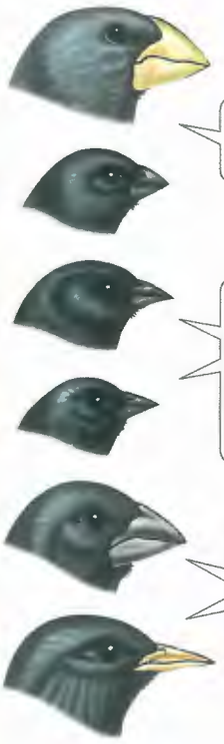





Güney Amerika anakarasından gelmiş ATASAL İSPİNOZ

**Tohum yiyiciler** Tohum yiyicilerin gagaları tohumları toplayıp kırmak için uyum sağlamıştır

- Büyük yer ispinozu (*Geospiza magnirostris*)
- Orta boy yer ispinozu (*G. fortis*)
- Küçük yer ispinozu (*G. fuliginosa*)
- Keskin gagalı yer ispinozu (*G. difficilis*)
- Büyük kaktüs ispinozu (*G. conirostris*)
- Kaktüs ispinozu (*G. scandens*)



Büyük gagalı ispinozlar büyük ve sert tohumları kırabilir

Küçük gagalı ispinozlar büyük tohumları iyi kıramazlar, küçük tohumları kırmaya uyum sağlamıştır.

Kaktüs ispinozları kaktüs meyvelerini açmaya ve tohumları çıkarmaya uyum sağlamıştır

**Tomurcuk yiyici** Tomurcuk yiyicinin güçlü gagaları dallardan tomurcukları kavramaya ve burkmaya uyum sağlamıştır

- Vejeteryan ispinoz (*Platyspiza crassirostris*)
- Küçük ağaç ispinozu (*Camarhynchus parvulus*)
- Büyük ağaç ispinozu (*C. psittacula*)
- Orta boy ağaç ispinozu (*C. pauper*)
- Mangrov ispinozu (*C. heliobates*)
- Ağaçkakan ispinozu (*C. pallidus*)



Büyük ağaç ispinozu güçlü gagasını ağaç kabuklarını kıvırarak kırıp larvalara ulaşmak için kullanır

Küçük ve büyük ağaç ispinozları ve mangrov ispinozu yapraklardan ve dallardan böcek toplar ve gizlenmiş avları çatlaklarda arar

Ağaçkakan ispinozu uzun gagasını ölü kabukları, çatlakları delmek ve kabukları soyarak böcekleri toplamak için kullanır

**Böcek yiyiciler** Böcek yiyicilerinin gagaları değişik tip ve büyüklükteki böcekleri yediklerinden çeşitlilik gösterir ve bu böcekleri değişik yöntemlerle yakalar

- Ötleğen ispinozu (*Certhidea olivacea*)

Ötleğen ispinozu hızlı hareketleri bitki yüzeylerindeki böcekleri yakalamak için kullanır

duğu bu durumda, üreme izolasyonu nasıl oluşabilmektedir? Bazı genotipler, içinde çiftleştikleri belirgin habitat tercihleri olduğunda simpatrik türleşme bir çeşit dallandırıcı (bölücü) seçilimle ortaya çıkabilmektedir. Bu bölümün başlangıcında tanımlanan deney, böylesi bir dallandırıcı seçilimin laboratuvarda olabildiğini göstermiştir. Ancak bu, doğada meydana gelir mi?

Dallandırıcı seçilim nedeniyle ortaya çıkan simpatrik türleşme, Kuzey Amerika'nın doğusunda yaşayan elma sineğinde (*Rhagoletis pomonella*) gerçekleşiyor gibi gözükmektedir. *Rhagoletis* sinekleri, 1800'lerin ortalarına kadar, alıç meyveleri üzerinde kur yapmakta, çiftleşmekte ve içerisine yumurta bırakmaktaydı. Yaklaşık 150 yıl önce, bazı *Rhagoletis* sinekleri, yumurtalarını Avrupalı göçmenlerin Kuzey Amerika'nın doğusuna getirdikleri elma ağaçlarının meyveleri içerisine bırakmaya başladı. Elma ile alıç ağaçları yakın akrabadır. Ancak meyvelerinin kokusu farklıdır ve elma meyveleri alıç meyvelerine göre daha erken olgunlaşır. Yumurtadan erken çıkan bazı dişi *Rhagoletis* bireyleri yumurtalarını elmalara bıraktılar ve elma kokusuna karşı genetik bir tercih evrimleşti. Bu bireylerin dölleri, elmalara olan bu genetik tercihi genetik miras olarak aldılar ve elmalar üzerinde çiftleşip yumurta bırakmaya başladılar. Döller bu amaçla elma ağaçlarını aradıklarında, elmalar üzerinde gelişen ve aynı tercihleri paylaşan diğer sinekler ile çiftleştiler.

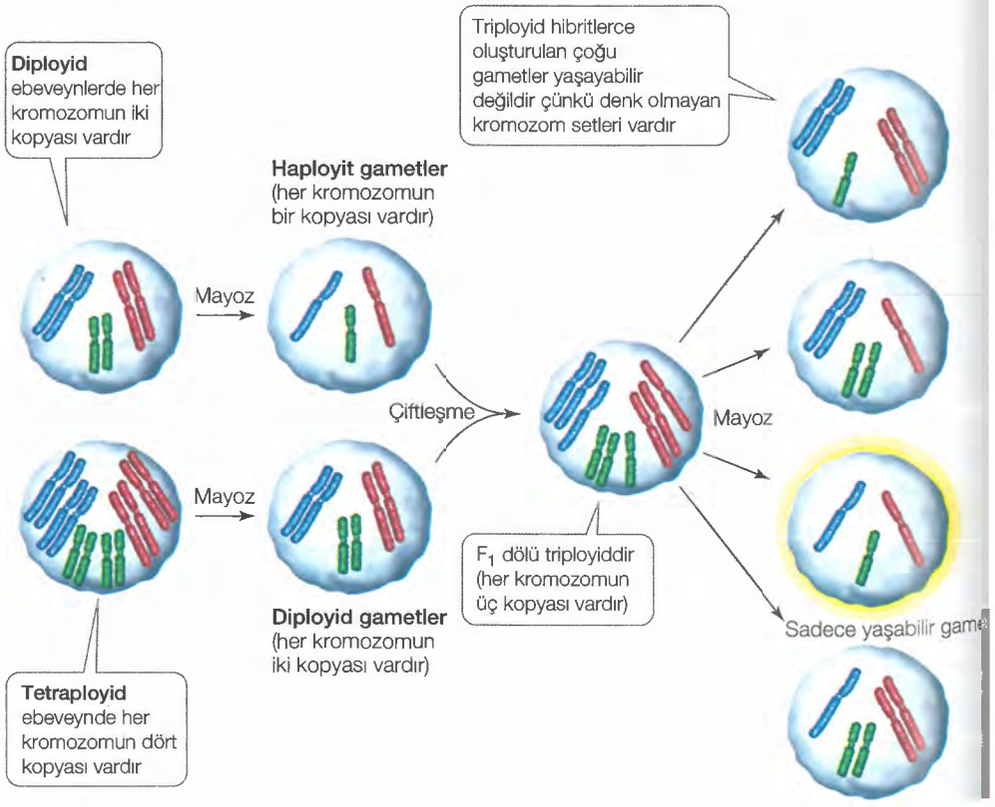
Günümüzde Birleşik Devletlerin doğusunda *Rhagoletis pomonella*'nın iki grubu, ayrı türler olma yolunda olabilirler. Bir grup sadece alıç meyveleri üzerinde çiftleşip alıç meyvelerine yumurta bırakırken diğer grup bunu elma üzerinde yapmaktadır. Bu iki başlangıç türü, kısmen üreme izolasyonu kazanmıştır. Çünkü bunlar aynı meyve üzerinde gelişmiş bireyler ile çiftleşmektedirler ve yılın farklı zamanlarda pupadan çıkmaktadırlar. Buna ek olarak, elma ile beslenen sinekler, eskiye göre daha hızlı gelişecek şekilde evrilmişlerdir.

*Rhagoletis pomonella*'da ekolojik izolasyon nedeniyle gerçekleşmekte olan simpatrik türleşme, çoğunlukla tek bitkiden beslenen böceklerde yaygın şekilde oluyor olabilir. Diğer yandan, simpatrik türleşmenin en yaygın oluşma şekli **poliploidi** ya da kromozom setlerinin duplikasyonudur (bakınız Kısım 11.5). Poliploidi ya tek türde kromozom sayısının duplikasyonuyla (**otopoliploidi**) ya da iki farklı türün kromozomlarının kombinasyonuyla (**allopoliploidi**) ortaya çıkabilir.

Otopoliploid bir birey, kazara kromozom sayısı yarıya indirgenmemiş (iki kromozom takımı olan) gametlerin tetraploid (dört kromozom takımı olan) bir birey oluşturmak için birleşmesi sonucu oluşur. Aynı türe ait diploid ve tetraploid bireylerin dölleri üreme bakımından yalıtılmışlardır; çünkü oluşan hibrid döl, triploid olup genellikle de kısırdır; yaşayabilir gametler oluşturamazlar çünkü bunların kromozomları mayozda eşit olarak ayrılmazlar (**Şekil 23.8**). Bu yüzden tetraploid bir birey diploid bir birey ile çiftleşme sonucunda yaşayabilir yavrular üretemez – ama kendi kendini döllerse ya da başka bir tetraploid birey ile çiftleşirse bunu *yapabilir*. Bu yüzden poliploidi iki kuşakta tam bir üreme izolasyonunun oluşmasına neden olabilir. Bu durum türleşmenin kademeli bir süreç olduğu genel kuralına önemli bir istisna oluşturur.

Allopoliploidler iki farklı türün bireyleri çiftleştiğinde de ortaya çıkabilir. Bu şekilde oluşan melezleşmeler sıklıkla normal mayozu kesintiye uğratarak kromozom sayısının ikiye katlanmasına neden olabilmektedir. Allopoliploidler, genelde verimlidir. Çünkü her bir kromozomun mayozda eşleşebileceği birbirine tamamen benzer bir eşi bulunmaktadır.

Poliploidi sonucu oluşan türleşme, bitkilerin evriminde özellikle önemli olmuştur. Botanikçiler, çiçekli bitkilerin yüzde 70'inin ve eğreltiotu türlerinin yüzde 95'inin yakın zamana ait poliploidleşme nedeniyle ortaya çıktığını tahmin etmektedirler. Bunların bazıları, iki farklı türün kromozom duplikasyonunu ve kendileşmeyi takiben melezleşmeyle ortaya çıkmıştır. Diğer birçok tür, poliploid atalardan türemiştir, öyle ki yeni türler duplike olmuş kromozom setlerini de paylaşırlar. Poliploidi yoluyla yeni türlerin oluşumu, bitkilerde hayvanlara kıyasla daha kolay oluşur, çünkü birçok bitki kendileşmek suretiyle üreyebilmektedir. Bunun yanı sıra, eğer poliploidi bir ebeveynin birkaç dölünde birden ortaya çıkarsa, ikizlerden biri diğerini dölleyebilmektedir.




**Şekil 23.8 Tetraploidler, Diploid Atalarından Üreme Bakımından İzole Olmuşlardır** Diploid ve tetraploid ebeveynlerin triploid dölleri hayatta kalır ve eşeysel olgunluğa erişse de, üretilen gametlerin büyük çoğunluğu anöploid (dengesiz) kromozom sayısına sahiptir. Böylesi triploid bireyler, fiilen kısırdır (Basitleştirmek için, şekillerde sadece üç kromozom gösterilmektedir; aslında çoğu türde daha fazla kromozom vardır.)

## 23.2 ÖZET

**Allopatrik türleşme, populasyonların coğrafik bir engelle ayrılması sonucu oluşur; bu, çoğu organizmada görülen baskın türleşme biçimidir. Simpatrik türleşme, ekolojik izolasyon sonucunda oluşabilir, ancak bitkiler arasında ve bazı hayvanlarda simpatrik türleşmenin en yaygın nedeni poliploididir.**

- İki nesilde poliploidi sonucunda türleşme nasıl meydana gelebilir? **Bakınız s. 488**
- Bir tür için işleyen etkin bir gen akış bariyerinin diğer bir türü neden etkin olarak izole edemeyebileceğini açıklayınız.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 23.2 • Türleşme Mekanizmaları

Biraz önce gördüğümüz gibi, poliploidi iki nesilde ebeveyn türden üreme bakımından tamamen izole olmuş yeni bir türün oluşumuna neden olabilmektedir. Ancak fiziksel bir engelle ayrılmış çoğu populasyonda üreme izolasyonu çok yavaş oluşmaktadır. Populasyonlar, birbirlerinden ayrıldığında üreme izolasyonun nasıl oluştuğunu görelim.

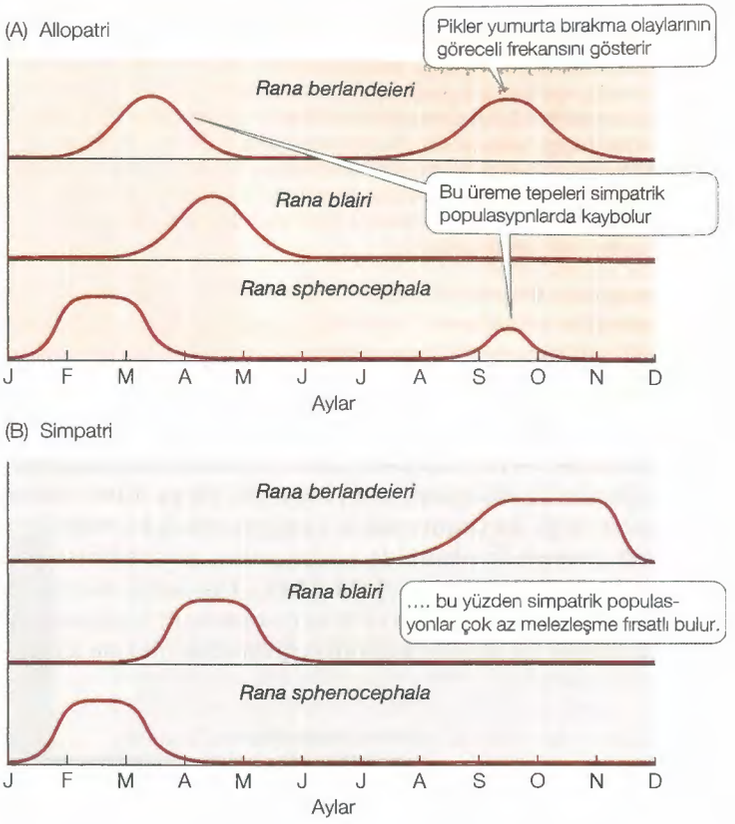
# 23.3 Yeni Oluşmuş Türler Bir Araya Geldiğinde Ne Olur?

Önceki kısımda gördüğümüz gibi, gen akışı bir engelle kesildiği zaman, genetik farklılaşma nedeniyle üreme izolasyonu gelişebilir. Nesiller boyunca, biriken genetik farklılaşma sonucu iki populasyonun üyelerinin çiftleşebilme ve yaşayabilir döl verme olasılığı azalır. Bu sayede, iki populasyondaki genetik değişimlerin bir yan ürünü olarak üreme izolasyonu oluşur. Hangi mekanizmalar, populasyonlar arasında gen akışını önler ya da azaltır ve nihayetinde üreme izolasyonuna yol açar? Üreme izolasyon mekanizmaları, iki büyük kategoriye ayrılmaktadır: **prezigotik üreme engelleri** farklı tür ya da populasyonların döllenme öncesinde çiftleşmelerini engelleyecek şekilde etki gösterirken, **postzigotik üreme engelleri,** döllenme sonrasında yaşayabilir döllerin gelişimini ya da üretkenliğini azaltacak şekilde etki göstermektedir.

### Prezigotik engeller döllenmeyi önler

Prezigotik mekanizmalar, döllenme öncesinde devreye girer ve birkaç çeşit üreme izolasyonuna yol açar.

**HABİTAT İZOLASYONU** Farklı türlerin bireylerinde, içinde yaşadıkları ve çiftleştikleri farklı habitatlar için genetik tercihler evrimleştiğinde ardışık çiftleşme dönemlerinde biraraya hiç gelemeyebilir. Birleşik Devletlerin doğusundaki *Rhagoletis* sinekleri (Kısım 23.2'de tartışılmıştı) ve bu bölümün başlangıcında tanımlanan deneydeki *Drosophila* sinekleri, böylesi bir habitat izolasyonunu yaşamışlardır.




**Şekil 23.9 Üç Kurbağa Türünün Üreme Dönemlerindeki Zamansal İzolasyon** (A) Üç *Rana* türünün üreme döneminin zirvesi bu türlerin fiziksel olarak ayrı (allopatri) olduğu zamandır. (B) *Rana* cinsinin iki ya da daha fazla türü aynı alanda (simpatrik) bulunduğunda, her türün üreme sezonlarının zirveleri arasındaki çakışma önemli derecede azalır ya da ortadan kalkar. Sadece bir türün bulunduğu alanlarda, üreme sezonu daha geniştir. Çakışmanın olduğu alanlardaki hibridleşmeye karşı olan seçilim prezigotik izolasyon mekanizmasını güçlendirmektedir.

**ZAMANA DAYALI İZOLASYON** Pek çok organizmanın belirgin bir çiftleşme dönemi vardır. Eğer iki yakın akraba tür yılın (ya da günün farklı zamanlarında) farklı zamanlarında ürerse, bu iki tür hiçbir zaman hibridleşme şansı bulamayabilir. Örneğin yakın akraba üç leopar kurbağası türünün simpatrik populasyonlarının her biri yılın farklı zamanlarında üremektedir (**Şekil 23.9**). Her ne kadar üreme dönemlerinde kısmi bir çakışma olsa da, hibridleşme fırsatları en az düzeydedir.

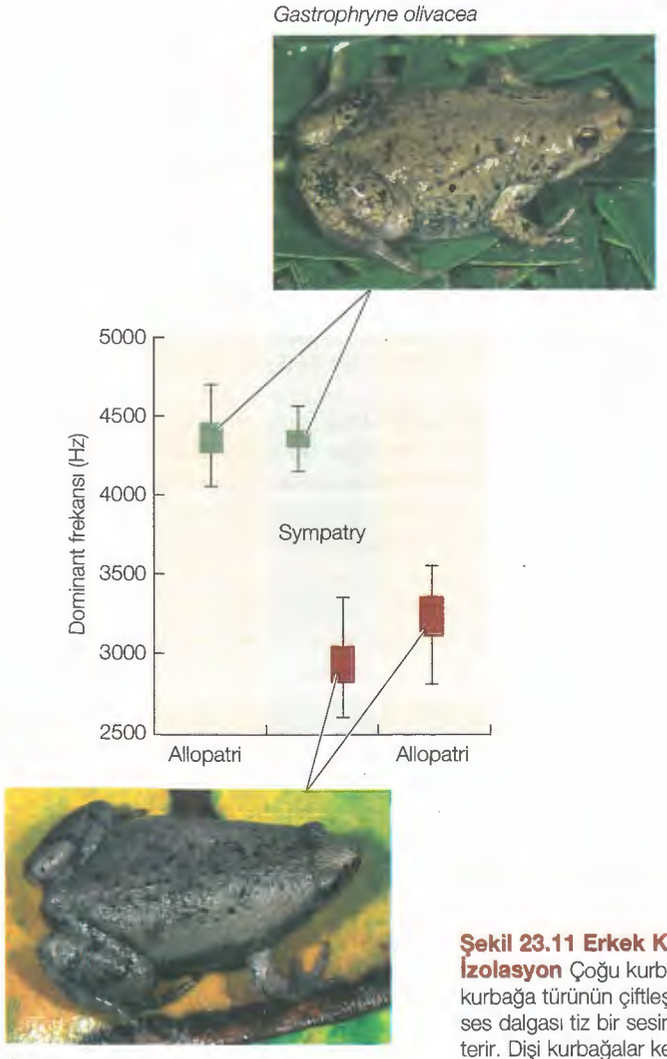
**MEKANİK İZOLASYON** Üreme organlarının şekli ve büyüklüklerindeki farklılıklar, farklı türlerin gametlerinin birleşmesini engelleyebilmektedir. Hayvanlarda bu durum erkek ve dişiler üreme organlarının şeklinin uyumuyla ilişkilidir. Öyle ki türler arasındaki üreme, uyumsuz yapılar nedeniyle fiziksel olarak mümkün değildir. Bitkilerde, türler arasındaki mekanik izolasyon tozlaştırıcı ile ilgilidir. Örneğin, *Cryptostylis* cinsi türleri, özel bir yaban arısı türü görünümündedir ve koku yayar (**Şekil 23.10**). Erkek bir yaban arısı, çiçekle çiftleşmeye geldiğinde (dişi bir yaban arısı sanarak), çiftleşme girişimi çiçek üzerindeki başçık ve tepeciklerin uygun kon-



**23.10 Mimikri Nedeniyle Mekanik İzolasyon** Pek çok orkide türü, çiçekleri spesifik bir bal arısı ya da yaban arısı türüne benzediği ve bunlar gibi koktuğu için üreme izolasyonu kazanmışlardır (bu durum tozlaşmayı sağlayan spesifik böceğin çiftleşme aktivitelerini indüklemektedir). Çiçek üzerindeki başçık ve tepeciklerin yerleşimi çiçekle "çiftleşen" böceklere ve daha sonra bu polenler bu böceğin tekrar çiftleşme girişiminde bulunduğu çiçeğe polen transferine neden olur. Burada bir Avustralya orkide türü ve onun tozlaştırıcısı olan Lissopimpla cinsine ait bir erkek yaban arısı (*Cryptostylis sp.*) görülmektedir.

figürasyonu nedeniyle çiçek ve yaban arısı arasında polen transferiyle sonuçlanır. Böcekler; çiçeği ziyaret eder; fakat onunla çiftleşmeye kalkışmayacak olsa çiçekten böceğe polen transferi gerçekleşmez.

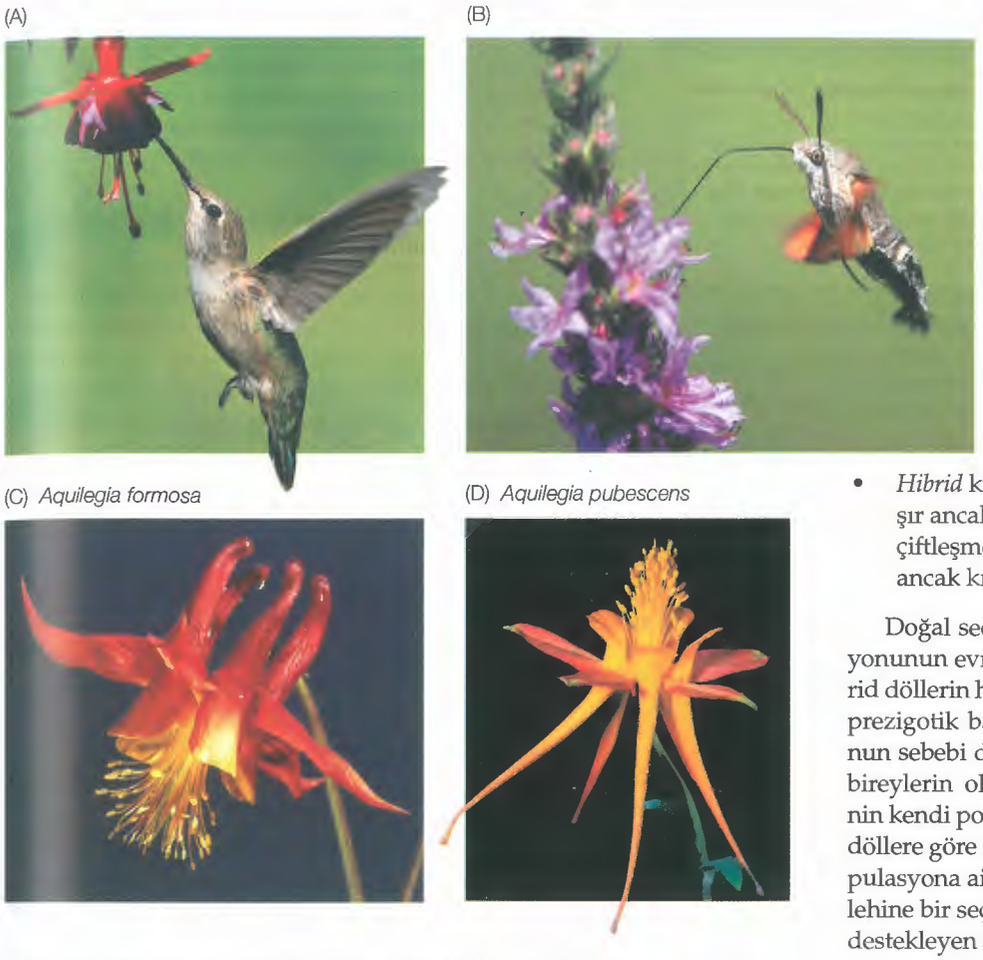
**DAVRANIŞA DAYALI İZOLASYON** Bir türün bireyleri diğer türün bireylerini çiftleşmek için potansiyel bir eş olarak kabul etmeyebilir ya da tanımayabilir. Örneğin, erkek kurbağaların üreme döneminde çıkardıkları çağrı sesleri, akraba türler arasında hızla farklılaşabilir (**Şekil 23.11**). Dişi kendi türünden bir erkeğin çağrısına cevap verir ve ona yaklaşır; fakat ona çok yakın akraba bir türün erkeğinin çağrısını bile dikkate almaz.




Bazen bir türün eş seçimi, diğer bir türün bireylerinin davranışıyla yönlendirilir. Örneğin, iki bitki türünün melezleşip melezleşmeyeceği tozlaştırıcılarının besin tercihlerine bağlı olabilir. Bitkilerin renk ve şekil gibi çiçek özellikleri, çiçeklerin hangi tozlaştırıcıyı cezp edeceğine ya da polenlerin tozlaştırıcının vücudunun neresinde depolanacağına etki ederek üreme izolasyonunu artırabilir. Çiçekleri sarkan avize şeklinde olan bir bitki (**Şekil 23.12A**), çiçekleri dik olan bir bitkinin (**Şekil 23.12B**) tozlaştırıcısından farklı fiziksel özelliklere sahip bir hayvan tarafından tozlaştırılacaktır. Çünkü her bir tozlaştırıcı, farklı bir çiçek tipini tercih eder (ve uyum sağlamıştır). Tozlaştırıcılar nadiren polenleri bir bitkiden başka bir bitkiye taşır. Tozlaştırıcı davranışına bağlı böylesi bir izolasyon, Kaliforniya dağlarında simpatrik olarak yaşayan çiçek rengi, yapısı ve oryantasyonun bakımından ayrılmış iki hasekiküpesinde (*Aquilegia*) görülmektedir. Sarkan avize şekilli çiçeklere ve kısa mahmuzlara (diken benzeri, nektar içeren yapılar) sahip *Aquilegia formosa* sinekkuşları (**Şekil 23.12C**) tarafından tozlaştırılır. Dik duran, daha açık renkli ve uzun dikenli çiçeklere sahip olan *A. pubescens* ise şahin güveleri (**Şekil 23.12D**) tarafından tozlaştırılır. Her ne kadar bu iki tür aynı coğrafik alanda bulunsalar da tozlaştırıcılardaki farklılık, bu türlerin üreme bakımından fiilen izole oldukları anlamına gelir.

**GAMET İZOLASYONU** Bir türün spermi, yumurtaların uygun cezp edici kimyasallar salmaması nedeniyle diğer türün yumurtalarına tutunamayabilir; ya da kimyasal uyumsuzluk nedeniyle spermler yumurtaya giremeyebilir. Bu yüzden, her

**Şekil 23.11 Erkek Kurbağaların Çiftleşme Çağrıları Nedeniyle Oluşan Davranışsal İzolasyon** Çoğu kurbağa türünün erkekleri türe özgü çağrılar yapar. Şekilde görülen yakın akraba iki kurbağa türünün çiftleşme döneminde çıkardıkları seslerin baskın frekansı bakımından (yüksek frekanslı bir ses dalgası tiz bir sesin ve düşük frekanslı bir ses daha kalın bir sesin oluşmasına neden olur) farklılık gösterir. Dişi kurbağalar kendi türlerinden erkek çağrılarına ilgi duyar. İki türün çıkardıkları seslerdeki farklılığın, simpatrik alanlarda allopatrik alanlardakine göre daha belirgin olduğuna dikkat ediniz.




**Şekil 23.12 Çiçek Morfolojisi Tozlaştırıcı Morfolojisiyle İlişkilidir** (A) Bu sinekkuşunun morfolojisi ve davranışı, çiçekleri baş aşağı duran bitkilere yaklaşmaya uyumludur (B) Bu şahin güvesinin nektar almaya yarayan hortumu, çiçekleri yukarı doğru olanlara uyumludur. (C) *Aquilegia formosa* türünün çiçekleri normalde baş aşağı durur ve sinekkuşları tarafından tozlaştırılır. (D) *A. pubescens* türünün çiçekleri, şahin güvesi tarafından tozlaştırılmaya olanak sağlamak için yukarı doğru durmaktadır. Çiçekteki uzun dikenler, diğer bazı potansiyel tozlaştırıcıların yaklaşmasını sınırlandırıyor gibi gözükmektedir.

ne kadar iki türün bireyleri çiftleşmeye kalkışsalar da, gametler hiçbir zaman zigot oluşturmak için birleşemez. Örneğin, denizkestanesi türleri arasında gamet izolasyon oluşmuştur. Denizkestanesi spermlerinde bindin adı verilen bir protein bulunur; bu protein, spermin yumurtaya bağlanmasında işlev görür. Tüm denizkestaneleri, yumurta tanıyıcı bu proteini üretir; fakat bu proteini kodlayan gen sekansı türler arasında hızlı bir biçimde farklılaşır. Sperm proteini, sadece aynı türün yumurtalarına bağlanacak şekilde evrimleşir ve böylece türler arası hibridleşme önlenir.

### Postzigotik engeller türleri döllenme sonrasında izole edebilir

İki farklı populasyona ait bireyler arasında tam prezigotik üreme engeli yoksa postzigotik üreme engelleri türlerin karışmasını önleyebilmektedir. Populasyonlar birbirlerinden yalıtılmışken biriken genetik farklılık, birkaç şekilde hibrid döllerin hayatta kalmasını ya da üremesini azaltabilir:

- *Düşük hibrid zigot yaşayabilirliği.* Hibrid zigotlar, ya gelişim sürecinde ölmeleri ya da erginleştiğinde çiftleşemeyecek derecede şiddetli anormaliler geliştirmeleri nedeniyle normal şekilde olgunlaşamayabilir.
- *Düşük hibrid ergin yaşayabilirliği.* Hibrid döller, normal döllere göre, populasyon içi çiftleşmelerden kaynaklı daha düşük yaşayabilirliğe sahip olabilmektedirler.
- *Hibrid* kısırlığı. Hibridler normal şekilde olgunlaşır ancak kısır olabilirler. Örneğin, eşek ve atların çiftleşmesinden oluşan döller (katırlar) sağlıklıdır ancak kısırdır, yavru meydana getiremezler.

Doğal seçilim doğrudan postzigotik üreme izolasyonunun evrimi lehine işlememesine karşın, eğer hibrid döllerin hayatta kalabilirliği düşükse, doğal seçilim prezigotik bariyerlerin evrimi lehinde işleyebilir. Bunun sebebi diğer populasyona ait bireyler ile çiftleşen bireylerin oluşturduğu döllerin hayatta kalabilirliğinin kendi populasyonuyla çiftleşen bireylerden oluşan döllere göre daha az olmasıdır. Bu durumda, diğer populasyona ait bireylerle çiftleşmekten kaçınan bireyler lehine bir seçilim avantajı sağlayacak ve bu kaçınmayı destekleyen özellikler lehine işleyen bir doğal seçilim olacaktır. Prezigotik engellerin bu şekilde kuvvetlendirilmesine **soya yönelme** (**reinforcement**) adı verilir.

Teksas Üniversitesi'nden Donald Levin, Teksas'taki *Phlox drummondii* türüne ait bireylerin büyük çoğunluğunda çiçeklerin pembe olduklarını belirledi. Ancak *P. drummondii*, pembe çiçekli *P. cuspidata* ile simpatrik olarak yaşadığı yerlerde kırmızı çiçeklere sahiptir. Başka hiçbir *Phlox* türünde çiçekler kırmızı değildir. Levin, iki türün simpatrik bulunduğu yerlerde, soya yönelmenin kırmızı çiçeklerin evrimi ile sonuçlandığını açıklayabilecek bir deney yaptı (**Şekil 23.13**).

Soya yönelme, potansiyel olarak hibrid oluşturan türlerin simpatrik ve allopatrik populasyonlarını karşılaştırarak da saptanabilir. Eğer soya yönelme oluşuyorsa, o zaman yakın akraba türlerin simpatrik yaşayan iki türü, aynı türün allopatrik populasyonlarında olduğundan daha etkili prezigotik üreme bariyerleri evrimleştiriyor olmalıdır. Şekil 23.9'da gösterilen zamansal izolasyon ve Şekil 23.11'de gösterilen davranışsal izolasyon örnekleri, prezigotik engellerin soya yönelmesini göstermektedir. Kurbağaların simpatrik populasyonlarının üreme dönemleri (Şekil 23.9) aynı türlerin allopatrik populasyonlarınkine göre daha az çakışmaktadır. Benzer şekilde, Şekil 23.11'de gösterilen kurbağa çiftleşme çağrılarının frekansları, simpatrik populasyonlarda allopatrik populasyonlara göre çok daha farklıdır. Her iki durumda da, simpatrik alanlarda hibridlere karşı bir seçilim olmuş gibi görünmektedir; bu yüzden hibridleşmeyen bireylerin gelecek nesillere daha fazla gen bırakması daha olasıdır.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 23.13 Çiçek Rengi, *Phlox* Cinsinde Bir Üreme Engelini Güçlendirir

Çoğu *Phlox drummondii* çiçekleri pembe renklidir; fakat her zaman pembe çiçekli olan *P. cuspidata* ile simpatrik olarak bulundukları alanlarda çoğu *Phlox drummondii* bireyleri, kırmızı çiçeklidir. Çoğu tozlaştırıcı, tercihen bu çiçek renklerinden birine ya da diğerine sahip olan çiçekleri ziyaret eder. Donad Levin, bu deneyde, çiçek renginin bir prezigotik üreme engelini güçlendirip güçlendirmediğini ve türler arası hibridleşmeyi azaltıp azaltmadığını inceledi.

**HİPOTEZ** **Kırmızı çiçekli *P. drummondii* bireylerinin *P. cuspidata* bireyleri ile hibridleşme olasılığı pembe çiçekli *P. cuspidata* bireylerine göre daha azdır.**

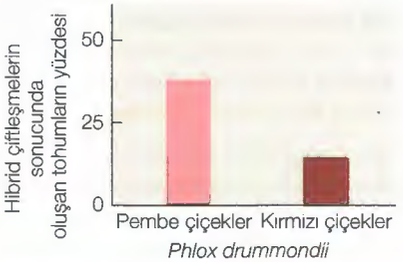
**YÖNTEM**

1. Pembe çiçekli birçok *P. drummondii* i bireyinin olduğu bir alana eşit sayıda kırmızı ve pembe çiçekli *P. cuspidata* bireyi getir.




2. Çiçeklenme sezonu sona erdikten sonra, her iki renkteki *P. drummondii* bireylerince oluşturulmuş tohumların genetik kompozisyonunu değerlendirerek melezleşmeyi hesapla.

**BULGULAR** Pembe renkli *P. drummondii*, bireyleri tarafından oluşturulmuş tohumların %38'i P. cuspidata ile hibridleşme ile oluşmuştur. Kırmızı çiçekli bireyler tarafından üretilen tohumların sadece %13'ü genetik olarak melezdiler.




**SONUÇ** ***P. drummondii* ve *P. cuspidata* iki türün çiçekleri renk bakımından farklılık gösterdiklerinde hibridleşme oluşturma olasılığı düşüktür.**

**EK ARAŞTIRMA:** Bu deney, esasen tür içi polen veren ve alan Phlox bitkileri için muhtemel üreme avantajlarını adres göstermedi. Böylesi bir avantajı ölçmek için bir deney tasarlayabilir misiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Soya yönelme sürecinde, yakın akraba türler yayılış alanları çakıştığında hibridleşmekte ve hibridleşme yıllarca devam edebilmektedir. Üreme engellerinin farklı populasyonlardan bireylerin çiftleşmesini ve döl vermesini tamamen engellemediğinde ne olduğuna bakalım.

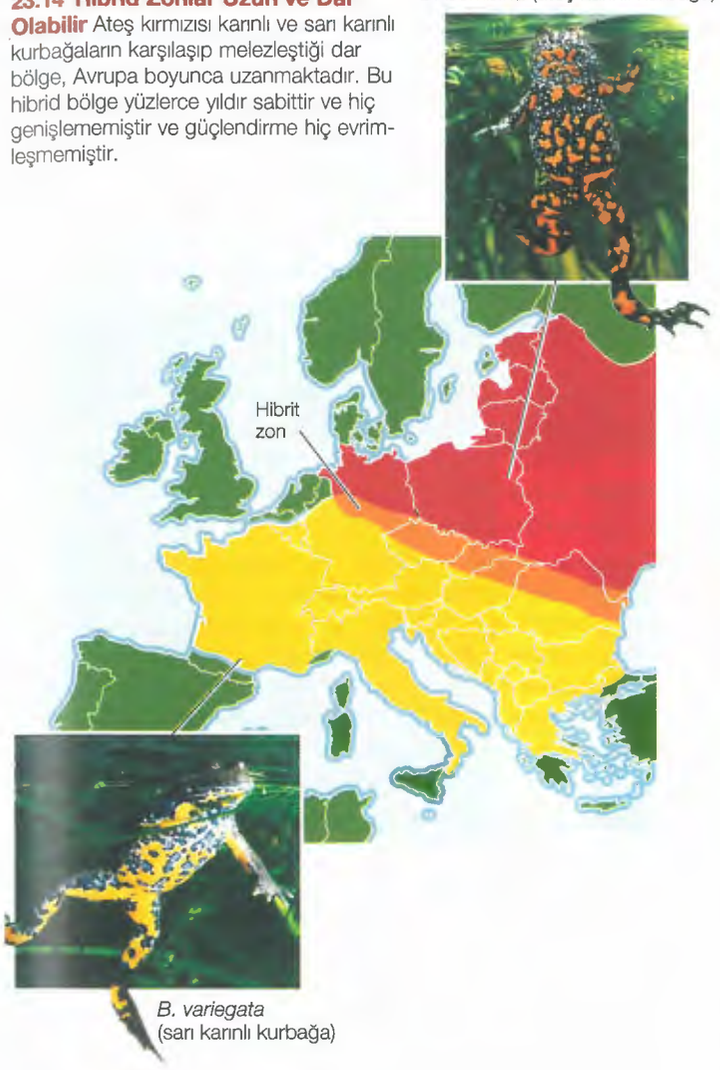
### Üreme izolasyonu tamamlanmadığında hibrid zonlar oluşabilmektedir

Daha önce izole olmuş populasyonlar arasında üreme izolasyonu tamamlanmadan bu populasyonlar tekrar temas sağladıklarında, bu iki populasyona ait bireyler kendi aralarında üreyebilmektedirler. Böylesi hibrid oluşturmanın üç olası sonucu vardır.

- Hibrid döller, aynı populasyondan bireylerin çiftlemelerinden oluşan döllerle eşit uyum gücüne sahiplerse hibridler her bir atasal türün bireyleriyle çiftleşecektir. Süreç içerisinde gen havuzları tamamen karışacak ve sonuçta her ikisi tek bir tür haline gelecektir.
- Hibrid döller daha düşük uyum gücüne sahipse, soya yönelme nedeniyle prezigotik üreme engellerini güçlendiren tam bir üreme izolasyonu evrimleşebilmektedir.
- Hibrid döllerin bazı dezavantajları olsa bile, dar bir **hibrid zon** –genetik olarak ayrı olan populasyonların bir arada olduğu ve atasal populasyonların karışımı olan döllerin oluştuğu bir bölge– soya yönelmenin yokluğunda ya da soya yönelme tamamlanmadan önce oluşabilir.

Hibrid zon ilk oluştuğunda, çoğu hibridler iki populasyonun saf bireyleri arasındaki çaprazlanmaların dölleridir. Bununla birlikte ardışık kuşaklar, orijinal iki populasyondan türemiş genlerin farklı oranlarına sahip birey çeşitlerinden oluşacaktır. Bu sayede hibrid zonlar, nesiller boyunca oluşan rekombinant bireylerden oluşur. Ayrıntılı genetik çalışmalar, hibrid zonların neden dar ve uzun sürelerde kalıcı olabildiği hakkında çok daha fazla şey söyleyebilir.

*Bombina* cinsine ait iki Avrupa karakurbağası türü arasında oluşan hibrid zon yoğun bir şekilde çalışılmıştır. Ateş karınlı kurbağa (*B. bombina*), batı Avrupa'da yaşar; yakın akrabası olan sarı karınlı kurbağa (*B. variegata*) Batı ve Güney Avrupa'da yaşar. Bu iki türün yayılış alanları batı Almanya'dan Karadeniz'e kadar uzanan 4.800 kilometrelik uzun fakat dar bir bölgede çakışır (**Şekil 23.14**). Bu iki türün hibridlerinde, pek çoğu öldürücü olan bir dizi kusur vardır. Yaşayabilen hibridlerde biçimsiz ağız, omurgaya yapışık kaburgalar ve eksik sayıda omur gibi iskelet bozuklukları sıklıkla görülmektedir. Araştırmacılar, hibrid zondaki binlerce kurbağanın izlenmesi sonucunda, hibrid bir kurbağanın saf bir kurbağanın yarısı kadar bir uyum gücüne sahip olduğunu buldular. Hibridler aleyhine güçlü bir seçilim olduğundan ve ergin kurbağalar uzun mesafelere gidemediğin-




**23.14 Hibrid Zonlar Uzun ve Dar Olabilir** Ateş kırmızısı karınlı ve sarı karınlı kurbağaların karşılaşıp melezleştiği dar bölge, Avrupa boyunca uzanmaktadır. Bu hibrid bölge yüzlerce yıldır sabittir ve hiç genişlememiştir ve güçlendirme hiç evrimleşmemiştir.

den hibrid zon dar kalır. Bu zon, yüzlerce yıldır ısrarla orada durmaktadır. Çünkü her iki türe ait birçok birey, hibrid zon içerisine kısa mesafelerde hareket ederek hibrid populasyonu sürekli takviye etmektedir.

## 23.3 ÖZET

**Üreme izolasyonu prezigotik ya da postzigotik engeller nedeniyle ortaya çıkabilmektedir. Temas bölgesindeki hibridlerin daha düşük uyum gücü, prezigotik üreme engellerinin kuvvetlenmesine neden olabilir.**

- Değişik tiplerde prezigotik ve postzigotik bariyerler tanımlayınız. **Bakınız ss. 488-491**
- Hibrid nesillerin hayatta kalma şansı populasyon içi çiftleşmeler sonucu oluşan döllerden daha düşük olduğunda prezigotik bariyerlerin kuvvetlenmesi neden olasıdır? **Bakınız s. 491**

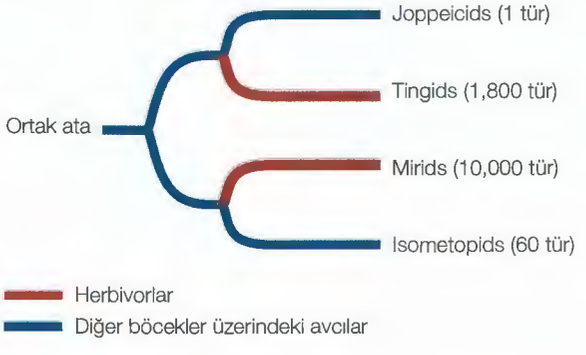
Bazı organizma grupları, çok sayıda türe sahipken diğer bazı grupların çok az sayıda türü vardır. Hawaii adalarının küçük bir kesiminde 20 milyon yıllık bir süreçte *Drosophila*'nın yüzlerce türü evrimleşmiştir. Bunun aksine, her ne kadar milyonlarca yıldır ısrarla varlıklarını sürdürmelerine rağmen atnalı yengeçlerinin yeryüzünde sadece birkaç türü ve ginkgo ağacının ise sadece tek bir türü vardır. Niçin farklı organizma grupları, böylesine farklı türleşme oranlarına sahiptir?

# 23.4 Türleşme Oranları Niçin Farklılık Gösterir?

Türleşme oranları (belirli bir zaman sürecinde yeni tür oluşturmak üzere ayrılan mevcut türlerin oranı) çok farklıdır. Çünkü bir soy hattının iki ya da daha fazla türe ayrılma olasılığını etkileyen birçok faktör vardır. Belirli bir soy hattının ikiye bölünme olasılığını etkileyen faktörler nelerdir?

Diyetleri özelleşmiş olan populasyonların farklılaşma olasılığı, diyetleri genel olanlarınkine göre daha yüksektir. Diyetin türleşme oranı üzerindeki etkilerini incelemek için Charles Mitter ve arkadaşları, birbirine yakın akraba olan bazı yarımkanatlı (Hemiptera) gruplarında tür zenginliğini karşılaştırdılar. Bu grupların ortak atası, başka böceklerle beslenen bir avcı türdü. Ancak beslenme tarzının herbivorluğa (bitki ile beslenme) değişimi, en azından iki grubun evrimleşmesine yol açtı. Otçul gruplar avcı gruplara göre çok daha fazla tür içermekteydi (**Şekil 23.15**). Otçul yarımkanatlılar, tipik olarak bir ya da birkaç yakın akraba bitki türüyle beslenmeye özelleşmiştir. Buna karşın avcı yarımkanatlılar, birçok farklı böcek türüyle beslenme eğilimindedir. Konak bitkilerdeki yüksek çeşitlilik, otçul beslenmeye özelleşmiş olanlarda yüksek çeşitliliğin ortaya çıkmasına yol açabilir.

Hayvanlarla tozlaştırılan bitki gruplarındaki türleşme oranları, rüzgarla tozlaştırılanlara göre daha yüksektir. Ortalama olarak hayvanlarla tozlaştırılan grupların tür sayıları, rüzgarla tozlaştırılanlardakinin 2.4 katıdır. Hayvanlarla tozlaştırılan bitkilerdeki türleşme oranları, özelleşen tozlaştırıcılarla ilişkilidir. Hasekiküpelerinde (*Aquilegia*) uzun nektar mahmuzları olan soy hatlarında, nektar mahmuzları olmayanlara göre yeni türün evrimleşme oranı üç kat daha yüksek-

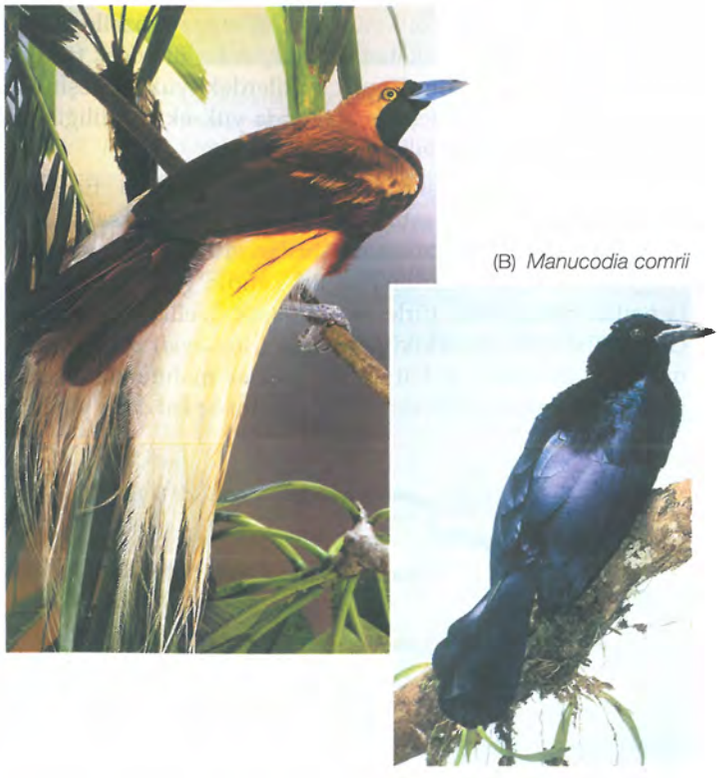



**Şekil 23.15 Diyetteki Değişimler Türleşmeyi Teşvik Edebilir** Yarımkanatlı böceklerin herbivor grupları yakın akrabası avcı gruplara göre birkaç kat daha hızlı türleşmişlerdir.

tir. Nektar mahmuzları, niçin türleşme oranını artırır? Uzun nektar mahmuzlarının çiçekleri ziyaret edecek tozlaştırıcı türlerinin sayısını sınırladığı açıktır ve bu da üreme izolasyonu fırsatlarını artmaktadır (bakınız Şekil 23.12).

Eşeysel seçilim mekanizmaları (bakınız Kısım 21.), türleşme oranını artırıyor gibi gözükmektedir. En çarpıcı eşeysel seçilim örneklerinden bazıları, karmaşık çiftleşme sistemleri olan kuşlarda görülür. Kuş gözlemcileri, Papua Yeni Gine'de bazıları uzun ve göz alıcı renkli kuyruk teleklerine sahip ve dişilerinden belirgin şekilde farklı (*eşeysel dimorfizm*) erkek cennet kuşlarının çiftleşme gösterilerine izlemek için binlerce kilometre yol kat ederler. Bu 33 türün pek çoğunda, erkekler gösteri alanlarında toplanır (lek oluşturma) ve dişiler çiftleşeceği erkeği seçmek için bu alanı ziyaret ederler. Çiftleşme sonrası, dişiler çiftleşme alanından ayrılır, yuvayı inşa eder, yumurta bırakır ve erkeklerini yardımı olmaksızın yavrularını besler. Erkekler daha fazla dişiyle flört etmek için gösteri alanında kalır (**Şekil 23.16A**).

Cennet kuşlarının en yakın akrabaları manukodlardır. Erkek ve dişi manukodlar, büyüklük ve tüylenme biçimi bakımından çok az fark gösterir (yani *eşeysel olarak monomorfiktirler*). Tek eşlidirler ve yavrularını beraberce büyütürler. Otuz üç cennet kuşu türüne karşılık sadece 5 manukod türü vardır




**Şekil 23.16 Eşeysel Seçilim Kuşlarda Yüksek Türleşme Oranına Neden Olabilir** (A) Cennetkuşları ve (B) Manukodlar Güney Pasifikte yaşayan yakın akraba kuşlardır. Bununla birlikte, türleşme oranı eşeysel olarak dimorfik ve çok eşli cennetkuşlarında (33 türü vardır), manukodlara (5 türü vardır) göre çok daha yüksektir.

(**Şekil 23.16B**). Bu sadece bir karşılaştırmadır ve kendi başına eşeysel olarak dimorfik olan kladların monomorfik kladlara göre türleşme oranının daha yüksek olduğunu göstermek için ikna edici delil olmayabilir. Ancak, biyologlar biri eşeysel olarak dimorfik ve diğer en yakın akrabasının monomorfik olduğu tüm kuş kladlarını karşılaştırdıklarında, eşeysel olarak dimorfik olan kladların daha fazla tür içerdiklerini görmüştür. Ancak, eşeysel dimorfizm niçin yüksek türleşme oranı ile ilişkili olsun?

Eşeysel olarak seçilmiş karmaşık davranışları olan hayvanların yeni tür oluşturma olasılığı yüksektir. Çünkü onlar, potansiyel çiftleşme eşleri arasında sofistike ayrımlar yaparlar. Kendi türlerinin üyelerini diğer türlerin üyelerinden ayırt ettikleri gibi kendi türlerinin bireyleri arasında da büyüklük, şekil, görünüş ve davranış açısından ustaca ayrımlar yapar. Böylesi ayrımlar hangi bireylerin çiftleşme ve nesil vermede en başarılı olduklarını önemli ölçüde etkiler ve hızlı prezigotik üreme bariyerlerinin evrimine yol açabilir.

Türleşme oranı, genellikle, yayılma (dispersal) yeteneği zayıf olan türlerde, bu yeteneği fazla olanlara göre daha yüksektir. Çünkü büyük ölçüde bir yerde kalmayı tercih eden bir türü bölmek için, dar engeller bile etkili olabilmektedir. Hawaii adalarında tek bir dar vadiye sıkışmış 1000 kadar kara salyangozu türü vardır. Kara salyangozları çok kısa mesafelere hareket edebildiklerinden, vadileri ayıran yüksek sırtlar onların yayılışını engelleyen etkili engellerdir.

Tek bir atadan çok sayıda yavru türün oluşması **evrimsel açılım** olarak adlandırılır. Bu hızlı çeşitlenme, bir seri türün evrimine neden olur ve bu türler değişik çevrelerde yaşar ve bu çevrelerinden faydalanmasını sağlayan özelliklerinde farklılıklar gösterirlerse bu açılımın **uyumsal** olduğu söylenir. Hawaii adalarında birçok çarpıcı uyumsal açılım yaşanmıştır. Hawaii adalarındaki 1.000 kara salyangozuna ek olarak, yerli biyotasında 1.000 çiçekli bitki, 10.000 böcek türü ve 1.000'den fazla kuş türü bulunmaktadır. Ayrıca, insanlar tarafından buraya taşınana kadar, yerli bir yarasa türünün dışında bu adalarda hiç bir amfibi ve karasal sürüngen türü bulunmamaktaydı. Hawaii adalarına özgü 10.000 böcek türünün 400 göçmen türden evrimleştiği düşünülmektedir; tüm yerli Hawaii karasal kuşlarının evriminden sorumlu sadece 7 göçmen türün olduğuna inanılmaktadır. Benzer şekilde, bu bölümün başlarında gördüğümüz gibi, Galápagos takımadalarındaki bir uyumsal açılım gaga büyüklüğü ve şekli bakımından (dolayısıyla kullandığı besin kaynağının da farklı olduğu) önemli derecede farklı 14 Darwin ispinozu türünün ortaya çıkmasına neden oldu (bakınız Şekil 23.7).

Gümüşi kılıçlar olarak bilinen 28 Hawaii ayçiçeği türü, bitkilerdeki en etkileyici uyumsal açılım örneklerindendir. DNA dizileri bu türlerin Kuzey Amerika'nın Pasifik sahilinde bulunan bir ayçiçeği türü ile (*Media sativa*) en yakın ortak atayı paylaştığını göstermektedir (**Şekil 23.17**). Anakaradaki tüm ayçiçekleri, küçük ve dik duran otlar (odunsu olmayan bitkiler) olmasına karşın gümüşi kılıçlar, yere yatık bitkileri ve dik duran otları, çalıları, ağaçları ve asmaları içermektedir. Gümüşi kılıç türleri, Hawaii adalarında deniz seviyesinden




**Şekil 23.17 Hawaii Gümüşi Kılıç Bitkilerinde Hızlı Evrim** Ayçiçeği ailesine yakın akraba üç ayçiçeği cinsine ait olan Hawaii gümüşi kılıç bitkilerinin, Kuzey Amerika'nın Pasifik sahilinden gelerek Hawaii'ye yerleşen tek bir ortak atadan (yukarıda sağda gösterilen ayçiçeğine benzer bir bitkiden) türedikleri düşünülmektedir. Burada görülen dört tür, her ne kadar morfolojilerinde önemli farklılıklar gösterseler de aslında çok yakın akraba türlerdir.

dağların ağaç sınırının üstüne kadar, neredeyse tüm habitatları işgal eder. Olağanüstü morfolojik farklılıklarına rağmen gümüş kılıçlar genetik olarak oldukça benzerdir.

Hawaii gümüşi kılıç bitkileri, büyüklük ve şekil bakımından anakaradaki ayçiçeklerine göre daha fazla çeşitlenmiştir. Çünkü bu bitkilerin ataları adalara ilk geldiklerinde, adalar çok az sayıda bitki barındırmaktaydı. Özellikle iri tohumlu bitkiler, okyanus adalarına nadiren taşındığından, adada çok az ağaç ve çalı bulunmaktaydı. Ağaçlar ve çalılar, birçok okyanus adasında otsu bitkilerden evrimleştiler. Bununla birlikte, ayçiçekleri anakarada çok uzun evrimsel geçmişi olan soy hatları içerisindeki pek çok ağaç ve çalı içeren ekolojik komüniteler içinde yaşarlar. Böylesi ortamlarda, "ağaç" tarzında yaşamdan faydalanabilme fırsatları çoktan ele geçirilmiştir.

## 23.4 ÖZET

**Yayılma yeteneği, beslenmede özelleşme ve eşeysel seçilim mekanizmaları, türleşme oranını etkilemektedir. Türleşme oranı, bitkilerde tozlaşma mekanizmalarına bağlı olabilmektedir. Açık ekolojik nişler, evrimsel açılımlar için fırsatlar sunmaktadır.**

- Bitkilerde tozlaştırıcıya özelleşmenin ve hayvanlarda eşeysel seçilimin, türleşme hızını nasıl artırdığını açıklayınız. **Bakınız ss. 493-494**
- Neden kurucu bir tür, izole bir coğrafik alanı işgal ettiğinde genellikle uyumsal açılımlar olur? **Bakınız s. 494**

Milyarlarca yıldır işleyen ve bu bölümde tanımlanan süreçler, her biri özel bir habitatta yaşamaya ve çevresel kaynakları özel bir şekilde kullanmaya uyum sağlamış milyonlarca türle organize bir yaşamın olduğu bir dünya ortaya çıkartmıştır. Gelecek bölümde türlerin genler ve genomlar düzeyinde nasıl evrimleştiklerini inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 23.1 Tür Nedir?

- **Türleşme** bir türün iki ya da daha fazla türe ayrıldığı ve daha sonra her birinin ayrı bir soy hattı olarak evrimleştiği bir süreçtir.
- **Biyolojik tür kavramı,** türleri üreme **izolasyonu** temelinde ayırmaktadır.
- **Morfolojik tür kavramı**, türleri fiziksel benzerlikleri temelinde ayırmaktadır; bu yaklaşım sıklıkla üreme bakımından izole olmuş gerçek tür sayısını olduğundan daha az ya da daha fazla olarak tahmin etmektedir.
- **Soy hattı** tür kavramı, evrimsel olarak bağımsız soy hatlarını tür olarak tanımlar ve biyologların türleri evrimsel süreç üzerinden değerlendirmesine olanak sağlar.

### 23.2 Yeni Türler Nasıl Ortaya Çıkar?

- Türleşme, genellikle bir populasyonda gen akışının kesilmesi nedeniyle ortaya çıkar.
- Dobzhansky-Muller modeli, türemiş iki tür arasında üreme izolasyonunun nasıl oluştuğunu tanımlar. **İnceleyiniz Şekil 23.2**
- **Allopatrik türleşme,** populasyonlar fiziksel bir engelle ayrıldığında ortaya çıkan baskın türleşme biçimidir. Bu türleşme biçimi, kurucu olayların ardından oluşabilmektedir. Bu durumda bir populasyonun bazı bireyleri bir engeli geçer ve izole yeni bir populasyon oluşturur. **İnceleyiniz Şekil 23.5, ANİMASYONLA ÖĞRENME 23.1**
- **Simpatrik türleşme,** iki grubun genomunun fiziksel bariyer olmaksızın ayrılması sonucunda ortaya çıkar. İki ya da daha fazla mikro çevrede (habitat) etkili olan dallandırıcı seçilim sonucunda meydana gelmektedir.
- **Simpatrik türleşme,** kromozom takımlarının sayısında bir artış olarak tanımlanan poliploidi aracılığıyla iki kuşak içerisinde oluşabilmektedir. Poliploidi bir populasyon içerisinde kromozom duplikasyonları sonucunda (**otopoliploidi**) ya da iki türün kromozomlarının birleşmesine neden olan melezleşmeler sonucunda (**allopoliploidi**) ortaya çıkabilmektedir. **İnceleyiniz Şekil 23.8, ANİMASYONLA ÖĞRENME 23.2**

### 23.3 Yeni Oluşmuş Türler Bir Araya Geldiğinde Ne Olur?

- **Prezigotik engeller** döllenme öncesi, **postzigotik engeller** ise döllenme sonrası üreme engeli olarak işlev görürler. Postzigotik engeller, tamamlanmamışsa doğal seçilim prezigotik engeller lehine işleyebilir **İnceleyiniz Şekil 23.9, 23.11**
- Daha önce izole olmuş ve aralarında üreme izolasyonu oluşmamış populasyonlar, tekrar bir araya geldiğinde hibrid zonlar oluşur. **İnceleyiniz Şekil 23.14**

### 23.4 Türleşme Oranları Niçin Farklılık Gösterir?

- Yayılma yeteneği, diyette özelleşme, tozlaşma biçimi ve eşeysel seçilim gibi faktörlerin tümü, türleşme oranını etkilemektedir. **İnceleyiniz Şekil 23.15**

**Bu bölümün kavram tekrarları için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 23.1**

## DENEME TESTİ

1. Biyolojik tür kavramı bir türü nasıl tanımlar?
   *a.* Diğer gruplardan üreme bakımından izole, kendi aralarında fiilen üreyebilen doğal populasyonlardır.
   *b.* Diğer gruplardan üreme bakımından izole, kendi aralarında üreme potansiyeli olan doğal populasyonlardır.
   *c.* Diğer gruplardan üreme bakımından izole, kendi aralarında fiilen ya da potansiyel olarak üreyebilen doğal populasyonlardır.
   *d.* Diğer gruplardan üreme bakımından izole olmayan, kendi aralarında fiilen ya da potansiyel olarak üreyebilen doğal populasyonlardır.
   *e.* Diğer gruplardan üreme bakımından izole olınamış ve kendi aralarında fiilen üreyebilen doğal populasyonlardır.
2. Aşağıdakilerden hangisi allopatrik türleşmenin oluşması için beklenen bir durum *değildir*.
   *a.* Kıta kayması sonucu daha önce birlikte olan soy hatlarını ayrılması.
   *b.* Bir dağ sırasının daha önce bir arada olan populasyonları ayırması.
   *c.* Bir bariyerin iki tarafındaki farklı ortamların populasyonları farklılaştırması.
   *d.* Bir türün yayılış alanının ara habitatın kaybıyla bölünmesi.
   *e.* Bir türün yayılış alanının bir kesiminde tetraploid bireylerin ortaya çıkması.
3. İspinozlar, Galápagos adalarında türleşmişlerdir. Çünkü,
   *a.* Galápagos adaları anakaradan çok uzak değildir.
   *b.* Galápagos adalarının kuşlarda simpatrik türleşmeyi teşvik ettiği düşünülmektedir.
   *c.* Farklı adalardaki ispinoz populasyonlarının melezleşmesi yüksek derecede poliploidiye neden olmuştur.
   *d.* Galápagos takımadalarının adaları, birbirlerinden çok az göç alacak derecede uzaktırlar.
   *e.* Galápagos takımadalarının adaları, birbirlerinden önemli derecede göç alacak kadar birbirlerine yakındır.
4. Aşağıdakilerden hangisi potansiyel bir prezigotik üreme engeli değildir?
   *a.* Üreme dönemlerinin zamansal ayrılması.
   *b.* Eşleri cezbeden kimyasallardaki farklılıklar.
   *c.* Hibrid kısırlığı.
   *d.* Çiftleşme alanlarının mekansal ayrımı.
   *e.* Yumurtaya giremeyen sperm.
5. Aşağıdakilerden hangisi simpatrik türleşmenin yaygın yollarından birisidir?
   *a.* Poliploidi
   *b.* Hibrid kısırlığı
   *c.* Üreme dönemlerinin zamansal ayrımı
   *d.* Çiftleşme alanlarının mekansal ayrımı
   *e.* Bir coğrafik bariyerin zorlaması
6. Dar hibrid zonlar uzun zamanlar var olmaya devam edebilir. Çünkü,
   *a.* hibridler daima dezavantajlıdır.
   *b.* hibridler sadece dar bölgelerde dezavantajlıdır.
   *c.* hibridler asla oluştukları yerlerden uzağa gidemezler.
   *d.* hibridleşme alanına gelen bireyler, daha önce diğer türe ait bireylerle karşılaşılmamış bireyler olduğundan üreme bariyerleri güçlenmemiştir.
   *e.* dar hibrid zonlar yapay olgulardır, çünkü biyologlar genellikle çalışmalarını türlerin birbirleriyle karşılaştıkları bölgelerle sınırlı tutarlar.

7. Türleşme için aşağıdaki cümlelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Her zaman binlerce yıl sürer.
   *b.* Üreme izolasyonu, ayrılan soy hatları arasında yavaşça oluşabilmektedir.
   *c.* Hayvanlarda fiziksel bir engelin oluşmasına gerek vardır.
   *d.* Bitkilerde genellikle poliploidi sonucunda ortaya çıkmaktadır.
   *e.* Bugün yaşayan milyonlarca türün ortaya çıkmasına neden olmuştur.
8. Aşağıdakilerden hangisi daha yüksek bir türleşme oranıyla ilişkilidir?
   *a.* Eşeysel dimorfik kuşların monomorfik kuşlarla karşılaştırılması
   *b.* Beslenmesi özelleşmiş böceklerle özelleşmemiş olanların karşılaştırılması
   *c.* Dağılma yeteneği düşük olan türlerle yüksek olanların karşılaştırılması
   *d.* Hayvanlarca tozlaştırılan bitkilerle rüzgarla tozlaştırılanların karşılaştırılması
   *e.* Yukarıdakilerin hepsi
9. Evrimsel açılımlar,
   *a.* genellikle kıtalarda oluşur, ancak takımadalarda nadirdir.
   *b.* kuş ve bitkilere özgüdür ve diğer organizma gruplarında değildir.
   *c.* kıtalarda olduğu gibi adalarda da olmuştur.
   *d.* büyük ölçüde genomun yeniden organize olmasını gerektirir.
   *e.* türce fakir çevrelerde hiçbir zaman olmaz.
10. Türleşme, evrimin önemli bir bileşenidir. Çünkü türleşme,
    *a.* doğal seçilimin üzerinde işleyeceği çeşitliliği üretir.
    *b.* genetik sürüklenme ve mutasyonların üzerinde işleyeceği çeşitliliği üretir.
    *c.* Charles Darwin'in evrim mekanizmalarını anlamasını sağlamıştır.
    *d.* evrimsel değişimi sürdüren yüksek yok oluş oranını üretmiştir.
    *e.* Dünya'nın, her biri özel bir yaşam biçimine uyum sağlamış, milyonlarca türe sahip olmasını sağlamıştır.

## TARTIŞMA

1. Kuzey Amerika kar kazlarının, mavi ve beyaz olmak üzere belirgin iki renk formu vardır. Mavi ve beyaz renkli formlar arasında çiftleşme yaygındır. Bununla birlikte, mavi bireylerin mavi bireylerle, beyaz bireylerin beyaz bireylerle çiftleşmesi şans eseri olabilecek çiftleşmeden daha sıktır. Mavi ve beyazların populasyonda eşit sayıda olduğunu ve oluşan tüm çiftleşmelerin yüzde 75'inin aynı renkten bireylerin çiftleşmeleri sonucunda oluştuğunu düşünün. Bu kazlardaki türleşme süreçleri hakkında nasıl sonuçlara varırdınız? Eğer çiftlerin yüzde 100'ü aynı renkten olsaydı ne olurdu?
2. Geniş Arktik kaz üreme hattının dar bir bölgesinde karışık renkli kaz çiftlerinin bulunduğunu düşünün. Mavi kazlar, bu dar bölgenin bir tarafında ve beyaz kazlar ise diğer tarafında bulunuyor olsun. Bu durumu göre 1. soruya verdiğiniz aynı cevabı verir miydiniz?
3. Birçok kelebek türü aralarında minimum gen akışının olduğu yerel populasyonlara bölünmüş olmasına karşın, bu türler, çoğunlukla populasyonlar arasında çok küçük morfolojik varyasyonlar sergilerler. Bu morfolojik benzerliğin sürdürülmesini sağlayan şeyin ne olduğunu saptamak için, yapabileceğiniz çalışmaları tanımlayınız.
4. Evrimsel açılımlar, okyanus adalarında yaygındır ve bu adalarda kolayca çalışılabilmektedir. Ne tipte *anakara* ortamlarında büyük evrimsel açılımlar bulmayı beklerdiniz? Niçin?
5. *Drosophila* cinsi meyve sinekleri, tüm Dünya'da yayılış göstermektedir, ancak cins içerisindeki türlerin %30-40'ı Hawaii adalarında (yeryüzündeki toplam karasal alanlarının %1'in den çok daha az kısmını oluşturmaktadır) bulunmaktadır. Bu dağılım örüntüsü, nasıl açıklanabilir?
6. Hangi faktörler bir soy hattında oluşan türleşmelerden daha hızlı bir yok olma oranına neden olabilir? İnsan aktivitelerine bağlı olarak türleşme artmaksızın yok olma olaylarının arttığı bazı soy hatlarının isimlerini veriniz.
7. Eğer hibridlerin düşük yaşayabilirliği lehine işleyen bir doğal seçilimin olmadığı doğruysa, niçin hibrid bireyler, çok sıklıkla, düşük yaşayabilirliğe sahiptir?

## EK ARAŞTIRMA

Şekil 23.12'de gösterilen iki *Aquilegia* türünde, çiçeklerin oryantasyonu ve çiçek mahmuzlarının uzunluğu, tozlaştırmayı sağlayan türle (arıkuşları ve şahin güveleri) ilişkilidir. Hasekiküpe'leri, başka özellikleri bakımından da çeşitlilik gösterir; örneğin, renkleri ve olasılıkla yaydıkları kokular da farklıdır. Değişik tozlaştırıcıların farklı hasekiküpesi türlerinin çiçekleri arasında ayrım yapmak için kullandığı özellikleri belirlemek için nasıl bir deney tasarlardınız?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Prezigotik Engellerin Güçlendirilmesi İçin Kanıtları İnceleme**

Şekil 23.13'ün temel alındığı bu çalışmada, *Phlox*'da prezigotik üreme engellerinin güçlendirilmesini çalışmak için Don Levin tarafından elde edilmiş verilerden bazılarını inceleyin. Deneyin tasarımını etüt edin ve sonuçların alternatif açıklamalarını değerlendirin.

# 24 Genlerin ve Genomların Evrimi

## Şoklamanın evrimi

Orta ve Güney Amerika'nın ünlü yılanbalığı dahil bazı balıklar kurbanlarını sersemleten yüksek voltajlı (650 volta kadar) elektrik deşarjları üretebilirler. Diğer bazı balık türlerinin daha zayıf elektrik deşarjları ürettikleri bilinmektedir. İkinci gruptaki türlerin çoğu görmeyle ilişkili işaretlerin sınırlı olduğu bulanık sularda yaşarlar; bu balıklar, elektrik sinyallerini kurbanlarını sersemletmek için değil onların yerini belirlemek için kullanırlar. Elektrik sinyalleri, aynı zamanda onların kendi türlerinin diğer bireyleri ile haberleşmelerini de sağlar.

Elektrik organları, birkaç balık soy hattında birbirinden bağımsız olarak evrimleşmiştir. Bu organlar nasıl evrimleşti? Önce elektrik sinyalinin fiziksel esasını ele alalım. *Voltaj kapılı sodyum kanalları* sinir, kas ve kalp dokularındaki hızlı elektrik sinyallerinin üretilmesi ve yayılmasını sağlayan büyük proteinlerdir (bakınız Bölüm 45). Hücre zarına gömülü haldeki sodyum kanalları açılma yönünde uyarıldıkça, sinirler boyunca akan elektrik sinyalleri kaslara iletilir. Bu kanallar, pozitif yüklü sodyum iyonlarının ($Na^+$) hücre içi konsantrasyonunun hücre dışına göre fazla olmasını kontrol eder. Bu durum sonuçta kas kasılmasına neden olacak şekilde kas yüzeyi boyunca iletilen bir elektrik şarjı ile sonuçlanır.

Omurgalıların çoğu, sodyum kanallarını oluşturan birkaç proteini kodlayan genlerin bir dizi farklı kopyasına sahiptir. Bu kopyalar, omurgalı genomunun erken döneminde meydana gelen bir dizi *gen duplikasyonu* sonucu ortaya çıktı. Bu duplikasyonlar, farklı doku tiplerinde farklı sodyum kanallarının var olmasını olası kılacak şekilde, protein işlevi için özelleşme sağladı. Elektrikli balıklar söz konusu olduğunda ise normalde kasta ifade edilen sodyum kanalı genlerinden biri faklılaştı ve yeni bir işlevsel protein evrimleşti. Gendeki nispeten az sayıda nükleotid pozisyonunda meydana gelen değişiklikler, değişikliğe uğramış sodyum kanallarının ortaya çıkması ile sonuçlandı; bu ise özel bir işleve şahip bir organın -yani dışarıya aktarılan elektrik enerjisinin üretilmesini sağlayan- gelişmesine yol açtı.

"Canlı batarya" şeklindeki elektrik organı, iskelet kasından bazı önemli farklılıklar gösterir. Bu organ, her biri değişikliğe uğramış kas hücresi olan ve düşük oranda elektrik şarjı üretme yeteneğine sahip olan çok sayıda *elektrositten* meydan gelmiştir. Elektrositler, tıpkı bir araba aküsündeki plakalar gibi diziler halinde yerleşmişlerdir. Ancak bu organ kas kasılması ve hareketi yerine, elektrik deşarjı üretir. Bu sinyal, türe-özgüdür ve tür içi haberleşmeyi sağladığı gibi aynı zamanda türler arası üreme izolasyon mekanizması olarak da iş görür (bakınız Bölüm 23).

Kas dokusundan elektrik organının birçok kez evrimleşmesi, belirli genlerdeki oldukça basit değişimlerle olasıdır; bu



**Bir Elektrik Balığı** Bir Batı Afrika nehir balığı türü olan fil burunlu balık (*Gnathonemus petersi*), sodyum kanal proteinlerinin değişikliğe uğraması ile evrimleşen ve zayıf deşarjlı elektrik organlarına sahip birçok türden biridir.



**Yüksek Voltajlı Bir Elektrikli Balık** Torpil balığı, 220 volta varan elektrik üretebilir. Tanımlanmayı bekleyen bu özel tür, sadece Endonezya'nın Komodo Milli Parkı adaları arasında tek bir körfezde bulunmuştur.

değişiklikler, sodyum kanallarında büyük işlevsel değişikliklerle sonuçlanır. "Ek genler" protein işlevinde böylesi özelleşmeleri sağladığından, gen duplikasyonu bu süreci olası kılar. Sonuçta, sodyum kanallarının işlevlerinde görülen türler arasındaki farklılık, ilgili genlerin nükleotid dizilerinde meydana gelen ek değişimler sonucu ortaya çıkar. Bu küçük faklılıklar türler arası sinyallerin karışma olasılığını azaltarak tür içi haberleşmeyi geliştirir ve farklı balık türlerinin farklı haberleşme sinyalleri kullanmalarına olanak sağlar.

Sodyum kanallarının evrimi, genlerin ve genomların evrimini anlamanın, Dünya'da canlı çeşitliliğini anlamaya çalışan biyologlara nasıl yardımcı olduğu ile ilgili örneklerden sadece birisidir. Aynı zamanda moleküler araştırmalar biyologların evrimsel süreçleri laboratuvarda doğrudan gözlemelerine ve faydalı işlevlere sahip yeni molekülleri üretmek için evrimsel prensipleri kullanmalarına olanak sağlar.

**BU BÖLÜMDE** moleküler biyologların nükleik asit ve protein çalışmalarından moleküler evrim örüntüleri ve nedenleri hakkında nasıl çıkarsamalarda bulunduklarını göreceğiz. Moleküllerin işlevlerinin nasıl değiştiği, büyüklük bakımından genomların nasıl değiştiklerini ve yeni genlerin nereden geldiklerini inceleyeceğiz. Son olarak yeni işlevlere sahip yeni moleküller üreten bazı pratik moleküler evrim uygulamalarını inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


24.1 Evrimi çalışmada Genomlar Nasıl Kullanılır?
24.2 Genomlar Evrimsel Süreçler Hakkında Neler Ortaya Koyarlar?
24.3 Genomlar Fonksiyonlarını Nasıl Kazanır ve Nasıl Korurlar?
24.4 Moleküler Evrimin Bazı Uygulamaları Nelerdir?


# 24.1 Evrim Çalışmak İçin Genomlar Nasıl Kullanılır?

Bir organizmanın **genomu** kodlama yapmayan DNA bölgelerini de içerecek şekilde (ya da bazı virüslerde RNA olarak) sahip olduğu genlerinin tamamıdır. Ökaryot organizmaların genlerinin çoğu çekirdekteki kromozomlarda bulunmakla birlikte, aynı zamanda kloroplastlar ve mitokondrilerde de genler bulunur. Eşeyli olarak üreyen organizmalarda erkekler ve dişiler çekirdek genlerini dölden döle aktarırken, mitokondri ve kloroplast genleri genellikle sadece iki gametten birinin sitoplazması (genellikle dişi ebeveyne ait) aracılığı ile dölden döle aktarılır.

Genomların ebeveynlerden döle aktarılması için replike olmaları gerekir. Ancak, hatasız DNA replikasyonu meydana gelmez. DNA replikasyonundaki hatalar —mutasyonlar— evrimsel değişim için gerekli ham maddenin çoğunu oluşturur. Mutasyonlar, çevresel değişimlere cevap olarak organizmaların değişmesini sağlayan genetik varyasyonun birincil kaynağı olduklarından yaşamın uzun süreli devamlılığı için gereklidirler.

Bir gene ait belirli bir kopya, o kopyaya sahip birey hayatta kalıp üremediği sürece gelecek nesillere aktarılamayacaktır. Dolayısıyla bir gene ait belirli bir allelin diğer genlere ait farklı kombinasyonlar ile beraber hareket etme kapasitesi, o allelin bir populasyonda sabit hale gelme olasılığını artıracaktır. Ayrıca, bir genin ifade edilme zamanı ve derecesi, onun genom içindeki pozisyonu ile de etkilenmektedir. Bu nedenlerden dolayı, herhangi bir bireyin genleri, aralarında iş bölümünün yanında güçlü dayanışmalarında olduğu etkileşim halindeki bir grubun üyeleri gibi düşünülebilir.

Buna göre bir genom, kromozomlarda rastgele dizilmiş basit bir genler topluluğu değildir. Daha ziyade genom, oldukça uzun olsalar da doğrudan işlevi çok az olup kodlama yapmayan DNA segmentlerine ek olarak entegre genler setinden, düzenleyici diziler ve yapısal elementlerden oluşan kompleks bir takımdır. Genlerin konumu ve de dizileri, hatta kodlama yapmayan DNA'nın uzunluğu ve konumu da evrimsel değişime maruz kalır. Bu değişimlerin hepsi bir organizmanın fenotipini etkileyebilir. Biyologlar insan dahil bir çok organizmanın genomunun tamamını çıkarmış durumdalar. Bu bilgiler organizmaların nasıl ve neden farklı olduklarını, nasıl işlev gördüklerini ve nasıl evrimleştiklerini anlamamızda bize yardımcı olurlar.

### Genomların evrimi biyolojik çeşitlilikle sonuçlanır

Moleküler evrimin çalışma alanı, makro moleküllerin evrimleşmesinin mekanizmalarını ve sonuçlarını araştırır. Moleküler evrimciler, genlerin ve proteinlerin yapıları ile organizmanın işlevleri arasındaki ilişkiyi araştırırlar. Aynı zamanda, evrimsel tarihi yeniden inşa etmek ve evrimin mekanizmaları ve so-

nuçlarını araştırmak için moleküler varyasyonları incelerler. Moleküler evrimcilerin özellikle ilgilendikleri moleküller, nükleik asitler (DNA ve RNA) ve proteinlerdir. Bu alanda çalışan araştırmacılar şu tip soruları sorar: Moleküler varyasyonlar bir genin işlevi hakkında neler söyler? Farklı organizmalara ait genomlar, büyüklük yönünden niçin farklıdır? Genomlar arasında görülen varyasyon örüntülerini, hangi evrimsel güçler şekillendirir? Evrimsel bakış açısı yönünden kritik bir soru da genomların nasıl yeni fonksiyonlar kazandıklarıdır. Belirli nükleik asitlerin ve proteinlerin evrimi ile ilgili araştırmalar, genlerin evrimsel tarihlerinin yeniden inşa edilmesinde ve hangi organizmaların bu genlere sahip olduklarının belirlenmesinde araç teşkil eder. Sonuçta moleküler evrimciler, biyolojik çeşitliliğin moleküler temelini açıklamayı umarlar.

Nükleik asit ve proteinlerin evrimi, mutasyonlar tarafından oluşturulan genetik varyasyonlara bağlıdır. Genlerin evrimleştiği birkaç yoldan biri *nükleotid baz değişimleri*dir. Proteinleri kodlayan genlerdeki nükleotid baz değişimleri, bazen kodlanan proteinin yükünü, yapısını (sekonder ve tersiyer) ve kimyasal ve fiziksel özelliklerini değiştiren amino asit değişimi ile sonuçlanır. Proteindeki fenotipik değişimler, sıklıkla organizmada proteinin işlev görme şeklini etkiler.

Genler ve proteinlerdeki evrimsel değişiklikler, farklı organizmalara ait nükleotid ve amino asit dizilerini karşılaştırmak suretiyle belirlenebilir. İki dizinin evrimsel ayrılma zamanları ne kadar eski ise, bunların biriktirdikleri farklılıklar da o kadar fazladır (aynı türdeki farklı genlerin farklı hızlarda evrimleştiğini unutmayın). Nükleotid ve amino asit dizilerindeki değişmelerin ne zaman meydana geldiğini belirlemek, bu değişimlerin nedenlerini tahmin etme yönündeki ilk adımdır. Belirli bir makro moleküldeki evrimsel değişimin örüntüsü ve hızı hakkındaki bilgi, organizma gruplarının evrimsel tarihini tekrar inşa etmede kullanışlıdır.

Farklı organizmalar arasında genleri ve proteinleri karşılaştırmak için, biyologlar moleküllerin homolog olan kısımlarını belirlemenin bir yolunu bulmak zorundadır (Kısım 22.1'den *homolog* özelliklerin iki veya daha fazla tür tarafından paylaşıldığını ve ortak bir atadan kalıtıldıklarını hatırlayınız). Bir proteine ait homolog kısımlar, homolog amino asit dizilerine indirgenebilir. Nükleotid dizileri amino asit dizilerini kodladığına göre, homoloji kavramı aslında her bir nükleotid pozisyondaki daha derin seviyedeki homolojiye kadar iner. Bu nedenle, genlerin ve proteinlerin evrimini çalışmadaki ilk adımlardan biri, ilgili nükleotid ya da amino asit dizisindeki homolog pozisyonları hizalamaktır.

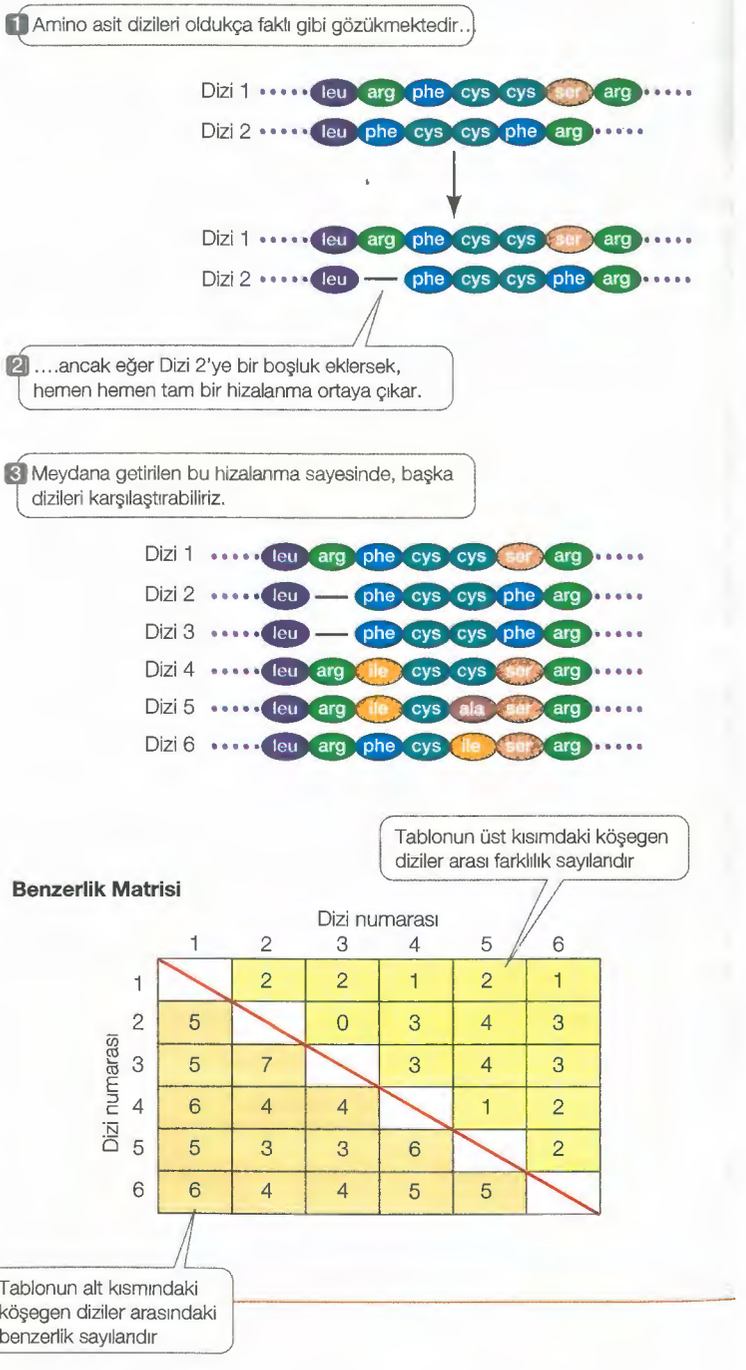
## Diziler hizalanmak suretiyle genler ve genomlar karşılaştırılır

Farklı organizmalardan elde edilen DNA ya da moleküllerin amino asit dizilerinin belirlenmesinin ardından artık bunlar karşılaştırılabilir. Eğer ortak bir atadan farklılaşma sonrasında ortaya çıkmış olan

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 24.1 Amino Asit Dizilerinin Hizalanması

Amino asit dizilerinin hizalanması, diziler arasındaki homolog bölgeleri belirlemek için protein dizilerini düzenlemenin bir yoludur. Sütunlardaki benzer amino asit birimlerini hizalamak için amino asit birimleri arasına boşluklar dahil edilir. Daha sonra, hizalanan her bir dizi çifti arasındaki farklılıklar ve benzerlikler bir benzerlik matrisinde özetlenir. Homolog DNA dizileri de benzer şekilde hizalanabilir.




yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 24.1 • Amino Asit Dizilerinin Hizalanması

delesyon ve insersiyonların yerleri tam olarak saptanırsa o zaman çalışılan moleküldeki homolog pozisyonlar belirlenebilir. Basit bir varsayımsal örnek bu **hizalama tekniğini** göstermektedir. Şekil 24.1'de farklı organizmalardan elde edilen homolog proteinlere ait iki amino asit dizisini (1 ve 2) karşılaştırmak istiyoruz. İlk bakışta iki dizi hem amino asit sayısı hem de içeriği bakımından faklıymış gibi gözükmektedir, ancak eğer Dizi 2'deki ilk amino asitten (lösin) sonra bir boşluk ilave edersek iki dizideki benzerlik daha belirgin hale gelir. Bu boşluk iki evrimsel olaydan birine işaret eder: daha uzun olan proteinde bir amino asit insersiyonu (sokulması) ya da daha kısa olan proteindeki bir amino asit delesyonu (eksilmesi).

İnsersiyon veya delesyon olayını hesaba katarak ayarladıktan sonra, iki dizinin birbirinden sadece altıncı pozisyondaki tek bir amino asit yönünden (serin ya da fenilalanin) farklı olduklarını görebiliriz. Bir boşluğun eklenmesi —yani bir delesyon ya da insersiyonun belirlenmesi— bu dizileri *hizalı* duruma getirir. Daha uzun diziler ve çok daha fazla farklılık gösteren diziler, çok daha özenli hizalama ayarları gerektirir. Delesyonların, insersiyonların ve belirli amino asit değişimlerinin nispi olasılıklarını hesaba katmak için bilgisayar algoritmalarına dahil edilmiş ayrıntılı modeller geliştirilmiştir.

Dizileri hizaladıktan sonra, bunlar arasında farklılık gösteren nükleotid ya da amino asitleri sayarak dizileri karşılaştırabiliriz. Her bir dizi arasında yapılacak birebir karşılaştırma ile dizi çiftleri arasında benzer ve farklı amino asit sayılarının ne kadar olduklarının belirlenmesi, her bir organizma çifti arasında farklılaşma süresince meydana gelmiş olan minimum sayıdaki değişimin bir ölçütü olarak bir **benzerlik matrisi** oluşturmamıza olanak verir (bakınız **Şekil 24.1**)

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 24.2 • Benzerlik Matrisinin Oluşturulması

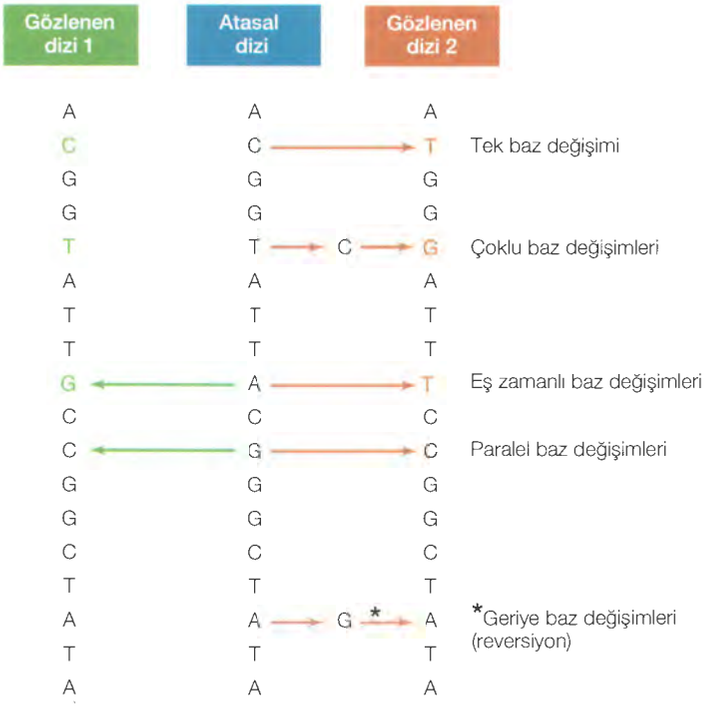
### Evrimsel farklılaşmayı hesaplamak için dizi evrimleşme modelleri kullanılır

Şekil 24.1'de gösterilen dizi karşılaştırma yöntemi basitçe iki türe ait proteinler arasındaki farklılıkların ve benzerliklerin sayısını verir. Hizalanmış iki DNA dizisi söz konusu olduğunda, homolog nükleotid pozisyonlarda kaç tane farklılığın olduğunu sayarız ve bu sayı iki dizi ortak bir atadan farklılaştığından beri bunlar arasında meydana gelmiş olması gereken minimum sayıdaki nükleotid değişimini gösterir.

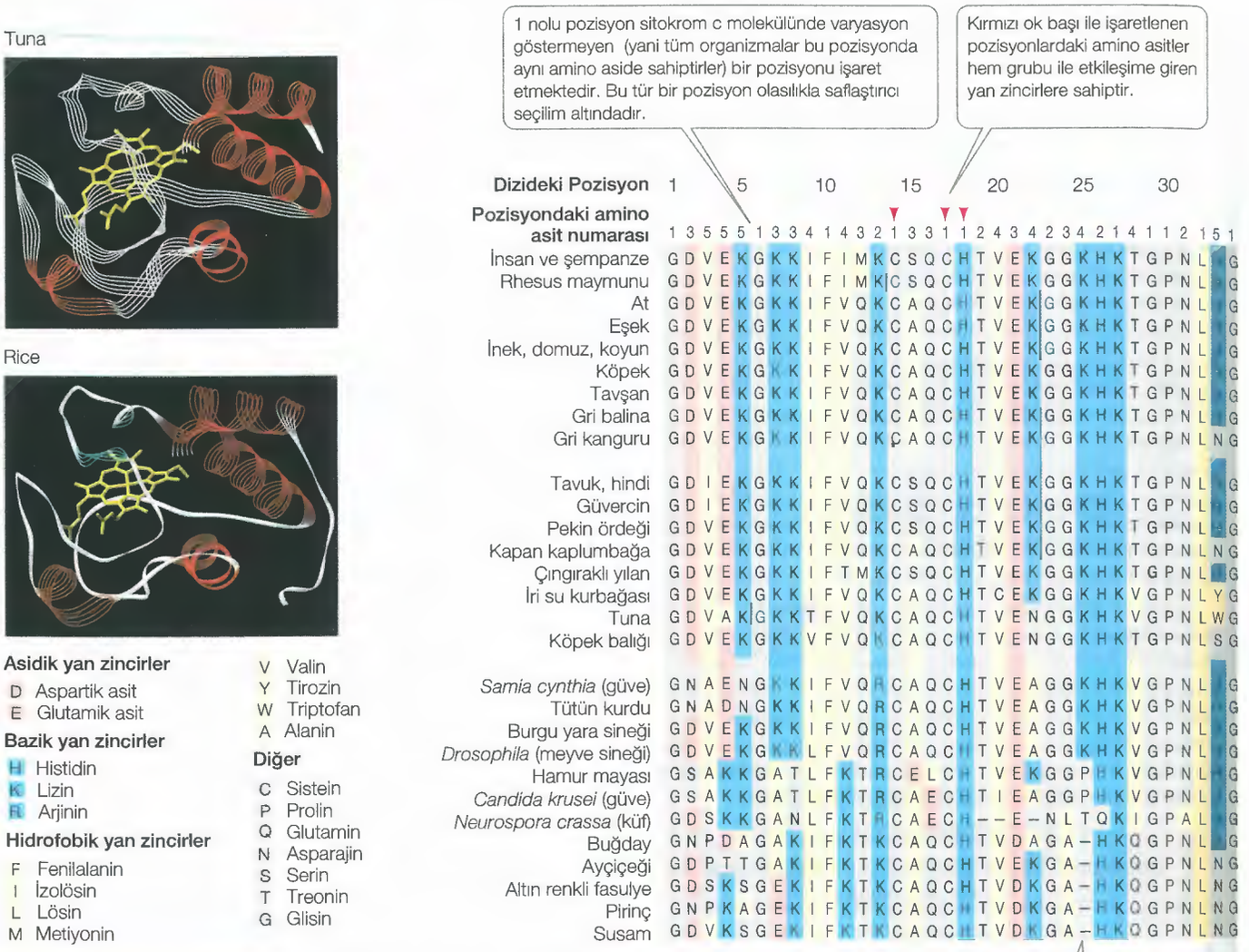
Her ne kadar iki dizi arasında değişimin *minimum* sayısını belirlemek kullanışlı olsa da, dizilerin hizalanması ile elde edilen bu sayı, hemen hemen çoğu durumda dizilerin farklılaşmaya başlamasından bu yana meydana gelmiş gerçek değişim sayısının tamamını yansıtmaz. Bir DNA benzerlik matrisinde verilen herhangi bir değişim sayısı, ele alınan bir nükleotid pozisyonunda zaman içinde meydana gelmiş çok sayıda baz değişim olayından kaynaklanabilir. Şekil 24.2'de gösterildiği gibi, aşağıdaki olaylardan herhangi biri belirli bir nükleotid pozisyonunda meydana gelmiş olabilir ki bunlar iki DNA dizisi arasındaki benzerlik ve faklılıkların sadece basitçe sayılması ile ortaya konulamayabilir.

- *Çoklu baz değişimleri.* Atasal dizi ile incelenen dizilerin en azından biri arasında belirli bir pozisyonda birden fazla baz değişimi oluşabilir.
- *Eş zamanlı baz değişimleri.* Atasal dizi ile incelenen dizilerin her biri arasında belirli bir pozisyonda faklı baz değişimleri oluşabilir.
- *Paralel baz değişimleri.* Atasal dizi ile incelenen dizilerin her biri arasında birbirinden bağımsız olarak aynı baz değişimi oluşabilir.
- *Geriye baz değişimleri* (reversiyonlar olarak da adlandırılırlar). Çoklu baz değişimlerinin bir versiyonu olan bu durumda, belirli bir pozisyondaki bir değişimden sonra meydana gelen sonraki değişim pozisyonu atasal durumuna geri döndürür.

Hesaba katılmayan baz değişimleri için düzeltme yapmak üzere moleküler evrimciler DNA (ve protein) dizilerinin nasıl evrimleştiklerini tanımlayan matematiksel modeller geliştirmişlerdir. Bu modeller, bir nükleotidden diğerine olan değişimin nispi oranlarını dikkate alır. Örneğin, *transisyonlar* (iki pürin A↔G ya da iki pirimidin C↔T arasında olan değişimler) *transversiyonlar*'a (bir pürinin yerine bir pirimidin geçer, ya da tam tersi) göre daha sıklıkla meydana gelir. Söz konusu modeller, aynı zamanda bir gen boyunca değişik kısımlardaki farklı baz değişim oranları ve belirli bir dizideki her bir nükleotidin oranı gibi parametreleri de hesaba katar. Bu parametreler bir kere belirlendiğinde çoklu baz değişimleri, eş




**24.2 Çoklu Baz Değişimlerinin Oluştuğu Durumlar, Diziler Arası Birebir Karşılaştırmalarda Saptanamazlar** Gözlenen diziler, bir dizi baz değişimi sonucu atasal bir diziden (ortadaki) türemişlerdir. Gözlenen iki dizi, sadece üç nükleotid bakımından farklı olsalar da (renkli harfler), bu üç farklılık aslında toplam dokuz baz değişimi (oklar) sonucu ortaya çıkmıştır.



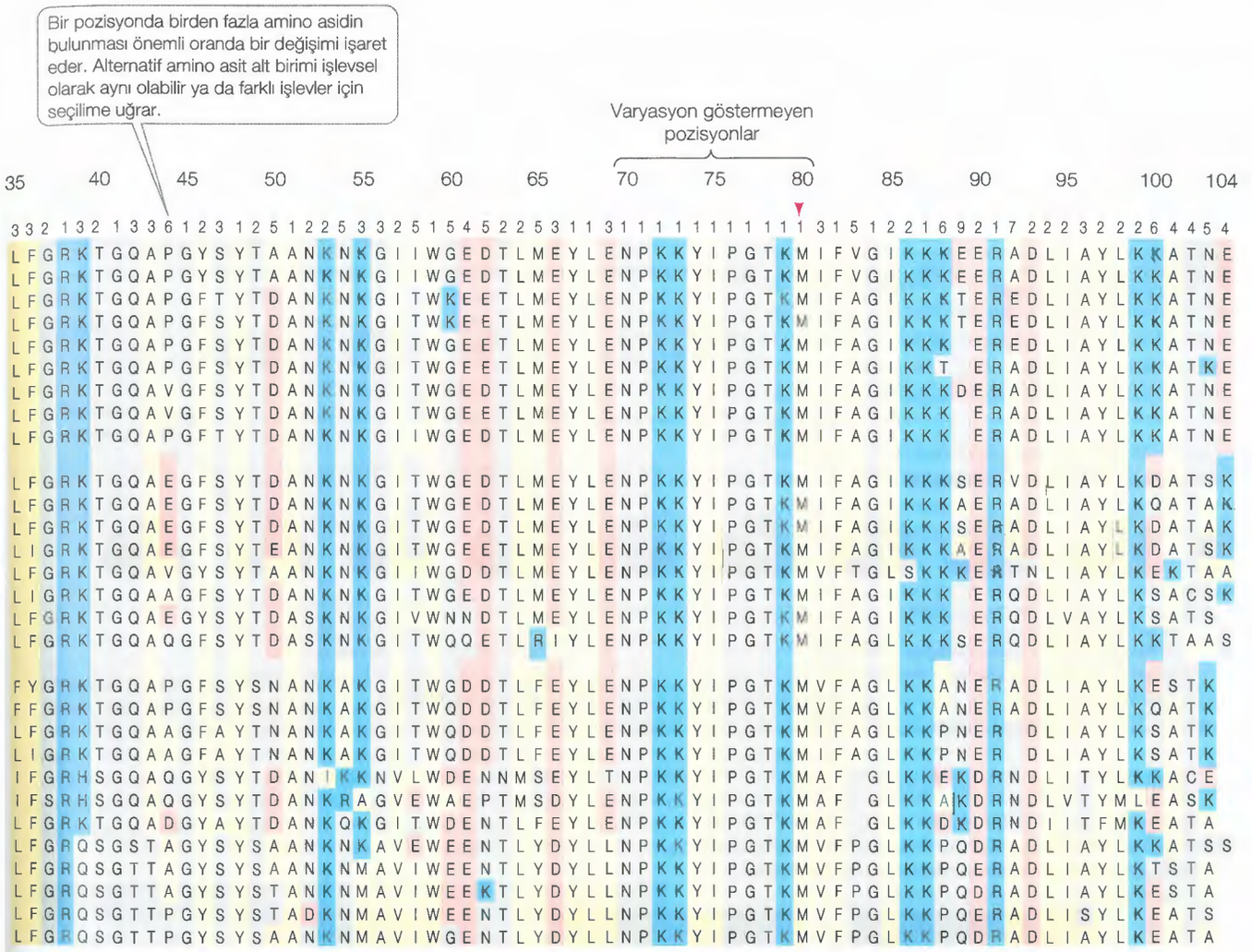

**24.3 Sitokrom c'nin Amino Asit Dizileri** Tabloda görülen amino asit dizileri hayvan, bitki ve mantarlara ait 33 türe ait sitokrom c enziminin analizlerinden elde edildi. Dizilerde 70.-80. pozisyonlar arasında varyasyonun olmadığına dikkat edin. Bu durum, bu bölgenin güçlü bir dengeleyici seçilim altında olduğunu ve enzimin amino asit dizisindeki değişimlerin proteinin işlevini bozduğunu gösterir. Sol üst taraftaki bilgisayar grafiği bu dizilerden meydana getirilmekte olup, tonbalığı ve pirince ait sitokrom *c*'nin üç boyutlu yapısını göstermektedir. Alfa heliks, kırmızı, molekülün hem grubu ise sarı olarak gösterilmektedir.

zamanlı baz değişimleri, paralel baz değişimleri ve geriye baz değişimleri için düzeltme yapmak amacıyla model kullanılır. Düzeltme sonucu elde edilen oran, iki dizi arasında ortaya çıkmış olası *toplam* baz değişimlerini hesaba katar; bu oran, hemen her zaman gözlenen farklılık sayısından daha fazladır.

Sürekli genişleyen veri tabanında daha fazla gen için dizi bilgileri elde edildikçe, dizi hizalamaları çok sayıdaki homolog dizileri içerecek şekilde genişletilebilir ve insersiyonların, delesyonların ve baz değişimlerinin minimum sayısı bir grup organizmanın tamamı için hesaplanabilir. Benzer veri tabanları, homolog proteinler için de oluşturulmaktadır. **Şekil 24.3** hayvan, bitki ve mantarlara ait 33 türde sitokrom *c* protein dizileri için hizalanmış verileri göstermektedir. Bu tür bilgiler türler arasındaki evrimsel ilişkiyi göstermek için yoğun şekilde kullanılmaktadır.

## Deneysel çalışmalarla moleküler evrim doğrudan incelenir

Moleküler evrimciler, sıklıkla doğal olarak evrimleşen genler ve proteinler ile ilgilenmelerine karşın, moleküler ve fenotipik evrim laboratuvarda da doğrudan gözlenebilir. Gittikçe artan bir şekilde, evrimsel biyologlar evrimi deneysel olarak çalışmaktadırlar. Baz değişim miktarları mutlak zamandan ziyade daha çok nesil verme süresi ile ilişkili olduğundan, bu çalışmaların çoğu nesil verme süreleri kısa olan tek hücreli organizmaları ya da virüsleri kullanır. Virüsler, bakteriler ya da tek hücreli ökaryotlar (mayalar gibi) laboratuvarda büyük populasyonlar halinde yetiştirilebilir ve bu organizmalar hızlı bir biçimde evrimleşebilir. Bazı RNA virüsleri söz konusu olduğunda, doğal baz değişim oranı kuşak başına her 1000 nükleotidde 1 baz değişimi olacak şekilde yüksek olabilir. Bu nedenle, birkaç bin nükleotide sahip bir virüste bir nesilde bir veya daha fazla (ortalama olarak) baz değişimi beklenir; ve bu




değişimler küçük olan genomun dizi analizinin yapılması ile kolay bir şekilde belirlenebilir. Nesil verme süresi sadece bir kaç 10 dakika olabilir (insan için olduğu gibi yıllar ya da onlarca yılın aksine); böylece biyologlar, sadece günler, haftalar ya da aylar süren bir zaman içinde kontrollü bir populasyonda var olan moleküler evrimi doğrudan gözlemleyebilir.

Bir deneysel evrimsel çalışma örneği, **Şekil 24.4**'te gösterilmektedir. Poul Rainey ve Michael Travisano, biyolojik çeşitliliğin ana kaynağını oluşturan (bakınız Kısım 23.4) uyumsal farklılaşmaların potansiyel bir nedenini incelemek istediler. Örneğin Senozoik zamanın başlarına doğru memeliler hızlı bir şekilde filler, köstebekler, balinalar ve yarasalar kadar birbirinden oldukça farklılık gösteren türlere çeşitlendiler. Her ne kadar Rainey ve Travisano, memelileri milyonlarca yıllık süre içindeki durumunu deneysel olarak yönlendiremediyse de araştırmacılar, bir bakteri soy hattını deneysel olarak yönlendirip daha önce işgal edilmemiş nişlere sahip değişken çevrelerin uyumsal farklılaşmaya neden olduğu fikrini test edebildiler.

Rainey ve Travisano, besi ortamı içeren birkaç behere *Pseudomonas fluorescens* bakterisinin aynı suşunu ektiler. Daha sonra devamlı homojen bir ortam sağlamak için beherlerin bazılarını çalkaladılar. Diğerlerini ise kendi hallerine bıraktılar (durağan kültürler). Bu onların mekansal olarak farklı bir yapı geliştirmelerini sağlar. Durağan kültürlerde besi ortamının yüzey tabakası üzerindeki çevre, beherin duvarlarındaki ve kültürün hiçbir yüzeye temas etmediği kısmındaki çevrelerden farklıydı.

Kültür başlatıldığı zaman, atasal bakteri fenotipi, araştırmacıların "düz biçim" olarak adlandırdıkları düz bir koloni meydana getirdi. Ancak, sadece birkaç gün içinde, durağan kültürler kalıcı ve birbirinden bağımsız bir biçimde diğer iki biçimi meydana getirdiler: "kırışık yayılanlar"ve "bulanık yayılanlar". Araştırmacılar iki yeni biçimin genetik bir temele sahip olduklarını ve durağan kültürler içindeki bazı çevrelerde üstün olduklarını belirlediler. Örneğin, "kırışık yayılan" hücreler hem birbirlerine hem de yüzeylere sıkıca yapışmakta ve bu nedenle de oksijen için başarılı bir şekilde rekabet edebildikleri besin ortamı yüzeyi boyunca bir tabaka meydana getirebildiler.

Bu biçimlerin genomlarının DNA dizi analizleri, bazı fenotiplerin hızlı bir şekilde evrimleşmiş olduklarını ve birçok farklı baz değişiminin aynı fenotipleri meydana getirdiğini gösterdi. Bunun aksine, çalkalanarak homojen hale getirilmiş kültürler, fenotip yönünden hiçbir evrimleşme göstermedi. Aynı mutasyonlar, çalkalanan kültürlerde de ortaya çıkması-

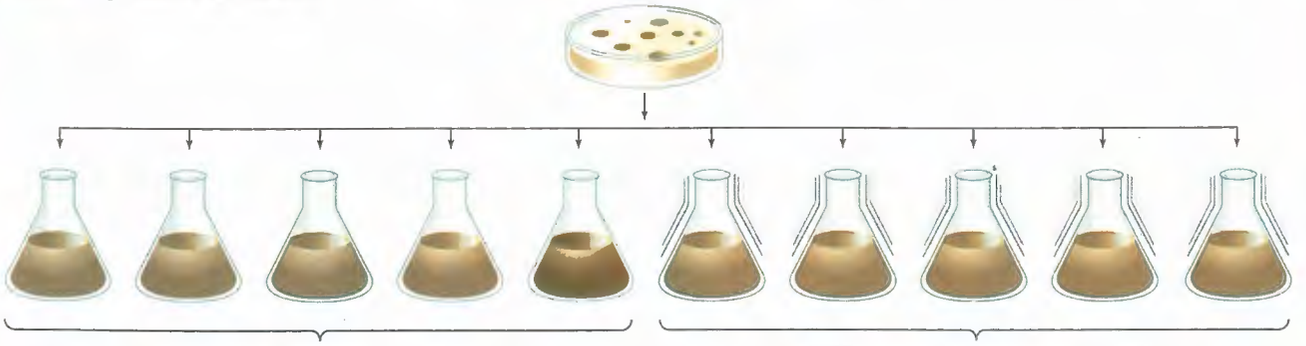
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 24.4 Heterojen Bir Çevrede Evrimleşme

Rainey ve Travisano fenotipik çeşitlenme ve çevresel değişkenler arasındaki ilişkiyi incelemek amacıyla hızla evrimleşen bakteri *Pseudomonas fluorescens*'i heterojen ve homojen çevrede yetiştirdiler.

**HİPOTEZ** **Değişken çevreler homojen çevrelere göre fenotipik çeşitliliğin evrimleşmesi için çok daha elverişlidir.**

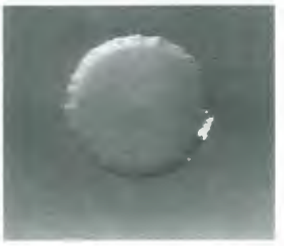
**YÖNTEM** *Pseudomonas fluorescens* türüne ait tek bir koloni (hepsi aynı genotipe sahip) çok sayıda kopya kültür meydana getirmek için besin ortamına ekilir.



Kopya kültürlerin yarısı **durağan** olarak tutulur, böylece çok sayıda lokal çevre gelişebilir.

Besin ortamının her yerinde çevresel şartları aynı kılmak için kopya kültürlerin diğer yarısı **çalkalanır**.

**BULGULAR** Atasal biçim çalkalanan beherde varlığını devam ettirdi; değişken olmayan çevre morfolojik çeşitlenme ile sonuçlanmadı. Çalkalanan beherde ise her biri farklı lokal çevreye uyum sağlayan iki yeni biçim düzenli olarak ortaya çıktı. Moleküler çalışmalar bu biçimleri üreten mutasyonların hem çalkalanan hem de durağan kültürlerde ortaya çıktığını gösterdi, ancak mutasyonlar değişken olmayan (çalkalanan) ortamda varlıklarını devam ettiremediler. Çünkü bu mutasyonların ortaya çıkardığı yeni fenotipler homojen şartlarda seçilim yönünden dezavantajlıydılar



Düz biçim (atasal)



"Kırışık yayılanlar"



"Bulanık yayılanlar"

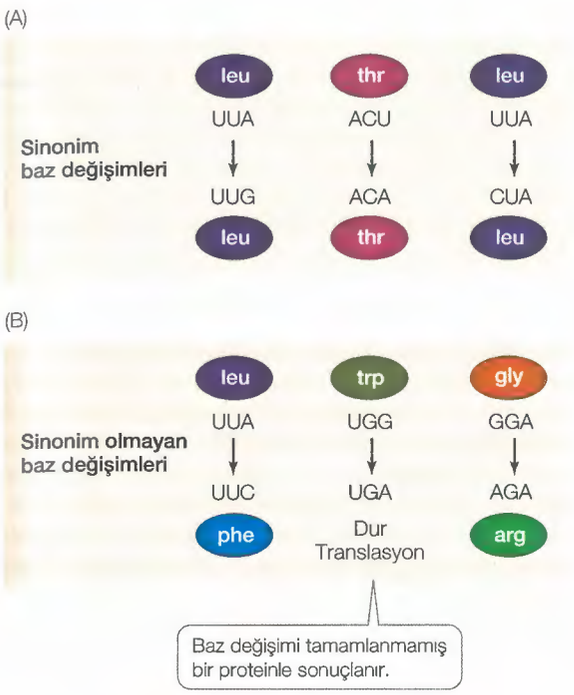
**SONUÇ** **Fenotipik değişiklik ve çeşitlenme, heterojen çevrelerde arttırılır.**

**EK ARAŞTIRMA :** Değişken çevreye başarılı bir şekilde uyum sağladıktan sonra evrimleşen iki yeni fenotip aynı homojen ortama aktarılırsa, bunların rekabet edeceğini düşünüyor musunuz? Hipotezinizi nasıl sınarsınız?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

na rağmen, bunlar varlıklarını devam ettiremediler, çünkü bu mutasyonların ortaya çıkardığı yeni fenotipler, "çalkalanmış" çevresel şartlarda seçilim yönünden dezavantajlıydılar (yani uyum gücü yönünden zayıf ).

Deneysel moleküler evrimsel çalışmalar, birçok farklı amaç için kullanılmakta olup evrimsel biyologların evrimsel kavramları ve prensipleri test etme yeteneklerini büyük oranda artırmıştır. Biyologlar artık, evrimi laboratuvarda rutin bir şekilde çalışmaktadırlar ve daha sonra bu bölümde göreceğimiz gibi, endüstriyel ve farmakolojik kullanım amaçlı yeni işlevleri yerine getiren yeni moleküller üretmek için in vitro laboratuvar tekniklerini kullanmaktadırlar.




**24.5 Tek Bir Nükleotid Ne zaman Farklılığa Neden Olur ya da Olmaz** (A) Sinonim baz değişimleri belirlenen amino asiti değiştirmezler ve protein işlevini etkilemezler, bu tipteki baz değişimlerinin doğal seçilime maruz kalmaları çok daha düşük bir olasılıktır. (B) Sinonim olmayan baz değişimleri amino asit dizisini değiştirirler ve protein işlevi üzerinde bir etkiye (genellikle de zararlı) sahip olma olasılığı vardır; bu tipteki baz değişimleri doğal seçilimin hedefindedir.

## 24.1 ÖZET

**Hem laboratuvardaki doğrudan gözlemlerden hem de türlere ait genler ve proteinlerin hizalanmasından anlaşılabileceği gibi, tüm organizmaların genomları zaman içinde evrimleşir. Deneysel moleküler evrim çalışmaları, biyologlara kontrollü şartlar altında birçok evrimsel süreci doğrudan inceleme olanağı sağlar.**

- Biyologlar, karşılaştırmak istedikleri nükleotid ve amino asit dizilerini nasıl hizalarlar; ve hizalanan dizi çiftleri arasında meydana gelmiş olan minimum değişim sayılarını nasıl hesaplarlar? **Bakınız ss. 500-501 ve Şekil 24.1**
- İki dizi arasındaki nükleotid farklılıklarını basitçe saymanın, dizilerin birbirinden farklılaşmaya başladığından beri oluşan gerçek nükleotid baz değişim sayısını göstermek için neden yeterli olmadığını açıklayınız. **Bakınız Şekil 24.2**

Moleküler evrimcilerin, genomların zaman içinde evrimleşmesini doğrudan gözlemleyebildiklerini, farklı organizmaların genomlarını karşılaştırabildiklerini ve bu genomların evrimi esnasında ortaya çıkmış olan değişimleri yeniden irdeleyebildiklerini gördük. Şimdi genomların nasıl değişime uğradıkları sorusuna dönelim ve bu değişimlerin sonuçlarından bazılarını inceleyelim.

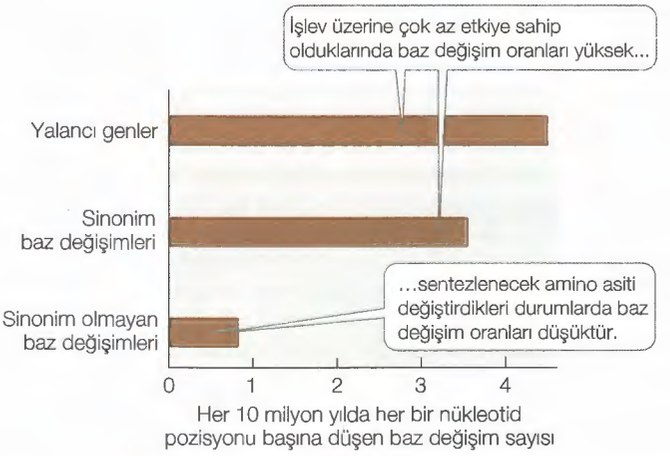
# 24.2 Genomlar Evrimsel Süreçler Hakkında Neler Ortaya Koyarlar?

Bölüm 15'te *mutasyonun*, genetik materyaldeki herhangi bir değişiklik olduğunu gördük. Nükleotid değişimi, mutasyon tiplerinden sadece biridir. Çoğu amino asit birden fazla kodon tarafından belirlendiği için (bakınız Şekil 14.6), proteini kodlayan gende bir değişim meydana gelse bile, çoğu baz değişimleri fenotip üzerinde hiçbir etkiye sahip değildir. Kodlanan amino asidi değiştirmeyen bir baz değişimi, **sinonim** veya **sessiz baz değişimi** olarak bilinir (**Şekil 25.5A**). Sinonim baz değişimleri, bir proteinin işlevini etkilemezler (yine de bunlar mRNA'nın kararlılığı veya translasyon oranında değişmeler gibi diğer etkilere sahip olabilirler; bakınız Kısım 14.5). Dolayısıyla bunların doğal seçilim tarafından etkilenme olasılıkları düşüktür.

Bir gen tarafından kodlanan amino asit dizisini değiştiren bir baz değişimi, **sinonim olmayan baz değişimleri** veya diğer bir adıyla *anlamsız baz değişimleri* olarak bilinirler (**Şekil 24.5B**). Genel olarak, sinonim olmayan baz değişimlerinin organizma için zararlı olması, çok daha yüksek olasılıktır. Ancak her amino asit değişimi, bir proteinin şekli ve yükünü (ve dolayısıyla onun işlevsel özelliklerini) değiştirmez. Bu nedenle, bazı sinonim olmayan baz değişimleri de seçilim yönünden nötr ya da nötre yakın olabilir. Diğer taraftan, organizmaya bir avantaj sağlayan bir amino asit değişimi, bu değişime neden olan ilgili sinonim olmayan baz değişimi için pozitif seçilime yol açabilir.

Protein kodlayan birkaç memeli geninde sinonim olmayan değişimlerin oranı, yaklaşık olarak bir pozisyon başına yıllık $3 \times 10^{-9}$ baz değişimidir. Bu genlerdeki sinonim baz değişimlerinin oranı, sinonim olmayan baz değişimlerinin yaklaşık beş katı kadardır. Diğer bir deyişle *ifade edilen amino asidi değiştirmeyen nükleotid pozisyonlarındaki baz değişim oranları en yüksektir* (**Şekil 24.6**). Genlerin işlevi olmayan fazladan kopyaları olan **yalancı genler**deki (**pseudogen**) baz değişim hızı çok daha da yüksektir.

Bölüm 21'de gördüğümüz gibi eğer genetik varyasyonlar sadece doğal seçilim tarafından etkilenselerdi çoğu doğal




**24.6 Baz Değişim Oranları Farklılık Gösterir** Sinonim olmayan baz değişim oranları, sinonim ve yalancı genlerdeki baz değişim oranlarından tipik bir şekilde daha düşüktür. Bu örüntü, farklı seviyelerdeki işlevsel sınırlamaları yansıtır.

populasyonların beklediğimizden çok daha fazla genetik varyasyona sahip olmaları gerekirdi. Bu keşif ve çoğu mutasyonun molekülün işlevini değiştirmediği bilgisi beraberce, *nötral moleküler evrim teorisinin* gelişimine yol açtı.

### Evrimin çoğu nötraldir

Motoo Kimura, 1968'de, *nötral moleküler evrim teorisini* ortaya attı. Kimura, çoğu populasyonda gözlediğimiz varyantların çoğunun moleküler düzeyde seçilim yönünden nötral olduğunu savundu; yani bu varyantlar, taşıyıcılarına ne bir avantaj ne de bir dezavantaj sağlarlar. Bu nedenle bu nötral varyantlar, pozitif seçilimden ziyade genetik sürüklenme yoluyla birikirler.

Nötral mutasyonların genetik sürüklenme ile sabit hale gelme hızı, populasyon büyüklüğünden bağımsızdır. Bunun neden böyle olduğunu görmek için $N$ büyüklüğünde bir populasyon ve bir lokusta her bir nesilde gamet başına $\mu$ (mu) oranında bir nötral mutasyon meydana geldiğini varsayalım. Diploid organizmalardan oluşmuş bir populasyonda mutasyona uğrayacak olası $2N$ gen kopyası olduğundan, ortalama olarak $\mu \times 2N$ oranında yeni mutasyon oluşur. Herhangi bir mutasyonunun sadece genetik sürüklenme ile sabitlenme olasılığı, mutasyonun frekansı olup, bu da yeni ortaya çıkmış bir mutasyon için $1/(2N)$'ye eşittir. $N$ sayıda bireyden oluşan herhangi bir populasyonda, nötral mutasyonların sabitlenme hızını bulmak için bu iki ifadeyi çarpabiliriz:

$$2N\mu \frac{1}{2N} = \mu$$

Buna göre nötral mutasyonların sabitlenme hızı sadece nötral mutasyon oranına ($\mu$) bağlı olup populasyon büyüklüğünden bağımsızdır. Herhangi bir mutasyonun ortaya çıkma olasılığı, küçük bir populasyona göre büyük populasyonda daha fazladır. Ancak ortaya çıkan bir mutasyonun, küçük bir populasyonda sabitlenme olasılığı daha yüksektir. Populasyon büyüklüğüne ait bu iki etken birbirini dengeler.

Bu nedenle, nötral mutasyonların sabitlenme hızı mutasyon hızına eşittir. Tahmini mutasyon hızı sabit olduğu sürece, farklı populasyonlarda evrimleşen makro moleküller nötral değişimler bakımından birbirinden sabit bir hızla farklılaşmalıdırlar. Deneysel olarak belirli gen ve proteinlerin evrimleşme hızı, sıklıkla zaman içerisinde sabittir ve dolayısıyla bu hız bir "moleküler saat" olarak kullanılır. Kısım 22.3'te tanımladığımız gibi moleküler saatler, türler arasındaki evrimsel ayrılma zamanlarının hesaplanması için kullanılabilir.

Populasyonlarda gözlediğimiz genetik varyasyonlarının çoğu nötral evrimin sonucu olsa da, nötral teori, çoğu mutasyonun organizma üzerinde bir etkiye sahip olmadığını kastetmez. Organizma için öldürücü ya da büyük oranda zararlı olduklarından ve bu nedenle de doğal seçilim tarafından populasyondan hızlı bir şekilde uzaklaştırıldıklarından, birçok mutasyon populasyonlarda hiçbir zaman gözlenemez. Benzer şekilde seçilim yönünden bir avantaj sağlayan mutasyonlar, populasyonlarda hızlı bir şekilde sabitlenme eğilimindedirler. Dolayısıyla bu mutasyonlar da populasyon düzeyinde varyasyon ile sonuçlanmaz. Bununla beraber, eğer farklı populasyonlardan ya da türlerden elde edilen homolog proteinleri karşılaştırırsak, bu amino asit pozisyonlarından bazılarının saflaştırıcı seçilim nedeniyle değişmeden kaldığını, diğerlerinin ise nötral genetik sürüklenme nedeniyle değişiklik gösterdiğini, bir kısmının ise ilgili değişim için olan pozitif seçilimin bir sonucu olarak yine de türler arasında farklılık gösterdiğini görürüz. Bu evrimsel süreçler birbirinden nasıl ayırt edilebilir?

### Pozitif ve saflaştırıcı seçilim, genomda belirlenebilir

Az önce gördüğümüz gibi, protein kodlayan bir gendeki baz değişimleri, oluşturdukları proteinin amino asit dizisini değiştirip değiştirmediklerine bağlı olarak sinonim ya da sinonim olmayan olabilirler. Nötral olarak evrimleşen gen bölgelerindeki sinonim olan ve sinonim olmayan baz değişimlerinin göreceli oranlarının farklı olması beklenir. Bu oranlar, pozitif seçilim durumunda değişirken, saflaştırıcı seçilim altında değişmeden kalır.

- Bir proteindeki belirli bir amino asit, proteinin işlevini değiştirmeyecek şekilde alternatif amino asitlerden biri ise, amino asit değişimi bir organizmanın uyum değeri yönünden *nötral*dir. Bu durumda söz konusu DNA dizilerindeki sinonim ve sinonim olmayan baz değişimlerinin oranlarının çok benzer olması beklenir ve her ikisinin oranı 1'e yakın olacaktır.
- Eğer belirli bir amino asit, değişim yönünde *pozitif seçilim* altında ise, ilgili DNA dizilerindeki sinonim olmayan baz değişim oranının sinonim olan baz değişim oranlarından fazla olması beklenir.
- Eğer belirli bir amino asit pozisyonu, *saflaştırıcı seçilim* altında ise, bu durumda ilgili DNA dizilerindeki sinonim baz değişimlerinin oranının sinonim olmayan baz değişimi oranından çok daha yüksek olması beklenir.

Protein kodlayan birçok türün gen dizilerini karşılaştırmak suretiyle, bilim insanları sinonim ve sinonim olmayan baz değişimlerinin tarihi ve zamanını belirleyebilirler. Bölüm 22'de gördüğümüz gibi, bu bilgiler bir filogenetik ağaç üzerinde haritalanabilir.

Filogenetik ağaçtaki baz değişimlerinin özelliğini ve oranlarını karşılaştırarak nötral, saflaştırıcı ve pozitif seçilim altında evrimleşen gen bölgeleri belirlenebilir. Lizozim enziminin evrimi, bir gen dizisinin belirli pozisyonlarının nasıl ve niçin farklı seçilim şekilleri altında olduğuna iyi bir örnektir.

Lizozim enzimi (bakınız Şekil 3.8), hemen hemen hayvanların tümünde bulunur. Bu enzim gözyaşı, tükürük, memelilerin sütü ve kuş yumurtalarının albümininde (yumurta akı) üretilir. Lizozim enzimi, bakteri hücre duvarlarını sindirerek onları parçalar ve öldürür. Bunun sonucu olarak bu enzim, işgalci bakterilere karşı olan ilk savunma basamağında önemli bir rol oynar. Birçok hayvan, bakterileri sindirmek suretiyle kendilerini onlara karşı savunurlar. Bu durum çoğu hayvanın neden lizozime sahip olduğunu açıklar. Bazı hayvanlar, lizozim enzimini besinleri sindirmek için de kullanır.

*Ön bağırsak fermantasyonu* olarak adlandırılan bir sindirim şekli memeliler arasında iki kez ortaya çıkmıştır. Bu şekildeki sindirime sahip memelilerde ön bağırsak —yemek borusunun arka kısmı ve/veya mide—yutulan bitkisel materyalin bakterilerce fermantasyon ile parçalandığı bir bölmeye dönüştürülmüştür. Ön bağırsak fermantasyonu yapan hayvanlar, bitki dokusunun büyük bir kısmını oluşturan, normalde sindirilmesi mümkün olmayan selülozdan besinlerini elde edebilirler. Ön bağırsak fermantasyonu geviş getiren hayvanlarda (sığırları da içeren bir grup toynaklı memeli) ve langurlar gibi bazı yaprak yiyen maymunlarda birbirinden bağımsız olarak evrimleşmiştir. Hem langurların hem de geviş getirenlerin ön bağırsak fermantasyonu yapmayan yakın akrabalara sahip olmaları nedeniyle biz bu evrimsel olayların birbirinden bağımsız ortaya çıktığını biliyoruz.

Ön bağırsak fermantasyonu yapan iki soy hattında da lizozim enzimi, savunmayla ilişkili olmayan yeni bir işlev yönünden değişikliğe uğramıştır. Bu lizozim, ön bağırsakta bulunan bakterilerin bazılarını parçalar, bu da bakterilerce metabolize edilmiş ve daha sonra memeliler tarafından emilecek besinlerin salınımını sağlar. Memeli ön bağırsağının sindirim enzimleri ve asidik ortamı karşısında işlev görebilmesini olası kılmak için lizozim molekülünde kaç tane değişikliğe ihtiyaç duyulmuştur? Bu soruyu cevaplamak için moleküler evrimciler, ön bağırsak fermantasyonu yapanlar ile bunların fermantasyon yapmayan bazı akrabalarından elde ettikleri lizozim kodlayan dizileri karşılaştırdılar. Araştırmacılar, türler arasında hangi amino asitlerin farklı hangilerinin ise ortak olduğunu belirlediler (**Şekil 24.7A**). Araştırmacılar aynı zamanda örnek olarak seçilen türlerin evrimsel tarihinde lizozim genlerinde ortaya çıkan sinonim ve sinonim olmayan baz değişim oranlarını da belirlediler.

Lizozim amino asit pozisyonlarının çoğu için ilgili gendeki sinonim baz değişimlerinin oranı, sinonim olmayan baz değişimlerinin oranından çok daha yüksekti. Bu gözlem, lizozimi oluşturan amino asitlerin çoğunun saflaştırıcı seçilim altında evrimleştiğine işaret etmektedir. Diğer bir deyişle proteinin bu pozisyonlarında değişime karşı işleyen bir seçilim vardır ve bu nedenle gözlenen amino asitler lizozim işlevi için kritiktir. Diğer bazı pozisyonlarda birkaç farklı amino asit, eşit derecede iyi çalışır ve ilgili gen bölgelerinin sinonim ve sinonim olmayan baz değişim oranları benzerdir. En çarpıcı bulgu, diğer herhangi bir primattaki ile karşılaştırıldığında, lizozimdeki amino asit değişimlerinin langurlara giden soy hattında çok daha yüksek bir oranda olmasıdır. Langur lizozim genindeki sinonim olmayan baz değişim oranının yüksek olması, lizozimin langur midelerine adaptasyonları sırasında çok hızlı bir değişim periyodu yaşadıklarını gösterir. Ayrıca sığır ve langurların lizozimleri, enzimin aktif merkezinin oldukça dışında kalan ve tamamı lizozim molekülünün yüzeyinde bulunan beş amino asit değişimini paylaşır. Paylaşılan bu değişimlerden birkaçı arjininden lizine değişimle ilgili olup, bu değişim midedeki pepsin enzimi tarafından saldırılara karşı proteinleri daha dirençli kılar. Amino asit değişimlerinin işlevsel yönden önemini anlamak suretiyle, moleküler evrimciler proteinlerin işlevindeki değişiklikler bakımından amino asit dizilerinde gözlenen değişiklikleri açıklayabilir.

Birçok fosil morfolojik ve moleküler kanıt, langurlar ve sığırların yakın bir ortak atayı paylaşmadıklarını göstermektedir. Diğer taraftan langur ve geviş getiren lizozimleri hiçbir memelinin kendi yakın akrabalarının lizozimleriyle bile paylaşmadıkları birkaç amino asidi paylaşır. Bu iki memeli grubu, farklı atalardan gelmelerine rağmen bazı amino asit pozisyonları için *konvergent evrim* geçirmişlerdir. Bu lizozimlerin paylaştıkları amino asitler onlara, ön bağırsakta bitkisel materyalleri fermente eden bakterileri parçalama yeteneği sağlar.

Kuşlar içerisinde ön bağırsak fermantasyonu yaptığı bilinen tek örnek, Güney Amerika'da yaşayan yaprak yiyici sıra dışı bir kuş olan hoatzin, lizozim enziminin konvergent evrimiyle ilgili diğer bir muhteşem hikayeyi oluşturur (**Şekil 24.7B**). Birçok kuş *kursak* olarak adlandırılan genişlemiş bir özofagus odacığına sahiptir. Hoatzin kursağı, lizozim ve bakteriler içerir ve bir fermantasyon odası olarak iş görür. Hoatzin kursağının adaptasyonu sırasında ortaya çıkmış amino asit değişikliklerinin çoğu geviş getirenler ve langurların evrimindeki değişimleri ile özdeştir. Buna göre hoatzin ve ön bağırsak fermantasyonu yapan memeliler, yüzlerce milyon yıldan beri ortak atayı paylaşmamış olsalar da, lizozimlerinde benzer adaptasyonlar geliştirmişlerdir; bu adaptasyonların hepsi onlara, fermantasyon yapan bakterilerden gelen besinleri elde etme yeteneği verir.

## Genom büyüklüğü ve organizasyonu da evrimleşir

Genom büyüklüğünün organizmalar arasında çok yüksek oranda değişkenlik gösterdiğini biliyoruz. Geniş taksonomik gruplar içerisinde organizmanın karmaşıklığı ile genom

(A)



*Semnopithecus* sp.



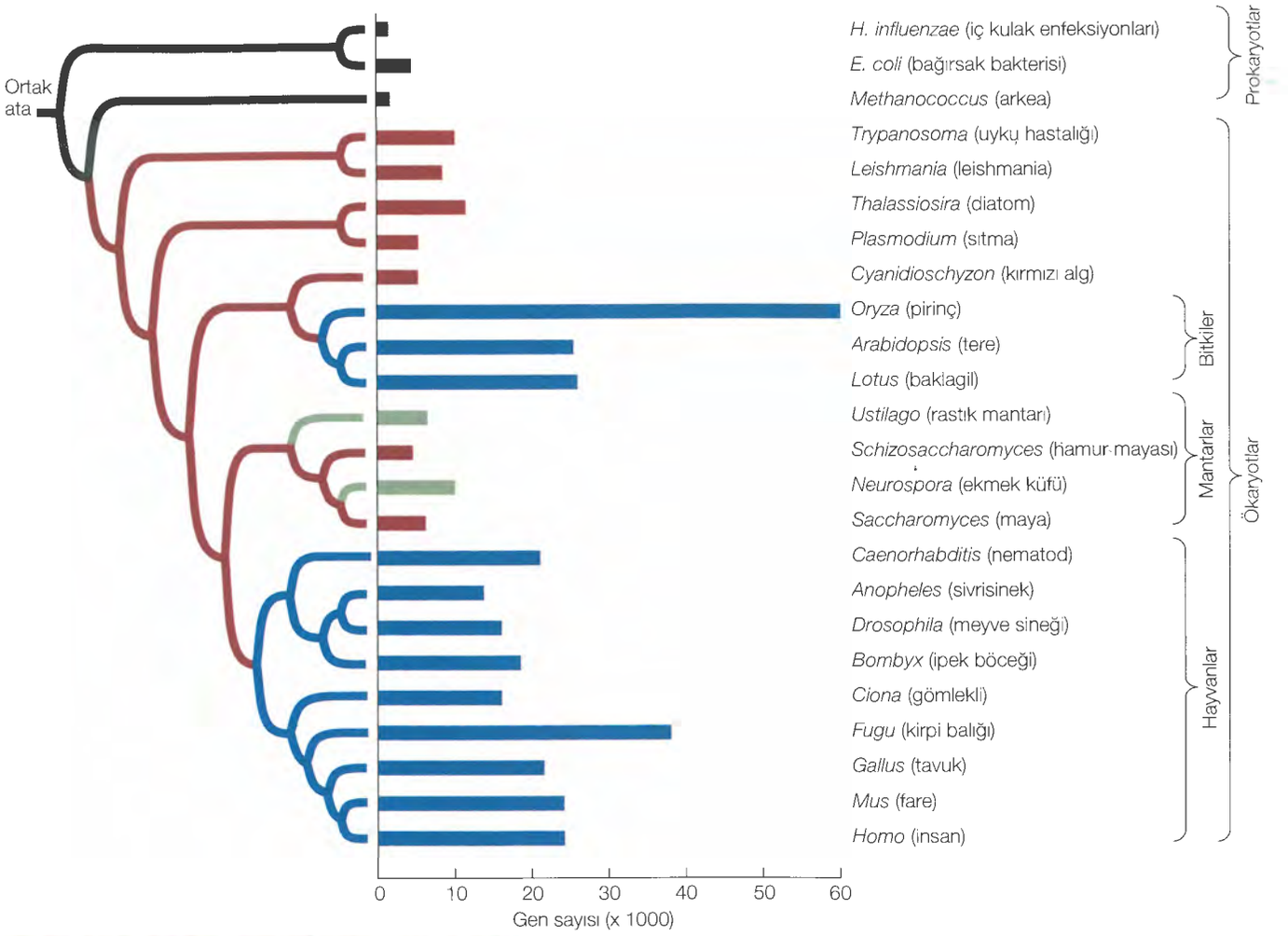
Langurların ve sığırların lizozimleri 5 amino asit için konvergenttir. Bu durum ön bağırsak fermantasyonunun bu iki türde de birbirinden bağımsız olarak evrimleştiğinin göstergesidir.

| | Langur | Babun | İnsan | Sıçan | Sığır | At |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Langur | | 14 | 18 | 38 | 32 | 65 |
| Babun | 0 | | 14 | 33 | 39 | 65 |
| İnsan | 0 | 1 | | 37 | 41 | 64 |
| Sıçan | 0 | 0 | 0 | | 55 | 64 |
| Sığır | [5] | 0 | 0 | 0 | | 71 |
| At | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | |

**24.7 Lizozimin Konvergent Moleküler Evrimi** (A) Birkaç memeli çiftine ait lizozimlerin kaç amino asit bakımından birbirinden farklı oldukları tablonun üst kısmındaki köşegende ve çiftler arasındaki konvergent benzerliklerin sayısı tablonun alt kısmındaki köşegende gösterilmektedir. Ön bağırsak fermantasyonu yapan iki tür, söz konusu sindirim adaptasyonu ile ilişkili olarak konvergent amino asit değişimleri paylaşırlar. (B) Ön bağırsak fermantasyonu yaptığı bilinen tek kuş olan hoatzin, yüzlerce milyon yıldan beri memelilerden bağımsız olarak evrimleşmiştir; fakat lizozim enziminde bağımsız olarak ortaya çıkmış benzer değişiklikler mevcuttur.

(B) *Opisthocomus hoazin*



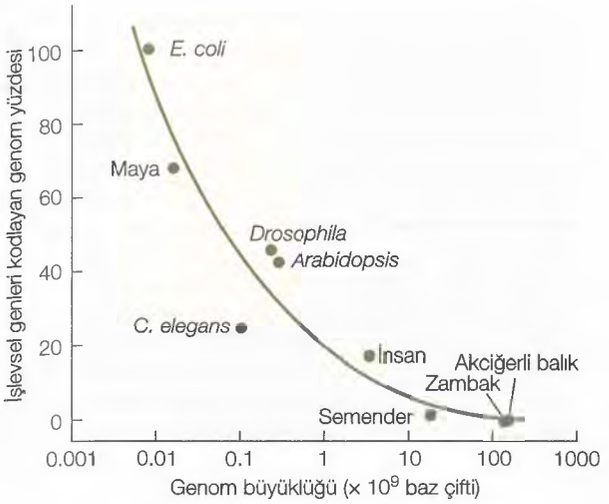



**24.8 Genom Büyüklüğü Geniş Oranda Değişkenlik Gösterir**
Bu şekil genom dizilerinin tamamı çıkarılmış olan bir dizi organizmaya ait gen sayısını ve bu organizmaların birbirleriyle olan evrimsel ilişkisini göstermektedir. Tipik olarak bakteriler ve arkeler çoğu ökaryottan daha az gene sahiptir. Ökaryotlar arasında, doku organizasyonuna sahip çok hücreliler (bitki ve hayvanlar, mavi dallar) tek hücreli organizmalara (kırmızı dallar) veya belirgin organizasyonu göstermeyen çok hücrelilere (yeşil dallar) göre daha fazla gene sahiptirler.

büyüklüğü arasında kısmi bir ilişki vardır. Küçük bir bakteri olan *Mycoplasma genitalium* sadece 470 gene sahiptir. Tifo etkeni olan *Rickettsia prowazekii* ise 634 gene sahiptir. Buna karşılık *Homo sapiens* 23.000 gene sahiptir. **Şekil 24.8**, genom dizilerinin tamamı çıkarılmış olan bir dizi organizmaya ait gen sayısını ve bu organizmaların birbirleriyle olan evrimsel ilişkisini göstermektedir. Bu şeklin gösterdiği gibi, büyük genom her zaman için daha yüksek karmaşıklığa işaret etmez (örneğin pirinci diğer türlerle karşılaştırınız). Küçük tek hücreli bir bakteri ile karşılaştırıldığında, büyük ve çok hücreli bir organizmanın oluşumu ve varlığını sürdürebilmesi için çok daha karmaşık genetik direktiflere ihtiyaç duyması şaşırtıcı değildir. Şaşırtıcı olan şey, akciğerli balıklar, bazı semenderler ve zambaklar gibi bazı organizmaların insana göre yaklaşık 40 kat daha fazla DNA'ya sahip olmalarıdır. Oysa, yapısal olarak bir akciğerli balık ya da bir zambak, insanın 40 katı kadar kompleks değildir. O halde genom büyüklüğü neden bu derecede değişkenlik gösterir?

Eğer sadece doğrudan RNA'ları ya da proteinleri kodlayan DNA kısmını dikkate alacak olursak, aslında genom büyüklüğündeki farklılıklar bu derece yüksek değildir. Hücre çekirdeklerindeki toplam DNA miktarı en fazla olan organizmalar (bazı eğreltiler ve çiçekli bitkiler), en küçük genomlara sahip olan bakterilerdekinin 80.000 katı daha fazla DNA'ya sahiptir; fakat hiçbir tür, bir bakterinin sahip olduğunun 100 katı kadar protein kodlayan gene sahip değildir. Bu nedenle, genom büyüklüğündeki varyasyonların çoğu işlevsel genlerin sayısı yönünden değil, kodlama yapmayan DNA'nın miktarı bakımındandır (**Şekil 24.9**).

Çoğu ökaryotik organizmanın hücreleri niçin çok miktarda kodlama yapmayan DNA'ya sahiptir? Kodlama yapmayan bu DNA, bir işleve sahip midir? Yoksa bu sadece "işe yaramaz kısım mıdır?" Bu DNA'nın bir kısmı doğrudan bir işleve sahip değil görünse de, etraftaki genlerin ifade edilmesini değiştirebilir. Gen ifadesinin derecesi ve zamanlanması, genin kodlama yapmayan dizilere olan pozisyonuna bağlı olarak önemli derecede değiştirilebilir. Kodlama yapmayan diğer DNA bölgeleri, genomda belirli bir zararı olmadan sadece taşınan yalancı genlerden oluşur. Bu yalancı genler, farklı işlevlere sahip yeni genlerin evrimi için ham madde olarak kullanılabilir. Bazı kodlama yapmayan diziler, kromozomal yapının korunmasında iş görür. Yine bazıları, konak genomundan daha hızlı çoğaldıkları için populasyonlarda yaygın hale gelen parazitik hareketli elementlerden oluşur.




**24.9 DNA'nın Büyük Bir Kısmı Kodlama Yapmaz** Bakteri ve mayaların DNA'ları, RNA'ları ve proteinleri kodlar, ancak çok hücrelilerin DNA'larının büyük bir yüzdesi kodlama yapmaz.

Araştırmacılar türlerin DNA'yı hangi oranlarda kaybettiklerini ölçmek için retrotranspozonları kullanırlar. Retrotranspozonlar, bir RNA aracılığı ile kendilerini eşleyebilen hareketli elementlerdir (bakınız Şekil 17.5). En yaygın retrotranspozon tipi, her bir ucunda duplike olmuş durumda uzun uç tekrarları (LTR'ler) adı verilen dizileri taşır. LTR'ler bazen konak genomunda rekombinasyona uğrar. Öyle ki, bunların arasındaki DNA uzaklaştırılır. Bu oluştuğunda geriye bir tane rekombinant LTR kalır. Bir genomda bu şekildeki "öksüz" kalmış olan LTR'lerin sayısı, kaç tane retrotranspozonun kaybedilmiş olduğunun bir ölçüsüdür. Hawaii cırcır böcekleri (*Laupala*) ve meyve sinekleri (*Drosophila*) genomlarındaki LTR'leri karşılaştıran araştırmacılar *Laupala*'nın *Drosophila*'ya göre 40 kez daha yavaş oranda DNA kaybettiğini buldular. Bu nedenle *Laupala* genomunun *Drosophila* genomundan daha büyük olması şaşırtıcı değildir.

Organizmalar, işlevsiz oldukları bilinen DNA'ları kazanma ve kaybetme oranları yönünden niçin bu denli büyük farklılıklar gösterirler? Bir hipoteze göre, olası seçilim baskısına bağlı olarak, genom büyüklüğünün organizmanın gelişim hızıyla ilişkisi vardır. Büyük genomlar gelişim hızını yavaşlatabilir ve dolayısıyla da belirli genlerin tahmini ifade edilme zamanını değiştirir. Kısım 20.2'de tartıştığımız gibi, gen ifade edilmesi zamanının değişmesi (*heterokroni*) fenotipte önemli değişiklikler meydan getirir. Bu nedenle, kodlama yapmayan bazı DNA dizileri doğrudan işleve sahip olmasalar da bunlar yine de organizma gelişimini etkilerler.

Diğer bir hipoteze göre ise, kodlama yapmayan DNA miktarı aslında populasyon büyüklüğü ile ilişkilidir. Organizma için çok az zararlı olan kodlama yapmayan dizilerin, büyük populasyon büyüklüklerine sahip olan türlerde doğal seçilim sayesinde çok daha etkin bir şekilde uzaklaştırılması yüksek bir olasılıktır. Küçük populasyon büyüklüğüne sahip türlerde, genetik sürüklenmenin etkisi, az zararlar doğuracak kodlama yapmayan dizilere karşı olan seçilime üstün gelebilir. Bu nedenle kodlama yapmayan dizilerin birikmesine karşı olan seçilim, büyük populasyon büyüklüğüne sahip türlerde çok daha etkindir. Bakteri ya da mantarlar gibi böylesi türlerin, küçük populasyon büyüklüğüne sahip türlerle karşılaştırıldığında oldukça az kodlama yapmayan DNA'ya sahip olmaları bu nedenledir (bakınız Şekil 24.9).

## 24.2 ÖZET

**Evrimsel tarih boyunca genlerdeki sinonim ve sinonim olmayan baz değişimlerinin göreceli oranlarını inceleyerek biyologlar, özgün genler üzerinde etkili olan evrimsel mekanizmaları tanımlayabilirler. Nötral teori, çoğu türde görülen sabit hızdaki moleküler değişiklikler için bir açıklama sunar.**

- Belirli bir gen bölgesinin nötral olarak mı yoksa pozitif ya da dengeleyici seçilim altın da mı evrimleşip evrimleşmediğini belirlemek için sinonim olan ve sinonim olmayan baz değişim oranlarının nasıl kullanıldığını açıklayınız. Bakınız ss. 505-506 ve Şekil 24.6
- İki hipotezi farklı organizmaların sahip oldukları değişik genom büyüklükleri için karşılaştırınız. Bakınız ss. 508-509

Moleküler evrimsel mekanizmaları araştırmak için biyologların genomları nasıl kullandıkları ile ilgili bazı yöntemleri inceledik. Ancak, Organizmalar zaman içinde yeni işlevleri nasıl kazanırlar?

## 24.3 Genomlar fonksiyonlarını nasıl kazanır ve nasıl korurlar?

Bir önceki kısımda belirttiğimiz gibi, çoğu çok hücreli organizma çoğu tek hücreli türden daha fazla gene sahiptir. Fakat çok hücreli organizmalar, bir hücreli atalarından türemiştir. Bu nedenle, evrimsel süreçte genomlarda gen sayısının artışıyla sonuçlanacak bazı mekanizmaların olması gerekir. Bu artışı meydana getirecek iki tane ana yol vardır: genler, diğer türlerden alınabilir ya da genler tür içinde duplikasyona uğrayabilir.

### Lateral gen transferleri yeni işlevlerin kazanılmasıyla sonuçlanabilir

Bölüm 22'de yaşam ağacını tek bir ortak atadan başlayarak günümüzde yaşayan milyonlarca türü verecek şekilde her bir soy hattının zamanla iki (veya daha fazla) soy hattına ayrıldığı, dallanan bir diyagram şeklinde gösterdik. Bölüm 23'de türleşme süreci sırasında atasal soy hatlarının, türev soy hatlarına nasıl ayrıldıkları açıklandı, işte yaşam ağacının yakaladığı bu türleşme olaylarıdır. Bununla birlikte belirli genlerin, organellerin ya da genom parçalarının bir soy hattından diğerine yatay olarak taşındığı **lateral gen transferi** süreçleri de vardır. Bazı türler, DNA fragmentlerini doğrudan çevreden alabilir. Bazı genler, bir virüs genomuna dahil olabilir ve daha sonra virüs yeni konağın genomuna entegre olduğunda yeni konağa aktarılabilir. Türler arasındaki hibritleşme de çok sayıda genin aktarılmasıyla sonuçlanır.

Lateral gen transferi uzak bir akrabadan yeni genleri genomuna katan tür için büyük oranda avantaj sağlayabilir. Örneğin antibiyotiklere direnç sağlayan genler, yaygın bir şekilde farklı bakteri türleri arasında aktarılır. Tıpkı mutasyon ve

rekombinasyon gibi lateral gen transferi de türlerin genetik çeşitliliklerini artırmalarının diğer bir yoludur. Genetik çeşitlilik, daha sonra evrimleşmeyle sonuçlanacak şekilde seçilimin üzerinde işleyeceği ham madde olarak iş görür.

Lateral olarak transfer edilmiş tek bir genom parçasını kullanarak üretilen bir filogenetik ağaç, büyük bir olasılıkla organizmaya ait filogeninin tamamından ziyade sadece transfer olayını yansıtacaktır (bakınız Kısım 26.3). Birçok biyolog, filogenetik ağaçları üretmek için çok sayıda geni ya da bunların ürününü kullanır. Böylece tahmini tür ağacı ve aynı zamanda da lateral gen transfer olayları inşa edilebilir. Tahmini tür ağacı üzerinde lateral gen transferi olaylarının gösterilmesi, filogenetik ağaç üzerindeki *ağ oluşumu* (*retikülasyon*) olarak bilinir.

Yaşam ağacının değişik kısımlarında hangi oranda lateral gen transferi olayının meydana geldiği, şu andaki çok sayıda araştırmanın ve tartışmanın konusudur. Her ne kadar mitokondri ve kloroplastın ortaya çıkmasını sağlayan iki önemli endosimbiyoz olayı, bakteri genomlarının tamamının ökaryot soy hatlarına aktarıldığı birer lateral gen transferi olarak değerlendirilebilirse de, ökaryot soy hatları arasında lateral gen transferinin çok yaygın olmadığı gözükmektedir. Ökaryotlara ait bazı gruplar, özellikle de bazı bitkiler, yakın akraba türler arasında oldukça yüksek düzeyde hibritleşme gösterirler. Hibritleşme, yakın zamanda ayrılmış bitki soy hatları arasında çok sayıda genin karşılıklı olarak değişimine yol açar. Ancak, öyle görülmektedir ki, en yüksek derecedeki gen transferi, bakteri türleri arasında meydana gelmektedir. Bakterilere ait birçok gen, sıklıkla bakteri türleri arasındaki evrimsel ilişkiyi yorumlamayı zorlaştıracak boyuta varan bir oranda bakteri soy hatları arasında aktarıma uğramıştır. Buna karşın, bu kitabın yedinci ünitesinde göreceğimiz gibi, ana bakteri grupları arasındaki evrimsel ilişki yine de belirlenebilir. Lateral gen transferleri, bakteri türlerinin sınırlarını çizmeyi zorlaştırır; bu durum, var olduğu bilinenden daha az sayıda isimlendirilmiş bakteri türü olmasının nedenlerinden biridir.

## Birçok yeni işlev gen duplikasyonunun ardından ortaya çıkar

**Gen duplikasyonu**, genomların yeni işlevler kazanabildikleri diğer bir yoldur. Bir genom duplikasyona uğradığı zaman, bu genin bir kopyası potansiyel olarak onun orijinal işlevini sürdürmek zorunda kalmaz. Duplikasyona uğramış bir genin benzer kopyaları, aşağıdaki dört tane sonuçtan birini yaşayabilirler:

- Genin iki kopyası da orijinal işlevlerini devam ettirebilir (bu durum, organizma tarafından üretilen gen ürününde bir değişim ile sonuçlanabilir).
- Genin iki kopyası da orijinal gen ürününü üretme yeteneğini sürdürebilirler; fakat genlerin ifade edilmesi doku ya da gelişim zamanına göre farklıdır.
- Genin bir kopyası, zararlı baz değişimlerinin birikimi sonucu devre dışı bırakılabilir ve işlevsiz bir yalancı gen halini alabilir.
- Genin bir kopyası orijinal işlevini sürdürürken, ikinci kopya farklı bir işlevi yerine getirebilecek kadar baz değişimleri biriktirebilir.

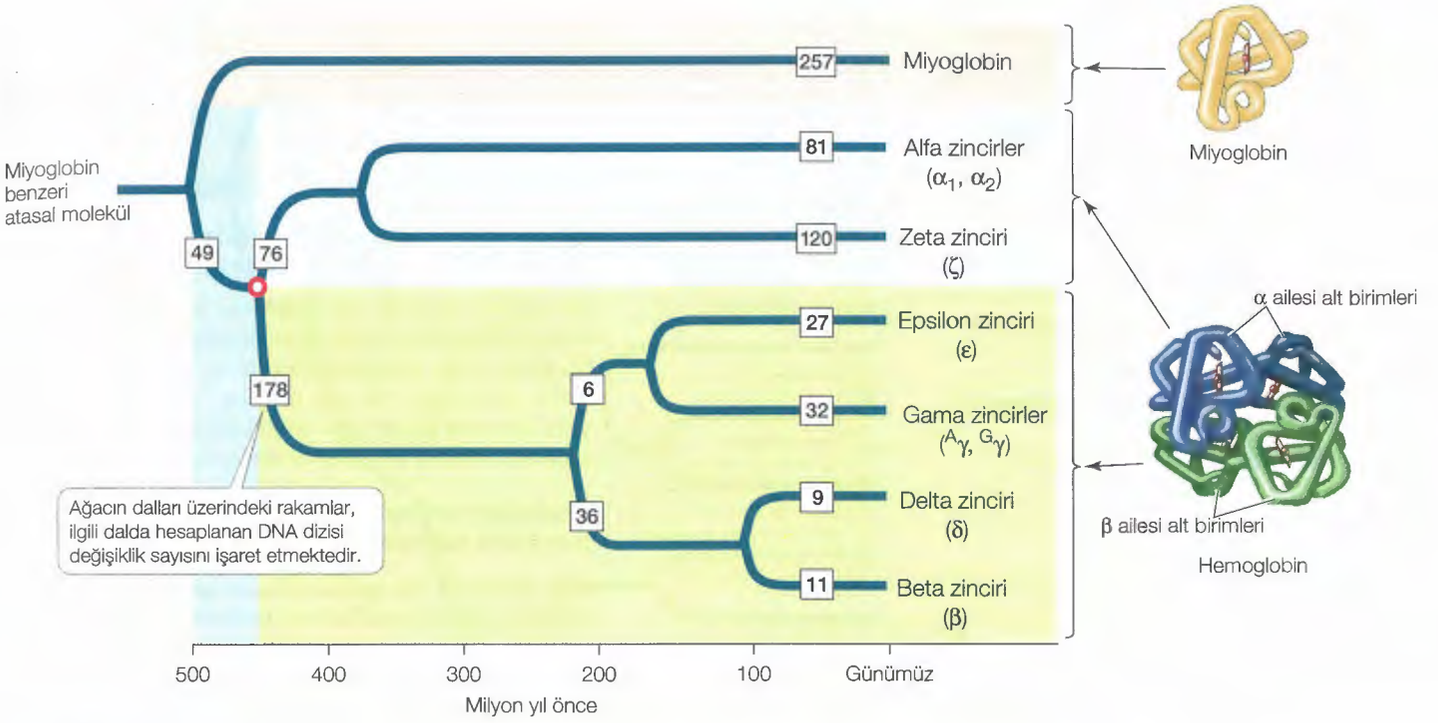
Gen duplikasyonları ne kadar sıklıkta meydana gelir ve bu sonuçlardan hangisi en olasıdır? Araştırmacılar, bir maya veya *Drosophila* populasyonu için gen duplikasyonu hızının, bir milyon yıllık bir zaman zarfında birkaç yüz duplike gen biriktirmeye yetecek kadar hızlı olduğunu bulmuştur. Araştırmacılar, bu türlerdeki gen duplikasyonlarının çoğunun çok genç olduğunu saptamıştır. Diğer taraftan, 10 milyon yıllık bir zaman süresi içerisinde (ki bu süre evrimsel tarih ölçeğinde oldukça kısadır) bir genomdan birçok gen yitirilir.

Birçok gen duplikasyonu, bir defada sadece bir veya birkaç geni etkiler, ancak poliploid organizmalarda (bitkiler dahil), sıklıkla tüm genom duplikasyon geçirir. Genlerin hepsinin duplike olduğu durumda, yeni işlevlerin evrimleşmesi için çok büyük fırsatlar vardır. Bu, tam da omurgalıların evriminde ortaya çıkmış gibi görünen bir durumdur. Çeneli omurgalıların genomlarının, belli başlı genlerden oluşmuş dört diploid takıma sahip olduğu görünmektedir; bu durum, biyologların bu türlerin atalarında genom boyutunda iki duplikasyon olayının ortaya çıkmış olduğunu düşünmelerine yol açmıştır. Bu duplikasyonlar, omurgalı genlerinin her birinin önemli ölçüde özelleşmesine izin vermiştir; ve bu genlerin birçoğu, ifade edilmelerinde yüksek düzeyde doku özgüllüğü sergilemektedir. Bu bölümün açılış sayfasında bahsedilmiş olan elektrikli balıkların elektrik organlarının ortaya çıkmasına izin veren sodyum kanalı genlerinin duplikasyonu, buna güzel bir örnektir.

Ek genlerin çoğu hızlı bir şekilde ortadan kaybolmasına karşın, bazı duplikasyon olayları yeni işlevlere sahip genlerin evrimleşmesine yol açar. Ardışık birkaç duplikasyon olayı ve mutasyon, genellikle bir kromozomda ardışık dizilen ve birbiri ile ilişkili işlevlere sahip, bir grup homolog genin oluşturulduğu bir **gen ailesinin** ortaya çıkması ile sonuçlanabilir. Bu sürecin bir örneği, *globin gen ailesi*dir (bakınız Şekil 17.10). Globinler, dizileri belirlenen ve karşılaştırılan ilk proteinler arasında yer alır. Bunların amino asit dizilerinin karşılaştırılması farklı globinlerin gen duplikasyonları aracılığı ile oluştuğunu göstermektedir. Bu karşılaştırmalar aynı zamanda, globinlerin ne kadar zamandan beri birbirinden bağımsız olarak evrimleştiklerini de ortaya koyar; çünkü bu proteinler arasındaki farklılıklar zaman içerisinde birikmiştir.

İki α-globin ve iki β-globin polipeptid zincirlerinden oluşmuş bir tetramer (dört alt üniteden oluşmuş bir molekül) olan hemoglobin, kanda oksijen taşır. Bir monomer olan miyoglobin ise kasta $O_2$'yi depolayan asıl proteindir. Miyoglobinin oksijene olan ilgisi hemoglobininkinden çok daha yüksektir. Ancak hemoglobin, işlevi yönünden çok daha fazla çeşitlenecek şekilde evrimleşmiştir. Hemoglobin, $O_2$ konsantrasyonunun oldukça yüksek olduğu akciğer ya da solungaçlarda oksijeni bağlar ve $O_2$ konsantrasyonunun düşük olduğu uzaktaki vücut dokularına taşır ve bu dokularda serbest bırakır. Hemoglobin, daha karmaşık tetramerik yapısı sayesinde, kanda hidrojen iyonları ve karbondioksit yanında dört molekül $O_2$ taşır.

α- ve β-globin gen gruplarının ortaya çıkmasını sağlayan globin geni duplikasyonunun ne zaman meydana geldiğini tahmin etmek için, farklı globinleri kodlayan gen dizilerine ait bir filogenetik ağaç oluşturabiliriz (**Şekil 24.10**). Fosil kayıtlarında iyi bir şekilde rapor edilmiş olan omurgalı gruplarının ayrılma zamanlarını kullanan diğer çalışmalardan, globin genlerinin moleküler evrim hızı tahmin edilmiştir. Bu çalışmalar, globin genleri için yaklaşık olarak her 2 milyon yılda ortalama 1 nükleotidlik baz değişimi oranında bir farklılaşmaya işaret etmektedir. Bu oran gen ağacına uygulandığında, 2 globin gen grubunun birbirinden yaklaşık olarak 450 milyon yıl önce ayrılmış olduğu tahmin edilir.




**24.10 Bir Globin Gen Ailesi Ağacı** Gen ağacı, α-globin ve β-globin gen gruplarının omurgalıların ortaya çıkmasından hemen sonra, yaklaşık olarak 450 milyon yıl önce (içi boş daire) çeşitlendiğini önermektedir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 24.3 • Gen Ağacı Oluşturma**

### Bazı gen aileleri uyumlu evrim yoluyla evrimleşir

Globin gen ailesi üyeleri yapı ve işlev yönünden farklılaşmış olsalar da, diğer birçok gen ailesinin üyeleri birbirinden bağımsız olarak evrimleşmez. Örneğin, hemen hemen tüm organizmalar ribozomal RNA genlerinin çok sayıda kopyasına (binlere varan) sahiptirler. *Ribozomal RNA* (rRNA), ribozomların ana yapısal elemanıdır ve dolayısıyla da protein sentezinde birincil derecede işleve sahiptir. Yaşayan tüm türler, genellikle de yüksek oranda (özellikle de gelişmenin ilk dönemlerinde) protein sentezlemek zorundadır. rRNA genlerinin çok sayıda kopyasına sahip olmak, organizmanın hızlı bir şekilde çok sayıda ribozom üretmesini ve dolayısıyla da yüksek orandaki bir protein sentezini olası kılar.

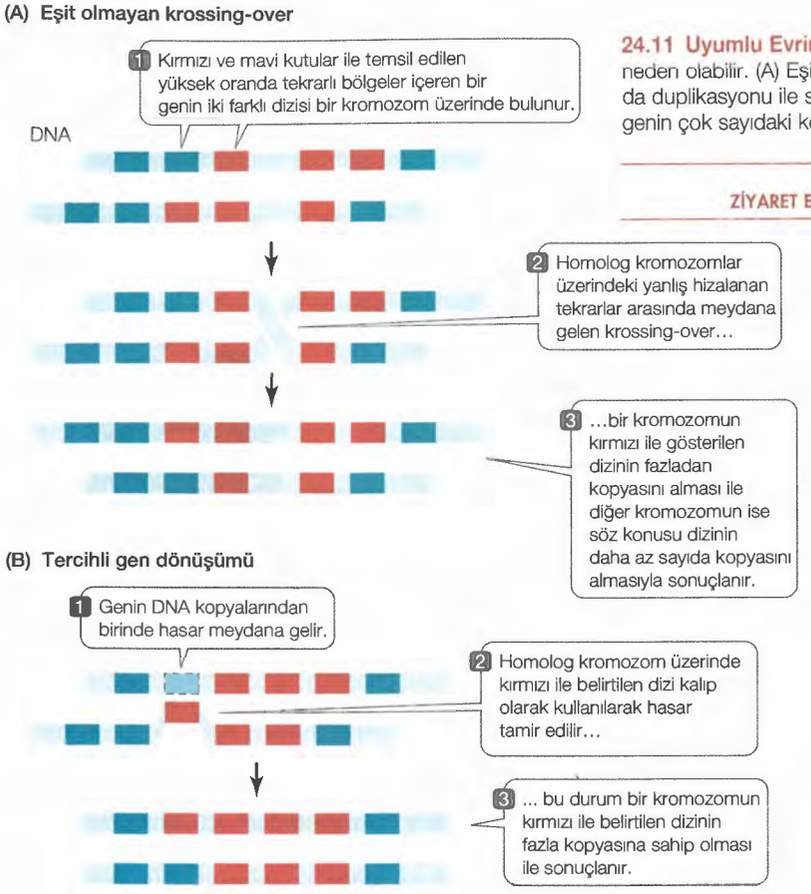
Genomun tüm kısımları gibi, ribozomal RNA genleri de evrimleşir ve değişik türlerin rRNA genlerinde farklılıklar birikir. Ancak, herhangi tek bir türde rRNA genlerinin çok sayıdaki kopyası hem yapısal hem de işlevsel yönden birbirlerine çok benzerdirler. Bir türdeki her bir ribozomun proteinleri sentezleme yolu aynı olduğundan, bu benzerlik anlamlıdır. Diğer bir ifadeyle, belirli bir türdeki rRNA genlerinin çok sayıdaki kopyası **uyumlu evrim** denen bir olgu ile birbiriyle uyum içerisinde evrimleşmektedir.

Uyumlu evrim, nasıl meydana gelir? Tüm kopyaların benzer kalmasını sağlayabilecek şekilde, bir türde bir kopyada oluşan bir baz değişiminin diğer kopyalara da yayılmasına neden olacak bir ya da daha fazla mekanizmanın olması gerekir. Aslında iki mekanizmanın uyumlu evrimden sorumlu olduğu gözükmektedir. Bunlardan ilki, *eşit olmayan krossing-over* olayıdır. Diploid bir türde DNA, mayoz sırasında replikasyon geçirdiği zaman, homolog kromozomlar yan yana hizalanır ve krossing-over ile rekombinasyona uğrarlar (bakınız kısım 11.4).

Ancak, çok fazla sayıda tekrarlanmış genlerin olduğu durumda, aynı genin çok sayıda kopyası bulunduğundan genlerin hizalanması sırasında dışarıda kalması kolaydır (**Şekil 24.11A**). Sonuçta, bir kromozom tekrarlı genin fazladan kopyalarını kazanırken diğer kromozom tekrarlı genin daha az kopyasına sahip olacaktır. Eğer tekrarlı genin bir kopyasında yeni bir baz değişimi ortaya çıkarsa, bu değişim eşit olmayan krossing-over yoluyla yeni kopyalara yayılabilir (ya da ortadan kaldırılabilir). Bu nedenle, zamanla, yeni bir baz değişimi tekrarlanan bölge içerisinde ya sabitlenecek ya da tamamen yok olacaktır. Her iki durumda da tekrarlanan bütün kopyalar birbirlerine çok benzer kalacaktır.

Uyumlu evrime neden olan ikinci mekanizma, *tercihli gen dönüşümü*dür. Bu mekanizma, eşit olmayan krossing-overdan çok daha hızlı olabilir; ve rRNA genlerinin uyumlu evrimi için asıl mekanizma olduğu gösterilmiştir. DNA iplikleri sıklıkla kırılır ve hücrelerin DNA tamir mekanizmaları tarafından tamir edilirler (bakınız Kısım 13.4). Hücre döngüsü sırasında ribozomal RNA genleri çoğu kez birbirlerine yakın gruplanırlar. Eğer genlerden birinde hasar ortaya çıkarsa, diğer kromozom üzerindeki bir rRNA gen kopyası hasara uğramış kopyayı tamir etmek için kalıp olarak kullanılabilir. Dolayısıyla, kalıp olarak kullanılan bir dizi orijinal dizinin yerini alabilir (**Şekil 24.11B**). Çoğu durumda tamir sistemi, tamir için belirli dizileri kullanma lehine bir eğilim gösterir. Dolayısıyla tercih edilen dizi, genin tüm kopyalarında yer alacak şekilde yayılma gösterir. Bu yolla tek bir kopyada ortaya çıkan değişiklikler, daha sonra diğer kopyalara hızla yayılır.

Hangi mekanizma sorumlu olursa olsun uyumlu evrimin net sonucu, çok sayıda tekrarlanan genin kopyalarının birbirlerinden bağımsız olarak evrimleşmedikleridir. Genlerde hala mutasyonlar meydana gelebilir; ancak mutasyonlar bir kopyada ortaya çıktıktan sonra ya tüm kopyalara hızlı bir şekilde




**24.11 Uyumlu Evrim** Çok sayıda tekrarı olan genlerin uyumlu evrimine iki mekanizma neden olabilir. (A) Eşit olmayan krossing-over, tekrarlanan bir genin uzaklaştırılması ya da duplikasyonu ile sonuçlanır, (B) Tercihli gen dönüşümü, yeni bir varyantın tekrarlanan genin çok sayıdaki kopyasına hızlı bir biçimde yayılması sağlayabilir.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 24.1 • Uyumlu Evrim

yayılır ya da genomdan tamamen elenir. Bu süreç her bir kopya ürününün hem dizi hem de işlev yönünden zaman içerisinde benzer kalmasını sağlar. Bu yolla tek bir kopyada ortaya çıkan değişiklikler, daha sonra diğer kopyalara hızla yayılır.

## 24.3 ÖZET

**Gen duplikasyonu, yeni işlevlerin evrimine yol açabilir. Lateral gen transferi, uzak akraba türler arasında genetik işlevlerin yayılması ile sonuçlanabilir. Çok tekrarlı bazı genler uyum içinde evrimleşirler ve bu şekildeki evrimleşme aynı işlevselliği devam ettirir.**

- Lateral gen transferinin olası avantajlarını açıklayınız. Bakınız ss. 509-510
- Gen duplikasyonunun olası dört sonucu nelerdir? Bakınız s. 510
- Çok tekrarlı genler arasındaki uyumlu evrim örüntüsünü ve neyin uyumlu evrime yol açtığını tanımlayınız. Bakınız s. 511 ve Şekil. 24.11

Moleküler evrim prensipleri ve yöntemlerinin evrim biliminde nasıl yeni yollar açtığını gördük. Şimdi de moleküler evrimin pratiğe dönük bazı uygulamalarına bakalım.

# 24.4 Moleküler Evrimin Bazı Uygulamaları Nelerdir?

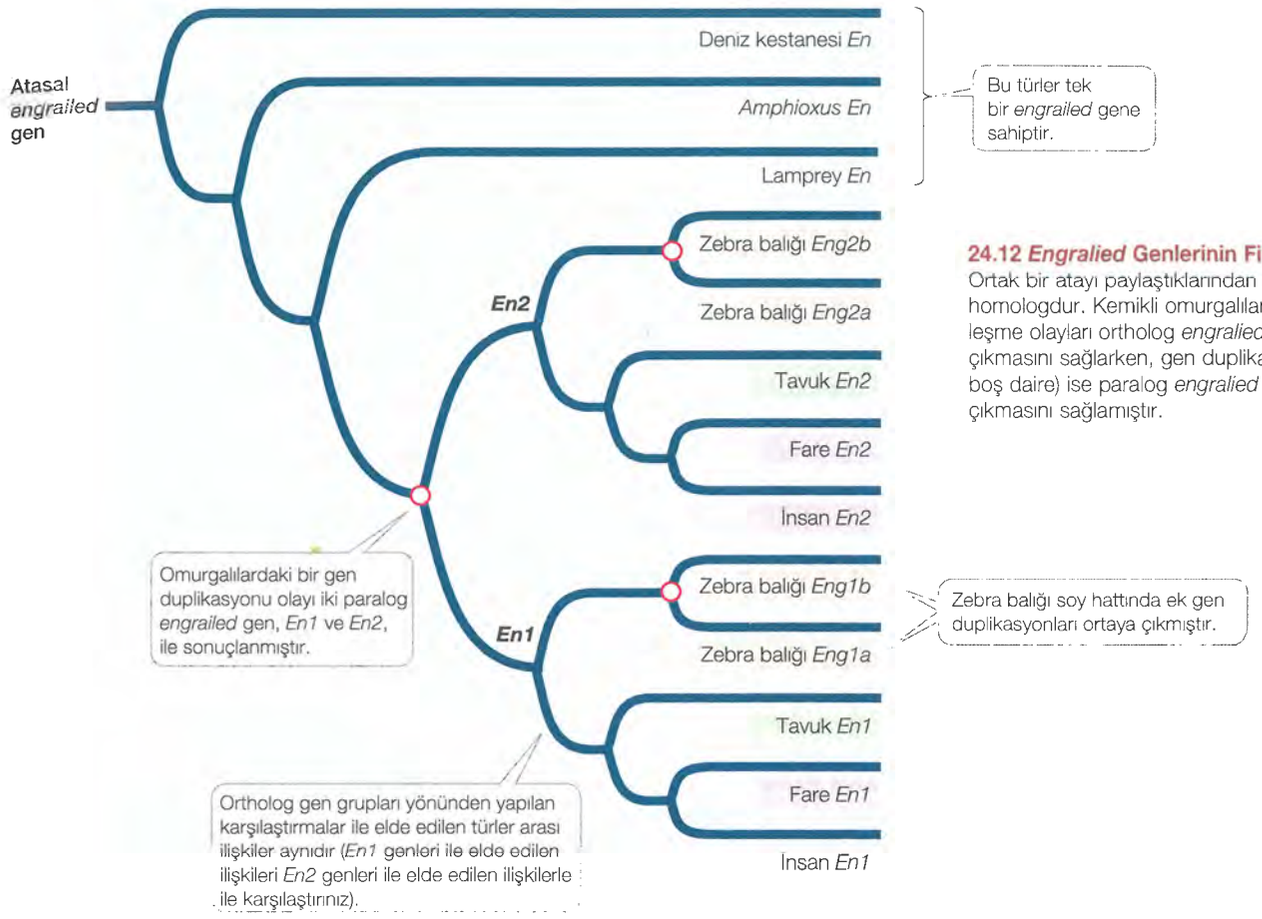
Moleküler biyoloji konusundaki bilgilerimiz, biyolojik moleküllerin nasıl işlev gördüklerinin yanında bunların nasıl çeşitlendiklerini de anlamamıza yardımcı olmuştur. Bu tür bilgiler, bilim insanlarının yeni işlevlere sahip yeni molekülleri geliştirme, hastalıkları anlama ve tedavi etmelerine olanak sağlar.

## Moleküler dizi verileri genlerin evrimsel tarihlerini belirlemek için kullanılır

**Gen ağacı** tek bir geninin farklı türlerdeki evrimsel ilişkisini ya da gen ailesinin üyeleri arasındaki evrimsel ilişkiyi gösterir (Şekil 24.10'da görüldüğü gibi). Bir gen ağacı oluşturma yöntemi, Kısım 22.2'de türlerin filogenetik ağaçlarını oluşturmak için tanımladığımız yöntemler ile aynıdır. İşlem, genler arasındaki nükleotid farklılıklarını belirlemeyi ve bu farklılıkları genlerin evrimsel tarihlerini tekrar inşa etmek için kullanmayı içerir. Gen ağaçları, sıklıkla, türlerin filogenetik ağaçlarını tahmin etmek için kullanılır; ancak illa da gen ağacı ve tür ağacının aynı olması gerekmez. Gen duplikasyonu gibi süreçler, gen ağacı ve tür ağacının farklı olmasına yol açabilir. Biyologlar, bir gen ağacından gen duplikasyon olaylarının zamanını ve tarihini tahmin edebilir; ve gen farklılaşmasının, yeni proteinlerin işlevlerinde nasıl çeşitlenmeyle sonuçlandığını öğrenebilir.

Aynı ortak ataya sahip olduklarından, belirli bir gen ailesinin tüm genleri benzer dizilere sahiptirler. Kısım 22.1'de tartıştığımız gibi, ortak atayı paylaşma nedeniyle benzer olan özellikler birbirinin *homologu* olarak ifade edilirler. Ancak, gen ağaçlarını tartıştığımızda genellikle iki tip homolojiyi birbirinden ayırt etmek zorundayız. Çeşitli türlerde bulunan ve sahip oldukları dizi faklılıklarını, farklı türlerin oluşmasını sağlayan türleşme olaylarını saptayabilmek için kullandığımız genler; bu genler, **ortholog genler** olarak isimlendirilir. Diğer taraftan, aynı ya da farklı türlerde bulunan ve gen duplikasyonu olayları ile birbiriyle akraba olan genler ise **paralog genler** olarak adlandırılırlar. Bir gen ağacını incelediğimizde karar vermemiz gereken konu, ortholog genleri mi yoksa paralog genleri mi karşılaştırmamızın gerektiğidir. Eğer genleri taşıyan türlerin evrimsel tarihlerini tekrar inşa etmek istiyorsak, bu durumda karşılaştırma ortholog genler ile sınırlanmalıdır (çünkü bunlar türleşme olaylarının evrimsel tarihini yansıtacaktır). Diğer taraftan, eğer gen duplikasyonları sonucu ortaya çıkan işlevsel yönden değişmelerle ilgileniyorsak, bu durumda paralog genleri karşılaştırmak doğru olacaktır (çünkü bunlar gen duplikasyonu olaylarının evrimsel tarihini yansıtacaktır). Eğer bir gen ailesinin iki süreç yoluyla çeşitlenmesi üzerine odaklanıyorsak, bu durumda analizlerimize hem ortholog hem de paralog genleri dahil etmek isteyebiliriz.

Şekil 24.12, *engrailed* olarak adlandırılan gen ailesinin (bunların üyeleri gelişimi düzenleyen transkripsiyon faktör-




**24.12 *Engrailed* Genlerinin Filogenisi**
Ortak bir atayı paylaştıklarından *engrailed* genleri homologdur. Kemikli omurgalıların evrimde, türleşme olayları ortholog *engrailed* genlerin ortaya çıkmasını sağlarken, gen duplikasyon olayları (içi boş daire) ise paralog *engrailed* genlerini ortaya çıkmasını sağlamıştır.

lerini kodlar) üyelerine ait bir gen ağacını göstermektedir. Bu gen ailesinde en az üç gen duplikasyonu meydana gelmiş olup, bu durum bazı omurgalı türlerinde (örneğin zebra balığı) sayıları dörde varan farklı *engrailed* geni (*En*) ile sonuçlanmıştır. Ortak bir ataya sahip olduklarından, *engrailed* genlerinin hepsi homologdur. Gen duplikasyon olayları, bazı omurgalı soy hatlarında paralog *engrailed* genleri ortaya çıkarmıştır. Kemikli omurgalıların (yani Şekil 24.12'deki Lamprey hariç tüm türler) tarihini yeniden inşa etmek için genlerin *En1* grubuna ait ortholog dizileri karşılaştırabiliriz; ya da genlerin *En2* grubuna ait ortholog dizileri kullanabilir ve aynı cevabı bekleriz (çünkü tahmini türleşme olaylarının tek bir tarihi vardır). İki gen grubu kemikli balıkların ortak atasında meydana gelen bir gen duplikasyon olayı sonucu ortaya çıktığından, kemikli omurgalıların hepsi her iki *engrailed* gen grubuna da sahiptir. Bu duplikasyon sonucu ortaya çıkan çeşitlenme üzerine odaklanmak isteseydik, bu durumda doğru karşılaştırma, *En1* grubunun paralog genleri ile *En2* grubunun paralog genleri arasında yapılan olurdu.

### Genin evrimi, proteinin işlevini araştırmak için kullanılır

Bu bölümün başlarında biyologların değişim yönünde pozitif seçilim altında bulunan gen bölgelerini saptamak için kullandıkları yöntemleri tartıştık. Buradan elde edilecek bilginin pratikte kullanımları nelerdir? Bu bölümü açarken ele aldığımız kapılı sodyum kanalı gen ailesinin evrimini düşünün. Sodyum kanalları, sinir sistemindeki impulsların kontrol edilmesi dahil birçok işleve sahiptir. Sodyum kanalları, kirpi balıkları ve diğer birçok hayvanda bulunan tetrodotoksin gibi değişik toksinler tarafından bloke edilebilir. Tetrodotoksin, sodyum kanallarını bloke edip sinir ve kas sistemlerini işlevini engellediğinden, tetrodotoksin içeren kirpi balığının etini yiyen bir insan felç olabilir ve ölür.

Kirpi balıklarının kendileri de sodyum kanallarına sahip olduğu halde niçin tetrodotoksin bir kirpi balığında felce neden olmaz? Kirpi balığının (ve tetrodotoksinin ayrımını yapabilen diğer hayvanların) sodyum kanalları toksine dirençli olacak şekilde evrimleşmişlerdir. Kirpi balığı genomunda meydana gelen baz değişimleri sodyum kanalını oluşturan proteinlerde değişimlerle sonuçlanmıştır ve bu değişimler tetrodotoksinin sodyum kanalı poruna bağlanıp onu bloke etmesine izin vermez. Tetrodotoksine karşı dirençlilikle sonuçlanan birkaç farklı baz değişimi, birçok kirpi balığının duplikasyona uğramış değişik sodyum kanalı geninde evrimleşmiştir.

Aynı zamanda bu genlerde, tetrodotoksine dirençliliğin evrimiyle hiçbir ilişkisi olmayan diğer birçok değişim de meydana gelmiştir. Hangi değişimlerin tetrodotoksine direnç lehine seçilime uğradığını anlamak suretiyle, sodyum kanallarının işlevini araştıran biyologlar, kanalların nasıl çalıştığı ve sodyum kanallarında meydana gelen mutasyonların yol açtığı sinirsel hastalıklar hakkında çok şey öğrenebilirler. Biyologlar, tetrodotoksin direncinin evrimleştiği değişik soy hatlarındaki genlerde bulunan sinonim ve sinonim olmayan baz değişim oranlarını karşılaştırmak suretiyle bunu yapabilirler. Aynı şe-

kilde, moleküler evrim ilkeleri birçok diğer proteinin işlevi ve işlevlerdeki çeşitlenmesini anlamak için kullanılabilir.

Biyologlar seçilim, evrim ve makromoleküllerin işlevi arasındaki ilişkiyi araştırdıkça, yeni ve faydalı işlevlere sahip yeni moleküller üretmek için kontrollü laboratuvar ortamında moleküler evrimin kullanılabileceğinin farkına vardılar. Böylece in vitro şartlarda evrim uygulamaları ortaya çıkmış oldu.

### İn vitro evrim yeni moleküller üretir

Canlı organizmalar, insanların faydalı olarak kabul ettikleri binlerce bileşik üretir. Farmakolojik, tarımsal ya da endüstriyel amaçlı olarak kullanılabilen bu şekildeki doğal yoldan oluşan bileşiklerin araştırılması *bioprospektin* olarak adlandırılır. Bu bileşikler, milyonlarca canlı organizmanın milyonlarca yıllık moleküler evriminin sonucudur. Yine de, seçilim baskıları ve fırsatların doğru kombinasyonuna sahip olmasalar da, biyologlar aslında evrimleşmemiş olan moleküllerin evrimleşmiş olabileceğini kurgulayabilirler.

Örneğin, belirli bir çevre kirleticisine bağlanan bir molekül sahip olmak isteyebiliriz. Böylece bu kirletici, çevreden kolaylıkla izole edilip ayıklanabilir. Ancak, eğer çevre kirleticisi sentetik ise (yani doğal yollarla üretilemiyorsa), bu durumda herhangi bir canlı organizmanın istenilen işleve sahip bir molekülü evrimleştirmiş olma olasılığı yoktur. Bu durum, yeni ve faydalı işlevler yapması için laboratuvarda yeni moleküllerin üretilmesini amaçlayan in vitro **evrim** için ilham kaynağı olmuştur.

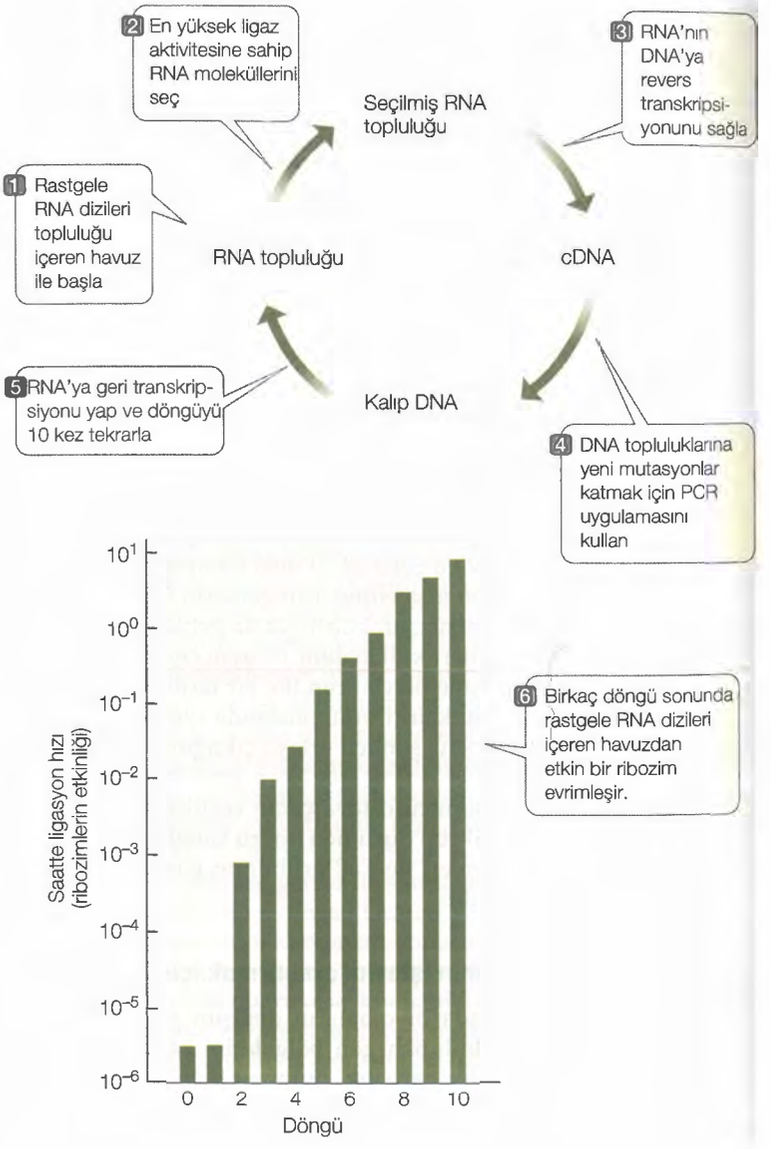
İn vitro evrim prensipleri, doğal dünyadan öğrendiğimiz moleküler evrimin esaslarına dayanır. Mutasyon ve seçilim prensiplerini kullanarak laboratuvarda üretilen yeni bir RNA molekülünün evrimini düşünün. Bu molekülden beklenen işlev, diğer iki RNA molekülünü birleştirmektir (Kısım 13.3'te tanımladığımız doğal yollarla oluşan DNA ligazın yaptığı işleve benzer bir işlevi yerine getirmek için bir ribozim gibi davranmak; fakat bu sefer birleştirilmesi gerekenler RNA'lardır). Süreç çok sayıdaki rastgele RNA dizilerinden oluşan bir havuzla (her biri yaklaşık 300 nükleotidden oluşan $10^{15}$ farklı dizi) başlamıştır (**Şekil 24.13**). Hiçbiri, ligaz aktivitesi için çok etkili ribozimler değildi; fakat bazıları diğerlerine göre biraz daha iyiydi. Ribozimlerin en iyi olanları seçildi ve revers transkriptaz enzimi kullanılarak cDNA (komplementer DNA)'ya geri transkribe edildi. cDNA molekülleri, daha sonra, polimeraz zincir reaksiyonu (PCR) kullanılarak çoğaltıldı (bakınız Şekil 13.22).

PCR ile çoğaltma mükemmel değildir ve dizi topluluğuna birçok yeni mutasyon katmıştır. Daha sonra bu diziler RNA polimeraz kullanılarak RNA'ya geri transkribe edildi ve bu işlem defalarca tekrarlandı. Yaklaşık 10 döngülük bir in vitro evrimin ardından, RNA'ların ligaz aktivitesi yaklaşık 7 milyon kez artmış şekilde hızlı bir biçimde evrimleşti (Şekil 23.13'e bakınız). O günden beri, yeni enzimatik ve bağlama işlevlerine sahip çok sayıda molekül meydana getirmek için benzer teknikler kullanıla gelmiştir.

### Hastalıkların çalışılması ve onlarla müçadele etmek için moleküler evrim kullanılır

Sorun teşkil eden birçok insan hastalığı, modern tıp için hareketli bir hedef teşkil eden canlı ve evrimleşen organizmalar tarafından meydana getirilir. Bölüm 21'in başında tanımlanan grip hastalığını ve Bölüm 22'de anlatılan HIV'i hatırlayınız. Bu ve diğer birçok insan hastalığının kontrolü, patojen organizmaların zaman içindeki evrimini izleyebilen tekniklere bağlıdır.

Geçen yüzyılda, ulaşımda meydana gelen gelişimler, insanların dünyanın her yerine artan sıklıkta ve çok hızlı bir şekilde seyahat etmesine olanak sağlamıştır. Ne yazık ki bu hareketlilik patojenlerin insan populasyonları arasında çok daha yüksek hızda yayılmasına olanak sağlamıştır. Bu birçok "yeni" hastalığın küresel olarak ortaya çıkmasına yol açmıştır. Küresel olarak ortaya çıkan hastalıkların çoğu, virüsler tarafından meydana getirilir ve aslında virüslerin neden olduğu tüm hastalıklar, hastalık etkeni virüs genomlarının bilinen virüslerin genomları ile evrimsel olarak karşılaştırılması sayesinde tanımlanmıştır. Örneğin, yakın yıllarda kemirgenler




**24.13 İn vitro Evrim** Bartel ve Szostak, büyük bir rastgele RNA dizileri topluluğu ile işe başlayarak RNA'yı bağlama yeteneği kazandıran art arda meydana gelen mutasyon ve seçilim sayesinde yeni bir ribozim ürettiler.

tarafından bulaştırılan hantravirüsler, yaygın olan solunum hastalıklarının kaynağı olarak tanımlanmıştır. Ani Akut Solunum Yetmezliği Sendromuna (SARS) neden olan virüs (ve onun konağı), genlerin evrimsel karşılaştırılması ile tanımlanmıştır. Hem insan patojenlerinin küresel olarak çeşitlenmesini, ortaya çıkma zamanlarını ve kökenlerini belirlemeye yönelik çalışmalar hem de bu patojenlere karşı etkili aşıların geliştirilmesi ve kullanılması çabaları, moleküler evrim prensiplerine bağlıdır. Örneğin, hem çocuk felci aşılarının geliştirilmesi hem de bu aşıların insan populasyonlarındaki etkinliklerini takip etmek için kullanılan yöntemler, moleküler evrim yaklaşımlarına ihtiyaç duyar.

Gelecekte, insanlardaki (ve diğer) hastalıkların tanımlanması için moleküler evrim çok daha kritik olacaktır. Biyologlar yeterli sayıda organizmaya ait genom verileri topladıklarında, enfekte edici organizma genomunun bir kısmının dizi analizini yapıp bunları bir evrimsel ağaç üzerindeki diğer diziler ile karşılaştırmak suretiyle, artık bir enfeksiyonu tanımlamak olası hale gelecektir. Şu an için, çoğu yaygın viral enfeksiyonu (örneğin, "grip hastalığına" neden olanlar) tanımlamak zordur. Ancak, genomik veri tabanları ve evrimsel ağaçlar arttıkça, otomatik dizi analizi teknikleri ve dizilerin filogenetik olarak hızlı bir biçimde karşılaştırılması, çok daha fazla sayıda insan hastalığını tanımlamamızı ve tedavi etmemizi sağlayacaktır.

## 24.4 ÖZET

**Moleküler evrimsel çalışmalar, makromoleküllerin işlevlerini ve bu işlevlerin zamanla nasıl değiştiklerini anlamaları için biyologlara araçlar sağlamıştır. Moleküler evrim, endüstriyel ve farmakolojik kullanım amaçlı sentetik moleküllerin geliştirilmesi ve insan hastalıklarının tanımlanması ve bunlarla mücadele edilmesi için kullanılır.**

- Neden bir biyolog belirli bir araştırmayı paralog genler yerine ortholog genler ile sınırlandırır? Bakınız ss. 512-513
- Genin evrimi protein işlevini araştırmak için nasıl kullanılır? Bakınız ss. 513-514
- In vitro evrim işlemini açıklayınız. Bakınız s. 514 ve Şekil 24.13

Organizmaların ve biyolojik moleküllerin nasıl evrimleştiğini tartıştığımıza göre, şimdi Dünya'nın evrimsel tarihini ele almaya hazırız. Bölüm 25, canlılık çeşitliliğinin tamamının ortaya çıkmasını sağlayan uzun vadeli evrimsel değişimleri tanımlamaktadır.

# BÖLÜM ÖZETİ

### 24.1 Evrimi çalışmada Genomlar Nasıl Kullanılır?

BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 24.1

- **Moleküler evrim** araştırma alanı genlerin ve proteinlerin yapıları ile organizmaların işlevleri arasındaki ilişkiyle ilgilenir.
- Bir **genom,** organizmanın sahip olduğu genlerin ve kodlama yapmayan DNA'nın tamamıdır. Ökaryotlarda toplam genom, çekirdekteki genetik materyal yanında, eğer varsa mitokondri ve kloroplast genomunu da içerir.
- Nükleotid baz değişimleri, kodlanan proteinlerin amino asit değişimleri ile sonuçlanabilir ya da sonuçlanmayabilir.
- Doğrudan gözlenemeyen değişimleri de hesaba katan dizi evrim modellerini kullanmak suretiyle, diziler arasındaki tahmini baz değişim sayısı bir **benzerlik matrisi**nden hesaplanabilir. İnceleyiniz Şekil 24.1, WEB AKTİVİTESİ 24.2
- Homoloji (ortak ata yoluyla benzerlik) kavramı, belirli bir nükleotid ya da protein pozisyonundaki benzerliğe kadar iner. Farklı organizmalardan elde edilen dizilerin **hizalanması** bizim dizileri karşılaştırmamızı ve homolog pozisyonlarını belirlememizi sağlar. İnceleyiniz Şekil 24.3

### 24.2 Genomlar Evrimsel Süreçler Hakkında Neler Ortaya Koyarlar?

- **Sinonim olmayan baz değişimleri** proteinlerde amino asit değişikliklerıyle sonuçlanır; fakat, **sinonim olan baz değişiklikleri** buna yol açmaz. İnceleyiniz Şekil 24.5
- Dengeleyici seçilimin bir sonucu olarak, protein kodlayan genlerdeki sinonim baz değişimleri oranı, sinonim olmayan baz değişimleri oranından daha yüksektir. İnceleyiniz Şekil 24.6
- Nükleotid dizilerindeki değişimlerin çoğu **nötral evrim**in bir sonucudur. Nötral mutasyonların sabitlenme hızı populasyon büyüklüğünden bağımsız olup bu hız mutasyon oranına eşittir.
- Protein kodlayan bir gendeki değişiklik için pozitif seçilim, sinonim baz değişimlerine göre daha yüksek oranda saptanabilen sinonim olmayan baz değişimi oranının bulunması ile belirlenebilir.
- Genom büyüklüğü genlerin ya da kodlama yapmayan DNA'nın eklenmesi veya çıkarılması ile evrimleşir. Toplam genom büyüklüğü çok hücreli türler arasında işlevsel genlere göre çok daha büyük çapta değişkenlik gösterir. İnceleyiniz Şekil 24.8 ve 24.9
- Her ne kadar genomun kodlama yapmayan birçok bölgesi doğrudan işlevlere sahip değilse de, gen ifadesini etkilemek suretiyle bu bölgeler bir organizmanın fenotipini etkileyebilir.
- **İşlevsiz yalancı genler(pseudogenler),** yeni genlerin evrimleşmesi **için ham madde işlevi görebilir.**

### 24.3 Genomlar fonksiyonlarını nasıl kazanır ve nasıl korurlar?

- Uzak akraba türlerden lateral gen transferi, **hızlı bir şekilde yeni işlevlerin kazanılması ile sonuçlanabilir.**
- **Genom duplikasyonları** genlerin ürünlerinde artış, yalancı genler veya yeni gen işlevleri ile sonuçlanabilir. Birkaç kez tekrarlanan gen duplikasyonu, **gen ailesi** olarak bilinen birbiri ile ilişkili işlevlere sahip çok sayıda genin ortaya çıkmasına neden olabilir.
- **Çok sayıda tekrarlanan bazı genler uyumlu evrim** ile evrimleşir: bir organizmadaki çok sayıda kopya büyük oranda benzerliklerini sürdürürken, genler türler arasında farklılaşmaya devam ederler. BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 24.1

## 24.4 Moleküler Evrimin Bazı Uygulamaları Nelerdir?

**BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 24.2**

- **Gen ağaçları** belirli genler ya da gen ailelerinin evrimsel akrabalıklarını tanımlar.
- **Ortholog genler,** türleşme olayları nedeniyle akraba olan genlerdir; oysa **parolog genler**, gen duplikasyonu olayları nedeniyle akraba olan genlerdir.
- Genin evrimi incelenerek proteinin işlevi çalışılabilir. Pozitif seçilimin tespiti, işlevsel değişikliklerle sonuçlanmış olan moleküler değişikliklerin belirlenmesinde kullanılabilir.
- İstenilen belirli işlevlere sahip sentetik moleküller üretmek için in vitro **evrim** kullanılabilir. **İnceleyiniz Şekil 24.13**
- Birçok hastalığın tanımlanması, çalışılması ve onlarla mücadele edilmesi, moleküler evrim araştırmaları sayesinde olmaktadır.

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdaki durumların hangisinde bir proteini kodlayan gende, sinonim baz değişimlerinin sinonim olmayanlara göre daha fazla olması beklenir?
   *a.* Saflaştırıcı seçilim.
   *b.* Pozitif seçilim.
   *c.* Nötral evrim.
   *d.* Uyumlu evrim.
   *e.* Hiçbiri.
2. Nükleotid ve amino asit dizileri evrimsel çerçevede karşılaştırılmadan önce, aşağıdakilerden hangisini hesaba katmak için hizalanmalıdırlar?
   *a.* Delesyon ve insersiyon.
   *b.* Seçilim ve nötrlük.
   *c.* Paralel ve konvergent evrim.
   *d.* Gen aileleri.
   *e.* Hepsi.
3. Dizi farklılaşmasını ölçmek için, biyologlar tarafından geliştirilen nükleotid dizileri değişim modelleri aşağıdakilerden hangisini dikkate alır?
   *a.* Farklı nükleotidler arasındaki baz değişim oranını
   *b.* Bir genin farklı pozisyonlardaki farklı baz değişim oranlarını
   *c.* Nükleotid frekanslarındaki farklılıkları.
   *d.* Hepsini
   *e.* Hiçbirini
4. Nötral mutasyonların sabitlenme hızı için aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Bu hız populasyon büyüklüğünden bağımsızdır.
   *b.* Bu hız küçük populasyonlarda büyük populasyonlara göre daha yüksektir.
   *c.* Bu hız büyük populasyonlarda küçük populasyonlara göre daha yüksektir.
   *d.* Bu hız zararlı mutasyonların sabitlenme hızından daha yüksektir.
   *e.* Hiçbiri.
5. Genom büyüklüğü, çok hücreli farklı türler arasında büyük çapta değişiklik gösterir. Bu değişkenliğe en fazla katkıda bulunan en önemli neden nedir?
   *a.* Protein kodlayan genlerin sayısı.
   *b.* Kodlama yapmayan DNA miktarı.
   *c.* Duplikasyona uğramış genlerin sayısı.
   *d.* Uyumlu evrimin derecesi
   *e.* Protein kodlayan genler üzerindeki pozitif seçilim miktarı.
6. Aşağılardakilerden hangisi uyumlu evrim için doğru *değildir*?
   *a.* Uyumlu evrim bir türde, tekrarlanan bazı genlerin bağımsız olmayan evrimini ifade eder.
   *b.* Eşit olmayan krossing-over uyumlu evrim oluşturabilir.
   *c.* Tercihli gen dönüşümü uyumlu evrimi meydana getirebilir.
   *d.* Ribozomal RNA genleri uyumlu evrim geçirmiş bir gen ailesi örneğidir.
   *e.* Uyumlu evrim bir organizmada bir gen ailesi üyelerinin çeşitlenmesi ile sonuçlanır.
7. Bir gen duplike olduğunda aşağıdakilerden hangisi meydana gelebilir?
   *a.* Gen ürünlerinin üretimi artabilir.
   *b.* İki kopya farklı dokularda ifade edilecek hale gelebilir.
   *c.* Genin bir kopyası zararlı mutasyonlar biriktirebilir ve işlevsiz hale gelebilir.
   *d.* 3 *e.* Hepsi.
8. Paralog genler aşağıdakilerin hangisinden köken alır?
   *a.* Türleşme olayı.
   *b.* Baz değişim olayı.
   *c.* İnsersiyon olayı.
   *d.* Delesyon olayı.
   *e.* Duplikasyon olayı.
9. Aşağıdakilerden hangisi in vitro evrim için doğrudur?
   *a.* İn vitro evrim doğal olarak meydana gelen makromoleküllerin bioprospektinini ifade eder.
   *b.* İn vitro evrim doğada bilinmeyen yeni moleküler diziler üretebilir.
   *c.* İn vitro evrim sadece yeni proteinleri üretir.
   *d.* İn vitro evrim, sadece başlangıçta var olan moleküler topluluklar lehine seçilim yaratır ve hiçbir mutasyon katmaz.
   *e.* Hepsi.
10. İnsan hastalıklarının araştırılmasında moleküler evrimin kullanılması ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
    *a.* Moleküler evrim çalışmaları birçok hastalığın tanınmasında kullanışlıdır.
    *b.* Moleküler evrim çalışmaları sıklıkla, ortaya çıkan hastalıkların kökenini belirlemek için kullanılır.
    *c.* Moleküler evrim çalışmaları hastalıklara karşı aşı geliştirmek için önemlidir.
    *d.* Moleküler evrim çalışmaları genellikle insan populasyonlarında polio aşılarının etkinliğini izlemek için kullanılır
    *e.* Hepsi.

## TARTIŞMA

1. Evrimsel değişim hızı, farklı moleküller arasında değişkenlik gösterir ve farklı türler nesil verme süresi ve populasyon büyüklükleri yönünden büyük farklılıklar gösterir. Bu farklılıklar, hem moleküllerin ve hem de organizmaların evrimiyle ilgili soruları cevaplamada bize yardımcı olması amacıyla başvurabileceğimiz bir moleküler saat kavramını nasıl ve hangi şekilde sınırlandırır?
2. Büyük orandaki kodlama yapmayan DNA'nın varlığını açıklamak için önerilen hipotezden biri; bu DNA'nın varlığını sürdürebilmesi için gerekli olan maliyetin küçük olması nedeniyle bu maliyeti azaltma yönünde olan seçilimin çok zayıf olduğudur. Bu hipotezi, genom büyüklüğünün işlevsel olarak gelişim hızı ile ilişkili olduğunu söyleyen alternatif hipoteze karşı nasıl test edersiniz?
3. Eğer önemli bir soy hattı ayrılması ile ilgili olarak fosil kanıtlar ve moleküler kanıtlar birbiri ile uyuşmuyorsa, bu iki tip kanıttan hangisini tercih edersiniz? Niçin?
4. Bilim insanları, sıtma parazitini taşıma ve aktarma yeteneğinden yoksun, genetik olarak değiştirilmiş sivrisinekleri üretip bunları doğaya salabilirler. Böyle bir salma işlemine izin verilmeden önce ne tür etik konuların tartışılması gerekir?

## EK ARAŞTIRMA

Mağaralarda yaşayan birçok organizma grubu evrimsel süreçte görme organlarını kaybetmiştir. Örneğin, yüzeyde yaşayan kerevitler işlevsel gözlere sahipken, yaşamları yer altı habitatlar ile sınırlı olan bazı kerevit türleri gözlerini kaybetmiştir. Opsinler görmede önemli bir işleve sahip oldukları bilinen, ışığa duyarlı bir protein grubudur (bakınız Bölüm 46) ve opsin genleri göz dokularında ifade edilir. Opsinler mağaralarda yaşayan ve gözleri olmayan kerevitlerin genomlarında mevcuttur. Alternatif iki hipotez şunlardır: (1) opsin genleri artık saflaştırıcı seçilim ile karşı karşıya değildirler (çünkü artık görme işlevi için bir seçilim yoktur); ya da (2) opsin genleri görme dışında farklı bir işlev için seçilime uğramaktadırlar. Farklı kerevit türlerine ait opsin gen dizilerini kullanarak bu alternatif hipotezleri nasıl araştırırsınız?

# 25 Dünya'da Yaşamın Tarihi

## Şahin boyutlu yusufçuk uçma kurallarını koyduğunda

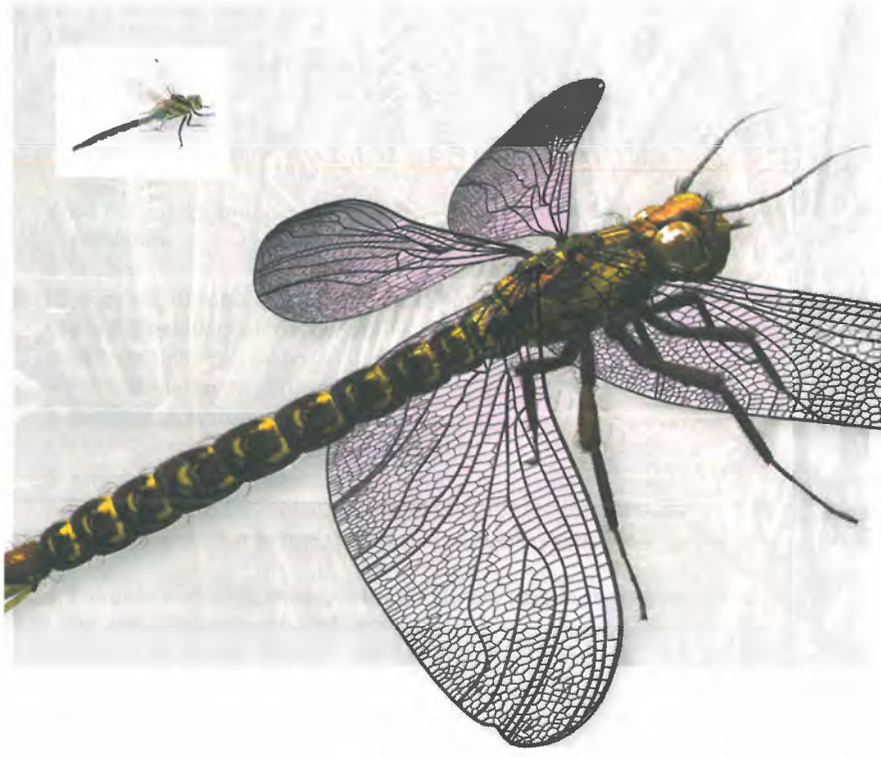
Tatlı su göllerinin yanında zaman geçirmiş hemen herkes, yusufçukları tanır. Yazın parlak bir öğleden sonrasında sinekleri yemek, çiftleşmek ve yumurta bırakmak işleri ile uğraşırken havada durarak uçuşları, parlak renkleri ve saydam kanatları ile görme duyularımızı uyarırlar. Günümüzde yaşayan en büyük yusufçuk, bir karış kadar kanat açıklığına sahiptir. Ancak, 300 milyon yıl önce *Meganeuropsis permiana* gibi yusufçuklar, birçok günümüz yırtıcı kuşunkine eşit ya da daha uzun olan 70 cm'den daha uzun kanat açıklığına sahiplerdi ve yaşadıkları dönemde Dünya'da uçabilen en büyük avcılardı.

Günümüz böceklerinden bu boyutlara yaklaşan dahi yoktur. Fakat günümüzden önceki 350-250 milyon yıl arası döneme denk gelen Karbonifer ve Permiyen jeolojik devirlerinde, uçan böceklerin çok sayıda grubunun dev temsilcileri vardı. *Meganeuropsis*, muhtemelen, paylaşmış olduğu habitat olan Permiyen bataklıklarında yaşayan büyük birgünsineklerini ya da diğer uçan dev böcekleri yiyorlardı. Bu kocaman böceklerin kendileri de dev amfibiler tarafından yenmekteydi.

O dönemde uçan dev böceklerin ya da amfibilerin hiçbiri, günümüzde yaşamını sürdüremezdi. O zamanki Dünya atmosferinin oksijen konsantrasyonu, günümüzdekinden %50 daha fazlaydı ve bu yüksek oksijen konsantrasyonunun dev böceklerin ve onları avlayan devasa amfibilerin yaşaması için gerekli olduğu düşünülmektedir.

Paleontologlar, *Meganeuropsis permiana* fosillerini Kansas'ın kayalıklarında keşfettiler. Bu fosillerin yaşını ve uzun süre önce yok olan bu atmosferin ne kadar oksijen içerdiğini nasıl bilebiliriz? Kayaçların tabakalı yapısı, o tabakaların birbirleri ile göreceli yaşlarını saptamamızı olası kılar, fakat sadece bu yaklaşımla tabakların tam yaşlarını saptamak olası değildir.

Yirminci yüz yıl bilim insanlarının en dikkate değer başarılarından biri, değişik radyoizotopların bozunma oranlarını Dünya'nın manyetik ortamında değişen ve uzak geçmişteki koşul ve olayları çıkarsamak için belirli moleküllerin oranlarını kullanan karmaşık teknikleri geliştirmeleridir. *Meganeuropsis* fosillerinin yaşını saptamamızı ve o zamanki atmosferde var olan oksijen miktarını hesaplamamızı olanaklı kılan da bu yöntemlerdir. Biyoloji biliminin gelişimi, zaman kavramının değişimiyle, özellikle Dünya'nın yaşının değişimi ile yakından ilişkilidir. Yaklaşık 150 yıl kadar önce, jeologlar Dünya'nın daha yaşlı olduğuna ilişkin



**Dev Yusufçuk** Burada fosillerden tasarlanarak gösterilen *Meganeuropsis permiana*, büyüklük bakımından günümüz yusufçuklarını (şekil içerisinde gösterilmiştir) gölgede bırakmıştır. Bununla birlikte, büyüklük dışında Permiyen devleri, genel görünüş olarak günümüz yusufçuklarına oldukça benzerdi.



**Genç Kayaçlar Yaşlı Kayaçların Üzerindedir** Kolorado Nehri, Büyük Kanyonu boydan boya keser ve eski kayaçların birçok tabakasını açığa çıkarmıştır. Burada görünen en yaşlı kayaç, yaklaşık 540 milyon yıl önce oluştu. En genci, en üstte duranı, 500 milyon yıl yaşındadır. Kayaç tabakalarının yaşını bilmek, bilim insanlarına her bir tabakada var olan fosillerin yaşını saptamalarına olanak verir.

sağlam kanıtlar edindiler; 1850'den önce, Dünya'nın birkaç bin yıldan daha yaşlı olmağına inanılmaktaydı. Radyoaktif bozunma konusundaki anlayışın gelişimine kadar, fizikçiler, uzun yıllar boyunca, Dünya'nın yaşını olandan daha kısa tahmin etmeyi sürdürdüler. Bugün Dünya'nın yaklaşık 4.5 milyar yıl yaşında olduğunu ve Dünya üzerindeki canlılığın 3.8 milyar yıldan beri varlığını sürdürdüğünü biliyoruz. Bu, insan kültürünün yaşam tarihinin % 0.0003'ünden daha az bir süre hüküm sürdüğü anlamına gelir. İnsanlardan önce Dünya'da neler olduğunu araştırmak, bilimin devam eden ve cazip alanlarından biridir.

**BU BÖLÜMDE** biyologların uzak evrimsel geçmişteki olayların tarihlerini nasıl tahmin ettiklerini ve bu tarihlendirmelerin geçen 4 milyar yıllık sürede Dünya'daki fiziksel koşullardaki ana değişimleri derlememizi nasıl olası kıldığını inceleyeceğiz. Sonra, fiziksel koşullardaki bu değişimlerin canlılığın evriminin ana örüntülerini nasıl etkilediğine bakacak ve bilim insanlarının, türler arasındaki akrabalıklara dayalı olarak, biyolojik çeşitlilik hakkındaki bilgilerimizi nasıl düzenlediklerini tanımlayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


25.1 Bilim İnsanları Eski Olayları Nasıl Tarihlendirir?

25.2 Dünya'nın Kıtaları ve İklimi Zaman İçinde Nasıl Değişti?

25.3 Yaşam Tarihindeki Ana Olaylar Nelerdir?


## 25.1 Bilim İnsanları Eski Olayları Nasıl Tarihlendirir?

Birçok evrimsel değişim, doğrudan çalışılabilecek ve deneysel olarak idare edilebilecek derecede hızlı gerçekleşir. Ziraatçıların bitki ve hayvan yetiştirmesi ve böceklerde böcek öldürücülere karşı direnç gelişimi, hızlı gerçekleşen kısa süreli evrim örnekleridir. Yeni türlerin ya da evrimsel soy hatlarının ortaya çıkışı gibi diğer değişimler, genellikle çok uzun zaman dilimlerinde gerçekleşirler.

Uzun süreli evrimsel değişim biçimlerini anlamak için, birkaç milyon yıl süren zaman dilimlerini ve günümüzde gözlenenlerden çok farklı olay ve koşulları göz önüne almak durumundayız. Her bir uzak zaman dilimi, günümüzdekinden o kadar farklıydı ki, ilginç canlıların yaşadığı yabancı bir gezegen gibiydi. Kıtalar bugün bulundukları yerlerde değildi ve iklimler, günümüzdekinden çarpıcı biçimde farklıydı

**Fosiller** –eski organizmaların korunmuş kalıntıları– bize uzun zaman önce yaşamış organizmaların vücut biçimi ya da *morfolojileri*, ve keza nerede ve nasıl yaşadıkları hakkında oldukça fazla şey söyleyebilirler. Fosiller, evrimin doğrudan kayıtlarını sağlarlar. Fakat evrimsel değişim biçimlerini anlamak için, Dünya'nın zaman içinde nasıl değiştiğini de anlamamız gerekir.

Dünya'nın tarihi, büyük ölçüde kayaçlarda kayıtlıdır. Sadece kayaçlara bakarak onların yaşını söyleyemeyiz, fakat birbirlerine göre göreceli yaşını (hangisinin daha eski ya da daha yeni olduğunu) söyleyebiliriz. Bunun yapılabileceğini resmen söyleyen ilk kişi, 17. yüz yılda Danimarkalı fizikçi Nicolaus Steno'ydu. Steno, bozulmamış **sedimenter** kayaçların (su tabanına partiküllerin birikimi ile oluşmuş kayaçlar), en yaşlı kayaçlar, ya da **tabakalarının**, en altta yer aldığını; böylece bir sonraki daha genç olmak üzere tabakalar yaşlıdan gence doğru sıralandığını fark etti. Jeologlar, özellikle 18. yüzyılda İngiliz bilim insanı William Smith, Steno'nun bu yaklaşımını ardışık olarak sedimenter kayaçlardaki fosil bulgulara uyguladı. Şu sonuçlara vardılar:

- Benzer organizmaların fosilleri Dünya'nın birbirinden oldukça uzak ayrı yerlerinde bulunurlar.
- Bazı fosiller her zaman genç, bazı başka fosiller ise her zaman yaşlı kayaçlarda bulunurlar.
- Üstteki genç tabakalarda bulunan organizmalar, alttaki yaşlı tabakalarda bulunanlara göre, günümüz canlılarına daha fazla benzerdirler.

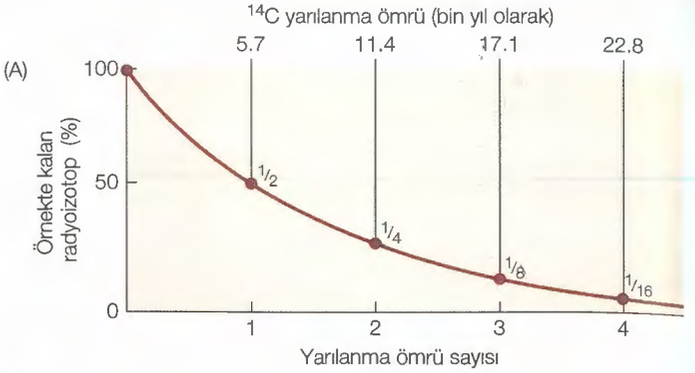
Bu örüntüler hem sedimenter kayaçların oransal yaşı hem de canlılığın evrimindeki örüntüler için çok şey ortaya koymuştur. Ancak, jeologlar halen kayaçların kaç yaşında olduklarını söyleyemiyorlardı. Yirminci yüzyılın başlarında radyoaktivite keşfedilinceye dek, kayaçları yaşlandırmaya ilişkin bir metot yoktu.

### Radyo izotoplar kayaç tarihlendirmesi için bir yol sağlar

Atomların radyoizotopları (bakınız Kısım 2.1), uzun dönemler boyunca tahmin edilebilir bir biçimde bozunurlar. **Yarılanma ömrü** olarak bilinen her bir ardışık zaman aralığında, radyoaktif izotopun arta kalan radyoaktif madde miktarının yarısı, bozunarak farklı ve daha kararlı olan başka bir izotopa dönüşür **(Şekil 25.1A)**.

Geçmişteki bir olayı tarihlendirmek amacıyla bir radyoaktif izotopu kullanmak için, izotopun olayın olduğu zamandaki konsantrasyonunu bilmek ya da tahmin etmek durumundayız. Karbon olması durumunda, atmosferin üst tabakalarında yeni karbon-14 ($^{14}C$) üretimi (nötronların azot-14 ile reaksiyonu sonucunda), $^{14}C$'den $^{14}N$'e olan doğal radyoaktif bozunmayı tam olarak dengeler. Dolayısıyla, $^{14}C$'ün onun kararlı izotopu olan karbon-12 ($^{12}C$)'ye oranı, yaşayan canlılarda ya da onların ortamlarında nispeten değişmezdir. Ancak, canlı ölür ölmez çevresi ile karbon alış verişi sonlanır. Artık $^{14}C$'ün bozunması durmaz ve canlıların kalıntılarında $^{14}C$'ün $^{12}C$'ye oranı zamanla azalır. Paleontologlar fosillerdeki $^{14}C$'ün $^{12}C$'ye oranını kullanarak 50.000 yıldan daha genç fosilleri (ve dolayısıyla fosili içeren sedimenter kayacı) tarihlendirme için kullanabilirler. Eğer fosiller daha yaşlıysalar, kalan $^{14}C$ miktarının çok az olması bu izotopu kullanarak yaş saptanmasını sınırlayacaktır.

(A)




(B)

| Radyoizotop | Yarılanma ömrü (yıl) | Bozunma ürünü | Güvenilir tarihlendirme aralığı (yıl) |
|---|---|---|---|
| Karbon-14 ($^{14}C$) | 5,700 | Azot-14 ($^{14}N$) | 100 – 50,000 |
| Potasyum-40 ($^{40}K$) | 1.3 milyar | Argon-40 ($^{40}Ar$) | 10 milyar – 4.5 milyar |
| Uranyum-238 ($^{238}U$) | 4.5 milyar | Kurşun 206 ($^{206}Pb$) | 10 milyar – 4.5 milyar |

**25.1 Radyoaktif İzotoplar Eski Kayaçları Tarihlendirmemize İzin Verir** Radyoaktif "ebeveyn" izotopun daha kararlı "yavru" izotopa bozunması, yarılanma ömrü olarak bilinen sabit bir hızda gerçekleşir. (A) Karbon-14 ($^{14}C$) örneğinde yarılanma ömrü ilkesini gösteren grafik. (B) Radyoizotopların, kendilerini içeren kayacın çökelmesinden bu yana ne kadar sürenin geçtiği hesaplamamıza izin veren kendilerine özgü farklı yarılanma ömürleri vardır.

## TABLO 25.1

### Dünya'nın Jeolojik Tarihi

| ORANSAL SÜRE | ZAMAN | PERİYOT | BAŞLANGICI | DÜNYADAKİ ANA FİZİKSEL DEĞİŞİM |
|---|---|---|---|---|
| Fanerozoyik | Sönozoyik | Kuvaterner | 2.6 myö | Soğuk/kurak iklim; tekrarlanan buzullaşmalar |
| | | Tersiyer | 65 myö | Kıtalar yaklaşık bugünkü konumunda; iklim soğuk |
| | Mezozoyik | Kretase | 145 myö | Kuzey kıtaları bağlantılı; Gondwana parçalanmaya başlar; Yucatán Yarımadasına meteor çarpar |
| | | Jura | 200 myö | İki kıta oluşur: Laurasia (kuzey) ve Gondwana (güney); iklim sıcak |
| | | Triyas | 251 myö | Pangaea parçalanmaya başlar; sıcak/nemli iklim |
| | Paleozoyik | Permiyen | 297 myö | Geniş ova bataklıkları; $O_2$ düzeyi bugünkünden %50 daha fazla; periyodun sonunda kıtalar Pangea'yı oluşturmak üzere bir araya gelir ve $O_2$ düzeyi hızla düşmeye başl |
| | | Karbonifer | 359 myö | İklim soğur; iklimde belirgin olarak enlemsel kademelilik |
| | | Devoniyen | 416 myö | Periyodun sonunda kıtalar çarpışır; olasılıkla bir meteor Dünya'ya çarpar |
| | | Silüriyen | 444 myö | Deniz düzeyi yükselir; iki geniş kara parçası ortaya çıkar; iklim sıcak/nemli |
| | | Ordovisyen | 488 myö | Büyük hacimli buzlaşma; deniz düzeyi 50 metre düşer |
| | | Kambriyen | 542 myö | $O_2$ düzeyi bugünküne yakın |
| Prekambriyen | | | 900 myö | $O_2$ düzeyi bugünkünün %5< |
| | | | 1.5 milyar yıl önce | $O_2$ düzeyi bugünkünün %1< |
| | Prekambriyen | | 3.8 milyar yıl önce | $O_2$ atmosferde ilk kez görülür |
| | | | 4.5 milyar yıl önce | |

*Not*: myö, milyon yıl önce

### Radyoizotop tarihlendirme metotları genişledi ve saflaştı

Sedimenter kayaçların, uzak mesafelerden taşınan ve taşınmadan önceki bulundukları yerde yaşları büyük değişkenlik gösteren malzemelerden oluşturulur; bu malzemelerin orijini, biriktirildikleri yerden, bazen çok uzak mesafelerde olabilir. Bu nedenle bir sedimenter kayaçta var olan inorganik izotoplar, kayacın yaşı hakkında güvenilir bilgiler içermez. Elli bin yıldan çok daha yaşlı kayaçların yaşını saptamak sıcak kayaçtaki – erimiş materyal donarken kayacı oluşturduğunda- izotop konsantrasyonlarını tahmin etmemizi gerektirir. Daha yaşlı kayaçları tarihlendirmek için, jeologlar volkanik kül ya da lav akıntılarının sıcakken girdiği sedimenter kayaçların olduğu yerleri ararlar.

Sıcak bir kayacın yaşının ön tahmini, hangi izotopun onu tarihlendirmede kullanılabileceğinin belirlenmesidir (**Şekil 25.1B**). Potasyum-40'ın (yarılanma ömrü 1.3 milyon yıl olan) argon-40'a bozunması, canlılığın evrimindeki olayların birçoğunu tarihlendirmede kullanılmıştır. Yaşları bilinen kayaçlara komşu sedimenter kayaçlardaki fosiller, ek veriler sağlar.

Fosil analizleri ile birleştirilmiş olan kayaçların radyoizotoplarla tarihlendirilmesi, jeolojik zamanları belirlemenin en güçlü yöntemidir. Ancak, uygun sıcak kaya girişlerini içermeyen sedimenter kayaçların olduğu ve az sayıda fosilin olduğu yerlerde paleontologlar başka metotlara yönelirler.

**Paleomanyetik tarihlendirme** olarak bilinen metot, kayaçların yaşını Dünya'nın zamanla değişen manyetizmasındaki örüntülerle ilişkilendirir. Dünya'nın manyetik kutupları hareket eder ve nadir olarak tam tersine döner. Hem sedimenter hem de katılaşan kayaçlar oluştukları zamandaki Dünya'nın manyetik alanlarının bir kaydını tuttuklarından paleomanyetizma bu kayaçların yaşlarını saptamaya yardımcı olur. Diğer tarihlendirme metotları kıtasal kayma, deniz düzeyi değişimleri ve moleküler saat (sonuncusu Kısım 22.3'te tanımlanan) verilerini kullanır.

Jeologlar bu metotları kullanarak yaşam tarihini *zamanlara* ve bunları *periyotlara* ayırırlar (**Tablo 25.1**). Bu zaman dilimleri arasındaki sınırlar, bilim insanlarının ardışık tabakalardaki fosil birliklerinde gözledikleri çarpıcı değişikliklere dayandırılmıştır. Jeologlar, jeolojik tarihlendirme metotlarının gelişimine paralel olarak sürelerini belirleyip netleştirerek, fosillerin yaşını saptayabildiklerinden önce bu zaman dilimlerini tanımlanmış ve adlandırmışlardır.

| YAŞAM TARİHİNDEKİ BELLİBAŞLI OLAYLAR |
|---|
| İnsanlar evrimleşir; birçok iri memeli yok olur |
| Kuş, memeli, çiçekli bitki ve böceklerin çeşitlenmesi |
| Dinozorlar çeşitlenmeye devam eder; periyodun sonunda kitlesel yok oluş (türlerin %76'sı ortadan kalkar) |
| Dinozorlar oldukça çeşitlenmiş; ışın-yüzgeçli balıkların uyumsal açılımı; çiçekli bitkilerin ilk fosilleri |
| Dinozorlar çeşitlenmeye devam eder; periyodun sonunda kitlesel yok oluş (türlerin %76'sı ortadan kalkar) |
| Sürüngenler çeşitlenir; dev amfibiler ve uçan böcekler vardır; periyodun sonunda kitlesel yok oluş (türlerin %96'sı ortadan kalkar) |
| Yaygın "eğrelti ormanları"; ilk sürüngenler; böcekler çeşitlenir |
| Balıklar çeşitlenir; ilk böcek ve amfibi; periyodun sonunda kitlesel yok oluş (türlerin %75'i ortadan kalkar) |
| Çenesiz balıklar çeşitlenir; ilk ışın-yüzgeçli balıklar; bitkiler ve hayvanlar karaya geçer |
| Periyodun sonunda kitlesel yok oluş (türlerin %96'sı ortadan kalkar) |
| Çok hücreli hayvanların hızlı çeşitlenmesi; zengin fotosentetik protist çeşitliliği |
| Ediacaran faunası; çok hücreli hayvanların en erken fosilleri |
| Ökaryotlar evrimleşir |
| Canlıların ortaya çıkması; prokaryotlar çeşitlenir |

## 25.1 ÖZET

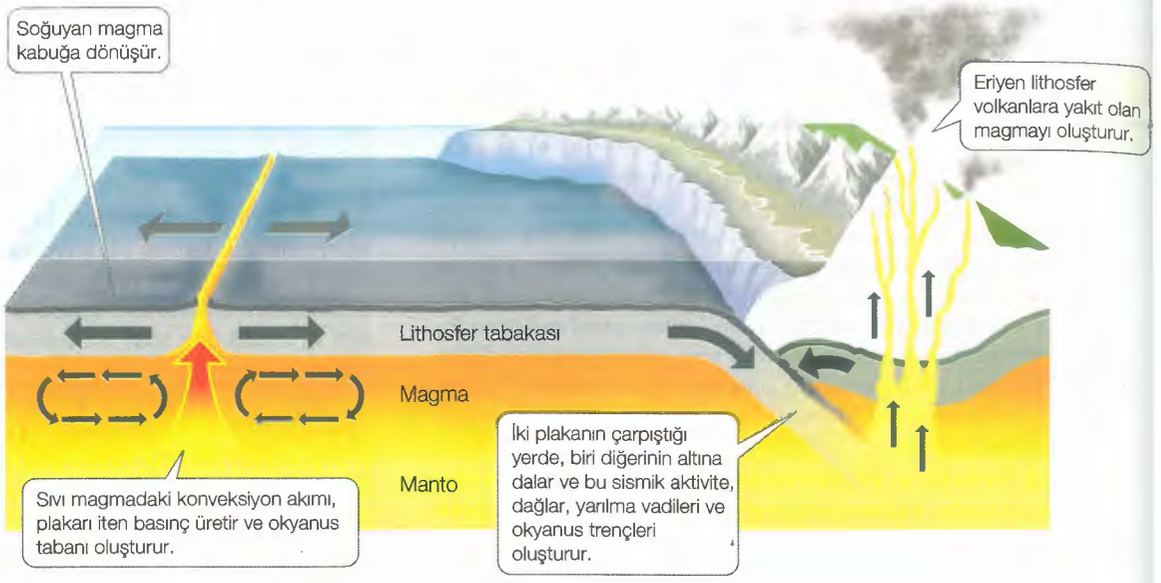
**Sedimenter kayaçlardaki fosiller, jeologlara, organizmaların göreceli yaşlarını saptamayı olası kıldı, fakat kesin tarihlendirmeler radyoaktivitenin keşfine kadar mümkün olmadı. Jeologlar, kayaçların ardışık tabakalarındaki fosil organizma birliklerine dayalı olarak, yaşam tarihini zamanlara ve periyotlara ayırdılar.**

- Fosillerle ilgili gözlemler, jeologlara kayaçların göreceli yaşlarını belirlemede kullanabilecekleri ne sunarlar? **Bakınız s. 519**
- Radyoizotopların bozunma hızı, kayaçların kesin yaşlarını tahmin etmede nasıl kullanılır? **Bakınız s. 520 ve Şekil 25.1**

Tablo 25.1'in solundaki ölçek, jeolojik zamanların göreceli oranlarını, özellikle Dünya'nın ilkin yaşamın evrimleştiği harikulade fiziksel koşullarının ve atmosferinin devreye girdiği zaman olan Prekambriyen'in aşırı uzunluğunu, göstermektedir. Prekambriyen'den Kambriyen'de geçişte, çok hücreli ana canlı grupların çoğunun temsilcileri evrimleştiğinden yeni yaşam formlarının bir "patlaması" meydana gelmiştir. Dünya, canlılığın evrimini etkileyen büyük fiziksel değişimleri geçirmeye devam etmiştir ve bu olaylar ve köşe taşları, tabloda listelenmiştir. Sonraki iki kısımda bu değişikliklerin en önemlilerini tartışacağız.

## 25.2 Dünya'nın Kıtaları ve İklimi Zaman İçinde Nasıl Değişti?

Duvarlarımızı, raflarımızı ya da kitaplarımızı donatan küre ve haritalar, durağan bir Dünya izlenimi verir. Kıtaların her zaman şimdi bulundukları yerde olduklarını farz etmek bizim için kolay, fakat yanlış olacaktır. Dünya kara kütlelerinin binlerce yıla varan süreçlerde konumlarını değiştirdikleri ve değiştirmeye devam ettikleri düşüncesi, ilk defe 1912'de Alman meteorolog ve jeofizikçi Alfred Wegener tarafından ortaya




**25.2 Plaka Tektoniği ve Kıta Kayması** Dünyanın çekirdeğindeki sıcaklık, magmada ve aynı ya da tersi yönde olmak üzere üzerindeki kara kütlelerinde konveksiyon akımı (oklar) yaratır. Litosferik plakalar çarpıştığında, çoğunlukla biri diğerinin altına dalar. Ortaya çıkan sismik aktivite, dağları ve vadileri oluşturur (vadiler okyanusların tabanında oluşursa trenç olarak bilinirler).

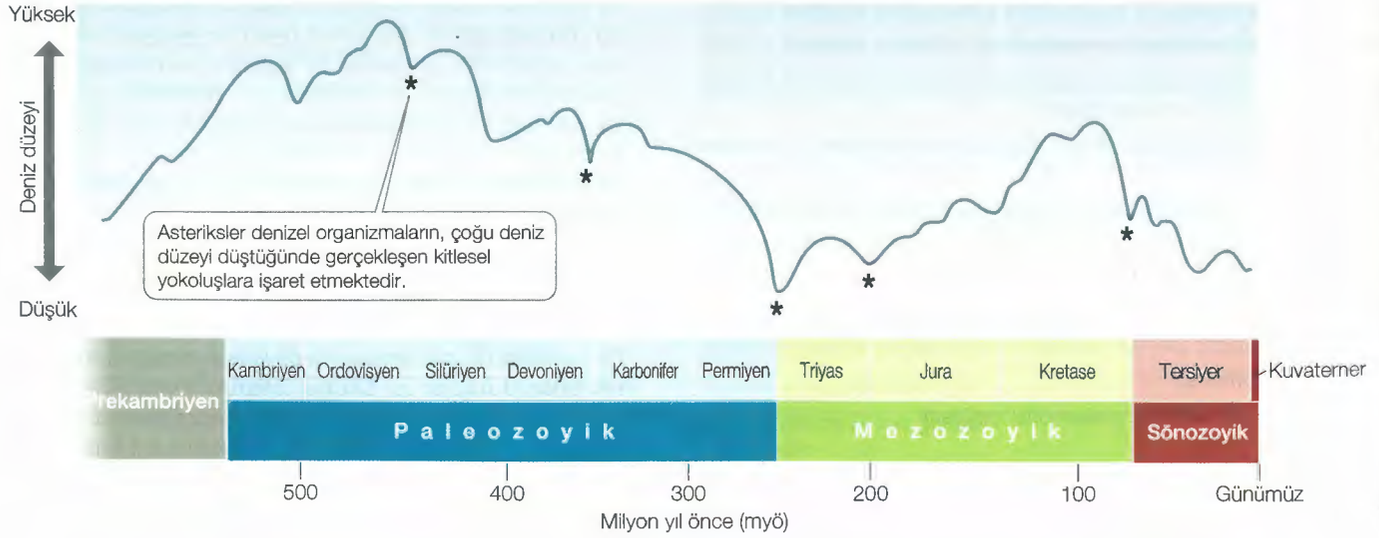
atılmıştır. Onun *Kıtaların ve Okyanusların Kökeni* isimli kitabı, başlangıçta kuşku ve dirençle karşılandı. Fakat, 1960'larla birlikte fiziksel kanıtlar ve **plaka tektoniği** jeofiziği –büyük kara kütlelerinin hareketleri ile ilgili çalışmalar – konusunda artan bilgi birikimi Wegener'in görüşünün gerçekliğine hemen tüm jeologları inandırdı.

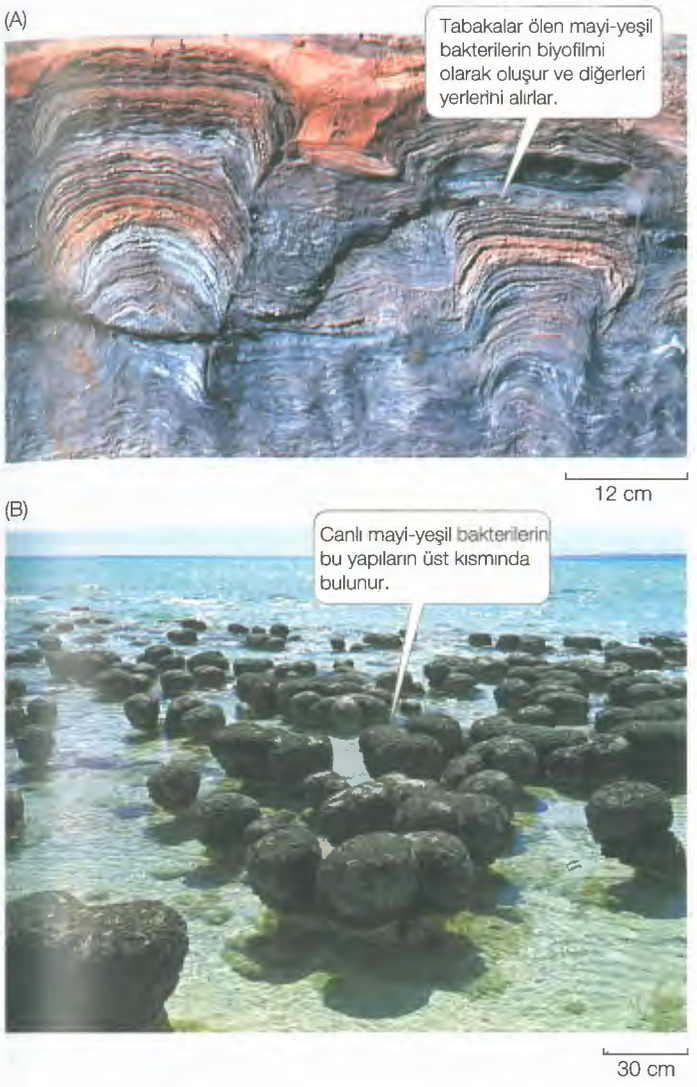
Dünya kabuğu, birlikte litosferi oluşturan, yaklaşık 40 km kalınlığında birçok katı tabakadan oluşur. Litosfer plakaları erimiş sıvı bir kayaç, ya da magma tabakası üzerinde yer alır (**Şekil 25.2**). Dünya'nın çekirdeğindeki radyo aktif bozunma ile üretilen sıcaklık, sıvı magmada konveksiyon akımı başlatır ve bu da çok yüksek basınç üreterek katı plakalara uygular. Yükselen magmanın basıncı, plakaları yana ittiğinde onların aralarında okyanus tabanı oluşabilir. Plakalar birbirlerini ittiğinde, bu plakalar ya yatay olarak hareket ederler ya da dikey hareket ederek biri diğerinin üstüne çıkar ve bu yolla sıradağların yükselmesine ya da vadilerin oyulmasına yol açarlar. Bu hareketler, okyanus sularının tabanında meydana geldiğinde, trenç olarak bilinen yarılım vadileri oluşur. Litosfer plakalarının ve onların içerdiği kıtaların hareketi **kıta kayması** olarak bilinir.

Biliyoruz ki, plakaların kayması kıtaları bir araya getirmiş ve sonra tekrar birbirinden uzaklaştırmıştır (bu hareketler Şekil 25.12'de gösterilmiştir). Kıtaların konumu ve büyüklükleri, okyanus akım tarzına, küresel iklimi ve deniz düzeylerini etkiler. Deniz düzeylerinde büyük düşüşleri genellikle kitlesel yok oluşlar izlemiştir –özellikle denizel organizmalar büyük karasal kabuk oluşumuna ve onu örten sığ denizlerin ortadan kalkması nedeniyle hayatta kalamazlar (**Şekil 25.3**).

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 25.1 • Kıtaların Evrimi

**25.3 Deniz Seviyeleri Tekrar Tekrar Değişmiştir** Denizel organizmaların kitlesel yok olma olaylarının çoğu (asteriklerle gösterilmiştir), düşük deniz düzeylerinin olduğu periyotlara denk gelir.






**25.4 Stromatoliter** (A) Fosil bir stromatolitten dikey bir kesit. (B) Bu kayaç benzeri yapılar, Batı Avustralya'nın Shark Koyu'nun batısında yer alan çok tuzlu sularda yaşayan stromatolitlerdir. Siyanobakterilerin oluşturduğu tabakalar bu yapıların en üstünde yer alır.

## Dünya'nın atmosferindeki oksijen konsantrasyonu zaman içinde değişmiştir

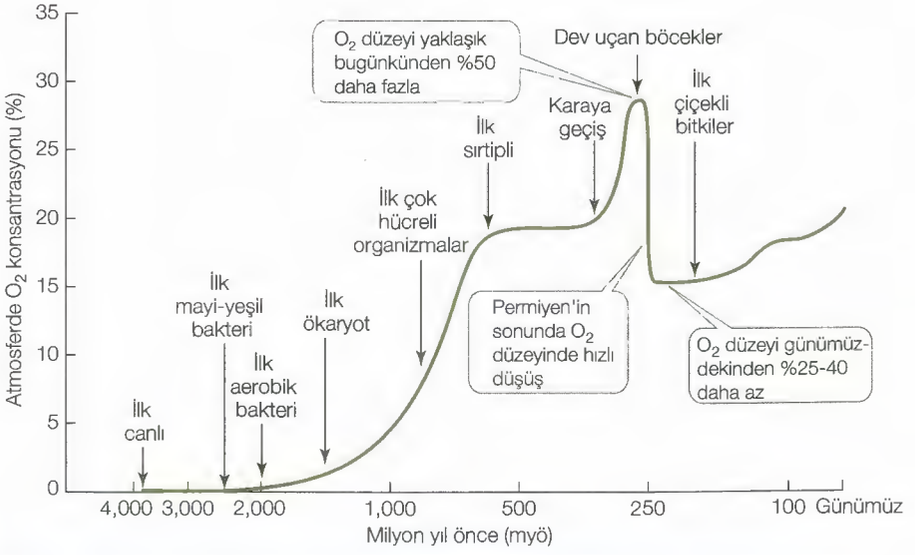
Kıtalar Dünya üzerinde hareket ettikçe, atmosferik oksijen konsantrasyonlarında büyük artış ve düşüşler dahil olmak üzere, başka fiziksel değişiklikler yaşamıştır. İlkin dünyanın atmosferi, olasılıkla, ya hiç ya da çok az oksijen gazı ($O_2$) içeriyordu. Atmosferik oksijendeki artış, bir milyar yıldan önce iki adımda gerçekleşti. İlki, 2.4 milyar yıl önce, belirli bakterilerin fotosentezde suyu hidrojen iyonu kaynağı olarak kullanma yeteneğinin evrimleşmesi ile gerçekleşti. Bu bakteriler, suyu kimyasal olarak parçalayarak atmosferik oksijeni atık olarak ürettiler. Bu bakteriler aynı zamanda organik bileşikler oluşturmak üzere karbon dioksiti indirgemek için elektron sağladılar (bakınız Kısım 10.3).

$O_2$ üreten bakteri gruplarından biri olan mavi-yeşil bakteriler, fosil kayıtlarda oldukça bol olarak korunmuş olan stromatolit olarak adlandırılan kayaç benzeri yapıları oluşturdular. Mavi-yeşil bakteriler, günümüzde, yeryüzündeki birkaç tuzlu yerinde halen stromatolit oluşturmaktadırlar (**Şekil 25.4**). Mavi-yeşil bakteriler, enerji kaynağı olan ATP'nin sentezi için gerekli olan oksidasyon reaksiyonlarının gelişmesine yetecek düzeyde oksijenin serbest kalmasını sağladılar (bakınız Kısım 9.1).

Böylece, canlılığın evrimi Dünya'nın fiziksel doğasını dönüşümsüz biçimde değiştirdi. Bu fiziksel değişimler de canlılığın evrimini etkiledi. Oksijen atmosferinde ilk olarak gözükmeye başladığında, o dönemde Dünya'da yaşayan anaerobik prokaryotlar için bir zehirdi. Ancak, binlerce yıl sonra oksijeni metabolize etme yeteneği kazanan prokaryotlar, sadece hayatta kalmadılar, aynı zamanda birçok avantajı da elde ettiler. Aerobik metabolizma, anaerobik metabolizmaya göre, daha hızlı işler ve daha etkin şekilde enerji üretir (bakınız Kısım 9.4); ve aerobik metabolizmaya sahip organizmalar, yeryüzündeki ortamların çoğunda anaerobik olanların yerini aldılar.

Oksijence zengin bir atmosfer, daha büyük hücreleri ve daha karmaşık organizmaları olası kıldı. Küçük bir hücreli organizmalar, $O_2$ konsantrasyonları çok düşük olduğunda bile basit difüzyonla yeterince $O_2$ edinebilirler. Daha büyük olan bir hücreli organizmalar, daha düşük yüzey alanı/hacim oranlarına sahiptirler (bakınız Şekil 5.2); böylece onlar, basit difüzyonla yeterince oksijen edinmek için görece daha yüksek oksijen konsantrasyonları olan ortamlarda yaşamak zorundadırlar. Bakteriler, şimdiki atmosferin %1'lik oksijen konsantrasyonlarında yaşayabilirler; ökaryotik hücreler ise şimdiki atmosferindeki oksijen konsantrasyonunun en az %2-3'lük kadarına gereksinim duyarlar. (Okyanuslardaki çözünmüş $O_2$ konsantrasyonunun bu düzeylere ulaşması için, atmosferik oksijen konsantrasyonunun çok daha yüksek olması gerekir).

Yeryüzünün oksijenli bir atmosfere sahip olması, büyük olasılıkla, milyonlarca yıl aldığından, iki milyar yıldan daha fazla bir süre Dünya'da sadece bir hücreli prokaryotlar yaşamıştır. Günümüzden 1.5 milyar yıl önce, atmosferik $O_2$ konsantrasyonları, büyük ökaryotik hücrelerin çoğalabileceği kadar yüksek bir düzeye ulaşmıştır (**Şekil 25.5**). Atmosferik $O_2$ düzeylerinde 750-570 milyon yıl önce (myö) meydana gelen daha fazla artış, fazla sayıda çok hücreli organizma grubunun evrimleşmesine olanak sağlamıştır.




**25.5 İri hücreler, İri Organizmalar Daha Fazla Oksijene Gereksinim Duyarlar** Oksijen konsantrasyonlarındaki değişimler, hem kuvvetli derecede canlıların evrimini etkilemiş hem de ondan etkilenmiştir. (Grafiğin dikey ekseninin logaritmik bir ölçekle gösterildiğine dikkat ediniz.)

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 25.6 Artan Oksijen Düzeyi ve Böceklerde Vücut Büyüklüğü

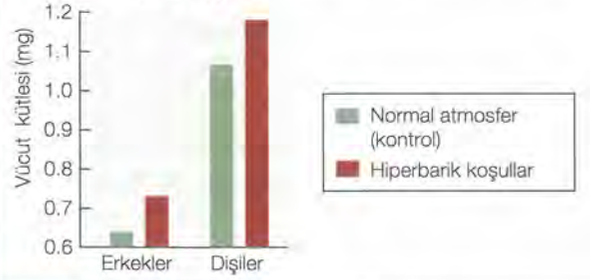
Bu deneyde sinekler, Karbonifer ve Permiyen dönemlerindeki yüksek atmosferik $O_2$ basıncı düzeyini simüle edecek şekilde hiperbarik (yüksek atmosfer basıncı) koşullarda yetiştirilecektir. Robert Dudley, eğer sinekleri oksijen basıncının yüksek olduğu koşullarda yetiştirecek olurlarsa bu sineklerin kendi normal akranlarından daha iri olup olamayacaklarını öğrenmek istedi.

**HİPOTEZ** **Artırılmış atmosfer basıncı altında, oksijen kısmi basıncının artmış olması, uçan sineklerin artış gösteren vücut büyüklüğü lehinde bir yönlendirilmiş seçilime izin verecektir.**

**METHOD**

1. Meyve sineği (*Drosophila melanogaster*) populasyonunu iki gruba ayırın.
2. Grubun birini (kontrol) şimdiki atmosferik oksijen koşullarında yetiştirin. Deney grubunu hiperbarik koşullarda (artmış olan atmosferik oksijen konsantrasyonlarını taklit edecek şekilde, artırılmış olan oksijen kısmi basıncı) yetiştirin. Beş nesil buna devam edin.
3. Her iki hattın altıncı ($F_6$) kuşağını aynı koşullarda yetiştirin.
4. $F_6$ bireylerinin tümünün ağırlığını ölçün ve her bir populasyondaki sineklerin ortalama vücut ağırlıklarının farkını istatistiksel teste tabi tutun.

**BULGULAR** Deney hattının her iki eşeye ait $F_6$ sineklerinin ortalama vücut ağırlıkları, önemli derecede ($p < 0.0001$) kontrol grubundaki böceklerinkinden daha büyüktü.




**SONUÇ** **En azında bazı uçan böceklerde, artmış olan oksijen konsantrasyonları, vücut büyüklüğünün artışı yönünde uzun süreli bir evrimsel eğilime yol açmış olabilir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Vücut ağırlığındaki artışın, atmosferik basınçtaki artış ile ilgili diğer hususlara değil de, oksijenin kısmi basıncındaki artışa bağlı olduğunu nasıl doğrulardınız?

Orijinal yayınlar, tartışmalar ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekilleri ile ilgili linkler için **yourBioPortal.com** ziyaret ediniz yourBioportal.com

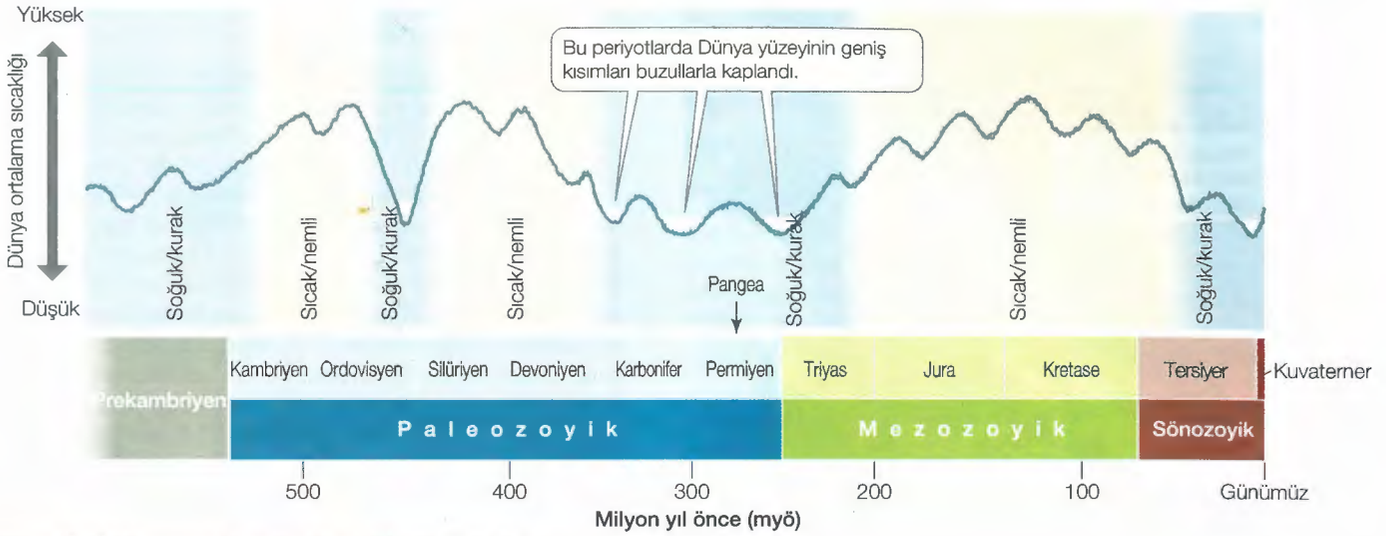
O zaman mevcut olan geniş ovalar şeklindeki bataklıklarda, büyük iletim demetli bitkilerin gelişmesinden dolayı, Karbonifer ve Permiyen periyotları boyunca $O_2$ konsantrasyonları tekrar artış gösterdi (**Tablo 25.1**). Bu bataklıklar, iletim demetli bitkilere ait artıklarının gömüldüğü geniş alanlara dönüştü ve bu da Dünya'nın kömür yataklarının oluşumuna yol açtı. Gömülen organik maddeler, oksidasyona maruz kalmadığından ve yaşayan bitkiler büyük miktarlarda $O_2$ ürettiğinden, atmosferdeki oksijen dünya tarihinde bir kez daha ulaşılmayacak derecede bir konsantrasyona yükseldi (bakınız Şekil 25.5). Bu bölümün girişinde belirtildiği gibi, yüksek atmosferik $O_2$ konsantrasyonu, günümüzdeki atmosfer koşullarında yaşayamayacak dev uçan böceklerin ve amfibilerin ortaya çıkmasına izin verdi. Permiyen döneminin sonunda ova şeklindeki bataklıklarının kuruması, organik gömülmeyi azattı ve atmosferik $O_2$ üretimini ve dolayısıyla $O_2$ konsantrasyonunu hızla düşürdü. Geçen 200 milyon yıl süresince, çiçekli bitkilerin çeşitlenmesine paralel olarak, $O_2$ konsantrasyonları tekrar arttı; fakat Karbonifer ve Permiyen periyotları için karakteristik olan düzeylere ulaşmadı.

Biyologlar, $O_2$ düzeyinde değişime eşlik edebilen, değişik seçici baskıları gösteren deneyler yaptılar. Deneysel koşullarda $O_2$ konsantrasyonundaki bir artış, hiperbarik bir odacıkta atmosferik basınç artırılarak taklit edilebilir. Artan atmosferik basınç, normal atmosferik basınçta $O_2$ konsantrasyonunda bir artışı taklit edecek şekilde, *oksijen kısmi basıncını* arttırır (bakınız Bölüm 49). Meyve sinekleri (*Drosophila*) yapay hiperbarik atmosferde (daha yüksek kısmi $O_2$ basıncına sahip) yetiştirilirse, sadece birkaç kuşak sonra hızlı bir şekilde daha büyük vücut büyüklüğü geliştirirler (**Şekil 25.6**). Şimdiki atmosferik $O_2$ düzeyinin, bu uçan böceklerin vücut büyüklüğünün gelişmesini kısıtlıyor görünmektedir; oksijendeki artışın ise bu kısıtlamaları gevşetiyor gibi görünmektedir. Bu deneyler, şimdiki $O_2$ konsantrasyonlarında vücut büyüklüğü üzerindeki *dengeleyici seçilimin*, $O_2$ düzeylerinde bir değişime cevap olarak, vücut büyüklüğünde bir değişim yönünde hızlı *yönlendirilmiş seçilime* (bakınız Kısım 21.3) dönüştüğünü göstermektedir. Milyonlarca yıl sürecek bir yönlendirilmiş seçilim, bölümün girişinde tanımlanan *Meganeuropsis* gibi dev böceklerin oluşumu için yeterli olacaktır.

Yeryüzündeki birçok fiziksel koşul, volkanik aktivite ve kıta kayması gibi gezegenin kendi içsel süreçlerine cevap olarak döngüsel şekilde değişmiştir. Meteor çarpması gibi yerküre dışı olaylar da izlerini bırakmıştır. Bazı durumlarda değişen fiziksel parametreler, daha önce gördüğümüz ve bu bölümde tekrar göreceğimiz gibi, o zamanda yaşayan türlerin büyük bir kısmının ortadan kalktığı **kitlesel yok oluşlara** neden olmuştur. Her kitlesel yok oluştan sonra canlı çeşitliliği tekrar artmıştır, fakat bu yenilenme süreci milyonlarca yıl almıştır.

### Dünya'nın iklimi, sıcak/nemli ile soğuk/kurak koşullar arasında gidip gelmiştir

Tarihinin çoğu boyunca, Dünya'nın iklimi önemli derecede bugünkünden sıcaktı ve sıcaklık kutuplara doğru daha kademeli olarak düşüyordu. Diğer zamanlarda Dünya bugünkünden daha soğuktu. Prekambriyen ve Ordovisyen sonuna doğru ve Karbonifer ve Permiyen periyotlarının bir kısmında geniş alanlar buzullarla kaplıydı. Bu soğuk dönemler, daha ılıman olan uzun iklim dönemleri ile kesintiye uğramıştır (**Şekil 25.7**). Dünya tarihinin soğuk dönemlerinden birinde yaşadığımızdan, canlılık tarihinin çoğu boyunca yüksek enlemlerde daha yumuşak bir iklimin bulunduğunu hayal et-




**25.7 Dünya Tarihi Boyunca Koşullar Sıcak/Nemli ve Soğuk/Kurak Arasında Değişmiştir** Dünya tarihi boyunca, soğuk iklim ve buzullaşma periyotları uzun ılıman iklim dönemleri ile kesintiye uğramıştır.

memiz güçtür. Kuvaterner periyodu boyunca, buzulların geri çekildiği sırada daha sıcak buzullar arası dönemlerin araya serpiştirildiği bir dizi buzul gelişimi olmuştur.

"Hava", fırtınalar gibi günlük olaylara işaret eder. "İklim" belirli bir yerdeki değişik mevsimlerin uzun süreli ortalama tahminlerine işaret eder. Hava, sıklıkla, çok hızlı bir şekilde değişir; iklim ise tipik olarak yavaş değişir. Büyük iklim değişimleri, esas olarak Dünya'nın Güneş etrafındaki yörüngesinde meydana gelen değişimler sonucu olarak, en az 5.000-10.000 yıl süren dönemlerde gerçekleşir. Birkaç iklimsel değişiklik, daha da hızlı olmuştur. Örneğin bir Kuvaterner buzullar arası dönem boyunca, Antarktik Okyanusunu örten buzul, 100 yıldan daha az bir sürede nerede ise tamamen erimiştir. Böylesi hızlı değişimlere, genellikle okyanus akıntılarındaki ani değişiklikler neden olur. Bazı iklim değişimleri o kadar hızlı olmuştur ki, bu iklim değişimlerinin neden olduğu yok oluşlar fosil kayıtlarda "bir anda" gerçekleşmiş gibi görünür.

Şimdi, büyük ölçüde fosil yakıtların kullanımına dayalı olarak geliştiği düşünülen atmosferik $CO_2$ artışının yol açtığı hızlı iklim değişimleri dönemini yaşamaktayız. Özellikle Karbonifer ve Permiyen dönemlerinde gerçekleşmiş olan organik gömülme süreçlerini, birkaç milyon yılda birikmiş olan bu depoları kullanarak birkaç yüz yılda tersine çevirmekteyiz. Atmosferik karbon dioksitin şimdiki artış hızı, Dünya tarihinde daha önce yaşanmamıştır. Atmosferik $CO_2$ konsantrasyonunun ikiye katlanmasının –içinde bulunduğumuz yüz yıl içerisinde gerçekleşebilir- Dünya'nın ortalama sıcaklığını artırması, yağış rejimini değiştirmesi, kutuplardaki ve dağlardaki buzulları eritmesi ve deniz seviyesinin yükselmesi beklenmektedir. Böylesi iklim değişimlerinin olası sonuçları Bölüm 58 ve 59'da tartışılmıştır.

### Volkanlar bazen canlı tarihini değiştirmiştir

Çoğu volkanik patlamalar lokal ve kısa süreli etkiler üretirler, fakat az sayıda büyük volkanik patlamanın canlılık için büyük etkileri olmuştur. Endonezya'da 1883'te Krakatoa patladığında, 25 $km^3$ kül ve kayaç ve büyük miktarlarda kükürt dioksit ($SO_2$) gazı dışarı atmıştır. $SO_2$ gazı, atmosfere salınmış ve sonra yüksek rüzgarlarla gezegenin tamamını dolaşmıştır. Bu, yüksek irtifalardaki bulutlar içerisinde yüksek konsantrasyonlarda sülfürik asit ($H_2SO_3$) oluşmasına yol açmıştır; bu, aynı zamanda yeryüzüne daha az güneş ışığının ulaşması demektir. Küresel sıcaklık, patlamayı izleyen yılda 1.2°C düştü ve bunun, devam eden 5 yılda küresel iklim üzerine güçlü etkileri oldu. Bunların tümü tek bir volkanik patlamanın sonucudur. Permiyen periyodu boyunca (yaklaşık 275 myö) kıtaların çarpışması, tek bir dev kıta (Pangea) oluşturdu ve çok sayıda oldukça büyük volkanik patlamaya neden oldu. Bu patlamalar, o dönemdeki buzullaşmalara katkıda bulunacak şekilde, önemli oranda güneş ışığının engellenmesi ile sonuçlandı (bakınız Şekil 25.7). Şiddetli volkanik patlamalar, geç Triyas ve Kretase sonunda, kıtalar tekrar birbirinden uzaklaşmaya başladığında da meydana geldi.

### Dünya dışı olaylar yeryüzündeki değişimleri tetiklemiştir

Her yıl futbol topu büyüklüğünde en az 30 meteor Dünya'ya çarpar. Daha büyük meteorlar ya da kuyruklu yıldız çarpmaları nadirdir, fakat böylesi çarpmalar, muhtemelen birçok kitlesel yok oluştan sorumlu olmuşlardır. Çeşitli birçok kanıt, bu çarpmalara işaret etmektedir. Onların oluşturdukları çukurlar ve çarpma nedeniyle biçimleri dramatik şekilde değişmiş olan kayaçlar, birçok yerde bulunmuştur. Jeologlar, aynı zamanda bu kayaçların içerisindeki bileşiklerde, Dünya'nın başka yerlerinde bulunan oranlarından çok farklı olup meteorların karakteristiği olan helyum ve argon izotop oranlarını keşfetmiştir.

Bir meteor, Kretase periyodu sonundaki (yaklaşık 65 myö) kitlesel yok oluşa neden olmuş ya da katkıda bulunmuştur. Bir meteorun çarptığına ilişkin ilk işaretler, Kretase döneminde tortullaşmış kayaçların ince bir tabakasındaki iridyum konsantrasyonunun Tersiyer'de tortullaşmış kayaçlardakinden anormal derecede farklı olmasından edinilmiştir (**Şekil 25.8**). İridyum, bazı meteorlarda bol miktarda bulunan, ancak Dünya yüzeyinde oldukça nadir olan bir maddedir. Bilim insanları, Meksika'nın Yucatán Yarımadasının kuzey sahillerinde,




**25.8 Meteor Çarpmasının Kanıtları** Kayacın beyaz tabakası Kretase yaşlıdır. Üst soldaki tabaka Tersiyer'de çökelmiştir. Bunların ikisi arasında ince ve koyu tabaka, Dünya'da nadir ancak meteorlarda bol bulunan bir metal olan fazla miktarda iridyum içerir. Altmış beş milyon yıl önce çökelen sedimandaki yüksek konsantrasyonu büyük bir meteorun çarpmasına işaret eder.

deniz altında daire şeklinde 180 km çapında bir krater keşfetti. Meteor Dünya'ya çarptığında, tusunami oluşturacak şekilde, 100 milyon megaton patlayıcıya eşdeğer enerji üretmiştir. İki yüz km çapında bir alandan oldukça fazla miktarda partikül (atık) sıçramış Dünya'nın her tarafına dağılmış ve sonra çökelmiştir. Çökelen atıklar atmosferi birkaç yüz dereceye kadar ısıtmış, büyük yangınları tetiklemiş ve bitkilerin fotosentez yapmasını engelleyecek derecede güneş ışığını engellemiştir. Çökelen atıklar, iridyumca zengin tabakaları oluşturmuştur. Ayrıca, orman yangınlarındaki dumana karşılık gelen, bir milyar ton kadar kurum depolanmıştır. Kretase kayaçlarında bulunan birçok fosil tür (özellikle dinozorlar), sonraki tabaka olan Tersiyer kayaçlarında görülmemiştir.

## 25.2 ÖZET

**Dünya'daki koşullar zaman içerisinde çarpıcı biçimde değişmiştir. Atmosferdeki $O_2$ konsantrasyonu ve iklimdeki değişikliklerin, biyolojik evrim üzerinde çok büyük etkileri olmuştur. Kıtaların kayması, volkanik patlamalar ve büyük meteor çarpmaları, Dünya tarihi boyunca iklimsel değişikliklere katkı yapmıştır.**

- Atmosferdeki $O_2$ konsantrasyonundaki artışın çok hücreli organizmaların evrimini nasıl etkilediğini tanımlayınız. Bakınız ss. 523-524 ve Şekil 25.5
- Volkanik patlamalar ve meteor çarpmaları canlılığın evrimsel seyrini nasıl etkilemiştir? Bakınız s. 525

Dünya tarihindeki birçok dramatik fiziksel olay, yeryüzünde yaşayan organizmalarının evrimsel değişikliklerin doğasını ve zamanlanmasını etkilemiştir. Şimdi Dünya üzerindeki yaşamın tarihini karakterize eden bazı büyük olaylara daha yakından göz atacağız.

## 25.3 Yaşam Tarihindeki Ana Olaylar Nelerdir?

Yaşam yeryüzünde ilk kez 3.8 milyar yıl önce ortaya çıktı. Yaklaşık 1.5 milyar yıl önce ökaryotik organizmalar meydana geldi (bakınız Tablo 25.1). Beşyüzelli milyon yıl önce yaşamış olan organizmaların fosil kayıtları, bölük pörçüktür; ancak bu veriler, geç Prekambriyen döneminde toplam tür ve birey sayısının belirgin olarak artığını göstermek için yeterlidir. Yukarıda tartışıldığı gibi, Darwin öncesi jeologlar, jeolojik tarihi, her döneme özgü belirli fosil birliklerine dayalı olarak, zaman ve periyotlara ayırmıştır. Biyologlar, belirli bir alanda belirli bir zamanda yaşayan her çeşit organizmanın topluca oluşturmuş oldukları birliği **biyota** olarak adlandırırlar. Bir alanda belirli bir zamanda yaşayan tüm bitkiler o alanın **florası** ve tüm hayvanlar ise **faunası**dır. Tablo 25.1, her bir zaman dilimi ile ilişkili kitlesel yok oluşlar ve ana organizma gruplarının çeşitliliğindeki dramatik artışlar gibi, bazı fiziksel ve biyolojik değişiklikleri tanımlamaktadır.

Yaklaşık olarak 300.000 kadar fosil organizma türü tanımlanmıştır ve bu sayı düzenli olarak artmaktadır. Ancak, isimlendirilmiş tür sayısı şimdiye kadar yaşamış organizma türlerinin çok küçük bir kısmını oluşturmaktadır. Geçmişte kaç türün yaşadığını bilmiyoruz; ancak makul tahminler yapacak yolları bilmekteyiz. Günümüz biyotasına ait yaklaşık olarak 1.8 milyon kadar tür tanımlanmıştır. Günümüzde yaşayan gerçek tür sayısı, muhtemelen 10 milyonun üzerindedir, ve belki de çok daha fazladır, çünkü birçoğu henüz biyologlarca keşfedilmemiş ve isimlendirilmemiştir. Dolayısıyla, tanımlanmış fosil tür sayısı, yaşayan minimum tür sayısının sadece yüzde üçünü oluşturmaktadır. Yaşam, Dünya üzerinde yaklaşık 3.8 miyar yıl önce mevcuttu. Birçok tür, yok olmadan ya da yeni türlere farklılaşmadan önce sadece birkaç milyon yıl varlığını sürdürdü; bu nedenle dünya biyotası, jeolojik tarih boyunca birçok kez dönüşmüş olmalıdır. Dolayısıyla evrimsel süreçte yaşamış olan türlerin sayısı, günümüzde yaşayanların sayısından çok daha fazla olmalıdır. Niçin bugüne kadar, yaşamış on milyonlarca türden sadece 300.000 kadarı tanımlanmıştır?

### Çeşitli süreçler fosillerin az olmasına katkı yapmıştır

Organizmaların sadece çok küçük bir kısmı fosilleşmiş ve bunların da sadece çok küçük bir bölümü paleontologlar tarafından keşfedilmiştir. Çoğu organizma, bozunmaları çabuk gerçekleşen oksijence zengin ortamlarda yaşar ve ölürler. Onlar, bozunmanın yavaş olduğu ya da hiç olmadığı oksijenden yoksun yerlere rüzgar ya da su ile taşınmazlarsa fosilleşme olasılıkları oldukça düşüktür. Ayıca jeolojik süreçler, sıklıkla, kayaçları farklı formlara dönüştürürken içerisindeki fosilleri tahrip eder, ve fosil içeren birçok kayaç, çok derinlere gömülür ve ulaşılamaz duruma gelir. Paleontologlar, fosil içeren alanların sadece çok küçük bir kısmını çalışmıştır, fakat her yıl birçok yeni alan tanımlanmaktadır.

Sert iskeletleri olan (bozunmaya dayanıklı) denizel hayvanlar için fosil kayıtlar, daha tamdır. Sert kabuklu türlere sahip olan dokuz büyük hayvan grubundan, yaklaşık olarak 200.000 fosil türü tanımlanmıştır – bu sayı aynı grupların günümüzde yaşayan türlerinin iki katı kadardır. Paleontologlar, canlılığın evrimini yorumlamayı ağırlıklı olarak bu gruplara dayandırmaktadırlar. Sayısal olarak fazla ve sert dış iskelete



*Solenopsis* sp.

**25.9 Böcek Fosiller** Amber parçaları –fosilleşmiş ağaç reçinesi- sıklıkla reçineye yapışarak hapis olmuş böcekler içerirler. Bu ateş karıncası fosili, 30 miyon yıl yaşındadır..

sahip olduklarından böcekler ve örümcekler, fosil kayıtlarda nispeten iyi temsil edilirler (**Şekil 25.9**). Fosil kayıtlar, eksik olsa da, canlılığın evriminin gerçek tarihini açık bir şekilde belgelemek için yeterlidir. Bilim insanları, fosil kayıtlardan edinilen kanıtlarla Dünya tarihindeki jeolojik değişimlerle ilgili bilgilerle birleştirilerek, Dünya ve üzerinde yaşayan canlıların farklı zamanlarda neye benzediklerine ilişkin bir portresini oluşturmuşlardır. Genel olarak, kıtaların nerelerde olduğunu ve canlılığın zaman içinde nasıl değiştiğini biliyoruz, fakat özellikle çok uzak geçmişe ait birçok ayrıntı çok az bilinmektedir

## Prekambriyen canlıları küçük ve suculdu

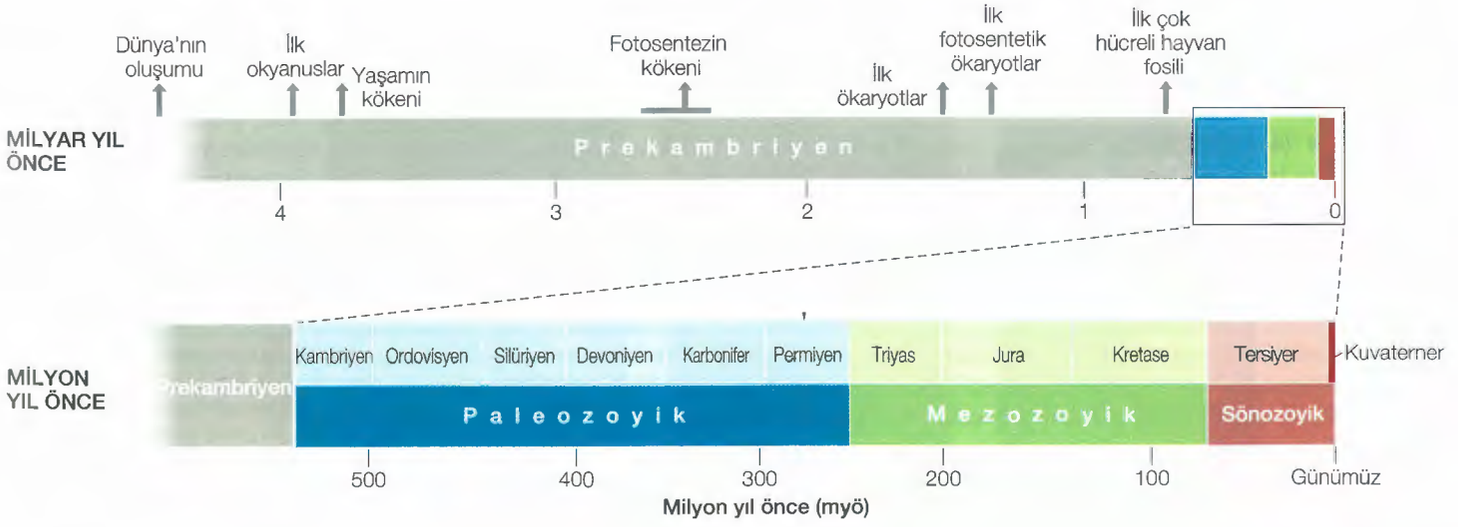
Tarihinin çoğunda, canlılar okyanuslarda yaşamaktaydı ve tüm organizmalar küçüktü. **Prekambriyen** çağının uzun yılları boyunca –3 milyar yıldan daha uzun bir süre- sığ denizler yavaş yavaş canlılarca dolmaya başlamıştı. Prekambriyen'in büyük kısmında canlılar mikroskobik prokaryotlardan oluşuyordu; ökaryotlar, bu çağın son üçte ikilik kısmında ortaya çıktı (**Şekil 25.10**). Birhücreli ökaryotlar ve küçük çok hücreli hayvanlar, yüzen fotosentetik mikroorganizmalarla besleniyorlardı. Yaygın olarak *plankton* olarak bilinen yüzücü küçük organizmalar, sudan süzülüyorlar ve *süzerek beslenen* daha büyük organizmalara yem oluyorlardı. Diğer hayvanlar deniz tabanındaki sedimentleri yiyor ve içerisindeki organizma kalıntılarını sindiriyorlardı. Geç Prekambriyen ile birlikte (630-542 myö), çok hücreli yumuşak vücutlu birçok hayvan çeşidi ortaya çıktı. Bunların bazıları, günümüzde yaşayan hayvanlardan çok farklıydı; ve günümüzde yaşayan herhangi bir temsilcisi olmayan grupların üyeleri olabilirler (**Şekil 25.11**).

## Canlılar Kambriyen periyodu boyunca hızla çeşitlendi

Kambriyen periyodu (542-488 myö), Paleozoyik zamanın başladığına işaret eder. Kambriyen atmosferindeki oksijen konsantrasyonu bugünküne yakındır ve kara kütleleri birkaç büyük kıta oluşturmak üzere bir araya gelmişti. Jeolojik olarak canlılığın hızlı bir çeşitlenmesi gerçekleşmiştir ve bu bazen **Kambriyen patlaması** olarak (her ne kadar gerçekte bu çeşitlenme Kambriyen'den önce başlamış ve "patlama" milyonlarca yılda gerçekleşmişse de) adlandırılır. Günümüzde yaşayan türleri olan birçok ana hayvan grubu, ilk kez Kambriyen periyodunda ortaya çıkmıştır. Kambriyen ve sonrasındaki periyotları karakterize eden kıtasal ve biyotik değişimin bir özeti, sonraki sayfalarda yer alan **Şekil 25.12**'de gösterilmiştir.

Çoğu kez, fosiller sadece organizmaların sert kısımlarına ilişkin bir şeyler söylerler, fakat bilinen üç fosil yatağında — İngiliz Kolombiya'sındaki Burgess Şisti, Grönland'daki Sirius Passet, ve Güney Çin'deki Chengjiang bölgesi — birçok hayvanın yumuşak dokuları da fosilleşmiştir. Kabuklu eklembacaklılar (yengeçler, karidesler ve akrabaları) Çin faunasındaki en çeşitli gruplardı; bunların bazıları iri karnivorlardı. Kambriyen boyunca gözlenen çok hücreli çeşitliliği, büyük ölçüde ya da tamamıyla sucul canlılardan oluşuyordu. Eğer bu za-

**25.10 Yaşam Zamanı Algısı** Üstteki zaman çizelgesi, Dünya üzerindeki yaşamın 4.5 milyar yıllık tarihini gösterir. Zamanın çoğu, yaşamın kökeni ve hücrelerin, fotosentezin ve çok hücreliliğin evriminin görüldüğü 3.4 milyar yıllık Prekambriyen'e aittir. Son 600 milyon yıl, ikinci zaman çizelgesinde ve Şekil 25.12'de ayrıntılı olarak gösterilmiştir.





*Spriggina floundersi* *Mawsonites spriggi* *Dickinsonia costata*

**25.11 Prekambriyen Yaşamı** Güney Avustralya'daki Ediacara'dan çıkarılan yumuşak-vücutlu omurgasızlara ait bu fosiller, 600 milyon yıl önce oluşmuştur. Sonraki yaşam formlarından farklı olarak, bu fosiller Prekambriyen zamanının sonundaki çeşitliliği gösterirler.

manda karada canlı mevcutsa, bunlar büyük olasılıkla mikrobiyal organizmalarla sınırlıydı.

### Kambriyen'de ortaya çıkmış olan birçok organizma grubu daha sonra çeşitlendi

Jeologlar, Paleozoyik çağın Kambriyen dışındaki bölümünü Ordovisyen, Silüriyen, Devoniyen, Karbonifer ve Permiyen periyotlarına ayırırlar. Her bir periyot, kendine özgü bir organizma grubunun çeşitlenmesi ile karakterizedir. Kitlesel ortadan kalkmalar Ordovisyen, Devoniyen ve Permiyen dönemlerinin sonunu belirlemiştir.

**ORDOVİSYEN (488–444 MYÖ)** Ordovisyen periyodunda, daha çok Güney Yarımküreye yerleşmiş olan kıtalar, halen çok hücreli bitkilerden yoksundurlar. Özellikle deniz tabanında yaşayan ve sudan küçük avları süzerek beslenen kürek ayaklı Brachiopoda üyeleri ve yumuşakçalar gibi denizel hayvanların evrimsel çeşitlenmesi olağanüstüydü. Ordovisyen'in sonunda, güney kıtaları örten buzullar gelişti, deniz düzeyi 50 metre geriledi ve okyanusun sıcaklığı düştü. Bu büyük çevresel değişimler nedeniyle büyük olasılıkla hayvan türlerinin %75'i yok oldu.

**SİLÜRİYEN (444–416 MYÖ)** Silüriyen periyodunda kıtalar kaynaşmaya başladı. Denizel yaşam, Ordovisyen sonundaki kitlesel yok oluş sonrasında, yeniden çeşitlenmeye başladı. Açık suda yüzen ve okyanus tabanı üstünde beslenen hayvanlar, ilk kez görülmeye başlandı. Çenesiz balıklar çeşitlendi ve ilk ışın yüzgeçli balıklar ortaya çıktı. Tropik denizler, karasal bariyerlerle kesintiye uğradı ve çoğu denizel organizma, geniş bir şekilde yayılış gösterdi. Geç Siluriyen'de (yaklaşık 420 myö) karasal ortamlarda iletim demetli bitkiler evrimleşti. Yaklaşık aynı zamanda karasal eklembacaklılar –akrepler ve çokayaklılar- ortaya çıktı.

**DEVONİYEN (416–359 MYÖ)** Devoniyen periyodunda birçok organizma grubunda evrimsel değişim hızlandı. Ana kara parçaları yavaş yavaş birbirine doğru hareket etmeye devam etti. Okyanuslarda, mercanların ve kabuklu mürekkepbalığı benzeri kafadanbacaklı yumuşakçaların büyük evrimsel çeşitlenmesi gerçekleşmekteydi. Günümüzdeki daha zayıf dış örtülü balıklara giden yolda, çeneli ve zırhlılar balıklar, çenesizlerin yerini alarak çeşitlenmişti.

Karasal komüniteler Devoniyen boyunca çok çarpıcı biçimde değişti. Yosunlar, atkuyrukları ve ağaçsı eğrelti otları yaygınlaştı; bunların bazılarının boyları büyük ağaçlarınkine erişmekteydi. Bunların kökleri, kayaçların aşınmasını hızlandırmış, bu da ilk orman toprağının oluşumu ile sonuçlanmıştır. Gymnospermlerin atası –tohum üreten ilk bitkiler- Devoniyen'de ortaya çıktı. Kırkayakların, örümceklerin, akarların ve böceklerin bilinen ilk fosilleri bu tarihe aittir; ve balık benzeri amfibiler karaları işgal etmeye başladı.

Tüm denizel türlerin %75'inin ortadan kalktığı kitlesel bir yok oluş, Devoniyen'in sonunu belirledi. Paleontologlar, bunun nedeni kesin olarak bilmemektedirler; ancak o zaman Dünya'ya çarpan iki meteor (biri bugünkü Nevada'da ve diğeri batı Avustralya'da), bundan sorumlu olabilir ya da en azından katkı yapmış faktörlerden biri olabilir. Kıtaların devam eden kaynaşması, aynı zamanda, kıtasal kabukta incelmeyle birlikte, bu kitlesel ortadan kalkma olayına katkıda bulunmuş olabilir.

**KARBONİFER (359–297 MYÖ)** Karbonifer periyodu boyunca güney kara parçalarının yüksek enlemlerinde geniş buzullar oluştu; fakat tropik kıtalarda geniş bataklık ormanları gelişti. Bu ormanlar, bugün bildiğimiz ağaç çeşitlerinden oluşmamıştı, fakat ağaç şeklindeki dev eğreltiler ve küçük yapraklı atkuyrukları baskın durumdaydı. Bu ormanların fosil kalıntıları, bugün enerji için kullandığımız kömürleri oluşturdu. De-

**25.12 Çok hücreli Yaşamın Özet Tarihi** Kambriyen boyunca yaşamın jeolojik olarak hızlı "çeşitlenmesi (patlaması)", günümüzde yaşayan temsilcileri olan bazı hayvan gruplarının oluşumuna yol açtı. İzleyen üç sayfa, Kambriyenden bu yana olan yaşam tarihini göstermektedir. Son yarım milyar yıl boyunca ana kıtaların gerçekleştirdikleri hareketler, Dünya haritalarında gösterilmiştir; ayrıca her bir zamana ilişkin biyota resmedilmiştir. Çizim resimler, aşağıda gösterilen fosillere dayandırılmıştır.

Çok hücreli organizmaların hızlı çeşitlenmesi (Kambriyen patlaması)

Birçok denizel grubun büyük çeşitlenmesi

Birçok denizel grubun büyük çeşitlenmesi

İlk çeneli balık; birçok hayvan grubu çeşitlenir; karada ormanlar görülür

MİLYON YIL ÖNCE

Kambriyen | Ordovisyen | Silüriyen | Devoniyen

Paleozoyik

500 | 400

Deniz düzeyi 50 metre kadar düştüğünde tüm hayvanların %75'i yok oldu.

Denizel türlerin %75'i yok oldu.





Kambriyen

Devoniyen







*Marrella splendens*



*Ottoia* sp.



*Anomalocaris canadensis* (sadece pençe)



*Codiacrinus schultzei*



*Phacops ferdinandi*



*Eridophyllum* sp.



Orthokonik nautiloid

Geniş bataklık ormanları kömür üretir; amniyotların kökeni; karasal hayvan çeşitliliğinde büyük artış

Dev çift yaşamlı ve uçan böcekler; ışın yüzgeçli balıklar tatlısularda bol

Karada iğne yapraklılar baskın hale gelir; kurbağa ve sürüngenler çeşitlenmeye başlar

Dinozorlar, pterozorlar ve ışın yüzgeçli balıklar çeşitlenir; ilk memli ortaya çıkar

Bilinen ilk çiçekli bitki

| Karbonifer | Permiyen | Triyas | Jura |
|---|---|---|---|
| Paleozoyik | | Mezozoyik | |

300 — 200

Dünya türlerinin %96'sının yok oluşu; oksijen düzeyi hızla düşer







Permiyen



Trias





*Walchia piniformis*



*Phlebopteris smithii*



*Cacops* sp.

*Coelophysis baur*










Kretase



Triyas





*Gryposaurus* sp.



*Magnolia* sp.



*Hyracotherium leporinum*



*Plesiadapis fodinatus* (çene)



**25.13 Böcek Çeşitlenmesinin Kanıtları** Karbonifer'e ait bu fosil yaprağın kenarları, böcek ısırığı izlerini taşımaktadır.

nizlerdeki Crinoidea üyeleri (deniz zambakları ve tüy yıldızlar), deniz tabanında "çayırlar" oluşturacak şekilde en yüksek çeşitliliklerine ulaştı.

Karbonifer boyunca karasal hayvan çeşitliliği büyük ölçüde arttı. Salyangozlar, akrepler, çiyanlar ve böcekler hem çok boldu hem de çeşitliydiler. Böceklerde kanatlar oluştu ve uçan ilk hayvanlar oldular. Uçma, otçul böceklere besine kolay ulaşma fırsatı sağladı; bu periyoda ait bitki fosilleri, böcekler tarafından çiğnenmiş olmanın izlerini taşımaktadır (**Şekil 25.13**). Karasal omurgalı soy hattı çeşitlendi, amfibiler daha iri ve karalarda varlığını sürdürmeye daha iyi uyum yapmış grup olurken, kardeş soy hattı, **amniyotları** verdi. Amniyotlar, iyi korunmuş olan yumurtalarını kuru yerlere koyabilen omurgalılardır.

**PERMİYEN (297–251 MYÖ)** Permiyen periyodunda, kıtalar bir araya gelerek süper kıta **Pangea**'yı oluşturdu. Permiyen kayaçları, günümüzdeki birçok böcek grubunun temsilcilerini içermektedir. Periyodun sonuna doğru sürüngenler, ikinci bir amniyota soy hattına (memelileri verecek olan) ayrıldı.

Permiyen'in sonuna doğru yaşamak için koşullar kötüleşti. Büyük ölçekli volkanik patlamalar, Dünya'nın geniş kesimlerini kaplayacak şekilde lavlar püskürttü. Volkanlar tarafından üretilen kül ve gazlar, güneş ışığını engelledi ve iklim soğudu; ve bu da Dünya tarihindeki en büyük buzulların oluşmasıyla sonuçlandı. Atmosferik oksijen konsantrasyonu kademeli olarak %30'dan %15'e düştü. Böylesi düşük bir oksijen konsantrasyonunda çoğu hayvan, 500 metrenin üzerindeki rakımlarda yaşayamayacaktır; bu nedenle Permiyen'in sonunda karaların yaklaşık yarısı yaşanılmaz durumdaydı. Bu değişimler kombinasyonu, Dünya tarihindeki en dramatik kitlesel yok oluş ile sonuçlandı. Bilim insanları, Permiyen'in sonunda tüm türlerin %96'sının yok olduğunu tahmin etmektedir.

## Mezozoyik zamanı boyunca coğrafik farklılaşmalar arttı

Permiyen'in sonundaki kitlesel yok oluşta yaşamını sürdüren az sayıda organizma kendilerini, Mezozoyik'in başında (251 myö) nispeten boş bir Dünya'da buldular. Pangea yavaş yavaş parçalandıkça, okyanuslar tekrar oluşmaya başladı ve kıtasal kabuğu doldurarak büyük ve sığ iç denizler oluşturmaya başladılar. Atmosferik oksijen konsantrasyonu kademeli olarak arttı. Canlılar bir kez daha çoğaldı ve çeşitlendi, fakat farklı organizmalar öne çıktı. Günümüz okyanuslarında baskın olan üç fitoplankton grubu (yüzen fotosentetik organizmalar) –dinoflagellatlar, Coccolitophora ve diyatomlar- bu dönemde ekolojik olarak önemli olmaya başladılar; onların kalıntıları, dünya petrol yataklarının birincil kökenidir. Tohumlu bitkiler, Permiyen ormanlarını oluşturan ağaçların yerini aldı.

Mezozoyik zamanı, üç periyoda ayrılır: Triyas, Jura ve Kretase. Triyas ve Kretase, muhtemelen meteor çarpmalarının neden olduğu kitlesel yok oluşlarla sonlandı.

**TRİYAS (251–20 0 MYÖ)** Triyas periyodunda Pangea parçalanmaya başladı. Birçok omurgasız hayvan grubu tür bakımından zenginleşti ve deniz tabanı sedimanlarının yüzeyinde yaşayan gruplardan, oyuk açarak yaşayan birçok hayvan grubu evrimleşti. Karalarda iğne yapraklılar ve tohumlu eğreltiler dominant ağaçlardı. İlk kurbağalar ve kaplumbağalar, ortaya çıktı. Sonunda timsahları, dinozorları ve kuşları verecek olan sürüngenlerin büyük çeşitlenmesi başladı. Triyas'ın sonu, Dünya'daki türlerin %65'ini ortadan kaldıran bir kitlesel yok oluş ile tamamlandı.

**JURA (200 – 145 MYÖ)** Jura periyodunda Pangea tam olarak iki büyük kıtaya parçalandı: **Laurasia** kuzeye ve **Gondwana** güneye doğru kaymaya başladı. Işın yüzgeçli balıklar, okyanuslarda hızla çeşitlenmeye başladılar. İlk kertenkeleler ortaya çıktı. Bu periyodun karasal predatör ve otçullarının çoğu dinozorlardı. Birçok memeli grubunun ilk temsilcileri görülmeye başlandı ve çiçekli bitkilerin bilinen ilk fosilleri bu periyodun sonuna aittir.

**KRETASE (145–65 MYÖ)** Erken Kretase ile birlikte Laurasia ve Gondwana bugün bildiğimiz kıtaları oluşturmak üzere parça-

lanmaya başladı. Devamlı bir deniz, tropik kuşağı çepeçevre sardı. Deniz düzeyi yüksekti; dünya sıcak ve nemliydi. Canlılar hem karada hem de okyanuslarda çeşitlenmekteydi. Denizel omurgasızların çeşitliliği ve tür sayısı arttı. Karada dinozor çeşitliliği daha da arttı ve ilk yılanlar görülmeye başlandı. Kretase'nin başında, çiçekli bitkiler bugünkü çeşitliliklerine yol açacak şekilde çeşitlendiler. Periyodun sonu ile birlikte birçok memeli grubu evrimleşmişti. En erken memeliler küçüktü, fakat Çin'de yeni keşfedilen bir tür, *Repenomamus giganticus*, genç dinozorları yakalayıp yiyecek kadar büyüktü.

Kısım 25.2'de tanımlandığı gibi Kretase'nin sonunda başka bir meteor çarpmasının neden olduğu kitlesel bir yok oluş gerçekleşti (çarpma bölgesi bugünkü Meksika'nın Yucatán yarımadasına yakındı). Denizlerde birçok planktonik organizma ve zeminde yaşayan omurgasızlar yok oldu. Karada 25 kilogramdan daha büyük hayvanların hemen hepsi yok oldu. Çarpma sonrasında böceklerin besinleri olan bitkilerin büyümelerinde büyük ölçüde azalma olması nedeniyle birçok böcek ortadan kalktı. Düşük enlemleri tahrip eden yangınlara maruz kalmayan Kuzey Amerika ve Avrasya'daki bazı türler, hayatta kaldı.

### Senozoyik boyunca günümüz biyotası gelişti

Erken Sönozoyik zaman (65 myö) itibariyle kıtaların pozisyonu bugünküne benzerdi, ancak Avustralya halen Antarktika ile birlikteydi ve Atlas Okyanusu çok daha dardı. Sönozoyik, memelilerin fazla çeşitlenmesi ile karakterize edilir; fakat diğer gruplar da önemli değişimler geçirmekteydi.

Çiçekli bitkiler çok fazla çeşitlendi ve özellikle açık tohumlulardan oluşmuş ormanların yer aldığı en soğuk bölgeler dışında, dünya ormanlarının baskın bitkileri haline gelmeye başladılar. Bir bitki grubundaki (baklagiller) iki gende meydana gelen mutasyonlar, bu bitkilere, azot tespit edici birkaç bakteri türü ile simbiyoz oluşturarak doğrudan atmosferik azotu kullanma olanağı sağladı (bakınız Kısım 36.4). Erken Senozoyik dönemin bazı bitkileri ile bu özelleşmiş bakteriler arasındaki simbiyozun evrimi, ilk "yeşil devrimdi" ve karasal bitkilerin büyümesi için edinilebilen azot miktarını çarpıcı biçimde artırdı; bugün bildiğimiz gibi bu simbiyotik ilişki, yaşamın ekolojik temeli olarak kalmıştır.

Sönozoyik zaman, Tersiyer ve Kuvaterner olmak üzere iki periyoda ayrılır. Hem fosil kayıtlar nedeniyle ve hem de günümüze yaklaştıkça evrimsel tarih ile ilgili bilgilerimiz gittikçe daha kapsamlı hale geldiğinden, paleontologlar bu iki periyodu devirlere (*epoklara*) ayırmıştır (Tablo 25.2).

**TERSİYER (65-2.6 MYÖ)** Tersiyer periyodu boyunca Avustralya kuzeye doğru sürüklenmeye başladı. Günümüzden 20 milyon yıl öncesi itibarıyla, hemen hemen bugünkü konumuna ulaştı. Erken Tersiyer sıcak ve nemli bir zamandı ve birçok bitkinin yayılışı, enlemsel olarak kaydı. Tropikler, olasılıkla, yağmur ormanları için çok sıcaktı ve onların yerine kısa boylu vejetasyonla örtülüydü. Ancak Tersiyer periyodunun ortasında, dünyanın iklimi önemli derecede soğudu ve kuraklaştı. Birçok çiçekli bitki soy hattının otsu formları (odun içermeyen) ortaya çıktı ve çayırlar yeryüzünün büyük bir kısmını örtmeye başladı.

**TABLO 25.2**

**Sönozoyik Zamanın Evreleri**

| PERİYOT | DEVİR | BAŞLANGICI (MYÖ) |
|---|---|---|
| Kuvaterner | Holosen[a] | 0.01 (~10,000 yıl önce) |
| | Pleistosen | 2.6 |
| Tersiyer | Pliyosen | 5.3 |
| | Miyosen | 23 |
| | Oligosen | 34 |
| | Eosen | 55.8 |
| | Paleosen | 65 |

[a]Holosen, aynı zamanda Günümüz olarak da bilinir.

Sönozoyik zamanın başlangıcı ile birlikte, omurgasız faunası bugünküne benzer duruma gelmişti. Tersiyer'deki en hızlı evrimsel çeşitlenme, karasal omurgalılarda gerçekleşti. Kurbağalar, yılanlar, kertenkeleler ve memeliler bu periyotta kapsamlı bir çeşitlenme geçirdi. Son 55 milyon yıl içerisinde, aralıklı olarak iki kıta arasında oluşan birçok kara köprüsü aracılığıyla Asya'dan Kuzey Amerika'ya üç memeli yayılma dalgası gerçekleşti. Kemirgenler, keseli memeliler, primatlar ve tek toynaklı memeliler, ilk kez Kuzey Amerika'da görülmeye başlandı.

**KUVATERNER (2.6 MYÖ-GÜNÜMÜZ)** Kuvaterner periyodunda yaşıyoruz. Bu periyot, Pleistosen ve Holosen olmak üzere iki devire ayrılmıştır (Holosen, aynı zamanda, Günümüz olarak da bilinir).

Pleistosen, şiddetli soğuma ve iklimsel dalgalanmalar dönemiydi. Dört büyük ve 20 kadar küçük "buzul çağı" boyunca geniş buzul örtüleri kıtalara yayıldı; bitki ve hayvan türlerinin yayılışı ekvatora doğru kaydı. Bu buzulların sonuncusu 15.000 yıldan daha az bir süre önce ılıman bölgelerden geri çekildi. Organizmalar halen bu değişimlere göre uyarlanmaktadırlar. Birçok yüksek enlem ekolojik komünitesi, birkaç bin yıldan beri, şimdi bulundukları yerleri işgal etmiştir.

Pleistosen dönemi boyunca bir memeli grubundaki, yani primatlardaki çeşitlenme hominoid soy hattının evrimi ile sonuçlandı. Hominoidlerin sonraki çeşitlenmesi, sonunda, *Homo sapiens* türünü –modern insanı- verdi ( Kısım 33.5'e bakınız). *Homo sapiens*'in 45.000 yıl önce Avustralya ve 15.000 yıl önce Amerika'ya ulaştığında birçok iri kuş ve memeli türü ortadan kalktı. Birçok paleontolog, bu yok oluşların avlanma ya da *Homo sapiens*'in diğer aktiviteleri sonucu gerçekleştiğini düşünmektedir.

### Evrimsel geçmişteki olayları tanımlamak için yaşam ağacı kullanılır

Fosil kayıtlar, canlıların evriminde oldukça geniş örüntüler ortaya koymaktadırlar. Yaşam tarihindeki ana olayları tanımlamak için biyologlar aynı zamanda yaşam ağacındaki filogenetik bilgileri de kullanırlar (bakınız Bölüm 22 ve Yaşam Ağacı Eki). Biz, filogenileri (paleontolojik kayıtlarla birlikte) atasal

ökaryotik hücrelerin mitokondriyi edinmelerini, çok hücreliliğin birçok bağımsız orijinini ve canlıların kurak olan karalara geçişi gibi yaşam tarihindeki ana olayları tarihlendirmek için kullanabiliriz. Ayrıca, organizmaların genomlarındaki büyük değişimleri izleyebilir ve hatta uzun süre önce yok olmuş birçok türün birçok geninin dizilerini oluşturabiliriz (bakınız Bölüm 24).

Yeryüzünde fiziksel çevrede meydana gelen değişiklikler, gezegende bugün gördüğümüz büyük canlı organizma çeşitliliğini açık olarak etkilemiştir. Bu çeşitliliğin evrimini çalışmak için, biyologlar türler arasındaki evrimsel akrabalıkları çalışırlar. Bu akrabalıkların ortaya çıkarılması, yaşamın Dünya'da nasıl çeşitlendiğini anlamanın önemli bir adımıdır. Bu kitabın Yedinci Bölümü canlıların belli başlı gruplarını incelemekte ve onların üreme, enerji elde etme, yayılma ve av olmaktan kaçınma gibi ana işlevler için geliştirmiş oldukları farklı çözümleri tanıtmaktadır.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** İnteraktif Yaşam Ağacı

## 25.3 ÖZET

**Canlılar, Prekambriyen okyanuslarında ortaya çıktı. Atmosferik oksijen şimdiki düzeyine yaklaştığında ve birkaç büyük kara parçası oluşturmak üzere kıtalar bir araya geldiğinde, canlılar çeşitlendi. Sayısız iklimsel değişiklik, kıtaların yeniden konumlanması ve keza meteor çarpmaları, beş tane büyük kitlesel yok oluşa neden oldu.**

- Binlerce yıllık süre sonunda niçin bu kadar fazla organizmanın az sayıda fosili olmuştur? **Bakınız ss. 526-527**
- "Kambriyen patlaması" ifadesi ile ne demek istiyoruz? **Bakınız s. 527**
- Kıtaların kayması, hangi yollarla Dünya üzerindeki canlıları etkilemiştir? **Bakınız Şekil 25.12**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 25.1 Bilim İnsanları Eski Olayları Nasıl Tarihlendirir?

- Fosillerin ve içinde fosillerin bulunduğu **sedimenter kayaç tabaka**larının yaşı saptanarak organizmaların göreceli yaşı belirlenebilir.
- Paleontologlar, uzak geçmişte farklı zamanlara ait olayları tarihlendirmek için farklı **yarılanma ömür**leri olan bir dizi radyoizotopu kullanırlar. **İnceleyiniz Şekil 25.1**
- Jeologlar, ardışık kayaç tabakalarında bulunan fosil birliklerdeki farklılıklara dayalı olarak, yaşam tarihini zaman ve periyotlara ayırırlar. **İnceleyiniz Tablo 25.1**

### 25.2 Dünya'nın Kıtaları ve İklimi Zaman İçinde Nasıl Değişti?

- Dünya kabuğu sıvı magma üzerinde yüzen katı litosfer plakalardan oluşur. Magmadaki konveksiyon akımlarınca neden olunan **kıtasal kayma**, bunların en üstündeki plakaları hareket ettirir. **İnceleyiniz Şekil 25.2, ANİMASYONLA ÖĞRENME 25.1**
- Dünya'daki koşullar zaman içinde dramatik olarak değişti. Atmosferik oksijende artış ve Dünya iklimindeki değişimlerin Dünya'daki yaşam üzerinde büyük etkileri olmuştur. **İnceleyiniz Şekil 25.5 ve 25.7**
- Oksijen-üretici mavi-yeşil, metabolik yollardaki oksidasyon reaksiyonlara kapı açacak yeterli oksijeni serbest bıraktılar. Aerobik prokaryotlar anaerobik organizmalara göre daha fazla enerji üretme ve çoğalma yeteneği kazandılar. Atmosferik $O_2$ düzeylerindeki artış, daha büyük ökaryotik hücrelerin evrimini destekledi.
- **Pangea** süper kıtasının oluşumunu sağlayan kıtaların çarpması gibi Dünya'daki büyük fiziksel olaylar, yeryüzünün yapısını, iklimini ve atmosferini etkilemiştir. Ayrıca, meteor çarpması gibi yerküre dışı olaylar, ani ve dramatik çevresel değişimlere neden olmuştur. Bu değişimlerin tümü birlikte yaşam tarihini etkilemiştir.

### 25.3 Yaşam Tarihindeki Ana Olaylar Nelerdir?

- Paleontologlar, farklı zamanlarda Dünya'nın ve üzerindeki **biyotanın** neye benzediğini saptamak için fosil kanıtları ve jeolojik değişimleri kullanırlar.
- Tarihinin büyük bir kısmı boyunca yaşam okyanuslarla sınırlıydı. Çok hücreli yaşam **Kambriyen patlaması** sırasında geniş ölçekte çeşitlendi. **İnceleyiniz Şekil 25.11**
- Paleozoyik zamanın her bir periyodu, belirli bir organizma grubunun çeşitlenmesi ile karakterizedir. **Amniyontlar** -yumurtalarını kurak ortamlara bırakabilen omurgalılar- ilk kez Karbonifer periyodunda ortaya çıktı. **İnceleyiniz Şekil 25.11**
- Mezozoyik zamanda, Dünya'da farklı bir karasal biyota evrimleşti.
- Paleozoyik ve Mezozoyik zamanlarda beş **kitlesel yok oluş** yaşam tarihini kesintiye uğrattı.
- Senozoyik ile birlikte yeryüzünün **florası**, çiçekli bitkilerle baskın hale gelmiştir.
- Filogenetik ağaçlar, evrimsel olayların tarihlendirilmesine ve günümüz organizmaları arasındaki akrabalıkların açıklığa kavuşturulmasına yardımcı olur.

**Bu bölümün kavram özeti için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 25.1**

## DENEME TESTİ

1. Karbonifer ve Permiyen dev yusufçukları için aşağıdakilerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Bazı türler çok sayıda günümüz yırtıcı kuşlarınkine eşit ya da daha geniş kanatlara sahip olacak kadar büyüktüler.
   *b.* Zamanlarının en iri uçan predatörleriydi.
   *c.* Böylesi iri böcekler, atmosferik oksijen konsantrasyonu günümüzdekine göre daha yüksek olduğundan var olabilmekteydiler.
   *d.* Onların predatörleri dev sürüngenlerdi.
   *e.* İri bir tür olan *Meganeurosis permiana*'nın fosilleri Kansas'ın Permiyen kayaçlarında bulundu.
2. Bozulmamış bir sedimenter kayacın tabakalarında en eski kayaçlar nerede bulunur?
   *a.* en üstte
   *b.* en altta
   *c.* arada
   *d.* genç tabakaların arsına dağılmış olarak
   *e.* hiç biri
3. $^{14}C$, fosil organizmaların yaşını belirlemede kullanılır, çünkü,
   *a.* tüm organizmalar çok sayıda karbon bileşiği içerir.
   *b.* $^{14}C$ düzenli bir hızda $^{14}N$'ye bozunur.
   *c.* canlı organizmalarda $^{14}C$'ün $^{12}C$'ye oranı her zaman atmosferdeki ile aynıdır.
   *d.* atmosferde yeni $^{14}C$ üretimi sadece $^{14}C$'nin doğal bozunmasını dengeler
   *e.* yukarıdakilerin hepsi
4. Dünya atmosferindeki oksijen konsantrasyonu,
   *a.* zaman içinde düzenli olarak artmıştır.
   *b.* zaman içinde düzenli olarak azalmıştır.
   *c.* geçmişte günümüzdekine göre hem fazla hem de az olmuştur.
   *d.* Permiyen'in büyük kısmında günümüzdekine göre daha az olmuştur.
   *e.* Karbonifer'de en yüksek olmuştur.
5. Bir bölgede bulunan organizma türlerinin tamamı o bölgenin neyi olarak isimlendirilir?
   *a.* Biyotası
   *b.* Florası
   *c.* Faunası
   *d.* Flora ve faunası
   *e.* Biyocoğrafyası
6. Şimdi enerji için kazıdığımız kömür yatakları, aşağıdakilerden hangisinin kalıntısıdır?
   *a.* Karbonifer periyodunda bataklıklarda yetişen bitkilerin
   *b.* Devoniyen periyodunda bataklıklarda yetişen alglerin
   *c.* Permiyen periyodunun dev böcek ve amfibilerin
   *d.* Karbonifer periyodunda okyanuslarda yetişen bitkilerin
   *e.* Yukarıdakilerin hiç biri
7. Ordovisyen periyodu sonundaki kitlesel yok oluşa büyük olasılıkla aşağıdakilerden hangisi neden olmuştur?
   *a.* Dünya'nın büyük bir meteorla çarpışması
   *b.* Oldukça büyük volkanik patlamalar
   *c.* Güney kıtalarındaki aşırı buzullar ve bağlantılı iklimsel değişimler
   *d.* Pangea'yı oluşturmak üzere kıtaların birleşmesi
   *e.* Dünya yörüngesindeki değişimler
8. Mezozoyik zamanın sonundaki kitlesel yok oluşun nedeni, büyük olasılıkla aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Kıtaların kaymasıdır.
   *b* Dünya'nın büyük bir meteorla çarpışmasıdır.
   *c.* Dünya yörüngesindeki değişimlerdir.
   *d.* Büyük ölçekli buzullaşmalardır.
   *e.* Okyanus tuz konsantrasyonundaki değişimlerdir.
9. Aşağıdaki dönemlerin hangisinin sonu, Dünya tarihindeki en büyük kitlesel yok oluş ile belirlenmiştir?
   *a.* Kretase
   *b.* Devoniyen
   *c.* Permiyen
   *d.* Triyas
   *e.* Silüriyen
10. Paleontologlar Senozoyik zamanı evrelere ayırmışlardır, çünkü,
    *a.* Senozoyik'in başında *Homo sapiens* evrimleşmiştir.
    *b.* kıtalar bugünkü konumlarına ulaşmışlardı.
    *c.* bu zamanda tür sayısı artışı durmuştur.
    *d.* Senozoyik'teki evrimsel olaylara ilişkin bilgilerimiz diğer zamanlara göre çok daha kapsamlıdır.
    *e.* Senozoyik'in başlaması ile birlikte, fosil kayıtlar artık evrimsel akrabalıklarla ilgili gerekli bilgi kaynağı değildir.

## TARTIŞMA

1. Bazı organizma grupları fazla sayıda tür içerecek şekilde evrimleşmişlerdir; diğer bazıları az sayıda tür vermiştir. Fazla çeşitlenenleri, az çeşitlenen gruplara göre, daha başarılı olarak kabul etmenin anlamı var mıdır? Evrimde "başarı" kelimesi ne anlama gelir?
2. Bilim insanları, bir dizi yöntem kullanarak eski olayları tarihlendirirler, ancak hiç kimse olaylara şahit olmaz ya da kayıt etmez. Bu tarihleri kabul etmek, dolaylı ölçüm tekniklerinin geçerlilik ve uygunluklarını kavramayı gerektirir. Dolaylı ölçüm tekniklerinin sonuçlarına dayandırılmış başka temel bilimsel kavramlar nelerdir?
3. Geçmişteki olayları oransal olarak tarihlendirmek yerine kesin tarihlendirebilmek neden daha yararlıdır?
4. Eğer Dünya tarihinin daha soğuk periyotlarının birinde yaşıyorsak, niçin küresel ısınmaya katkıda bulunduğu düşünülen insan aktiviteleri hakkında kaygı duymalıyız?
5. Prekambriyen'in sonuna doğru hangi koşullar çokhücreliliğin evriminin lehine işlemiştir?
6. Endosimbiyotik olaylar (mitokondri ve kloroplastın kökeni gibi) hangi yollarla canlıların ana gruplarının sınıflandırılmasını daha karmaşık hale getirmiştir?

## EK ARAŞTIRMA

Şekil 25.6'daki deney, böcek vücut boyutlarının atmosferdeki oksijen konsantrasyonundaki değişimleri izler şekilde hızla evrimleştiğini göstermiştir. Atmosferik oksijen değişimlerinin etkilerini test etmek için başka hangi deneyler planlayabilirsiniz?

# 26 Bakteriler ve Arkeler: Prokaryotik Domainler

## İlginç bir gezegende yaşam

Thomas "Grif" Taylor'un Antarktika keşif ekibinin 1911'de Kan Şelalesini keşfetmesi, gerçek bir şok olmuş olmalı. Karlı ve buzlu bir bölgede kan kırmızısı bir şelale, kesinlikle büyük bir sürprizdi. Antarktika'da kırmızı bir şelaleye ne sebep olmuştu?

Birkaç milyon yıl önce tuzlu su gölünün üzerine Taylor Buzulunun (günümüzde keşifçisinin adını taşımaktadır) hareket etmesi sonucunda, göl 400 metre buzul altında kalmıştır. Oluşan buzul-altı denizdeki sert çevre koşulları, yaşam için çok daha zorlu görünmektedir. Ortam son derece soğuktur; hiç ışık ve oksijen yoktur ve deniz suyuna göre tuz yoğunluğu birkaç kat daha fazladır. Kısaca burası, çeşitlilik gösteren canlı bir ekosistemin bulunmasının beklenilebileceği bir yer değildir.

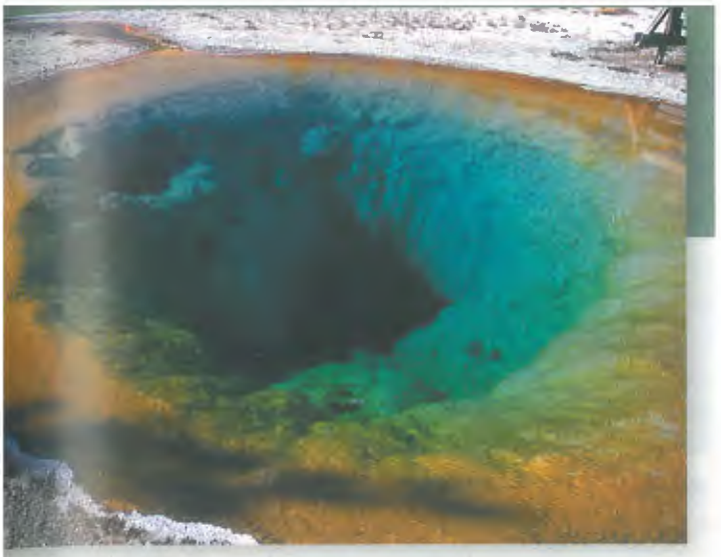
Bu buzul-altı denizden bir miktar su dışarıya sızabilmektedir. Bu su, koyu pas kırmızı rengindedir ve Taylor buzulunun üstünden dökülerek Kan Şelalesini oluşturmaktadır. Taylor, kırmızı rengin sorumlusunun kırmızı algler olduğunu ileri sürdü. 1960'larda jeolog Robert Black ise, suyun renginin alttaki kaya yatağından gelen demir oksitlerden kaynaklandığını keşfetti. Soğuk, tuzlu ve demir açısından zengin olan bu suda, biyologlar o zamanki yöntemlerle herhangi bir organizma gözleyemediler.

Biyologlar yarım yüzyıl sonra, ilginç yerlerdeki mikroskobik yaşamı çalışmak için daha donanımlı bir duruma geldiler. Tek bir mikroorganizmanın genlerini çoğaltmak, dizilemek, ve mikroorganizmaları tanımlamak ve sınıflandırmak için bu gen dizilerini yaşam ağacı çerçevesine yerleştirmek artık mümkündü. Mikrobiyolog Jill Mikuchi ve onun çalışma arkadaşları, bu teknikleri Kan Şelalesinden elde ettikleri örneklere uyguladılar ve 2009'da şelalenin en azından 17 farklı bakteri türünü içeren, alışılmamış bir ekosistemi olduğunu kaydettiler. Bakteriler, sülfat ve demir iyonlarını katalizör ve elektron alıcı olarak kullanarak ve buzul-altı denizde çok düşük miktardaki organik maddeyi metabolize ederek yaşamlarını sürdürürler.



**Beyazın Donmuş Dünyasında Renk Sıçramaları** Antartika'nın Kan Şelaleri, metabolizmaları için kükürt ve demire ihtiyaç duyan alışılmadık bakteri ekosistemini içeren buzul-altı denizin sızıntısıdır.

Kan Şelalesinde canlı organizmaların bulunması, dünya yüzeyinde ya da yüzeye yakın yerlerde bile prokaryot populasyonunun olmadığı bir yer bulmanın çok zor olduğunu göstermektedir. Volkan bacalarında, bulutlarda, pil asidi kadar asidik ya da amonyak kadar alkali çevrelerde prokaryotlar bulunur. Suyun donma noktasının altında ve kaynama noktasının üzerinde yaşayabilen türler vardır. Vücudumuzun yüzeyi ya da içerisinde, hücrelerimizden daha



**Prokaryotlar Isıya Dayanabilirler** Prokaryot ekosistemleri, Yellowstone Ulusal Parkında bulunan sıcak bir kaplıca olan Morning Glory Pool'un güzelliğini oluşturmaktadır. Siyanobakteriler "akşam sefası mavisi" rengini oluşturur. Archaea üyeleri havuzun oldukça sıcak olan iç bölgelerinde yaşar.

fazla prokaryot yaşamaktadır. Prokaryotlar, çevreden enerji elde etmek için ökaryotlardan daha fazla yol geliştirmiş metabolik beceri ustalarıdır. Diğer organizmalardan çok daha uzun bir süredir mevcutturlar.

Prokaryotlar, diğerlerine göre dünyada oldukça çok fazla sayıda bulunan organizmalardır. Mikrobiyologlar yirminci yüzyılın sonlarında, bazı prokaryotların birbirleriyle çok yakın ilişkili olmadığının farkına vardılar. Canlı evriminin erken aşamalarında iki prokaryotik soy hattı dallandı: Bacteria (bakteriler) ve Archaea (arkeler). Bu iki grubun üyeleri arasında oluşan erken birleşmenin, insanların da dahil olduğu ökaryotik soy hattını oluşturduğu düşünülmektedir.

**BU BÖLÜMDE** prokaryotların yayılımını tartışacak ve onların dikkat çekici metabolik çeşitliliğini inceleyeceğiz. Prokaryotlar arasındaki evrimsel ilişkinin saptanmasındaki zorlukları açıklayacak ve her domaindeki organizmaların şaşırtıcı çeşitliliğini gözden geçireceğiz. Prokaryotların çevreleri üzerine nasıl muazzam bir etkisi olabileceğini tartışacağız. Son olarak da, virüslerin evrimsel kökenini, çeşitliliğini ve diğer canlılarla ilişkisini tartışacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


26.1 Canlı Dünyası Çeşitlenmeye Nasıl Başlamıştır?
26.2 Prokaryotların Başarısının Bazı Anahtarları Nelerdir?
26.3 Prokaryot Filogenisini Nasıl Çözebiliriz?
26.4 Bilinen Belli Başlı Prokaryot Grupları Nelerdir?
26.5 Prokaryotlar Çevrelerini Nasıl Etkiler?
26.6 Virüsler Yaşam Ağacında Nereye Yerleşir?


## 26.1 Canlı Dünyası Çeşitlenmeye Nasıl Başlamıştır?

Tek hücreli prokaryotlarla çok az ortak noktanızın olduğunu düşünebilirsiniz. Fakat, sizin gibi çok hücreli ökaryotlar, Bacteria ve Archaea ile ortak birçok özelliği paylaşırlar. Örneğin, üçü de:

- glikolizi kullanır
- proteinleri kodlayan genetik materyal olarak DNA'yı kullanır
- benzer genetik kodu kullanarak transkripsiyon ve translasyonla proteinleri üretir
- DNA'yı yarı korumalı olarak replike ederler
- plazma zarları ve çok sayıda ribozomları vardır

Bu özellikler, bütün canlı organizmaların birbirleriyle ilişkili olduğu yorumunu destekler. Eğer yaşamın birden fazla orijini olsaydı, bütün organizmaların büyük çoğunlukla benzer genetik kodları kullanmasını ya da ribozomlar gibi mükemmel yapıları bulundurmalarını beklemek için çok az bir neden olacaktı. Evrensel genlerin DNA dizilerindeki (ribozomların yapısal bileşenlerini kodlayanlar gibi) benzerlikler de, yaşamın tek bir ortak atadan geldiğini kanıtlamaktadır.

Üç domainde bulunan benzerliklere rağmen önemli farklılıklar da evrimleşmiştir. Öncelikle, Eukarya (ökarya) ve diğer iki prokaryotik domainin ayırımını yapalım. "Domain" teriminin yaşamın en büyük grupları için kullanılan sübjektif bir terim olduğunu göz önünde bulundurunuz. Domainin kingdom ya da familyadan daha fazla objektif bir tanımı yoktur.

### Üç domain, önemli açılardan farklıdır

Prokaryotik hücreler ökaryotik hücrelerden üç önemli açıdan farklıdır:

- *Prokaryotik hücrelerin hücre iskeleti ve çekirdeği olmadığından mitozla bölünmezler.* Bunun yerine, DNA'larını replike ettikten sonra (bakınız Şekil 11.2) kendilerine özgü bir yöntem olan *ikiye bölünme* ile bölünürler.
- *Genetik materyalin organizasyonu farklıdır.* Prokaryotik hücrelerin DNA'sı, zarla çevrili bir çekirdek içerisinde organize olmuş değildir. Prokaryotların DNA molekülleri genelde daireseldir (hem bakterilerde hem de arkelerde). Pek çok prokaryotun (tümünün değil) haploid olan tek bir ana kromozomu vardır. Bununla birlikte, pek çoğunun *plazmit* olarak adlandırılan daha küçük DNA molekülleri de bulunur (bakınız Kısım 12.6).

## TABLO 26.1

### Yeryüzündeki Canlıların Üç Domaini

| ÖZELLİKLER | DOMAİN BACTERİA | ARCHAEA | EUKARYA |
|---|---|---|---|
| Zarla çevrili çekirdek | Yok | Yok | Var |
| Zarla çevrili organeller | Yok | Yok | Var |
| Hücre duvarlarında peptidoglikan | Var | Yok | Yok |
| Zar lipitleri | Ester-bağlı | Eter-bağlı | Ester-bağlı |
| | Dallanmamış | Dallanmış | Dallanmamış |
| Ribozomlar[a] | 70S | 70S | 80S |
| Başlatıcı tRNA | Formilmetiyonin | Metiyonin | Metiyonin |
| Operonlar | Evet | Evet | Hayır |
| Plazmitler | Evet | Evet | Nadir |
| RNA polimerazlar | Bir adet | Bir adet[b] | Üç adet |
| Kloramfenikol ve streptomisine duyarlı ribozomlar | Evet | Hayır | Hayır |
| Difteri toksinine duyarlı ribozomlar | Hayır | Evet | Evet |

[a]70S ribozomlar 80S ribozomlardan daha küçüktür.
[b]Arkelerdeki RNA polimeraz, ökaryotların polimerazına benzer.

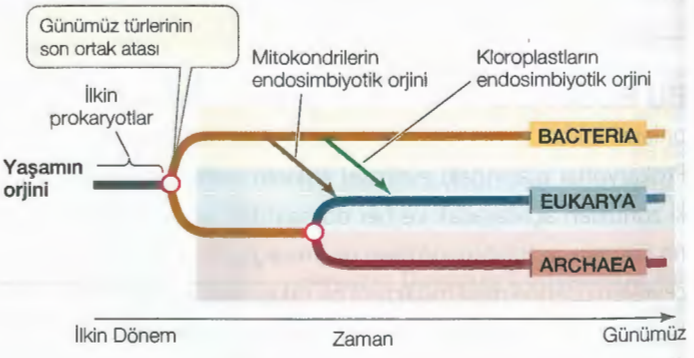
- *Pek çok ökaryotta bulunan zarla çevrili sitoplazmik organeller (mitokondri, Golgi aygıtı ve diğerleri), prokaryotlarda bulunmaz.* Bununla birlikte, prokaryotların hücre sitoplazmasında ökaryotlarda bulunmayan fotosentetik zar sistemleri ve plazma zarının çeşitli iç katlanmaları bulunabilir.

**Tablo 26.1**'e göz attığınız zaman, iki prokaryotik domain arasında önemli farklılıklar olduğunu (pek çoğu elektron mikroskopla bile görülemeyen) fark edeceksiniz. Arkeler bazı açılardan ökaryotlara daha fazla benzerken, bazı açılardan da bakterilere daha fazla benzerlik gösterir (Bu domainlerin üyelerini ifade ederken küçük harf kullandığımıza, domainleri ifade ederken ise büyük harf kullandığımıza dikkat ediniz.) Prokaryotik ve ökaryotik hücrelerin yapıları, Bölüm 5'de tartışılmıştır. Bir *arke* (*archaeon*, tek bir arkeal organizma için kullanılan terimdir) ya da *bakteri*nin temel birimi prokaryotik hücredir. Her tek hücreli organizma, genetik bilginin transkripsiyonunu gerçekleştirmek ve proteinlere translasyonunu sağlamak için ihtiyaç duyulan bütün enzimleri, DNA ve RNA dahil genetik ve protein sentez sisteminin tüm bileşenlerini içerir. Prokaryotik bir hücre, ihtiyaç duyduğu ATP'yi üretmek için en azından bir sisteme sahiptir.

Genetik çalışmalar, üç domainin tek bir ortak atasının olduğunu açıkça göstermiştir. Ökaryotlar, genomlarının önemli bir kısmı bakımından, Bacteria'ya göre Archaea domaini ile daha yakın bir ortak ataya sahiptir (**Şekil 26.1**). Bununla birlikte, ökaryotların mitokondrileri (aynı zamanda bitkiler gibi fotosentetik ökaryotların kloroplastları) Kısım 5.5'de açıklandığı gibi bir bakterinin endosimbiyozundan köken almıştır. Bazı biyologlar, ökaryotların kökenini iki eşit partnerin füzyonu olarak düşünmeyi tercih eder (günümüzdeki arkelerle ilişkili bir ata ve günümüzdeki bakterilere daha yakın ilişkili olan diğeri). Diğer biyologlar ise, arkeden ilkin ökaryotların ayrılmasını, bakterinin daha sonraki endosimbiyozundan (mitokondrilerin evrimi) ayrı ve daha önceki bir olay olarak ele alır. Her iki durumda da, ökaryotların bazı genleri arkelerinkilerle daha yakın ilişkiliyken diğerleri bakterilerinkilerle daha yakın ilişkilidir. Böylece yaşam ağacı, soy hatlarının baskın bir ayrılmanın yanı sıra soy hatlarında bazı birleşmeleri de içerir.

Üç domainin ortak atasının, transkripsiyon (RNA'ları üretmek için) ve translasyonun (proteinleri üretmek için) gerçekleştirilen bir mekanizma için kalıtsal madde olarak DNA'sı bulunur. Bu atanın muhtemelen dairesel bir kromozomu vardı.

Bakteriler arasında dairesel, çubuk ve kıvrılmış ya da spiral formlar olmak üzere üç şekil yaygındır (**Şekil 26.2**). Küresel bir bakteri, *kok* (çoğulu *cocci*) olarak ifade edilir. Koklar, tek olarak yaşayabilirler ya da zincir, plaket, birlik ya da hücre




**26.1 Canlı Dünyasının Üç Domaini** Domainlerin üçü de ortak bir prokaryotik atayı paylaşırlar.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 26.1 • Üç Domainin Evrimi




**26.2 Bakteri Hücre Şekilleri** Bu kompozit ve renklendirilmiş mikrograf, üç yaygın bakteri morfolojisi tipini göstermektedir. Küresel hücrelere kok denir; burada yeşil olarak gösterilmiş olan asit-üreten hücreler memeli bağırsağından elde edilen *Enteroccocus* türleridir. Çubuk şeklinde basilleri (turuncu), bağırsakta bulunan *Escherichia coli* temsil etmektedir. *Leptospira interrogans*, helikal (spiral) bir bakteridir ve insan patojenidir.

kümeleri gibi iki ya da üç boyutlu dizilişlerde bulunabilirler. Çubuk şekilli bakteri, *basillus* (çoğulu *bacilli*) olarak adlandırılır. Spiral (burgu gibi) ya da *heliks* form (çoğulu *heliksler*), üçüncü ana bakteri şeklidir. Basiller ya da heliksler, tek olabileceği gibi zincirler oluşturabilirler ya da düzenli kümeler şeklinde bir araya gelirler. Uzun ya da dallanmış filamentler, diğer bakteri şekillerindendir.

Şimdiye kadar arkelerin pek çoğu görülemediği için, şekilleri hakkında bilgi azdır. Kısım 26.4'de açıklayacağımız gibi, pek çok arke çevreden elde edilmiş DNA örneklerinden dolayı bilinmektedir. Bununla birlikte, koklar, basiller ve hatta üçgen ve kare şekilli türler dahil bazı türlerin morfolojileri bilinmektedir; kare şeklinde olanlar, posta pullarının sayfaları gibi düzenlenmiş şekilde, yüzeylerde ürerler.

Archaea, Bacteria ve Eukarya üyelerinin tümü, milyarlarca yıllık mutasyon, doğal seçilim ve genetik sürüklenmenin ürünleridir ve günümüzdeki çevrelere iyi uyum sağlamışlardır. Hiçbiri "ilkel" değildir. En son ataları muhtemelen 2-3 milyar yıl önce yaşamıştır. En eski prokaryot fosilleri, en az 3.5 milyar yıl geriye ulaşmaktadır; ve onlar, yaşamın ilk günlerinde bile prokaryotlar arasında önemli oranda çeşitlilik olduğunu göstermektedirler.

## 26.1 ÖZET

**Bakteriler ve arkeler birbirlerinden önemli ölçüde ayrıdırlar ve yaşam ağacında yalnızca uzaktan ilişkilidirler. Ökaryotlar bu prokaryotik soy hatlarının her ikisinden de, çok eskiye dayanan evrimsel katkılar almışlardır.**

- Prokaryotlar ve ökaryotlar arasında temel farklılıklar nelerdir? **Bakınız ss. 537-538 ve Tablo 26.1**
- Bacteria ve Archaea domainlerini, niçin tek bir domain içerisinde gruplandırmıyoruz? **Bakınız s. 538 ve Tablo 26.1**

Prokaryotlar, yeni çevrelere uyum sağlayarak ve bulundukları çevreleri değiştirerek çok uzun bir süre dünyada yalnız olarak bulundular. Çok büyük sayılarda ve muazzam çeşitlilikte olmak üzere bugüne kadar canlı kaldılar ve her yerde bulunurlar.

# 26.2 Prokaryotların Başarısının Bazı Anahtarları Nelerdir?

Eğer başarı birey sayısıyla ölçülecek olursa, prokaryotlar dünyadaki en başarılı organizmalardır. Okyanuslardaki bakteri ve arke sayısı $3x10^{28}$'den fazladır. Bu çarpıcı sayı, gözle görülebilen evrendeki yıldız sayısından muhtemelen 100 milyon kat daha fazladır. Gerçekten de, bağırsaklarınızda yaşayan bakteriler, günümüze kadar yaşayan insanların tümünden daha fazladır.

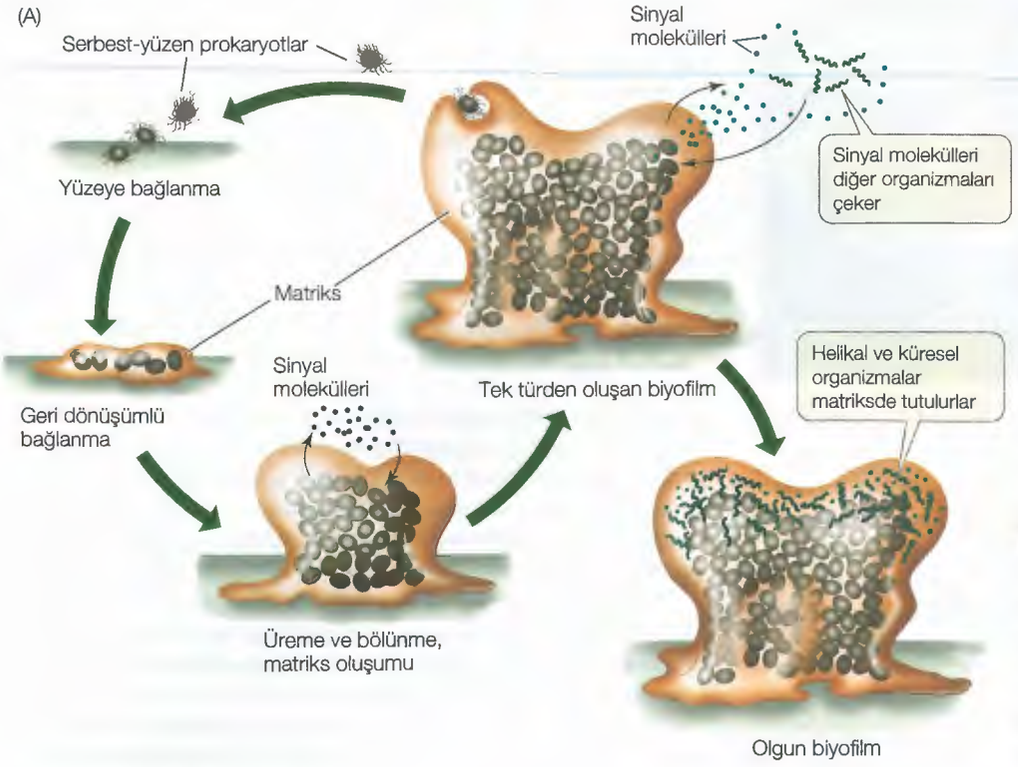
Pek çoğu birçok bireysel hücre içeren çok hücreli koloniler oluşturmalarına karşın, prokaryotlar tek hücreli organizmalardır. Bununla birlikte, her bir bireysel hücrenin canlı ve tümüyle bağımsız olması nedeniyle, bu çok hücreden oluşan birliktelik gerçek çok hücreli organizma değildir. Bu birliktelik, hücrelerin ikiye bölünerek üremesi sonrasında birbirlerine yapışık kalmalarından dolayı oluşur. Zincirler şeklindeki birlikteliğin adı **filament**lerdir. Bazı filamentler, boru şeklinde ince kılıflarla sarılıdır.

### Prokaryotlar genellikle kompleks topluluklar oluşturur

Prokaryotik hücreler ve oluşturdukları birliktelikler, genelde izole yaşamazlar. Aksine, pek çok farklı türden oluşan organizma toplulukları olarak yaşarlar (mikroskobik organizmalar genelde *mikroplar* olarak isimlendirilirler). Bazı mikrobiyal topluluklar sedimentlerde tabakalar oluştururlarken, diğerleri bir metre ya da daha fazla çapta yığınlar oluştururlar. Bazı mikrobiyal topluluklar, insanlara zararlıyken diğerleri önemli hizmetler sağlar. Besinlerimizi sindirmemizde, evsel atıkları arıtmamızda ve organik maddelerin çevresel döngüsünün sağlanmasında bize yardımcı olurlar.

Pek çok mikrobiyal topluluk, yoğun **biyofilm** oluşturma eğilimindedir. Hücreler katı yüzeye temas edince, jel benzeri yapışkanımsı bir polisakkarit matriks salgılayarak diğer hücrelere tutunur (**Şekil 26.3**). Bu biyofilm oluşunca, artık hücreleri öldürmek zordur. Patojenik (hastalık yapıcı) bakteriler, biyofilm oluşturdukları zaman, bağışıklık sisteminin ve günümüz ilaçlarının onlarla savaşması zordur. Örneğin, film antibiyotiklere geçirgen olmayabilir. Daha da kötüsü, bazı ilaçlar biyofilmdeki bakterilerin daha çok matriks oluşturmasını uyararak filmi daha az geçirgen kılabilir.

Kontak lenslerde, yapay eklem protezlerinde ve hemen hemen tüm uygun yüzeylerde biyofilm oluşabilir. Metal borularda bulunabilirler ve korozyona sebep olurlar. Bu olay, buharla çalışan elektrik üretim sistemlerinde önemli bir problemdir. Dişlerimizdeki diş plağı dediğimiz renklenmeler de biyofilmdir. Fosil stromatolitler (fosil mikrobiyal biyofilm ve kalsiyum karbonat tabaklarından oluşan büyük kayaması yüzeyler), dün-







**26.3 Biyofilm Oluşumu** (A) Serbest-yüzen bakteriler ve arkeler, yüzeylere tutunurlar ve etraflarını çeviren bir matriksle stabilize edilmiş ve korunmuş filmler oluştururlar. Populasyon yeterli büyüklüğe ulaşınca, oluşan biyofilm diğer mikroorganizmaları çeken kimyasal sinyaller gönderebilir. (B) Taramalı elektron mikrografı, diş fırçası kıllarının üzerindeki biyofilm plağını göstermektedir. Diş plağı matriksi, hem bakteri salgılarından hem de tükürükten kaynaklanan proteinler içermektedir.

yadaki ilkin yaşamın en eski kalıntılarıdır (bakınız Şekil 25.4). Günümüzde dünyanın bazı bölgelerinde, halen stromatolitler oluşmaktadır.

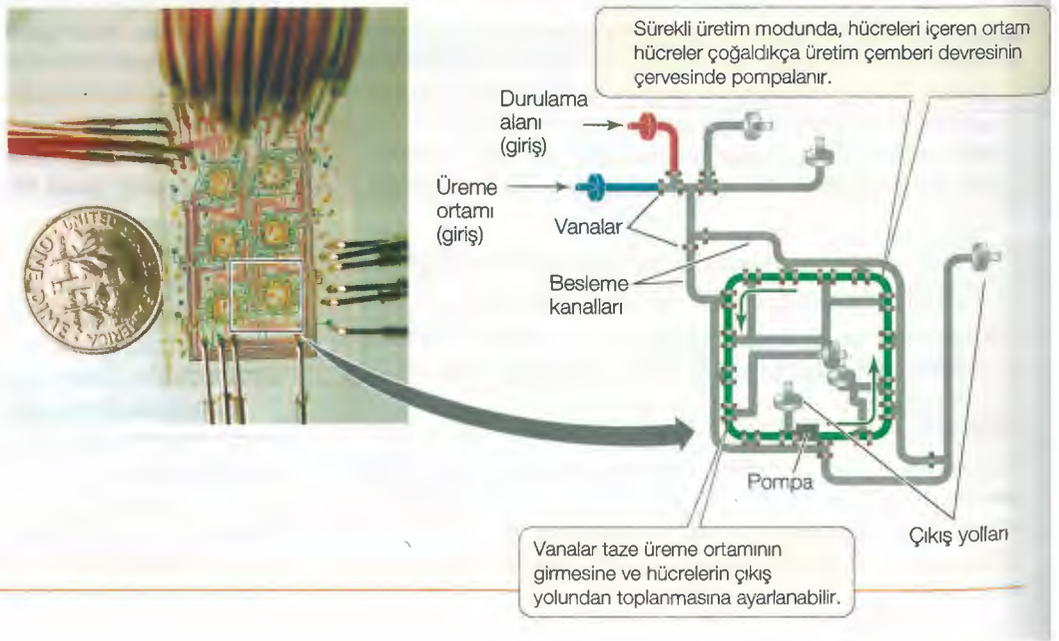
Biyofilmler, güncel pek çok araştırmanın konusudur. Örneğin bazı biyologlar, biyofilmler içerisindeki bakterilerin birbirleriyle iletişim için kullandıkları kimyasal sinyalleri çalışmaktadırlar. Araştırıcılar, polisakkarit matriksi oluşturmak için kullanılan sinyalleri durdurarak biyofilm oluşumunu önleyebilirler.

Biyomühendisler ve kimya mühendislerinden oluşan bir ekip, son zamanlarda, son derece küçük bakteri populasyonlarında biyofilm oluşumunu hücre hücre izlemelerini mümkün kılan ileri bir teknik geliştirmişlerdir. Bunlar, altı ayrı üretim çemberi ya da "mikrokemostatları" içeren ince bir çip geliştirdiler (**Şekil 26.4**). *Mikroakışkan* teknikleri, üretim çemberleri içerisinde bulunan kompleks "tesisat devrelerinden" sıvı akışını yönlendirmek için, mikroskobik tüpler ve bilgisayar kontrollü vanaları kullanır.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

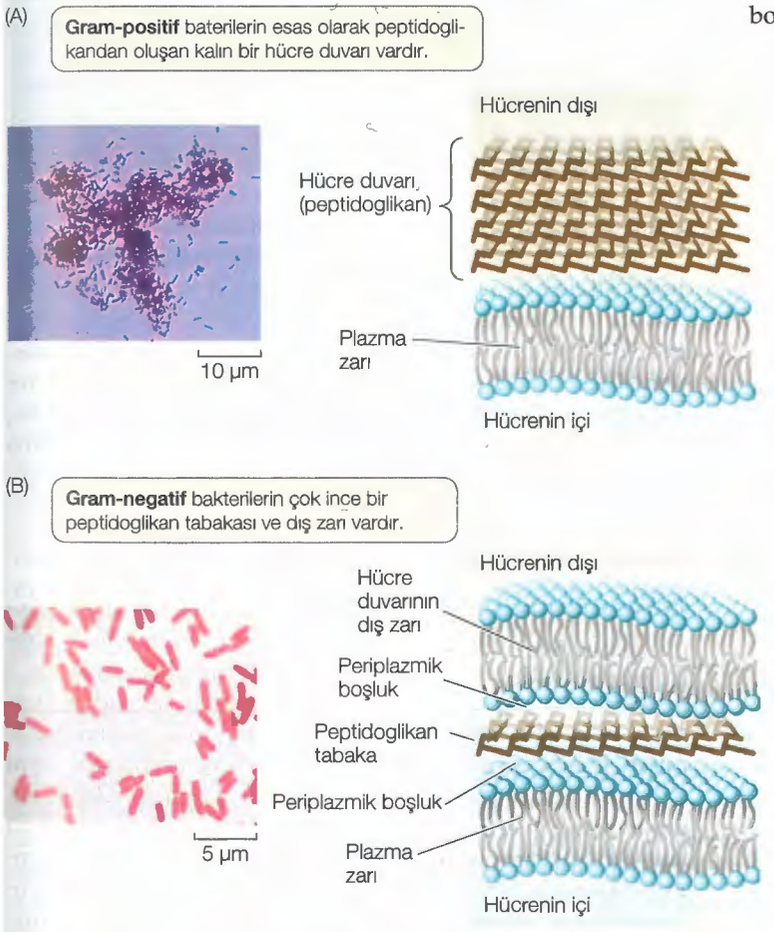
### 26.4 Mikrokemostat

Biyologlar, mikroakışkan mühendisliği tekniklerini kullanarak, son derece küçük bakteri populasyonlarının dinamiklerini izleyebilirler. Fotoğraf, bir çip üzerindeki altı mikrokemostatı göstermektedir. Her biri, üreme ve durulama ortamları için giriş yolları ve bir seri çıkış yolları ile donatılmıştır (çizim). Bilgisayar kontrollü olan ince vanalar akışı yönlendirir. Örnekler çıkış yollarından alınır ve bakteri populasyonundaki değişimi kaydetmek için analiz edilir.



### Prokaryotlar kendilerine özgü hücre duvarlarına sahiptir

Pek çok prokaryotun kalın ve oldukça sert bir hücre duvarı vardır. Bunlar, karasal bitki ve alglerin selüloz ve diğer polisakkaritleri içeren hücre duvarlarından ve kitin içeren funguslarınkinden tamamen farklıdır. Hemen hemen bütün bakterilerin hücre duvarları, hücrenin etrafında kafes benzeri bir yapı oluşturan **peptidoglikan** (amino şekerlerin çapraz bağlı polimeri) içerir. Arkelerin hücre duvarları, farklı tiptedir; fakat, çoğu önemli oranda protein içerir. Arkelerin bir grubu hücre duvarlarında *pseudopeptidoglikan*dan (*yalancı peptidoglikan*) içerir; *pseudo* ön ekinden tahmin edebileceğiniz gibi pseudopeptidoglikan, bakteri peptidoglikanına benzer fakat belirgin biçimde ondan farklıdır. Pseudopeptidoglikanı oluşturan monomerler, peptidoglikanınkinden farklıdır ve farklı bir şekilde bağlanırlar. Peptidoglikan, bakterilere özgü bir maddedir ve arkelerin hücre duvarlarında olmaması, iki prokaryotik domain arasındaki temel farklılıktır.




**26.5 Gram Boyama ve Bakteri Hücre Duvarı** Gram boyama uygulandığında farklı bakterilerin hücre duvarları, iki yoldan biriyle reaksiyon verir. (A) Gram-pozitif bakterilerin, viyole boyasını koruyan ve koyu mavi ya da mor görünen peptidoglikan hücre duvarları vardır. (B) Gram-negatif bakterilerin viyole boyasını koruyamayan, fakat karşıt boyayı alan ve pembe-kırmızı görünen ince bir peptidoglikan tabakası vardır.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 26.1 • Gram Boyama ve Bacteria

Bazı bakteri hücre duvarlarının kompleksliğini anlamak için, bakterilerin basit boyama işlemindeki reaksiyonlarını göz önüne alınız. **Gram boyama** adlı bir test, pek çok tip bakteriyi Gram-pozitif ve Gram-negatif olmak üzere iki farklı gruba ayırır. Mikroskop lamı üzerine yayılmış hücreler mor bir boyaya batırılır ve iyot ile muamele edilir; daha sonra alkol ile yıkanır ve kırmızı boya (safranin) ile karşıt boyanır. **Gram-pozitif bakteriler** mor boyayı korur ve mavi-mor görünürler (**Şekil 26.5A**). Alkol, Gram-negatif hücrelerdeki mor boyayı dışarı çıkarır; bu hücreler safranin karşıt boyasını alır ve böylece, Gram-negatif bakteriler pembe-kırmızı görünürler (**Şekil 26.5B**).

Pek çok bakteri için, Gram boyamanın sonuçları hücre duvarının kimyasal yapısıyla belirlenir. Gram-negatif bir hücre duvarının, genelde ince bir peptidoglikan tabakası vardır ve hücre, peptidoglikan tabakanın dış tarafında kimyasal yapısı plazma zarından tamamen farklı olan ikinci bir dış zar ile çevrilidir (bakınız Şekil 26.5B). Gram-negatif bakterilerin iç (plazma) ve dış zarları arasında *periplazmik boşluk* vardır. Bu boşlukta, bazı maddelerin sindirimi, bazılarının transferi ve çevredeki kimyasal gradiyentin saptanmasında önemli olan proteinler bulunur.

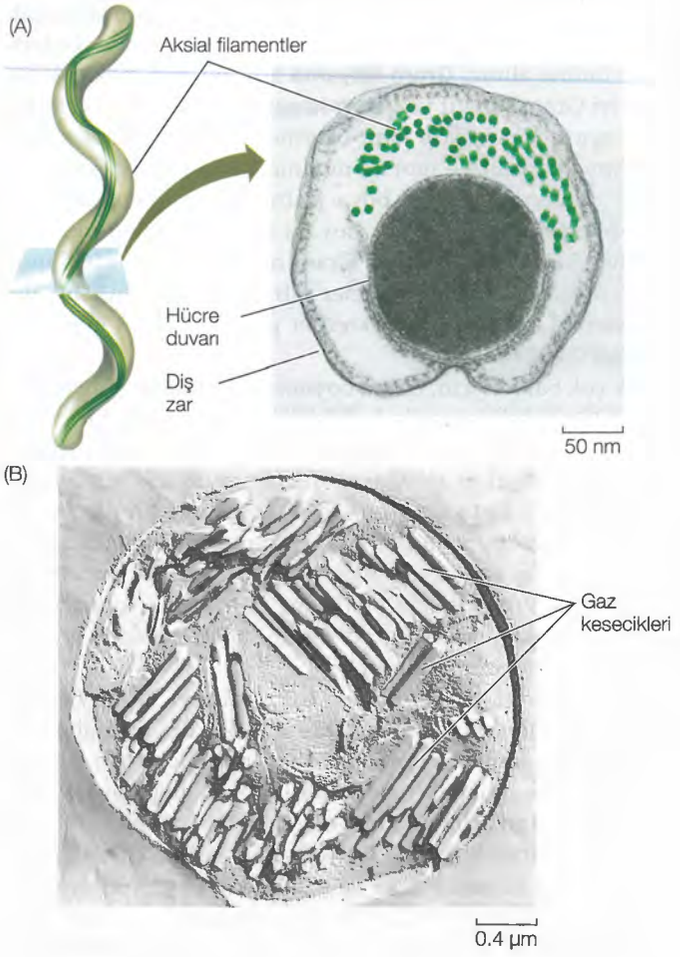
Bir Gram-pozitif bakteri hücre duvarı, Gram-negatif hücre duvarına göre genelde yaklaşık beş kat daha fazla peptidoglikan içerir. Bu kalın peptidoglikan tabaka, Gram-negatif bakterilerin periplazmik boşluğuyla benzer bazı amaçlara hizmet edebilen bir kafestir.

Prokaryotik hücre duvarlarının farklı özelliklerinin pek çok katkısı vardır ve bazı bakterilerin hastalık yapıcı özellikleri ile ilişkilidir. Gerçekten de, ökaryotik hücrelerde hücre duvarının birebir benzeri olmadığından, patojenik bakterilere karşı tıbbi mücadelede hücre duvarı ana hedeftir. Penisilin ve ampisilin gibi antibiyotikler ve peptidoglikan içeren hücre duvarlarının sentezine özgül olarak müdahale eden diğer ajanlar, insanların ve diğer ökaryotların hücreleri üzerine yok denecek kadar az etki gösterirler.

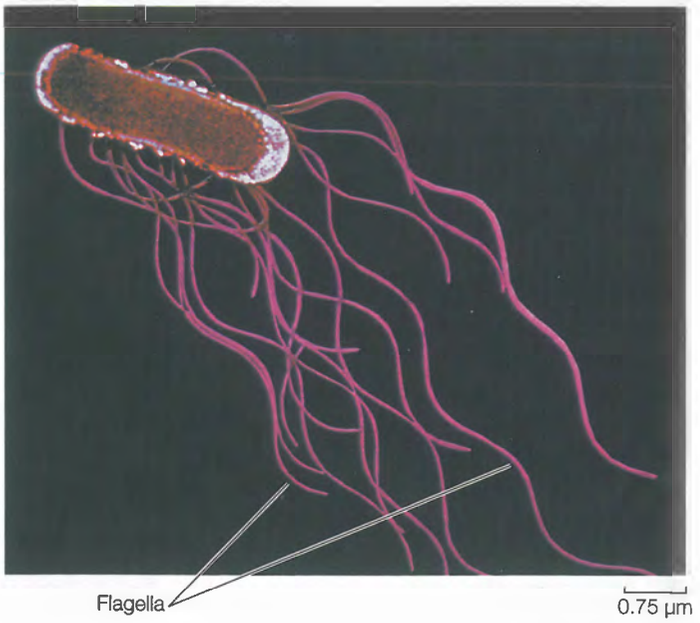
### Prokaryotların kendilerine özgü hareket yöntemleri vardır

Çoğu prokaryot hareket edemezken, bazıları *hareketlidir*. Bu organizmalar, çeşitli yollardan birisiyle hareket ederler. *Spiroket* adı verilen bazı helikal bakteriler, dış zarın altında hücre ekseni boyunca uzanan *aksial filament* adı verilen muhtemelen modifiye olmuş bir kamçıyla burgu hareketi yaparlar (**Şekil 26.6A**). Pek çok siyanobakteri ve bakterilerin diğer birkaç grubu, yuvarlanma da dahil olmak üzere iyi anlaşılamamış çeşitli kayma mekanizmalarını kullanırlar. Bazı siyanobakteriler dahil çeşitli sucul prokaryot, *gaz kesecikleri* içerisindeki gaz miktarını ayarlayarak suda yukarıya ve aşağıya hareket edebilir (**Şekil 26.6B**). Bununla birlikte, prokaryotların bugüne kadar gözlenmiş olan en yaygın hareket tipi, kamçı ile yapılan harekettir.

Prokaryotik **flagella** (**kamçı**), hücrenin bir ya da iki ucundan tek ya da kümeler halinde uzanan ya da hücrenin her tarafına yayılmış olan ince filamentlerdir (**Şe-**




**26.6 Prokaryot Hareketliliği ile İlgili Yapılar** (A) Termit bağırsağından elde edilmiş bir spiroket, kesit görüntüsü, burgu benzeri hareket oluşturmak için kullanılan eksen filamentlerini göstermektedir. (B) Dondurup kırma yöntemiyle görüntülenmiş bir siyanobakterideki gaz kesecikleri.




**26.7 Bazı Prokaryotlar Hareket için Kamçı Kullanır** Bu *Salmonella* basilini, birden fazla kamçı hareket ettirir.

kil 26.7). Prokaryotik kamçı, hücre yüzeyinden dışarı uzanan flagellin proteininden yapılmış bir fibrilden ve hareketten sorumlu olan bir kanca ve bazal cisimcikten oluşur (bakınız Şekil 5.5). Aksine, ökaryotların kamçısı, plazma zarı ile çevrilidir ve ilişkili diğer birçok proteinle birlikte, iki merkezi mikrotubülü dairesel olarak çevreleyen genellikle dokuz çift mikrotübül içerir; mikrotubüllerin tümü, tübülin proteininden oluşmuştur. Prokaryotik bir kamçı, ökaryotik bir kamçı ya da bir silin yaptığı çırpılma hareketinden farklı olarak pervane gibi kaidesi etrafında döner.

### Prokaryotlar eşeysiz olarak çoğalırlar, fakat genetik rekombinasyon meydana gelebilir

Prokaryotlar, eşeysiz bir süreç olan ikiye bölünmeyle çoğalırlar (bakınız Şekil 11.2). Bununla birlikte, bazı prokaryotlar arasında, aynı zamanda, çoğalma olmaksızın genetik bilgi değişimini sağlayan süreçlerin -transformasyon, konjugasyon ve transdüksiyon- var olduğunu hatırlayınız. Yani, prokaryotlar kendi DNA'larını diğer prokaryotlarla değiştirebilirler ve yeniden düzenleyebilirler (bu, kelimenin genetik anlamıyla sekstir). Fakat, bu genetik değiştirme olayı, pek çok ökaryotta olduğundan farklı olarak üremeyle doğrudan bağlantılı değildir.

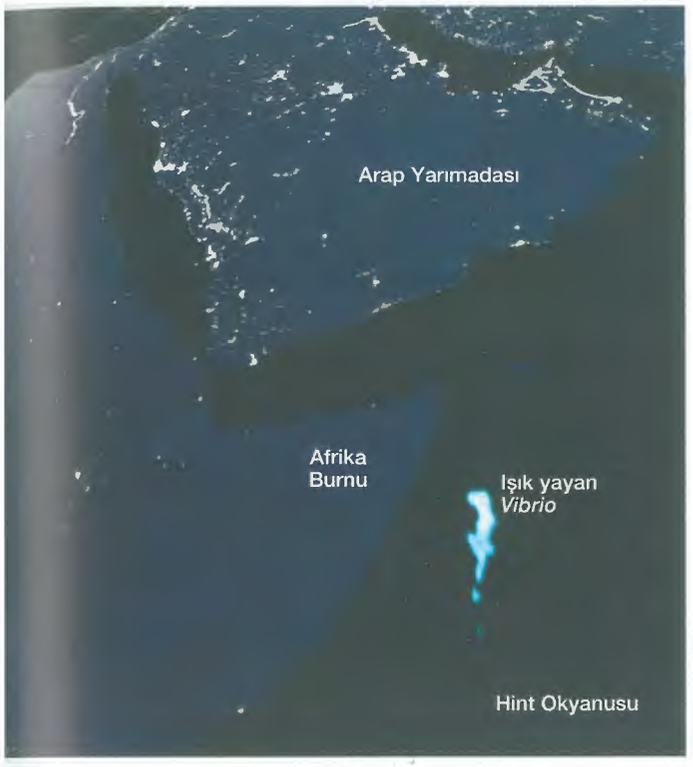
Bazı prokaryotlar, koşullar uygun ise çok hızlı çoğalabilirler. Bilinen en kısa prokaryot jenerasyon süresi yaklaşık 10 dakikadır. Bununla birlikte, yüksek hızdaki bu replikasyon genelde çok uzun sürmez. Eğer ideal koşullar yoksa, jenerasyon süresi birkaç saate ya da birkaç güne bile uzayabilir. Yer kabuğunun derinlerinde yaşayan bakteriler, üremelerini hiç bölünmeksizin bir yüzyıldan fazla durdurabilirler ve daha sonra üremelerini tekrar askıya almadan önce birkaç gün çoğalabilirler.

### Prokaryotlar iletişim kurabilirler

Prokaryotlar birbirlerine ve diğer organizmalara sinyal gönderebilir ve alabilirler. Kullandıkları bir iletişim kanalı kimyasaldır. Diğeri ise, fiziksel olup ışık aracılığıyla gerçekleşir.

Bakteriler, aynı türe ait diğer bakterilerin algıladığı kimyasal maddeler sentezlerler. Örneğin, bu tip sinyalleri kullanarak konjugasyon için uygunluklarını belirtebilirler. Aynı zamanda, populasyon yoğunluklarını kontrol edebilirler. Bakterilerin belirli bir bölgede yoğunluğu arttıkça, kimyasal sinyalin konsantrasyonu da artar. Bakteriler populasyon yoğunluklarının yeterli olduğunu algılayınca, daha düşük yoğunluklarda olduklarında başaramayacakları biyofilm oluşturma gibi aktivitelere başlayabilirler (bakınız Şekil 26.3). Bu yoğunluk algılama tekniğine, **yeter yoğunluk algılaması** (**quorum algılama**) adı verilir.

Ateş böcekleri ve diğer pek çok organizma gibi, bazı bakteriler de **biyolüminesens** (ışık yayma) denilen bir süreçle ışık yayabilirler. Enzimle katalizlenen ve ATP'ye ihtiyaç duyan kompleks bir reaksiyon, ısı yaymadan ışık yayılmasına yol açar. Genelde bu bakteriler, yalnızca yeter yoğunluk algılanınca ışık yayarlar. Bazı derin deniz balıklarında gözlenen ışık




**26.8 Işık Yayan Bakteriler Uzaydan Görünürler** Bu uzay fotoğrafında gözlenen ışık yayan *Vibrio harveyi* hücreleri, Afrika Burnu açıklarındaki Hint Okyanusunda binlerce kilometre karelik bir alanda parlak kısımlar oluştururlar. Onların mavi parlaklığını, Doğu Afrika ve Orta Doğu'nun beyaz şehir ışıkları ile kıyaslayınız.

yayan lekeler, ışık yayan bakteri kolonileri tarafından üretilir. Karasal ortamda ışık yayan bazı bakteriler, geceleri esrarengiz parlak bölgeler oluştururlar.

Işık yayma, prokaryotlara nasıl bir yarar sağlar? Bu durum, *Vibro* cinsine ait bazı bakterilerde tam olarak anlaşılmıştır. Bu bakteriler, serbest olarak yaşayabilirler; fakat, balık bağırsaklarının içerisinde çok iyi ürerler. Balığın içerisinde, besin parçacıklarına tutunabilirler ve katı parçacıklarla birlikte atık olarak atılabilirler. Parlayan parçacıklar, parçacıkla birlikte bakteriyi yutacak başka bir balığın (bir süre için bakteriye yeni bir yaşam alanı ve besin kaynağı verir) dikkatini çekene kadar, bakteri populasyonu bu parçacıklar üzerinde üreyerek çoğalır. Bu durumda, *Vibrio* hem diğer türlerle iletişim kurar hem de beslenme durumunu geliştirir. Afrika'nın doğu kıyıları açıklarındaki Hint Okyanusunda, *Vibrio*'lar bazen o kadar büyük bir alanda (birkaç bin kilometre kare) yoğunlaşırlar ki biyolojik ışıma uzaydan izlenir (**Şekil 26.8**).

### Prokaryotların şaşırtıcı çeşitlilikte metabolik yolları vardır

Bakteriler ve arkeler, metabolik çeşitlilik açısından ökaryotlara fark atarlar. Ökaryotlar büyüklük ve şekil açısından çok daha çeşitli olmalarına karşın, enerji ihtiyaçlarını karşılamak için daha az metabolik mekanizmadan yararlanırlar. Gerçekten de, ökaryotların enerji metabolizmalarının pek çoğu, Kısım 5.5'de açıklandığı gibi bakterilerin endosimbiyotik ataları olan organellerde (mitokondriler ve kloroplastlar) gerçekleşir.

Bakteriler ve arkelerin çok çeşitli habitatları keşfetmeleri için yeterince zamanlarının bulunduğu uzun evrimsel geçmişleri, onların metabolik "yaşam tarzlarında" (oksijen kullanıp kullanmamaları, enerji kaynakları, karbon atomu kaynakları ve atık ürün olarak ürettikleri maddeler) olağanüstü çeşitlilik oluşmasına izin vermiştir.

**AEROBİK METABOLİZMAYA KARŞI ANAEROBİK METABOLİZMA** Moleküler oksijen, bazı prokaryotlara zehir etkisi yaptığından, onlar yalnızca anaerobik metabolizma ile yaşamlarını sürdürebilirler. Oksijene duyarlı olan bu prokaryotlara, **zorunlu anearoblar** denir. Diğer bazı prokaryotlar, metabolizmalarını anaerobik ve aerobik biçimlerde (bakınız Bölüm 9) değiştirir ve bu yüzden bunlara **fakültatif anaeroblar** adı verilir. Pek çok fakültatif anaerob, koşullara bağlı olarak anaerobik metabolizma (fermentasyon gibi) ve hücresel solunum arasında seçim yapar. **Aerotolerant (havaya dayanıklı) anaeroblar** hücresel solunum yapamıyor olsalar da oksijen varlığında zarar görmezler. Yani bir anaerob, hücresel solunum yapmak için son elektron alıcısı olarak oksijeni kullanmaz.

Zorunlu anaeroblardan oldukça farklı olan diğer bir kısım prokaryot, oksijen *varlığında* uzun süre yaşayabilen **zorunlu aeroblar**dır. Bunlar, hücresel solunum için oksijene gereksinim duyarlar.

**BESLENME KATAGORİLERİ** Bütün canlı organizmalar, aynı beslenme zorlukları ile karşılaşırlar: yaşamı sürdürebilmek için gerekli olan metabolik reaksiyonları gerçekleştirmeleri için ATP gibi enerji açısından zengin bileşikleri sentezlemeliler ve organik moleküllerini yapmak için karbon atomlarını elde etmelidirler. Biyologlar, beslenme özellikleri esas alarak canlıları dört genel kategori altında gruplandırır: fotootrofl ar, fotoheterotroflar, kemolitotroflar ve kemoheterotroflar. Prokaryotlar, bu dört grubun hepsinde yer alırlar (**Tablo 26.2**).

**Fotootrofl ar** fotosentez yaparlar. Işığı enerji kaynağı olarak ve karbondioksiti ($CO_2$) de karbon kaynağı olarak kullanırlar. Yeşil bitkiler ve diğer fotosentetik ökaryotlar gibi, fotootrof bir bakteri grubu olan siyanobakteriler, temel fotosentetik pigment olarak klorofil *a*'yı kullanırlar ve devirsiz

## TABLO 26.2

### Organizmalar Enerjilerini ve Karbonu Nasıl Elde Ederler?

| BELENME KATEGORİSİ | ENERJİ KAYNAĞI | KARBON KAYNAĞI |
|---|---|---|
| Fotootrofl ar (üç bazı bakteriler) | Işık | Karbon dioksit |
| Fotoheterotroflar (bazı bakteriler) | Işık | Organik bileşikler |
| Kemolitotroflar (bazı bakteriler, pek çok arke) | İnorganik maddeler | Karbon dioksit |
| Kemoheterotroflar (üç domainde de bulunur) | Organik bileşikler | Organik bileşikler |

elektron taşımanın yan ürünü olarak oksijen gazı ($O_2$) üretirler.

Bakteriler arasında, temel fotosentetik pigment olarak *bakteriyoklorofil* kullanan ve $O_2$ oluşturmayan diğer fotosentetik gruplar da vardır. Gerçekten de, fotosentez yapanlardan bazıları, fotofosforilasyonda elektron verici olarak $H_2O$ yerine hidrojen sülfürü ($H_2S$) kullandığından saf kükürt partikülleri oluştururlar (bakınız Kısım 10.2). Bakteriyoklorofil molekülleri, fotosentez yapan diğer tüm organizmaların kullandığı klorofil molekülerine göre daha uzun dalga boylu ışığı absorblar. Sonuç olarak, bu pigmenti kullanan bakteriler, suda algler tarafından absorblanmayan dalga boylarındaki ışığı kullanarak oldukça yoğun olan alg tabakaları altında üreyebilirler (**Şekil 26.9**).

**Fotoheterotroflar,** enerji kaynağı olarak ışığı kullanırlar; fakat karbon atomlarını diğer organizmaların oluşturduğu organik bileşiklerden elde etmek zorundadırlar. Onların "besinleri" karbonhidratlar, yağ asitleri ve alkoller gibi organik bileşiklerdir. Örneğin, bitki kökleri (pirinç çeltiğindeki gibi) ya da sıcak kaplıcalardaki fotosentetik bakterilerin ayrıştırması ile salınan bileşikler, fotoheterotroflar tarafından alınır ve diğer bileşiklerin yapıtaşlarını oluşturmak için metabolize edilirler; güneş ışığı, fotofosforilasyon yoluyla gerekli ATP'yi sağlar. Mor kükürtsüz bakteriler ve diğer bazı bakteriler, fotoheterotroftur.

**Kemolitotroflar** (aynı zamanda kemoototrof olarak da isimlendirilirler) enerjilerini inorganik maddeleri oksitleyerek elde ederler ve bu enerjinin bir kısmını $CO_2$'yi tespit etmek için kullanırlar. Bazı kemolitotroflar, tipik fotosentetik döngüdekiler ile aynı olan reaksiyonları kullanırlarken, diğerleri $CO_2$'yi tespit etmek için alternatif metabolik yollar kullanırlar. Bazı bakteriler nitrat iyonlarını oluşturmak için amonyum ya da nitrit iyonlarını oksitlerler. Diğerleri; hidrojen gazını, hidrojen sülfürü, kükürtü ve diğer maddeleri oksitler. Arkelerin çoğu, kemolitotroftur.

Derin-deniz hidrotermal baca ekosistemleri, 2500 metre derinlikte (herhangi bir güneş ışığı belirtisinin olmadığı derinlikte) yaşayan yengeçler, yumuşakçalar ve dev solucanlardan oluşmuş büyük komünitelere katılmış olan kemolitotrofik prokaryotlara bağımlıdır. Bu bakteriler enerjilerini, okyanus tabanındaki volkanik bacalardan akan kaynamaya yakın sıcaklıktaki sulardan salınan hidrojen sülfürü ya da diğer maddeleri oksitleyerek elde ederler.

Son olarak, **kemoheterotroflar,** enerji ve karbon atomlarının her ikisini de, diğer organizmalar tarafından sentezlenmiş bir ya da daha fazla kompleks organik bileşikten elde ederler. Bilenen bakteri ve arkelerin çoğu, kemoheterotroftur; benzer şekilde, hayvanlar, mantarlar ve pek çok protista da kemoheterotroftur.

**AZOT VE KÜKÜRT METABOLİZMASI** Birçok prokaryotun ana metabolik reaksiyonları, azot ve kükürt içerir. Örneğin, bazı bakteriler elektron alıcısı olarak oksijeni kullanmaksızın solunum elektron transportunu gerçekleştirir. Bu organizmalar; nitrat, nitrit ve kükürt gibi oksitlenmiş inorganik iyonları, elektron alıcıları olarak kullanırlar. Örnekler, **denitrifikasyon** yapan bakterileri içerir; bu bakteriler, atmosfere azot olarak azot gazı ($N_2$) salarlar. Normalde aerobik olan bu bakteriler (çoğunlukla *Bacillus* ve *Pseudomonas* cinslerinin pek çok türü), eğer anaerobik koşullarda tutulurlarsa oksijen yerine nitratı ($NO_3^-$) elektron alıcısı olarak kullanırlar:

$$2NO_3^- + 10\,e^- + 12\,H^+ \rightarrow N_2 + 6H_2O$$

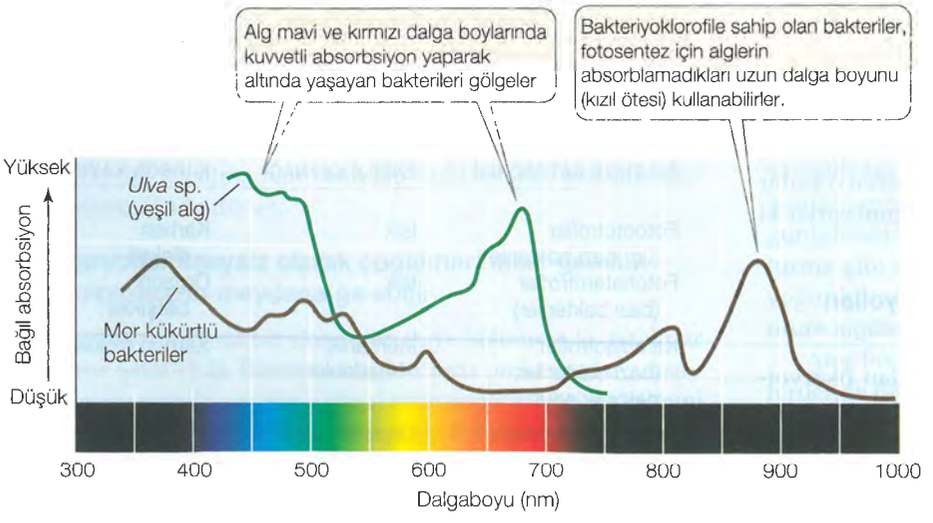
**Azot tespit edenler** ya kendi başlarına ya da özellikle karasal bitkilerle olmak üzere diğer organizmalarla birlikte, atmosferdeki azot gazını kullanışlı kimyasal forma (amonyak) dönüştürürler:

$$N_2 + 6H \rightarrow 2\,NH_3$$

Bütün organizmalar protein, nükleik asit ve diğer önemli bileşikleri sentezlemek için azota gereksinim duyar. Azot fiksasyonunun yaşam için hayati önemi olduğunu biliyoruz. Bu çok önemli olan biyokimyasal süreç, geniş çeşitlilikte arke ve bakteri (siyanobakteriler dahil) tarafından gerçekleştirilirken bunların dışında hiçbir organizma bunu gerçekleştiremez. Bu nedenle, varlığımızı sürdürmemiz için onlara bağımlıyız. Bölüm 36'da azot tespitinin ayrıntılarını açıklayacağız.

Amonyak, toprak ve denizde **nitrifiye ediciler** adı verilen kemolitotrofik bakteriler tarafından nitrata oksitlenir. *Nitrosomonas* ve *Nitrococcus* cinslerine ait bakteriler, amonyağı nitrit iyonlarına ($NO_2^-$) çevirir ve *Nitrobacter*'de nitriti nitrata ($NO_3^-$) dönüştürür.

Nitrifiye ediciler, bu reaksiyonlardan ne kazanırlar? Metabolizmaları, amonyak ve nitratın oksidasyonu sonucu oluşan enerji ile yürütülür. Örneğin, elektronların nitritten elektron taşıma zinciri aracılığıyla aktarılması sonucunda (bakınız Kısım 9.3), *Nitrobacter* ATP üretebilir ve bu ATP'nin bir kısmını kullanarak da NADH elde edebilir. Bakteri, bu ATP ve NADH'ı kullanarak $CO_2$ ve $H_2O$'yu glukoza çevirebilir.




**26.9 Bakteriyoklorofiller Uzun Dalga Boylu Işığı Absorblar** Bir yeşil alg olan *Ulva*'daki klorofil, 750 nm'den daha uzun dalga boylarındaki ışığı absorblayamaz. Bakteriyoklorofil içeren mor kükürtlü bakteriler, daha uzun dalga boylarını kullanarak fotosentezi gerçekleştirirler.

## 26.2 ÖZET

**Prokaryotlar, dünyanın her yerinde bulunur. Materyalleri jel benzeri bir matriks ile kaplayan biyofilm adlı topluluklar oluşturabilirler. Prokaryotların kendilerine özgü hücre duvarları, hareket, iletişim, üreme ve beslenme yöntemleri vardır.**

- Biyofilmler, nasıl oluşur ve niçin araştırıcıların özel ilgisini çekmektedirler? Bakınız ss. 539-540 ve Şekil 26.3
- Bakteri hücre duvarı mimarisini açıklayınız. Bakınız s. 541 ve Şekil 26.5
- Prokaryotların beslenmeleriyle ilgili dört kategori nasıl ayırt edilebilir? Bakınız ss. 543-544 ve Tablo 26.2
- Prokaryotların azot metabolizmasının, diğer organizmalar için hayati olmasının nedenini açıklayınız. Bakınız s. 544

Bilim insanlarının, Bacteria ve Archaea arasında önemli oranda farklılık olduğunu yakın zaman önce fark ettiklerini daha önce belirtmiştik. Araştırıcılar, göremedikleri organizmaların sınıflandırmasında nasıl bir yaklaşım sergilemişlerdir?

## 26.3 Prokaryot Filogenisini Nasıl Çözebiliriz?

Bölüm 22'de detaylandırıldığı gibi, sınıflandırma şemaları üç temel amaca hizmet eder: organizmaların tanımlanmasına, evrimsel ilişkilerin açıklanmasına ve evrensel isimler verilmesine. Bakteri ve arkelerin sınıflandırılması, insanlar için özellikle önemlidir; onun için bilim insanları ve tıbbi teknologlar bakterileri hızlı ve doğru olarak teşhis etmek zorundadır; zira, bakteriler patojenik ise yaşam ona bağlı olabilir. Buna ek olarak, yeni oluşan birçok biyoteknoloji alanı (bakınız Bölüm 18), prokaryot biyokimyasının tam olarak bilinmesine bağımlıdır; ve bir organizmanın filogenisinin anlaşılması, biyokimyasal süreçlerin oldukça fazla çeşitlilik sergileyen prokaryotlardaki dağılımı hakkında biyologların tahminde bulunmasına izin verir.

### Prokaryotların küçük boyutlu olmaları, onların filogenilerini çalışmamızı aksatmıştır

Yaklaşık 300 yıl öncesine kadar, hiç kimse prokaryot *görmemişti*; ilk basit mikroskop keşfedilinceye kadar, insanlar tarafından bu organizmalar görülememiştir. Prokaryotlar, en iyi ışık mikroskobuyla bile çok fazla gözlenemeyecek kadar küçüktürler. Yirminci yüzyılda ileri mikroskobik cihazların ve tekniklerin gelişmesi (bakınız Şekil 5.3), mikrobiyal dünyaya açılımı sağladı.

Taksonomistler, son zamanlara kadar prokaryot sınıflandırmasında; şekil, renk, hareketlilik, besin gereksinimleri, antibiyotik duyarlılığı ve Gram boyanma gibi gözlenebilen fenotipik karakterleri temel almışlardır. Biyologlar besin içeren ortamlarda bakterileri nasıl saf kültür olarak üreteceklerini öğrenince, kültürü yapılabilen bu türlerin genetikleri, beslenmeleri ve metabolizmaları hakkında da pek çok şey öğrendiler. Bununla birlikte, bu türler, muhtemelen canlı prokaryot türlerinin %1'inden daha azını temsil etmektedir. Ayrıca, bu çalışma, prokaryotik organizmaların nasıl evrimleştiği hakkında çok az bir öngörü sağlamıştır -mikrobiyologlar ve evrimsel biyologların çok fazla ilgisini çeken bir soru. Sistematikçiler son zamanlarda, evrimsel açıdan anlam ifade eden sınıflandırma şemaları oluşturmak için uygun araçlar geliştirmişlerdir.

### Prokaryotların nükleotid dizileri, evrimsel ilişkilerini ortaya koyar

Ribozomal RNA (rRNA) genlerinin nükleotid dizilerinin analizi, prokaryotlar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkileri için ilk anlamlı kanıtları sağlamıştır. rRNA, çeşitli nedenlerden dolayı canlı organizmalarla ilgili evrimsel çalışmalarda özellikle kullanışlıdır:

- rRNA, canlıların ortak atasında bulunduğu için evrimsel olarak eskidir.
- Serbest yaşayan organizmaların tümünde rRNA vardır. Bu nedenle, rRNA genleri yaşam ağacı boyunca karşılaştırılabilir.
- Bütün organizmalarda, rRNA'nın translasyonda kritik bir rolü vardır. Bu nedenle, uzaktan ilişkili türler arasında rRNA genlerinin *lateral transferi* olası görünmemektedir.
- rRNA genleri, uzaktan ilişkili türler arasında bile gen dizilerinin dizilenebileceği ve analiz edebileceği kadar yavaş evrimleşmiştir.

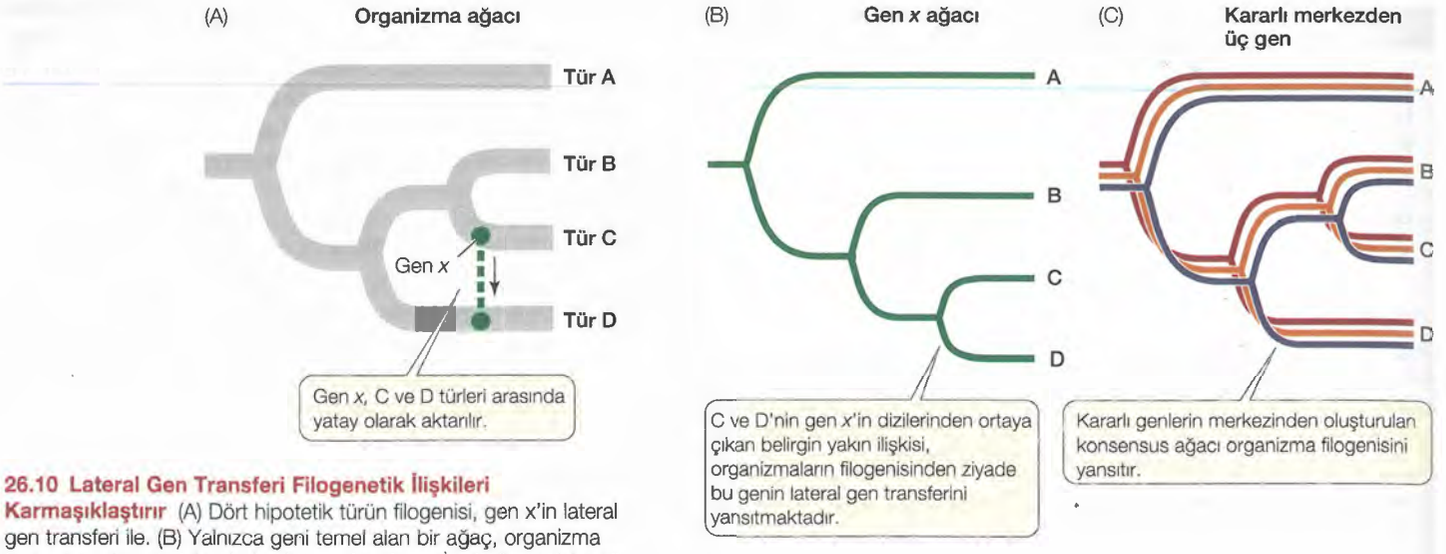
Çok sayıda organizmanın rRNA genlerinin karşılaştırılması, yaşam ağacı boyunca olası filogenetik ilişkileri ortaya koymuştur. GenBank gibi veri bankaları, yüz binlerce türün rRNA gen dizilerini içermektedir -herhangi bir diğer gen dizisinden daha fazla.

Bu veriler yararlı olmasına rağmen, bazen uzaktan ilişkili prokaryotların bile kalıtsal madde değişimi yaptığı çok açıktır. Prokaryotların bazı gruplarında, çoklu gen dizilerinin analiz edilmesi birçok farklı filogenetik modeli ortaya koymuştur. Farklı gen dizileri arasında bu tip farklılıklar nasıl oluşabilmektedir?

### Lateral gen transferi, birbiriyle çelişen gen ağaçlarının ortaya çıkmasına yol açabilir

Daha önce belirtildiği gibi, prokaryotlar ikiye bölünerek çoğalırlar. Eğer bu bölünmeyi evrimsel süreç boyunca geriye doğru izlersek, bakteri ve arkeler için tam bir yaşam ağacı yolunu izlemiş oluruz. Ek A'da oldukça sadeleştirilerek oluşturulmuş ve ilişkilerin belirleyicisi olan bu ağaç, *organizma* (ya da *tür*) *ağacı* olarak isimlendirilir. Eşeysiz ikiye bölünme sırasında genomlar tam replike olduğundan, pek çok gen dizisinden oluşturulmuş filogenetik ağaçların aynı ilişkileri yansıtmasını bekleriz (bakınız Bölüm 22).

Bununla birlikte, evrimin başlangıcından günümüze kadarki süreçte, bazı genler bir prokaryotik türden diğerine, **lateral gen transferi** olarak bilinen olayla "yandan yana" geçmiştir. Lateral gen transferi mekanizmalarına, plazmid ve virüslerle transfer ve transformasyonla DNA'nın çevreden alınımı dahildir. Lateral gen transferleri, özellikle yakından akraba türler arasında olmak üzere, çok iyi bir şekilde belgelenmiştir; bazı gen transferlerinin, üç temel canlı domaini arasında bile gerçekleşmiş olduğu belgelenmiştir.




**26.10 Lateral Gen Transferi Filogenetik İlişkileri Karmaşıklaştırır** (A) Dört hipotetik türün filogenisi, gen x'in lateral gen transferi ile. (B) Yalnızca geni temel alan bir ağaç, organizma filogenisine kıyasla lateral olarak transfer olmuş genin filogenisini gösterir. (C) Birçok durumda, prokaryot genlerinin "kararlı bir merkezi", prokaryotların organizma filogenisini yeniden inşa etmek için kullanılabilir.

Örneğin, son derece yüksek sıcaklıklarda yaşayabilen bir bakteri olan *Thermotoga maritima*'nın genomunu düşününüz. Araştırıcılar, *T. maritima*'nın 1869 geninin sekansını diğer türlerdeki aynı proteinlere karşılık gelen gen sekanslarıyla karşılaştırdıklarında, bu bakterinin bazı genlerinin diğer bakteri türlerinde bulunanlarla değil, benzer ortamlarda yaşayan arke türlerinin genleriyle daha yakın ilişkili olduğunu bulmuşlardır.

Lateral transfer olaylarında yer alan genlerin sekansı çıkartılıp filogenetik olarak analiz edildiğinde, oluşan bireysel gen ağaçları organizma filogenisi ile her açıdan eşleşmez (**Şekil 26.10**). Her gen için lateral gen transferi olayları, geçmişi farklı olduğundan, bireysel gen ağaçları değişecektir. Biyologlar, birden fazla geni karşılaştırarak (bir *konsensus ağacı* oluşturmak için) ya da lateral gen transferi olaylarında yer almaları beklenmeyen genler üzerine yoğunlaşarak temel organizma filogenisini oluştururlar. Örneğin, temel hücre süreçlerinde yer alan genlerin (yukarıda tartışılan rRNA genleri gibi) diğer türlerin aynı genleri ile yer değiştirmeleri, bu genlerin işlevsel ve bölgesel olarak uyum sağlamış kopyaları önceden zaten bulunduğu için pek olası değildir.

Lateral gen transferinde en fazla hangi tip genlerin yer alması olasıdır? Alıcı türe daha yüksek bir uyum gücü sağlayacak yeni ve uyumsal bir işlevle sonuçlanan genler, türler arasında en yüksek olasılıkla transfer edilirler. Örneğin, antibiyotik dirençliliğini oluşturan genler, özellikle antibiyotik tedavisi uygulanan insanlardaki kuvvetli seçici koşullar altında, yaygın olarak plazmidlerle pek çok bakteri türleri arasında transfer edilirler. Bilinçli hekimlerin antibiyotik verirken günümüzde çok daha dikkatli olmalarının nedeni, antibiyotik dirençliğindeki bu seçiciliktir. Uygun olmayan ve sık antibiyotik kullanımı, daha sonra etkili tedavisi zor olacak dirençli bakteri türlerinin seçilimine yol açar.

Lateral gen transferinin, prokaryotik yaşam ağacını kesin olarak oluşturma çalışmalarımızı ciddi oranda zorlaştırıp zorlaştırmadığı tartışmalıdır. Son çalışmalar, zorlaştırmadığını göstermiştir (bazı bireysel türlerde çalışmaları zorlaştırıyor olsa da, yüksek seviyelerde problem oluşturmadığını göstermektedir). Günümüzde, tam genomları içeren nükleotid dizi analizlerini karşılaştırmak olasıdır; ve bu çalışmalar, lateral gen transferi ile karmaşıklaştırılmamış kritik genlerin *"kararlı merkezini"* ortaya koymaktadır. Bu kararlı merkezi temel alan gen ağaçları, organizma filogenisi ilişkilerini daha doğru olarak ortaya koyar (Şekil 26.10). Bununla birlikte, bugüne kadar prokaryotik dünyanın yalnızca çok küçük bir kısmı açıklanıp çalışıldığı için halen problem sürmektedir.

## Prokaryot türlerinin büyük çoğunluğu hiçbir zaman çalışılmamıştır

Çoğu prokaryotun saf kültür olarak üretilememesi, biyologları, kaç tane türün ve hatta kaç tane önemli kladın olduğu konusunda merak içerisinde bırakmıştır. Nükleik asit dizilerini izlemede yeni bir yolun açılması, bu problemi çözmek için yeni bir pencere açtı. Biyologlar, tek bir türün tüm genomunu çalışmak yerine, çevredeki rastgele örneklerden elde ettikleri bireysel genlerdeki dizileri incelemektedirler.

Colorado Üniversitesi'nden Norman Pace, toprak ve deniz suyu gibi çevre örneklerinin özütlerinden bireysel rRNA gen dizilerini izole etti. Böyle dizilerin daha önce bilinenlerle kıyaslanması, daha önce fark edilmemiş olan türlere ait olduklarını gösteren muazzam sayıda yeni diziyi ortaya koydu. Biyologlar, yaklaşık olarak sadece 10.000 bakteri türü ve birkaç yüz arke türü tanımlamışlardır (bakınız Şekil 1.10). Pace'in çalışmaları ve benzer çalışmaların sonuçları, dünyada muhtemelen milyonlarca, hatta yüz milyonlarca prokaryot türünün olabileceği fikrini vermektedir. Diğer biyologlar, tahmini çok daha düşük tutmakta ve pek çok bakteri türünün yüksek yayılım yeteneğinin bölgesel endemizmle (coğrafik olarak sınırlanmış türler) önemli oranda indirgendiğini öne sürmektedirler. Yalnızca bu tahminlerin büyüklükleri farklıdır, bununla birlikte; dünyanın bakteri ve arke çeşitliliğini henüz daha yeni çözmeye başladığımız konusunda tüm taraflar fikir birliği içerisindedir.

## 26.3 ÖZET

**Organizmaların küçük boyutlu olması, bazılarının saf kültür olarak üretilememesi ve lateral gen transferi, prokaryot filogenisi ve çeşitliliği çalışmalarını engellemiştir. Bununla birlikte, lüzumlu genlerin nükleotid dizileri, bakteri ve arke evrimsel ilişkilerinin çok daha net bir resmini sağlamaktadır.**

- Nükleotid dizilerini saptamanın mümkün olmadığı dönemde, biyologlar bakterileri nasıl sınıflandırmışlardır? **Bakınız s. 545**
- rRNA genlerinin nükleotid dizlerinin, evrimsel çalışmalarda niçin kullanışlı olduğunu açıklayınız. **Bakınız s. 545**
- Lateral gen transferi, evrimsel çalışmaları nasıl karmaşıklaştırmaktadır? **Bakınız ss. 545-546 ve Şekil 26.10**

Dizileme teknolojilerinin ilerlemesi, biyologların prokaryot filogenisinin anlaşılmasında hızlı ilerlemeler kaydetmelerini sağlamıştır. Devam eden kısımda, belli başlı grupların özelliklerini ve yaşam geçmişlerini inceleyeceğiz.

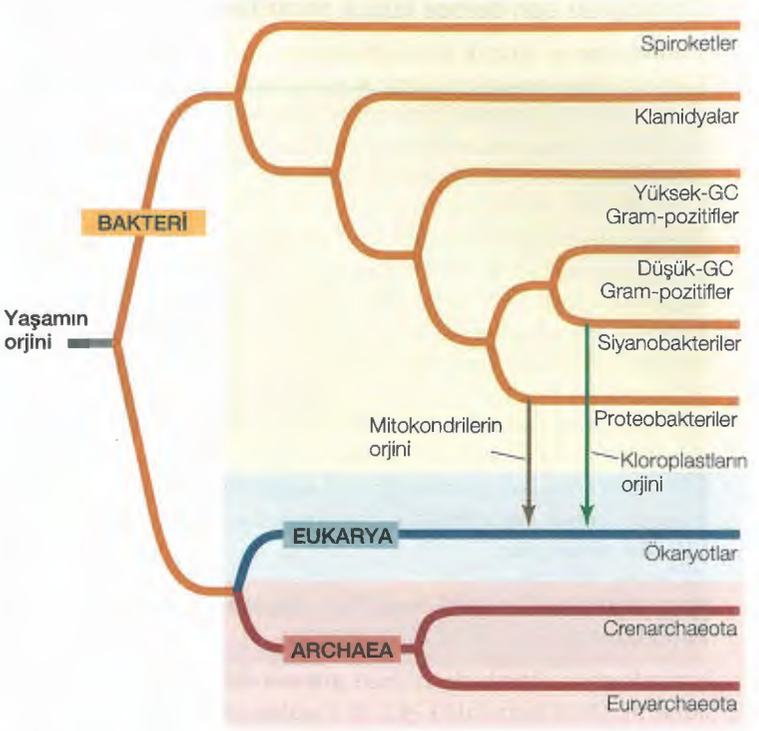
## 26.4 Bilinen Belli Başlı Prokaryot Grupları Nelerdir?

Burada, nükleotid dizi verilerinden önemli ölçüde destek almış, yaygın olarak kabul edilen sınıflandırma şemasını kullanacağız. Bu şemanın altında bir düzineden fazla önemli klad önerilmiş olsa da, biz yalnızca birkaçını tartışacağız. En fazla çalışılmış olan altı gruba yakından bakacağız: spiroketler, klamidyalar, yüksek-GC Gram-pozitifler, siyanobakteriler, düşük-GC Gram-pozitifler ve proteobakteriler (**Şekil 26.11**). İlk olarak, prokaryotların kökenleri hakkında birkaç söz söyleyeceğiz.

Bakteri ve arkelerin erken dallanmış soy hatlarının birkaçını **termofiller** (Yunanca, "ısı seven") oluşturur. Bu gözlem, ilkin dünyada pek çok çevrenin günümüzdekinden çok daha sıcak olduğu yaklaşımı doğrultusunda, ilk canlı organizmaların termofiller olduğu hipotezi ile uyum içerisindedir. Bu hipotez, ek kanıtlarla sürekli desteklenmesine karşın bazı araştırıcılar termofilik grupların spiroketleri ve klamidyaları oluşturan soy hattından daha yakın bir zamanda evrimleştiklerine inanmaktadırlar.

### Spiroketler eksen filamentleri aracılığıyla hareket eder

**Spiroketler**, Gram-negatif, hareketli ve kemoheterotrofik bakteriler olup eksen (aksiyal) filamentleri denen özgün yapılara sahip olmalarıyla karakterizedirler; eksen filamentleri, değişikliğe uğramış kamçı olup periplazmik boşluk boyunca uzanırlar (bakınız 26.6A). Hücre gövdesi, bir burgu şeklinde sarılmış uzun bir silindirdir (**Şekil 26.12**). Eksen filamentleri vücudun her iki ucundan da başlar ve ortada birbirinin üstüne biner. Diğer prokaryotik kamçılarda olduğu gibi bu yapıların da dönmesini sağlayan protein motorlar, eksen filamentlerini hücre duvarına bağlar. Pek çok spiroket, insanlarda parazit olarak yaşar; frengi ve Lyme hastalıklarına neden olanlar da dahil olmak üzere birkaçı patojendir. Diğerleri, çamur içerisinde ya da sularda serbest olarak yaşar.




**26.11 İki Domain: Kısa Bir Bakış** Bacteria ve Archaea domainlerinin bu kısaltılmış özet sınıflandırması, onların birbirleriyle ve Eukarya ile ilişkilerini göstermektedir. Tümü burada listelenmemiş olan pek çok bakteri kladları arasındaki ilişkiler, şu ana kadar tam olarak çözülmemiştir.



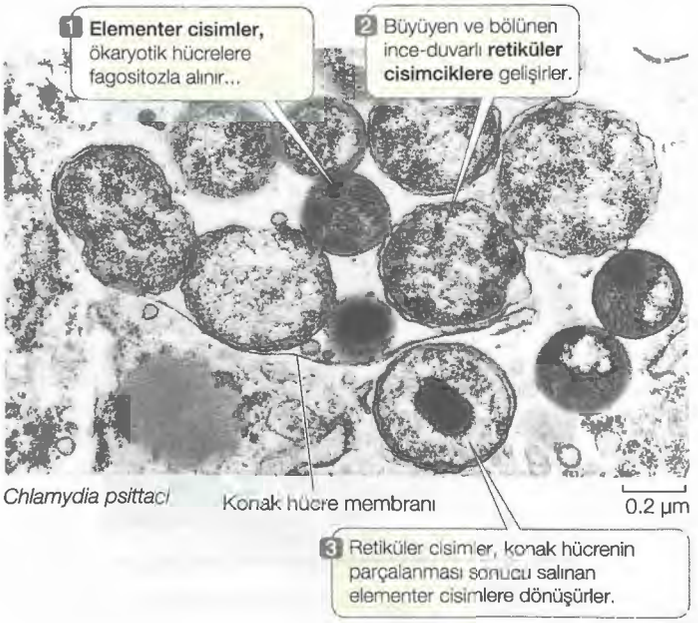

**26.12 Bir Spiroket** Burgu şeklindeki bu bakteri, insanlarda sifilise (frengi) neden olmaktadır.

### Klamidyalar son derece küçük parazitlerdir

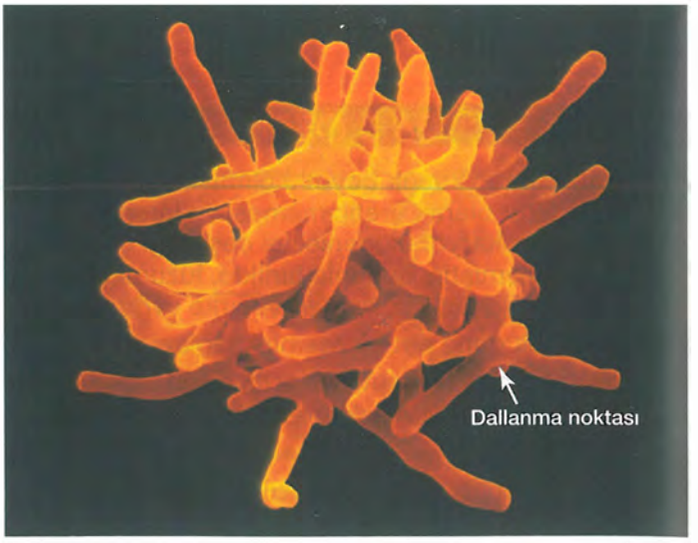
**Klamidyalar** en küçük bakterilerdendir (0.2-1.5 µm çapında). Yalnızca diğer organizmaların hücrelerinde parazit olarak yaşayabilirler. Bir zamanlar, bu zorunlu parazitliğin klamidyaların ATP üretme yeteneğinin olmamasından dolayı olduğuna inanılmaktaydı (yani klamidyalar enerji parazitleriydi). Bununla birlikte, yirminci yüzyılın sonunda yapılan genom dizileme çalışmaları, klamidyaların en azından bir miktar ATP üretecek genetik yeterliliklerinin olduğunu gösterdi. Bu kapasitelerini, kendi hücrelerindeki ADP'ye karşılık olarak konağın sitoplazmasından ATP almalarını sağlayan translokaz adlı enzimi kullanarak artırabilirler. Bu küçük Gram-negatif koklar, karmaşık yaşam döngüleri nedeniyle özgün prokaryotlardır; bunların yaşam döngülerinde, *ilkel cisimler* ve *ağsı cisimler* olmak üzere iki farklı hücre formu yer alır (**Şekil 26.13**). Çeşitli klamidya suşları, insanlarda göz enfeksiyonlarına (özelikle trahom), cinsel yolla bulaşan hastalıklara ve bazı zatürree çeşitlerine sebep olur.

### Bazı yüksek-GC Gram-pozitifler, değerli antibiyotik kaynaklarıdır

*Actinobacteria* olarak da bilinen **yüksek-GC Gram-pozitifler**, adlarını, DNA'larındaki G-C/ A-T nükleotid baz çifti oranlarının görece yüksek olmasından alırlar. Bu bakteriler düzenli dallanmış filamentler oluştururlar (**Şekil 26.14**) ve daha küçük ölçekte de olsa fungusların filamentli büyüme davranışına benzeyebilirler. Bazı yüksek-GC Gram-pozitifler, filamentlerin uçlarında spor zincirleri oluşturarak üreyebilir. Spor oluşturmayanlarda ise dallanmış filamentli büyüme durur ve yapı, daha sonra ikiye bölünme ile tipik kok ya da basillere parçalanır.




**26.13 Klamidyalar Yaşam Döngüleri Sırasında Form Değiştirirler** Elementer cisimler ve retiküler cisimler klamidya yaşam döngüsünün iki ana fazıdır.




**26.14 Yüksek-GC Gram-Pozitiflerin Filamentleri** Taramalı elektron mikrografta görülen dallanmış filamentler, tıbbi açıdan önemli olan bu bakteri grubu için tipiktir.

Yüksek-GC Gram-pozitifler, tıbbi açıdan önemi olan bazı bakterileri içerir. *Mycobacterium tuberculosis*, her yıl 3 milyon insanı öldüren vereme neden olur. Genetik veriler, bu bakterinin 3 milyon yıl önce Doğu Afrika'da ortaya çıktığını göstermektedir. Bu da veremi, insan için bilinen en eski bakteri kaynaklı hastalık yapmaktadır. *Streptomyces*, diğer yüzlerce antibiyotiğin yanı sıra streptomisini üretir. Pek çok antibiyotiği, yüksek-GC Gram-pozitiflerden elde etmekteyiz.

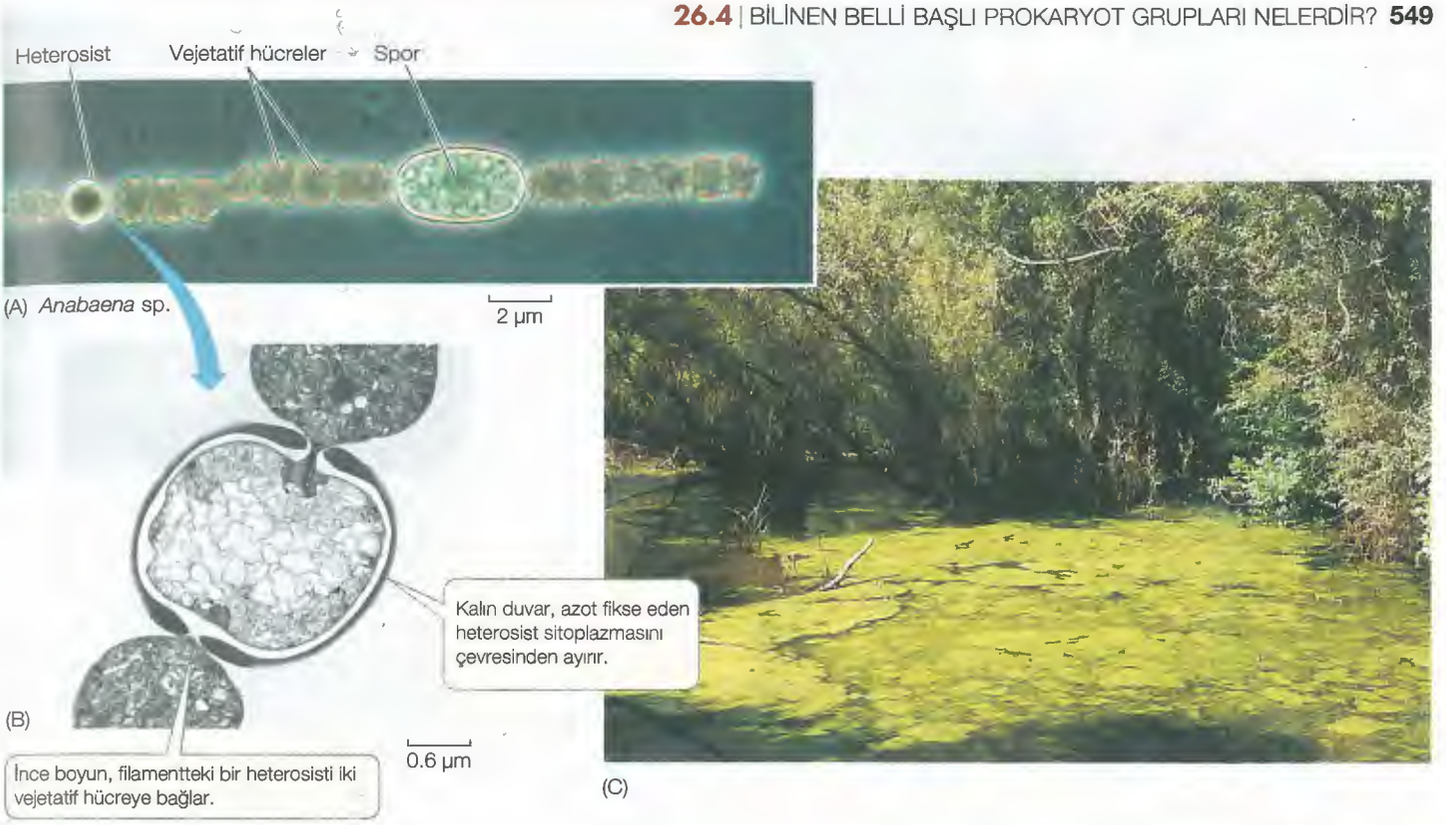
### Siyanobakteriler önemli fotootrofladır

Taşıdıkları pigmentlerinden dolayı bazen *mavi-yeşil bakteriler* olarak da isimlendirilen **Siyanobakteriler**, yaşamlarını sürdürmek için yalnızca su, azot gazı, oksijen, birkaç mineral element, ışık ve karbondioksite gereksinim duyan fotootrofladır. Fotosentez için klorofil *a*'yı kullanırlar ve oksijen gazı oluştururlar; pek çok türü aynı zamanda azot da tespit eder. Onların gerçekleştirdiği fotosentez, dünya atmosferini dönüştüren "oksijen devriminin" temelini oluşturur (bakınız Kısım 25.3).

Siyanobakteriler, ökaryotik olup fotosentez yapanların yaptıkları fotosentezin aynısını gerçekleştirirler. *Fotosentetik lamella* adı verilen, düzenli ve yüksek düzeyde organize olmuş iç zar sistemini içerirler. Fotosentetik ökaryotların kloroplastları, endosimbiyotik siyanobakteriden köken almıştır.

Siyanobakteriler, tek hücreler şeklinde serbest olarak yaşayabilirler ya da koloniler şeklinde birliktelik oluşturabilirler. Koloniler, türlere ve üreme koşullarına bağlı olarak bir hücre kalınlığındaki yassı levhalardan, filamentlere ve küresel hücrelere kadar değişik tipte olabilirler.

Siyanobakterilerin bazı filamentli kolonileri, üç farklı hücre tipine farklılaşır: vejetatif hücreler, sporlar ve heterosistler (**Şekil 26.15**). **Vejetatif hücreler** fotosentez yapar, **sporlar** sert çevresel koşullarda yaşayabilen dinlenme evreleridir; **heterosistler** ise azot tespiti için özelleşmiş hücrelerdir. Heterosist oluşturan bütün siyanobakteriler, azot tespit eder. Heterosistlerin aynı zamanda üremede de rolü vardır: filamentler üremek için parçalara ayrıldığında, heterosist parçalanma noktası olarak hizmet edebilir.




**26.15 Siyanobakteriler** (A) *Anabaena*, üç hücre tipi içeren filamentli koloniler oluşturan bir siyanobakteri cinsidir. (B) Heterosistler, azot tespiti için özelleşmiştir ve filamentler ürerken, kırılma noktalarını oluştururlar. (C) Siyanobakteriler bazı çevrelerde çok fazla sayıda görünürler. Bu Kaliforniya havuzu, ötrofikasyonu yaşamıştır: serbest yaşayan birkaç siyanobakteri türünden oluşmuş çok büyük yeşil kütleyi (yaygın olarak "havuz yosunları" olarak ifade edilir) besleyen fosfor ve diğer besinler (insan aktivitesi sonucu oluşmuş) birikmiştir.

## Düşük-GC Gram-pozitifler, en küçük hücresel organizmaları içerir

İsimlerinden de anlaşıldığı gibi **düşük-GC Gram-pozitifler,** yüksek-GC Gram-pozitiflere göre daha düşük GC/A-T nükleotid baz çifti oranına sahiptir. Bazı düşük-GC Gram-pozitifler, aslında Gram-negatiftir; ve bazıları, hücre duvarından tamamıyla yoksundur. Çeşitli türler arasındaki bu farklılıklara rağmen, DNA sekanslarının filogenetik analizi, bu kladın monofiletik olduğunu desteklemektedir.

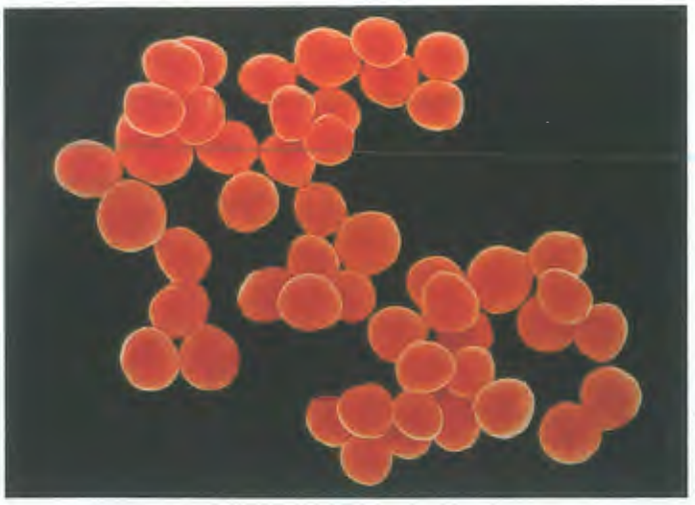
Bazı düşük-GC Gram-pozitifler, **endospor** olarak adlandırılan ısıya dirençli dinlenme yapılarını üretebilir (**Şekil 26.16**). Bakteri, azot ve karbon gibi temel bir besin maddesi eksik olduğunda DNA'sını replike eder ve onun bir kopyasını sitoplazmasının bir kısmıyla birlikte bir kapsül içerisine alır; bu durumda, dayanıklı olan hücre duvarı, peptidoglikanla yoğun bir şekilde kalınlaştırılmış ve bir spor kılıfı tarafından sarılmıştır. Ana hücre daha sonra parçalanarak endosporu serbest bırakır. Endospor oluşumu, bir üreme süreci değildir; endospor sadece ana hücrenin yerini alır. Bununla birlikte, endospor *dormant* olduğu için -normal aktivitesi geçici olarak durmuştur- ana hücreyi öldürecek yüksek ve düşük sıcaklıklar ya da kuraklık gibi zorlu çevresel koşullarda yaşayabilir. Eğer endospor daha sonra uygun koşulları bulursa, metabolik olarak aktif duruma geçer ve ana hücrelerle benzer olan yeni hücreler oluşturmak üzere bölünür.

Bazı endosporlar, 1000 yıllık dormansiden sonra tekrar aktif duruma gelebilir. Hatta *Bacillus* endosporlarının milyonlarca yıldan sonra tekrar aktifleştiklerini gösteren, güvenilir deliller bile vardır. Düşük-GC Gram-pozitiflerin endospor oluşturan grubunun üyeleri, *Bacillus* ve *Clostridium* cinslerinin pek çok türünü içerir.

*Bacillus anthracis* türünün dormant endosporları, şarbona neden olan bir *ekzotoksinin* (bakınız sayfa 555) kaynağıdır. Spor, memeli kan hücrelerinin sitoplazmasındaki özgül molekülleri (makrofajlar; bakınız Bölüm 42) algılayınca çimlenir. Bununla birlikte, patojenik olmayan diğer *Bacillus* türlerinin




**26.16 Zor Koşullarda Beklemek için Bir Yapı** İnsanlarda ciddi kolite sebep olabilen bu düşük-GC Gram-pozitif bakteriler, dirençli dinlenme yapıları olan endosporları üretirler.



*Staphylococcus aureus*

1 µm

**26.17 Düşük-GC Gram-Pozitifler** "Üzüm salkımları" stafilokokların olağan düzenidir.



*Mycoplasma gallisepticum*

0.4 µm

**26.18 En Küçük Hücreler** *E.coli*'de bulunanın yaklaşık beşte biri kadar DNA içeren mikoplazmalar bilinen en küçük bakterilerdir.

endosporları, bu çevrede çimlenmezler. *B. anthracis*, biyoterörizm ajanı olarak kullanılmıştır; çünkü, onun endosporlarının büyük miktarlarının taşınması ve insan populasyonları arasında yayılması (insanlar tarafından solunumla ya da yutularak alınabilir) görece çok kolaydır.

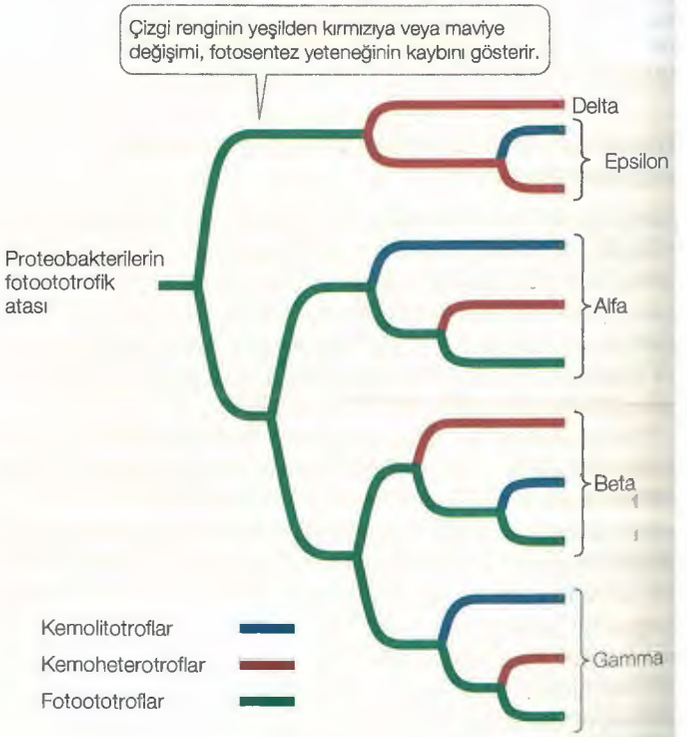
*Staphylococcus* cinsi –**stafilokoklar**-, insan vücut yüzeyinde bol bulunan düşük-GC Gram- pozitifleri içermektedir; onlar, çıbanların oluşumundan ve pek çok diğer deri probleminden sorumludurlar (**Şekil 26.17**). *Staphylococcus aureus*, bu cins içerisindeki en iyi bilinen insan patojenidir; normal yetişkinlerin % 20-40'ında (ve hastanede yatan yetişkinlerin %50-70'inde) bulunur. Deri hastalıklarının yanı sıra solunum, bağırsak ve yara enfeksiyonlarına yol açabilir.

Düşük-GC Gram-pozitif bakterilerin bir diğer ilginç grubu olan **mikoplazma**lar, bazılarının plazma zarlarının dışında sertleştirici bir madde olmasına rağmen, hücre duvarlarından yoksundur. Mikoplazmalar, bilinen en küçük hücresel organizmaları –hatta klamidyalardan bile küçük- içermektedir (**Şekil 26.18**). Bölünerek üreyebilen en küçük mikoplazmalar, yaklaşık 0.2 µm çapındadır. Diğer bir kritik özellik açısından da küçüktürler: DNA miktarları, diğer pek çok prokaryotta bulunanın yarısından daha azdır. Mikoplazmanın 500'den daha az proteini kodlayan DNA miktarının, canlı bir hücrenin elzem özelliklerinin kodlanması için gerekli olan en az miktar olduğu düşünülmektedir.

## Proteobakteriler büyük ve çeşitlilik gösteren bir gruptur

Tanımlanmış tür sayısı açısından açık farkla en büyük bakteri grubu, **proteobakterilerdir** (**proteobacteria**). Proteobakteriler; bakteriyoklorofil içeren kükürt kullanan pek çok Gram-negatif fotoototrof türlerini ve fotoototrofik türlerle hiçbir fenotipik benzerlik göstermeyen çeşitli bakterileri kapsamaktadır. Genetik ve morfolojik kanıtlar, ökaryot mitokondrilerinin endosimbiyozla proteobakterilerden türediğini göstermektedir (bakınız Kısım 27.2).

Proteobakterilerin çeşitliliğini, diğer özelliklerine kıyasla metabolik yolları daha fazla ortaya koymaktadır (**Şekil 26.19**). Proteobakterilerin beş grubu vardır: alfa, beta, gamma, delta ve epsilon. Proteobakterilerin tümünün ortak atası bir fotoototroftur. İki grup proteobakteri, evrimin başlangıcında fotosentez yapma yeteneklerini kaybetmiş ve o zamandan beri de kemoototrof olmuşlardır. Diğer üç grup, halen fotoototrofik üyelere sahiptir; fakat her grupta bazı evrimsel hatlar, fotoototrofiyi bırakmış ve diğer beslenme tiplerini elde etmiştir. Her üç grupta da, kemolitotroflar ve kemoototroflar bulunmaktadır. Niçin? Bir olasılık, Şekil 26.19'da gösterilmiş olan yönelimlerin her birisinin, bu bakterilerin yeni zorluklar ve olanaklar içeren yeni habitatlara yerleşmeleri sürecinde orta-




**26.19 Proteobakterilerdeki Beslenme Tarzları** Proteobakterilerin ortak atası, muhtemelen bir fotoototroftur. Yeni çevrelerle karşılaştıklarında, delta ve epsilon proteobakteriler fotosentez yapma yeteneğini kaybetmişlerdir. Diğer üç gruptaki bazı evrimsel soy hatları, kemolitotrof ya da kemoheterotrof olmuşlardır.

ya çıkan seçilim baskısına karşı evrimsel bir cevap olmasıdır. Lateral gen transferi, bu cevaplarda rol oynamış olabilir.

*Rhizobium* (bakınız Şekil 36.9) gibi bazı azot tespit eden cinsler ve küresel azot ve kükürt döngülerine katkı yapan diğer bakteriler, proteobakteriler içerisinde yer almaktadır. Dünyada en fazla çalışılmış bakterilerden birisi olan *E.coli* de, bir proteobakteridir. Ayrıca, *Yersinia pestis* (hıyarcıklı vebaya sebep olur), *Vibrio cholerae* (kolera) ve *Salmonella typhimurium* (mide-bağırsak hastalıkları) gibi iyi bilinen insan patojenlerinin pek çoğu bu grupta yer alır.

Fungusların pek çok bitki hastalığına ve virüslerin de diğerlerine neden olmasına rağmen, bilinen yaklaşık 200 bitki hastalığı bakteri kökenlidir. *Taç tümörü*, karakteristik tümörleriyle en çarpıcı olanlardan birisidir (**Şekil 26.20**). Taç tümörüne sebep olan ajan, plazmit (yeni bitki konaklarına genleri aktarmak için rekombinant DNA çalışmalarında bir araç olarak kullanılan) içeren bir proteobakteri olan *Agrobacterium tumefaciens*'dir (bakınız Kısım 18.2).

Altı bakteri kladının bazı ayrıntılarını tartıştık. Diğer bakteri kladları da iyi bilinmektedir ve muhtemelen daha düzinelerce keşfedilmeyi bekleyen vardır. Çok az sayıda bakteri laboratuvarda kültüre edildiği ve çalışıldığı için, bu ihtiyatlı bir tahmindir.

### Arkeler birçok önemli açıdan bakterilerden farklıdır

Bacteria ve Eukarya domainlerinden Archaea domaininin ayrımı, esas olarak rRNA genlerinin sekansları sayesinde belirlenen filogenetik akrabalık ilişkilerine dayandırılmıştır. Bu sonuç, biyologların ilk arke genomunun sekansının çıkartılmasıyla desteklenmiştir. Bu genom,1738 gen içermektedir ve bunların yarıdan fazlası, diğer iki domainde bulunan herhangi bir gene benzerlik göstermemektedir. Arkeler; yüksek tuzluluk, düşük oksijen konsantrasyonları, yüksek sıcaklık ve yüksek ya da düşük pH gibi ekstrem habitatlarda yaşam sürmeleriyle iyi bilinmektedirler (**Şekil 26.21**). Bununla birlikte, pek çok arke, ekstremofil olmayıp ılımlı habitatlarda yaşar; örneğin, toprakta yaygın olarak bulunurlar. Muhtemelen ar-



**26.20 Taç Tümörü** Burada gösterilen çalımsı bitkinin üzerindeki taç tümörüne, bir proteobakteri olan *Agrobacterium tumefaciens* neden olur.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 26.21 Yaşam ile Uyumlu En Yüksek Sıcaklık Hangisidir?

Herhangi bir organizma 120°C üzeri sıcaklıklarda yaşayabilir mi? Bu sterilizasyon için kullanılan ve daha önce açıklanmış olan tüm organizmaları ortadan kaldırdığı bilinen sıcaklıktır. Kazem Kashefi ve Derek Lovley, hidrotermal bacalardan alınmış su örneklerinden tanımlanamayan bir prokaryot izole ettiler ve canlı olduğunu ve 121°C'de bile üretildiğini saptadılar. Organizma "Suş 121" olarak isimlendirildi ve gen dizi analiz sonuçları arke türü olduğunu gösterdi.

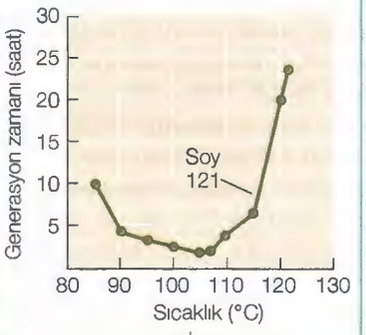
**HİPOTEZ** **Bazı prokaryotlar, 121°C'lik sterilizasyon sıcaklıkları üzerinde yaşayabilir ve hatta çoğalabilirler.**

**YÖNTEM**

1. Termal bacadan elde edilmiş tanımlanmamış, demir indirgeyen prokaryotları, tüpler içerisine elektron alıcısı olarak $Fe^{3+}$ içeren bir ortamda kapatınız. Kontrol tüplerinde $Fe^{3+}$ vardır; fakat organizma yoktur.
2. Her iki tüpü de, sterilizatör içerisinde 121°C'de 10 saat tutunuz. Eğer demiri indirgeyen organizmalar metabolik olarak aktifseler, $Fe^{3+}$'yı $Fe^{2+}$'ya indirgeyeceklerdir (bir mıknatıs ile izlenebilen magnetit olarak).
3. Yaşayan organizmaları izole et ve çeşitli sıcaklıklarda üremelerini test et.

**BULGULAR**






Yalnızca canlı hücreleri içeren tüplerdeki demir içeren katılar mıknatısa çekilir

Hücreler yaklaşık 105°C'de en hızlı çoğalır, fakat 121 °C'de bile günde yaklaşık 1 kez bölünür.

**SONUÇLAR** **Bazı prokaryotik organizmalar, daha önce tanımlanmış olan sterilizasyon sınırları üzerinde yaşayabilir ve üreyebilir.**

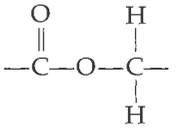
**DAHA İLERİ ARAŞTIRMALAR:** Suş 121'in, 130°C'de iki saat tutulması sırasında üreyemediğine, fakat ölmediğine de dikkat ediniz. Onun halen canlı olduğunu nasıl gösterirsiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar ve tüm YAŞAMI ARAŞTIRMA şekilleri ile ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

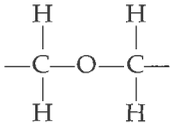
kelerin çok büyük bir kısmı, okyanus derinliklerinde yaşamaktadır.

Arkeleri güncel bir sınıflandırma şeması, **Euryarchaeota** ve **Crenarchaeota** olarak iki temel gruba ayırmaktadır. Daha yakın zamanlarda keşfedilen **Korarchaeota** ve **Nanoarchaeota** grupları hakkında az bilgi vardır. Gerçekte, arke filogenisi hakkındaki bilgimiz oldukça azdır. Bunun bir nedeni arke çalışmalarının henüz başlangıç aşamalarında olmasıdır.

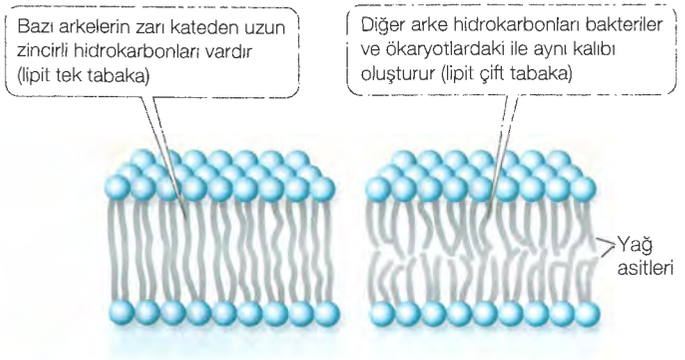
Arkelerin tümünde bulunan iki özellik, hücre duvarlarında peptidoglikan bulunmaması ve hücre zarlarında farklı kompozisyonda lipit bulunmasıdır (bakınız Tablo 26.1). Bütün arke zarlarında alışılmadık lipitler varken, bakteri ve ökaryotlarda yoktur. Pek çok bakteri ve ökaryotik zar lipitleri, gliserol moleküllerine *ester bağları* ile bağlı olan dallanmamış uzun-zincirli yağ asitleri içerirler:



Bunun aksine, bazı arke zar lipitleri, gliserol moleküllerine *eter bağları* ile bağlı olan uzun-zincirli hidrokarbonlar içerirler:



Bu eter bağları, arkelerin ortak özelliğidir. Ayrıca, arkelerin uzun-zincirli hidrokarbonları dallanmıştır. Bu lipitlerin 40 karbon atomu uzunluğunda hidrokarbon zincirleri içeren bir sınıfında, hidrokarbonların *her iki* ucunda da gliserol vardır (**Şekil 26.22**). Diğer çift tabakalı zarlarda bulunan tipik lipitlerin iki katı uzunluğunda lipitleri olduğundan, arkelere özgü olan bu *lipit tek tabakalı* yapı, biyolojik zarla uyumludur. Lipid tek tabaka ya da çift tabakanın her ikisi de arkelerde bulunur. Bu yapısal özelliklerin zar performansına herhangi bir etkisi, eğer varsa da, henüz bilinmemektedir. Üç domaininin zarlarının, zar lipitlerindeki dikkat çekici farklılığa rağmen benzer yapıları, boyutları ve işlevleri vardır.




**26.22 Arkelerde Zar Mimarisi** Birçok arke zarının uzun zincirli hidrokarbonlarının her iki ucunda gliserol molekülleri olduğundan, zarlar tek tabakadan oluşmuştur. Aksine, diğer arkeler, bakteriler ve ökaryotların zarları çift tabakadan oluşmuştur.

### Çoğu Crenarchaeota üyesi sıcak ve/ya da asidik bölgelerde yaşar

Bilinen Crenarchaeota üyelerinin çoğu, ya termofilik (ısıyı seven), ya asidofilik (asit seven) ya da her ikisidir. *Sulfolobus* cinsinin üyeleri, 70-75°C'lik sıcaklığa sahip kükürtlü sıcak kaynaklarda yaşar. Bu organizmalar, 55°C'de (131°F) metabolik açıdan inaktif duruma gelirler. Kükürtlü sıcak su kaynakları, son derece asidiktir. *Sulfolobus*, en iyi şekilde pH 2-3 aralığında üremesine karşın, bu cinsin bazı üyeleri 0.9 gibi düşük pH değerlerini bile tolere edebilirler. Asidofilik termofillerin çoğu, bulundukları ortam asidik olmasına karşın hücre içi pH'sını 5.5-7 arasında (nötre yakın) koruyabilir. Bunlar ve diğer termofiller, yalnızca birkaç organizmanın yaşayabildiği bu bölgelerde başarılı bir şekilde ürerler. Bu bölümün başlangıcında gösterilmiş olan volkanik bacalarda yaşayan arkeler, bu tip termofillere örnektir.

### Euryarchaeota üyeleri sürpriz yerlerde bulunur

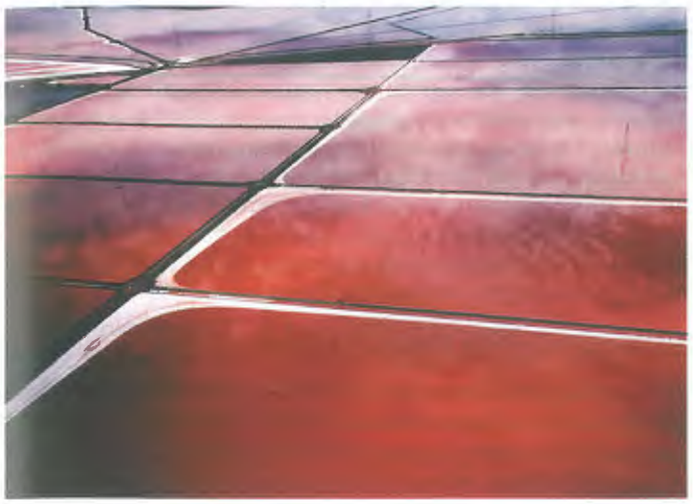
Bazı Euryarchaeota türleri, karbondioksiti indirgemek suretiyle metan ($CH_4$) üretme özelliğini paylaşırlar. Bu metanojenlerin tümü zorunlu anaerobtur; ve metan üretimi enerji metabolizmalarının anahtar basamağıdır. rRNA gen sekanslarının karşılaştırılması, daha önce bazı farklı bakteri gruplarına yerleştirilmiş olan bu metan üreten türler arasında yakın bir evrimsel akrabalık ilişkisi olduğunu göstermiştir.

Metan üretenler, atmosferdeki metanın % 80-90'nına karşılık gelen yaklaşık 2 milyar ton metan gazını (bazı memeli sindirim sistemlerinde üretilen metan da dahil) her yıl dünya atmosferine salarlar. Bu metanın yaklaşık üçte biri sığır, koyun ve geyik gibi otla beslenen hayvanların bağırsaklarında yaşayan metanojenlerden gelirken, diğer büyük kısım ise termit ve hamamböceklerinin bağırsaklarında yaşayan metanojenlerden kaynaklanır. Metan, her yıl dünya atmosferinde yaklaşık %1 oranında artmakta ve sera etkisine katkı yapmaktadır. Artışın bir kısmının, sığır ve pirinç yetiştiriciliğindeki artışla uygun olduğu ve metanojenlerin ise bunların her ikisiyle de ilişkili olduğu bilinmektedir.

Bir metanojen olan *Methanopyrus*, okyanus tabanındaki sıcak hidrotermal bacaların yakınında yaşar. *Methanopyrus*, 122°C'de yaşayabilir ve üreyebilir. Bu organizma, en iyi şekilde 98°C'de ürer ve 84°C'nin altında üreyemez.

Euryarchaeota'nın diğer bir grubu olan **ekstrem halofiller** (tuz sevenler), bu bölümün başlangıcında anlatılan Kan Şelalesi suyu gibi çok tuzlu çevrelerde yoğun olarak ürerler. Halofiller, pembe karotenoid pigmentler içerdiklerinden dolayı bazen kolaylıkla görülürler (**Şekil 26.23**). Halofiller, Ölü Deniz'de (Lut gölü) ve her tip tuzlu suda yaşar: salamura balık üzerinde oluşabilen kırmızımsı pembe lekeler, halofilik arke kolonileridir. Eksterm halofillerin bulunduğu tuzlu bölgelerde yalnızca birkaç diğer farklı organizma yaşayabilir; çoğu, hipertonik çevrelerde çok fazla su kaybetmeleri sonucunda "kuruyarak" ölür. Eksterm halofiller, pH'sı 11.5 kadar yüksek olan göllerde de bulunmuştur -canlı organizmaların yaşayabildiği bazikliği hemen hemen amonyak kadar olan en bazik çevre.

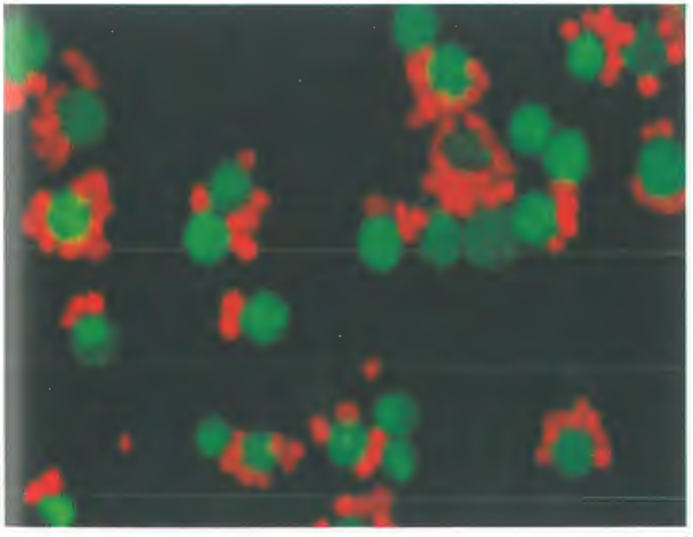
Bazı ekstrem halofiller, ortamda oksijen azken herhangi bir klorofil çeşidini kullanmaksızın ışık enerjisini yakalayıp onu ATP oluşturmada kullanmak için kendilerine özgü bir sisteme



**26.23 Ekstrem Halofiller** Ticari deniz suyu buharlaştırma havuzları (bunlar San Francisco koyundadır), karotenoid pigmentlerinden dolayı burada kolaylıkla görülebilen tuz-seven arkelerin yaşadıkları yerlerdir.

sahiptir. Onlar, bir protein ile birleşmiş olan *retinal* pigmentini (omurgalı gözünde de bulunur), *bakteriyorhodopsin* adı verilen ışık absorblayıcı molekülü oluşturmak için kullanır ve Şekil 9.9'da açıklanmış olan kemiozmotik mekanizmadan yaralanarak ATP üretirler.

Euryarchaeota'nın diğer bir üyesi olan *Thermoplasma*'nın hücre duvarı yoktur. Bu organizmalar, termofilik ve asidofiliktir, metabolizması aerobiktir ve kömür yataklarında yaşar. *Thermoplasma*, arkeler ve serbest yaşayan organizmalar arasında (mikoplazmalar ile birlikte) en küçük genomlu olan organizmadır -1.100.000 baz çifti.




**26.24 Crenarchaeote ile Karışık Kültür Olarak Üreyen bir Nanoarchaeote** Derin-deniz hidrotermal bacaları yakınında keşfedilen *Nanoarchaeum equitans* (kırmızı), Nanoarchaeote grubunun bugüne kadar keşfedilmiş tek temsilcisidir. Bu küçük organizma, bir Crenarchaeote olan *Ignicoccus* (yeşil) hücrelerine tutunmuş olarak yaşar. Bu konfokal lazer mikrografında, ayrı gen dizilerine özgül olan flüoresan boya etiketleri ile iki tür görsel olarak farklılandırılmıştır.

### Korarchaeota ve Nanoarchaeota üyeleri daha az bilinmektedir

Korarchaeota, yalnızca sıcak su kaynaklarından doğrudan izole edilmiş DNA'dan elde edilmiş kanıtlardan bilinmektedir. Hiçbir korarchaeote üyesi, saf kültür olarak üretilememiştir.

Diğer farklı bir arke soy hattı, İzlanda kıyılarındaki derin-deniz hidrotermal bacalarında keşfedilmiştir. Bu organizmalar, çok küçük olmaları nedeniyle Nanoarchaeota olarak adlandırılmış olup bu grubun ilk temsilcileridir. Bu organizma, bir Crenarchaeota olan *Ignicoccus*'un hücrelerine tutunmuş olarak yaşar. Bu iki tür, birlikteliklerinden dolayı, beraber kültürde çoğaltılabilir (**Şekil 26.24**).

## 26.4 ÖZET

**Bacteria ve Archaea dünya üzerinde düşünebilecek hemen hemen her habitatta yaşayabilen oldukça yüksek çeşitlilikteki gruplardır. Çoğu, ökaryotların yaşayamayacağı son derece sıcak, asidik ya da alkali koşulları içeren habitatlarda yaşayabilir ve hatta üreyebilir.**

- Proteobakterilerdeki metabolik çeşitliliğin nasıl olup da bu kadar muazzam hale geldiğini açıklayabilir misiniz? **Bakınız ss. 550-551 ve Şekil 26.19**
- Arke zarlarını eşsiz kılan nedir? **Bakınız s. 552 ve Şekil 26.22**

Çok farklı metabolik ve beslenme yetenekleri olduğundan ve çoğu çevrede yaşayabildiklerinden, prokaryotların çevrelerini çeşitli açılardan etkilemelerini beklemek mantıklıdır. Prokaryotlar, birazdan da göreceğimiz gibi, insanları doğrudan etkiler -hem yararlı hem de zararlı yönlerden.

# 26.5 Prokaryotlar Çevrelerini Nasıl Etkiler?

Prokaryotlar, her çeşit ortamda yaşayabilir ve o ortamları kullanabilirler; ayrıca tüm ekosistemlerin bir kısmını oluştururlar. Bu kısımda, topraklarda, sularda ve hatta diğer organizmaların içinde yaşayan prokaryotların rollerini inceleyeceğiz; bu organizmalar, kendi konaklarının dokularında nötral, fayda sağlayacak şekilde ya da parazitik ilişki içinde bulunabilir. Ekstrem çevrelerde yaşayan bazı prokaryotların rolleri henüz saptanmamıştır.

Prokaryotların insan patojenleri olduğu şeklindeki yaygın düşüncemize rağmen, bilinen prokaryot türlerinin yalnızca çok azının patojenik olduğunu hatırlayınız. Pek çok prokaryotun biyosferde ve yaşamımızda olumlu rolleri vardır. Peynir üretimi, atık su arıtımı ve şaşırtıcı çeşitlilikteki antibiyotik, vitamin, organik çözücü ve diğer kimyasalların endüstriyel üretimi gibi uygulamalarda birçok bakteriyi ve bazı arkeleri doğrudan kullanmaktayız.

### Prokaryotlar element döngüsünün önemli oyuncularıdır

Çoğu prokaryot, ayrıştırıcıdır -ölü organizmalardaki organik bileşikleri ve diğer organik maddeleri metabolize eden ve ürünleri inorganik maddeler şeklinde çevrede geri dönüştüren organizmalar. Prokaryotlar, funguslarla birlikte, muazzam miktarda organik karbonu karbondioksit şeklinde atmosfere

geri vererek karbon döngüsünde anahtar bir basamağı gerçekleştirir. Prokaryotik ayrıştırıcılar, çevredeki inorganik azotu ve kükürdü de dönüştürürler.

Hayvanlar besin açısından, bitkiler ve diğer fotosentetik organizmalara doğrudan ya da dolaylı olarak bağımlıdırlar. Bitkiler ise kendi beslenmeleri için diğer organizmalara –prokaryotlara- bağımlıdırlar. Prokaryotların gerçekleştirdiği azot tespiti olmadan dünyadaki yaşamın yaygınlığı ve çeşitliliği gerçekleşemezdi. Azot tespiti sonucunda oluşan ürünleri, pek çok bitki tarafından en kolay kullanılan azot formu olan nitrat iyonlarına dönüştürdüklerinden, nitrifiye edicilerin biyosferde bulunmalarının hayati önemi vardır (bakınız Şekil 36.11). Bitkiler de hayvan ve funguslar için azot bileşiği kaynağıdır. Azot döngüsünün devamının sağlanmasında, denitrifiye edicilerin de anahtar bir rolü vardır. Eğer nitrat iyonlarını azot gazına dönüştüren denitrifiye ediciler olmasaydı, topraktaki tüm azot formları karadaki yaşamı imkansız kılacak şekilde süzülerek göllere ve okyanuslara gidecekti. Diğer prokaryotlar -hem bakteriler hem de arkeler- kükürt döngüsüne benzer şekilde katkı yapar.

Siyanobakteriler, yaşam üzerine ilkin dönemde dramatik bir etki yapmıştır: fotosentezleri sonucu oluşan oksijen dünya atmosferini anaerobikten aerobik bir çevreye dönüştürmüştür (bakınız Kısım 25.3). Bunun asıl sonucu ise, siyanobakteriler tarafından üretilen oksijeni tolere edemeyen zorunlu anaerobik türlerin toptan kaybı olmuştur. Yalnızca aerobik koşullara uyum sağlayan anaeroblar ya da anaerobik kalmış çevrelerde bulunanlar yaşamıştır. Bununla birlikte, aerobik çevrelere dönüşüm, hücresel solunumun evrimleşmesini ve ökaryotik yaşamın eşzamanlı oluşumunu olası kılmıştır.

### Prokaryotlar diğer organizmaların üzerinde ya da içerisinde yaşar

Prokaryotlar pek çok açıdan ökaryotlarla birlikte çalışırlar. Daha önce gördüğümüz gibi, mitokondri ve kloroplastlar bir zamanlar serbest yaşamakta olan bakterilerden köken almıştır. Evrimsel geçmişin çok daha sonralarında bazı bitkiler, köklerinde işbirliği yapılarak azotun tespit edildiği nodülleri oluşturmak için, bakterilerle birliktelik içerisine girmiştir (bakınız Şekil 36.9).

Birçok hayvanın sindirim kanalı, çeşitli bakteriler ve arkeler için barınak oluşturur. Sığırlar, önemli sindirim basamaklarını gerçekleştirmek için, prokaryotlara bağımlıdırlar. Bitkisel besinlerinin önemli bir kısmını oluşturan selülozun yıkımını başlatmak için gerekli bir enzim olan selülazı, birçok hayvan gibi sığırlar da üretemez. Bununla birlikte, midenin işkembe denilen özel bir kısmında yaşayan bakteriler, sığırın günlük besinini işlemek için yeterince selülaz üretir.

İnsanlar kalın bağırsakta yaşayan bakterilerin ürettiği bazı metabolik ürünleri –özellkle vitamin $B_{12}$ ve K- kullanırlar. Bu bakteriler, diğerleri ve arkeler, bağırsağın mukoza yüzeyi ile sıkı bir ilişki içerisinde olacak şekilde bağırsaklarımızın iç yüzeyini yoğun bir biyofilm şeklinde kaplar. Bu biyofilm, bağırsaktan vücut içerisine besin taşınmasını kolaylaştırır ve bağırsak içeriğindeki bağışıklığı uyarır. Bağırsaktaki biyofilm, sağlığımız için gerekli olan prokaryotlardan oluşmuş "organın" önemli bir kısmıdır. Onun sindirim kanalındaki içeriği, zamandan zamana ve sindirim kanalının bir bölgesinden diğerine değişir; bu oluşumun kompleks ekolojisi, bilim insanları tarafından henüz çok yakın bir zamanda ayrıntılı şekilde incelemeye başlanmıştır –bunlar arasında, bir bireyin bireysel bağırsak prokaryot faunasındaki tür kompozisyonunun obeziteye katkı yapma olasılığının incelenmesi (ya da ona karşı direnci) vardır.

İçimizde ve dışımızda bol miktarda bakteri vardır. İnsan derisinde yaşayan bakterilerle yapılan 2009 yılındaki bir çalışmada, vücudumuzun dışında yaşayan 1000'den fazla tür tanımlanmıştır ve bunların birçoğunun derimizin sağlığının korunması için hayati olduğuna inanılmaktadır. Bakteri türlerinin çok az bir kısmı hastalık etkeni olmasına karşın, bakterilerin "mikrop" oldukları hakkındaki yaygın eğilim ve enfeksiyonun sonuçlarından dolayı korkularımız, bizim ilgimizi bu birkaçının üzerine yönlendirmektedir.

### Bakterilerin çok az bir kısmı patojendir

Bakteriyologlar, kimyacılar ve hekimlerin mikrobiyal ajanların birçok hastalığın sebebi olduklarını ispatladıkları bir dönem olan ondokuzuncu yüzyılın sonları, tıp tarihinin üretken bir dönemidir. Alman bir hekim olan Robert Koch, bu dönemde, özel bir mikroorganizmanın özel bir hastalığa neden olduğunu ortaya koymak için dört kuraldan oluşmuş bir seti şart koştu:

- Mikroorganizma hasta olan bireyde her zaman bulunur.
- Mikroorganizma konaktan alınabilir ve saf kültür olarak üretilebilir.
- Kültür örneği, yeni sağlıklı bir konağa enjekte edildiğinde aynı hastalığı oluşturur.
- Yeni enfekte olan konak, ikinci basamakta elde edilenlerle aynı olan yeni saf mikroorganizma kültürünü verir.

**Koch postulatları** olarak isimlendirilen bu kurallar, mikroorganizmaların hastalık yaptıklarının çok fazla bilinmediği böyle bir dönemde çok önemliydi. Günümüzde tıp biliminin daha güçlü teşhis araçları olmasına karşın, postulatlar zaman zaman faydalı olmaktadır. Örneğin, *Helicobacter pylori* bakterisinin mide ülserine neden olduğunun –nedeninin uzun süre aşırı mide asidi olduğu kabul edilerek tedavi edilmiştir- Koch postulatlarıyla 1990'larda gösterilmesi hekimleri çok şaşırttı (bakınız Şekil 51.14).

Prokaryotların yalnızca çok az bir kısmı patojendir ve bilinenlerin tümü Bacteria domainine aittir. Bir organizmanın başarılı bir patojen olması için:

- potansiyel bir konağın vücut yüzeyine ulaşması;
- konağın vücuduna girmesi;
- konak savunmasını aşması;
- konak içerisinde çoğalması ve son olarak da,
- yeni bir konağı enfekte etmesi gerekir.

Bu basamakların herhangi birinin başarılı bir şekilde tamamlanmaması, patojen organizmanın üreme kariyerini sonlandırır. Bununla birlikte, potansiyel konaklarda mevcut birçok savunmaya karşın (bakınız Bölüm 42), bazı bakteriler çok başarılı patojenlerdir.

Bir bakteriyel enfeksiyonun konak için sonuçları çeşitli faktörlere bağlıdır. Birincisi bir patojenin **yayılma yeteneğidir** -konağın vücudu içerisinde çoğalabilme yeteneği. Diğeri, **toksijenisite**sidir -konağın dokularına zarar veren kimyasal maddeler olan toksinleri üretme yeteneği. Difteriye neden olan *Corynebacterium diphtheriae* türünün yayılma yeteneği düşüktür ve yalnızca boğazda çoğalır; fakat toksijenisitesi tüm vücudu etkileyecek kadar büyüktür. Aksine, şarbona (esas olarak sığır ve koyun hastalığıdır, fakat bazen insanlarda öldürücü olabilir) neden olan *Bacillus anthracis* türünün toksije-

nisitesi düşüktür; fakat, yayılma yeteneği öylesine büyüktür ki tüm kan dolaşımı bakterilerle dolabilir.

İki yaygın bakteri toksini çeşidi vardır: ekzotoksinler ve endotoksinler. **Endotoksinler** bazı Gram-negatif bakterilerin üremesi ya da parçalanması sonucunda serbest kalır. Endotoksinler, bakteri dış zarının bir kısmını oluşturan lipopolisakkaritlerdir (polisakkarit ve lipit bileşenlerini içeren kompleksler). Endotoksinler nadir olarak ölümcüldür; normalde ateşe, kusmaya ve ishale yol açarlar. Endotoksin üreticileri arasında gamma-proteobakterilerden olan *Salmonella* ve *Escherichia*'nın bazı suşları vardır.

**Ekzotoksinler** canlı, çoğalan bakterinin salgıladığı genelde çözünür proteinlerdir ve konak vücudu boyunca dolaşabilirler. Ekzotoksinler, çok toksiktirler ve genellikle konağı öldürürler. Bakteri ekzotoksinleri tarafından indüklenen hastalıklara tetanoz (*Clostridium tetani*), kolera (*Vibrio cholerae*) ve hıyarcıklı veba (*Yersinia pestis*) dahildir. Şarbon hastalığı, *Bacillus anthracis* tarafından üretilen üç ekzotoksinden dolayı oluşur. *Clostridium botulinum* tarafından üretilen ve günümüze kadar keşfedilenler arasında en zehirli olanlardan olan ekzotoksinler, botulizme neden olurlar. Botulinum A ekzotoksininin insanlar için öldürücü dozu, gramın milyonda biri (1µg) kadardır. Bununla beraber, bu ekzotoksinin çeşitli ticari isimler altında satılan çok daha düşük dozları, kas spazmlarını tedavi etmek ve ayrıca kozmetik amaçlı kullanılmaktadır (derideki kırışıklıkların geçici azaltılması).

Günümüzdeki antibiyotiklerden oluşmuş silah deposuyla bile, patojenik bakterilerle mücadele etmek genellikle şaşırtıcı derecede zordur. Bu zorluğun bir kaynağı prokaryotların biyofilm oluşturma yetenekleridir.

## 26.5 ÖZET

**Prokaryotlar dünyanın element döngüsünde anahtar roller oynarlar. Birçok prokaryot yararlıdır ve diğer yaşam formları için bile gereklidir; diğerleri patojendir.**

- Bakterilerin azot döngüsündeki rollerini açıklayınız? Bakınız s. 554
- Bir patojenin karşı karşıya kaldığı bazı zorluklar nelerdir? Bakınız s. 554

Ökaryotik yaşamın çeşitliliğini tartışmaya geçmeden önce, virüslerin geriye kalan yaşamla nasıl bir ilişkisi olduğunu incelememiz uygun olacaktır. Virüsler, hücresel olmamalarına karşın sayısal olarak dünyada en bol bulunan organizmalar arasındadır. Diğer organizmalar üzerine etkileri muazzamdır. Virüsler nereden geldiler ve yaşam ağacına nasıl uyarlar? Biyologlar bu soruları cevaplamak için halen çalışmaktadırlar.

## 26.6 Virüsler Yaşam Ağacında Nereye Yerleşir?

Bazı biyologlar virüsleri, esas olarak hücresel olmadıklarından ve hücresel organizmalara replikasyon ve metabolizma gibi temel yaşam fonksiyonları açısından bağımlı olduklarından, hücresel organizmalar olarak düşünmezler. Fakat, virüsler diğer canlı organizmaların hücrelerinden köken almışlardır. Hücresel organizmalarda olduğu gibi, onlar da aynı gerekli genetik depo ve transmisyon formalarını kullanırlar. Virüsler; bakteriler, arkeler ve ökaryotlar dahil tüm hücresel yaşam formlarını enfekte ederler. Replike olurlar, mutasyon geçirirler, evrimleşirler ve konaklarını enfekte ettikleri zaman genelde ciddi hastalıklara sebep olacak şekilde diğer organizmalarla etkileşirler. Sayısal olarak gezegende en bol bulunan organizmalar arasındadırlar. Sonuç olarak, virüsler diğer organizmalardan bağımsız olarak evrimleştiklerinden dolayı, onları yaşamın bir parçası olarak ele almamak imkansızdır.

Çeşitli faktörler virüs filogenisinin çözülmesini zorlaştırmaktadır. Viral genomlarının genelde çok küçük olması, virüslerin hücresel organizmalarla ilişkisini ortaya koyabilecek filogenetik analizlerin yapılmasını kısıtlamaktadır. Viral genomların hızlı evrimleşmesiyle sonuçlanan yüksek mutasyonal hız, evrimsel ilişkilerin uzun zaman dönemleri boyunca açığa çıkmamasına neden olmaktadır. Bilinen hiçbir virüs fosili yoktur (virüsler çok küçüktürler ve fosilleşmeye karşı çok hassastırlar); bu nedenle paleontolojik veriler, virüslerin orijini ile ilgili hiçbir delil sunmamaktadır. Son olarak, virüsler çok farklıdır (bakınız Şekil 26.25) ve çeşitli kanıtlar, virüslerin ana canlı gruplarının her biri içerisinde tekrar tekrar evrimleştiğini desteklemektedir.

### Pek çok RNA virüsü muhtemelen kaçak genomik bileşenleri temsil eder

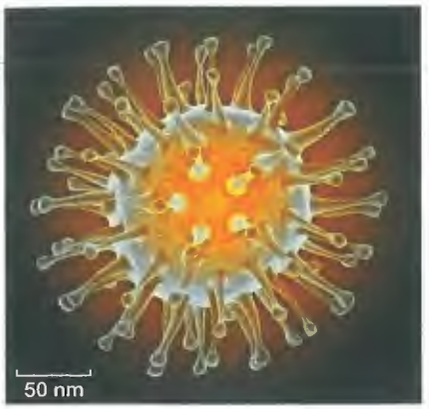
Virüsler günümüzde hücresel türlerin zorunlu parazitleri olsalar da, bir zamanlar temel hücresel fonksiyonlarla ilişkili olan hücresel bileşenler olmalıydılar (yani, günümüzde konaklarından bağımsız olarak evrimleşen, hücresel yaşamın "kaçak" bileşenleri olmalıdırlar).

**NEGATİF-ANLAMLI TEK-ZİNCİRLİ RNA VİRÜSLERİ** Protein sentezi için gerekli mRNA'ya tamamlayıcı (negatif-anlamlı) olan, tek-zincirli RNA genomuna sahip virüslerden oluşan sınıf tipik bir örnektir. Bu negatif-anlamlı tek-zincirli RNA virüslerinin pek çoğunun, negatif-anlamlı RNA genomlarından mRNA sentezlemelerini sağlayan RNA-bağımlı RNA polimerazı da içeren yalnızca birkaç geni vardır. Günümüz hücresel organizmaları, bu şekilde mRNA sentezleyemezler (en azından viral enfeksiyonların söz konusu olmadığı durumda). Bununla birlikte bilim insanları, tek-zincirli RNA genomlarının DNA'nın esas genetik bilgi depolayıcı molekül olmasından önceki çok eski bir zamanda yaygın olabileceğini tartışmaktadırlar.

Hücresel genomdan bağımsız olarak replike olmaya başlayan kendi-kendini replike edebilen RNA polimeraz geninin, konak DNA'sıyla rekombinasyon sonucunda birkaç ek protein-kodlayıcı geni kazanmış olması mümkündür. Eğer bu genlerin bir ya da birkaçı protein kılıfın gelişimini teşvik etmiş ise, virüs konak dışında yayılabilir ve yeni konakları enfekte edebilir. Bakterilerden insanlara kadar çeşitli organizmaları enfekte eden birçok negatif-anlamlı tek-zincirli RNA virüsü birbirleriyle yakın ilişkili olmadığından, bu senaryonun yaşam ağacı boyunca pek çok kez bağımsız olarak tekrarlandığına inanılmaktadır. Diğer bir söylemle, negatif-anlamlı tek-zincirli RNA virüsleri farklı bir taksonomik grubu temsil etmezler ve muhtemelen pek çok farklı zamanda gerçekleşmiş olan özel bir hücresel kaçış sürecini örneklemektedirler.

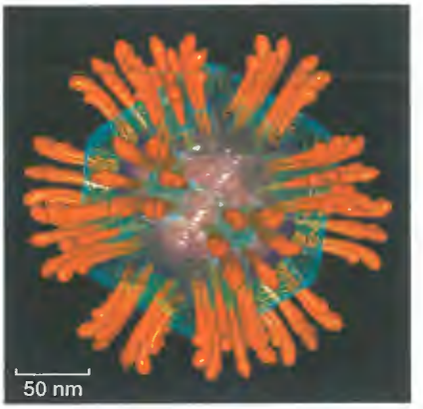
Kızamık, kabakulak, kuduz ve gribe neden olan virüsler, bilinen negatif-anlamlı tek-zincirli RNA virüs örneklerindendir (Şekil 26.25A).

(A)



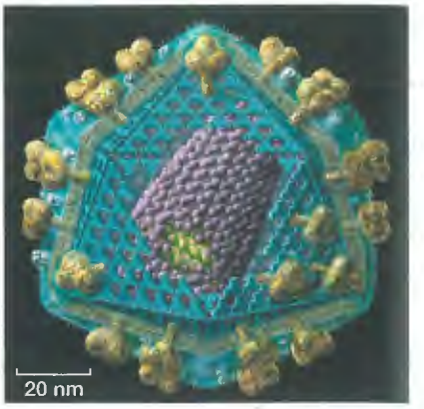

Negatif-anlamlı tek-zincirli RNA virüsü: Influenza virüsü H5N1: "kuş giribi" virüsü. Yüzey görüntüsü.

(B)



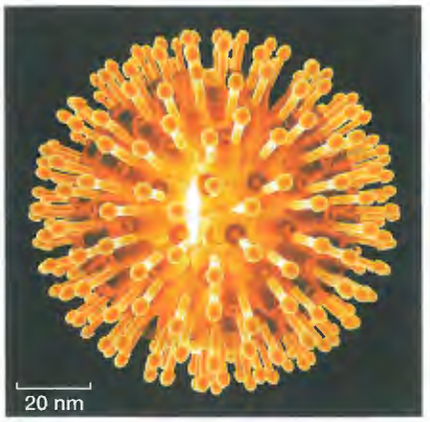

Pozitif-anlamlı tek-zincirli RNA virüsü: Hepatit C virüsü: İnsan karaciğer hastalığının nedeni. Yüzey görüntüsü.

(C)



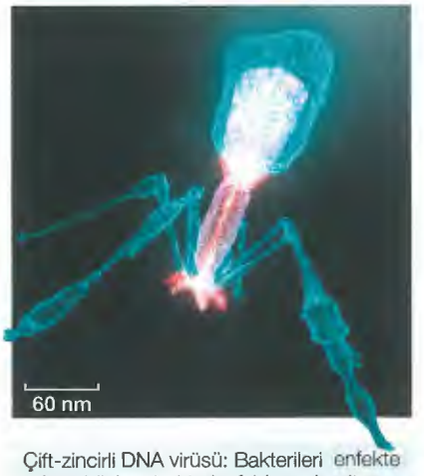

RNA retrovirüs: AIDS'e sebep olan insan bağışıklık eksikliği virüslerinden (HIV) birisi. Kesit görüntüsü.

(D)



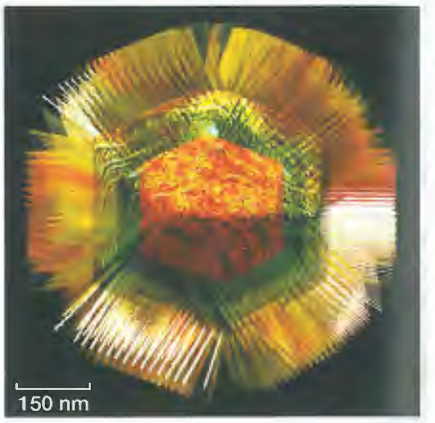

Çift-zincirli DNA virüsü: Pek çok herpes virüsünden (Herpesviridae) birisi. Farklı herpes virüsleri suçiçeği, zona, uçuk ve genital uçuk (HSV1/2) dahil insanlardaki pek çok enfeksiyondan sorumludur. Yüzey görüntüsü.

(E)




Çift-zincirli DNA virüsü: Bakterileri enfekte eden virüslere bakteriyofaj (veya basitçe faj) denilir. T4, bacak benzeri fibrilleri ile konak hücrenin dış tarafına tutunur ve DNA'sını "kuyruğu" içerisinden (buradaki gösterimde pembe yapı) sitoplazmaya enjekte eder.

(F)




Çift-zincirli DNA mimivirüs: Bu, *Acanthamoeba polyphaga* mimivürüs (APMV) bilinen virüsler arasında çapı en büyük olandır ve bazı prokaryot genomlarından daha büyük bir genomu vardır. Kesit görüntüsü.

**26.25 Virüsler Çeşit Çeşittir** Oldukça küçük genomlarının ve yüksek evrimsel hızlarının olması, bazı virüs sınıfları arasında filogenetik ilişkilerin oluşturulmasını zorlaştırmaktadır. Bunun yerine, esas olarak genomlarının genel özelliklerine göre sınıflandırılırlar. Buradaki görüntüler, bilgisayar ressamlarının kriyoelektron mikrograflarına dayalı olarak yaptıkları yeniden tasarlamalardır.

**POZİTİF-ANLAMLI TEK-ZİNCİRLİ RNA VİRÜSLERİ** Diğer tip tek-zincirli RNA virüslerinin genomu, pozitif-anlamlı RNA'dan oluşur. Pozitif-anlamlı genomlar negatif-anlamlı RNA'dan farklı olarak translasyon için hazırdır. Yani, genomun protein translasyonundan önce tamamlayıcı bir zincire replikasyonuna ihtiyaç yoktur. Pozitif-anlamlı tek-zincirli RNA virüsleri, en çok ve farklı çeşitte virüsü içeren sınıftır (**Şekil 26.25B**). Kültür bitkilerinde hastalık yapan birçok virüs bu sınıftadır. Bitkileri enfekte ettikleri zaman, bitki yapraklarında ya da gövdelerinde bir kısım hücreleri öldürerek canlı hücrelerin etrafını çevreleyen renksiz ölü bitki doku yamaları oluştururlar (bu onlara *mozaik* ya da *lekeli virüsler* adını verir; **Şekil 26.26**). Bu grupta; bakterileri, fungusları ve hayvanları enfekte eden diğer virüsler de vardır. Pozitif-anlamlı tek-zincirli RNA virüslerinin sebep olduğu hayvan hastalıklarına çocuk felci, hepatit C ve nezle dahildir. Diğer işlevsel olarak tanımlanmış virüs grupları için de geçerli olduğu gibi, bu virüsler yaşam ağacı boyunca farklı grup hücresel atalardan birden fazla kez evrimleşmiş gibi görünmektedirler.

**RNA RETROVİRÜSLERİ** RNA retrovirüsleri, insan bağışıklık eksikliği virüslerinin (HIV; **Şekil 26.25C**) dahil olduğu grup olarak iyi bilinirler. Önceki iki virüs kategorisi gibi, RNA retrovirüslerinin de tek-zincirli RNA'dan oluşmuş genomları vardır ve muhtemelen kaçmış hücresel elemanlar şeklinde evrimleşmişlerdir.




**26.26 Mozaik Virüsler Tarımda Problemdir** "Mozaik" ya da "leke" virüsleri, en fazla ve çeşitte virüsün bulunduğu sınıftır. Bu, mozaik virüsü ile enfekte olmuş elma ağacı yaprağıdır.

Kendilerini ters (revers) transkriptaz ile rejenere ettiklerinden dolayı, retrovirüsler bu şekilde isimlendirilirler. Omurgalı konaklarının çekirdeklerine retrovirüsler girdiklerinde, virüs revers transkriptaz enzimi viral RNA genomundan cDNA üretir; ve daha sonra çift-zincirli DNA'yı oluşturmak için tek-zincirli cDNA'yı replike eder. Yeni çift-zincirli viral DNA parçasının konak genomuna entegre olmasını, virüs tarafından kodlanan integraz adlı bir enzim katalizler. Daha sonra virüs genomu, konak hücrenin DNA'sı ile birlikte replike olur; entegre olmuş retrovirüs DNA'sı, *provirüs* olarak bilinir. Hücresel türlerin birçok elemanı (retrotranspozonlar gibi; bakınız Kısım 17.3) retrovirüs elemanlarına benzemektedir.

Retrovirüslerin yalnızca omurgalıları enfekte ettikleri bilinmesine karşın, bu virüslerin kısımlarına benzeyen genomik elementler, aralarında bakterilerin, bitkilerin ve birçok hayvanın yer aldığı çeşitli organizmaların genomlarının elemanıdır. Bu virüslerle enfekte olmuş hücreler, muhtemelen kontrolsüz bir replikasyona sürüklendiklerinden, çeşitli kanser tiplerinin gelişimi bazı retrovirüslerle ilişkilidir.

**ÇİFT-ZİNCİRLİ RNA VİRÜSLERİ** Çift-zincirli RNA virüsleri, tek-zincirli RNA atalarından -ya da muhtemelen tam tersi- tekrar tekrar evrilmiş olabilirler. Birbirleriyle yakın ilişkili olmayan bu virüsler, tüm yaşam ağacındaki organizmaları enfekte ederler. Örneğin, çift-zincirli RNA virüsleri, önemli birçok bitki hastalığına sebep olurken, bu tip diğer virüsler çoğu kez insanlarda bebek ishali vakalarına yol açarlar.

### Bazı DNA virüsleri indirgenmiş hücresel organizmalardan evrimleşmiş olabilir

Diğer bir virüs sınıfı, çift-zincirli DNA genomu olanları içermektedir (**Şekil 26.25D-F**). Ayrıca bu grup, hemen hemen tümüyle polifiletiktir (pek çok bağımsız orijiniyle). Bakterileri enfekte eden alışıldık fajların (*bakteriyofaj*) pek çoğu, insanlarda çiçek ve uçuğa sebep olan virüsler gibi çift-zincirli DNA virüsleridir.

Bir kısım biyolog, en azından bazı DNA virüslerinin yüksek oranda indirgenmiş parazitik organizmaları –hücresel yapılarını ve bunun yanı sıra serbest yaşayan canlı organizma olarak yaşama yeteneğini kaybetmiş- temsil edebileceklerini düşünmektedirler. Örneğin, milyon baz çiftten daha fazla bazdan oluşmuş DNA'ları olan mimivirüsler, en büyük DNA virüslerindendir (bakınız Şekil 26.25F). Bu, *Mycoplasma genitalium* gibi bazı parazitik bakterilerin genom büyüklüğün iki katıdır. Bu DNA virüslerinin filogenetik analizleri, onların hücresel organizmalardan tekrar tekrar evrimleştiklerini göstermektedir.

## 26.6 ÖZET

**Virüsler çok çeşitlidir ve yaşam ağacındaki birçok farklı hücresel organizma grubundan bağımsız olarak evrimleşmiş gibidirler. Bazı virüsler, hücresel organizmaların kaçmış elemanlarından evrimleşmiş gibi görünmekteyken, diğerleri parazitik hücresel atalardan evrimleşmiş olabilirler.**

- Virüsleri hücresel organizma filogenisine kesin olarak yerleştirmemizdeki zorlukların bazı sebepleri nelerdir? **Bakınız s. 555**
- Viral orijininin iki ana hipotezini açıklayınız. **Bakınız ss. 555-557**

Görünen o ki, virüslerin muazzam çeşitliliği en azından kısmen, birçok organizmadan kaynaklanan çoklu orijinlerinin sonucudur. Bazıları kaçmış genetik elemanlar şeklinde oluşmuş olabilir ve diğerleri de indirgenmiş ve özelleşmiş parazitleri temsil edebilir. Bazıları bakterilerden köken almış gibi görünmekteyken, diğerleri ökaryotik organizmalardan köken almış gibidir. Virüsleri, yaşam ağacındaki çeşitli dalların yan ürünleri olarak görmek en iyisi olabilir -bazen hücresel genomlardan bağımsız olarak evrimleşirken bazen onlarla rekombine olan. Virüsleri yaşam ağacındaki "kabuk" olarak da düşünebiliriz: ağacının tümünün kesinlikle önemli bir bileşeni, fakat tam olarak ana dallar gibi değil.

# BÖLÜM ÖZETİ

## 26.1 Canlı Dünyası Çeşitlenmeye Nasıl Başlamıştır?

- Canlıların üç domaininden ikisi (Bacteria ve Archaea) prokaryotiktir. Ökaryotlardan, zarla çevrili çekirdeklerinin olmaması dahil çeşitli açılardan farklıdırlar. **İnceleyiniz Tablo 26.1**
- Ökaryotlar, hem Archaea ve hem de Bacteria ile akrabadır; ve bu iki soy hattının üyelerinin birleşmesiyle ortaya çıkmış gibi görünmektedirler. Üç domainin son ortak atası, muhtemelen 2-3 milyar yıl önce yaşamıştır. **İnceleyiniz Şekil 26.1, ANİMASYONLA ÖĞRENME 26.1**
- Prokaryotlar tek tek olabilirler veya zincir ya da kümeler oluşturabilirler. En yaygın üç bakteri morfolojisi **kok** (küre), **basil** (çubuk) ya da **helikstir** (spiral). **İnceleyiniz Şekil 26.2**
- Bazı bakterilerin hücreleri bir araya gelerek, **filamentler** ya da diğer yapıları oluştururlar.

## 26.2 Prokaryotların Başarısının Bazı Anahtarları Nelerdir?

- Prokaryotlar, dünyada en fazla sayıdaki organizmalardır. Diğer organizmaların içi ve yer kabuğunun derinlikleri dahil çok çeşitli çevrelerde bulunurlar.
- Prokaryotlar, bazıları **biyofilm** olarak adlandırılan yoğun filmler şeklinde, kompleks birliktelikler oluşturlar. **İnceleyiniz Şekil 26.3**
- Çoğu prokaryot; taşıma, sindirim ve çevreyi algılamada önemli olan molekülleri içeren hücre duvarına sahiptir. Hemen hemen bütün bakterilerin hücre duvarları, **peptidoglikan** içerir. Arke hücre duvarı, peptidoglikandan yoksundur ve bunun yerine pseudopeptidoglikan (yalancı peptidoglikan) ya da proteinleri içerir. **İnceleyiniz Şekil 26.5, WEB AKTİVİTESİ 26.1**
- Bakteriler **Gram boyamayla** iki gruba ayrılırlar. **Gram-negatif bakteriler**in iç (plazma) ve dış zarları arasında periplazmik boşluk bulunur. Gram-negatif bakterilerin hücre duvarına göre **Gram-pozitif bakteriler**in hücre duvarında, genelde yaklaşık beş kat fazla peptidoglikan bulunur.
- Prokaryotlar, aralarında eksen (aksial) filamentlerinin, gaz kesecik lerinin ve **kamçının** yer aldığı çeşitli araçlarla hareket eder. **İnceleyiniz Şekil 26.6 ve 26.7**
- Prokaryotlar eşeysiz olarak ürerler; fakat genetik rekombinasyon geçirebilirler. Prokaryotlarda, üreme ve genetik rekombinasyon birbiriyle doğrudan bağlantılı değildir.
- Prokaryot metabolizması çok çeşitlidir. Bazı prokaryotlar anaerobik iken diğerleri aerobiktir ve diğerleri de bu tarzlar arasında geçiş yaparlar. Prokaryotlar **fotoototroflar**, **fotoheterotroflar**, **kemolitootroflar** ve **kemoheterotroflar** olarak sınıflandırılırlar. **İnceleyiniz Tablo 26.2**
- Bazı prokaryotların metabolik yolları kükürt ya da azot içerir. **Azot tespit ediciler**, azot gazını organizmaların metabolize edebileceği forma dönüştürür.

## 26.3 Prokaryot Filogenisini Nasıl Çözebiliriz?

- Prokaryotları sınıflandırmak amaçlı ilk girişimler, organizmaların küçük boyutlu olması ve saf kültür olarak onları üretmedeki zorluklar nedeniyle engellenmiştir. Günümüzde prokaryotların filogenetik sınıflandırılması, rRNA nükleotid dizilerini ve yavaş değişim geçiren diğer genleri temel almaktadır.
- Prokaryotların evrimsel geçmişi boyunca **lateral gen transferi** gerçekleşmiş olmasına karşın, prokaryot filogenisinin aydınlatılması halen mümkündür. **İnceleyiniz Şekil 26.10**
- Prokaryot türlerinin yalnızca çok küçük bir kısmı tanımlanmıştır.

## 26.4 Bilinen Belli Başlı Prokaryot Grupları Nelerdir?

- Birkaç büyük taksonomik prokaryot grubu bilinmektedir. Bir prokaryot kladının üyeleri, genelde diğerinden önemli oranda farklıdır. **İnceleyiniz Şekil 26.11 ve 26.19**
- Bakterilerin ana taksonomik gruplarından olan **proteobakteriler**, en fazla sayıda türü içermektedir. Diğer önemli gruplara **siyanobakteriler**, **spiroketler**, **klamidyalar** ve **düşük-GC Gram-pozitifler** dahildir. Bazı **yüksek-GC Gram-pozitifler** önemli antibiyotikleri üretirler.
- Düşük-GC Gram-pozitiflere, günümüze kadar keşfedilmiş en küçük hücresel organizmalardan olan **mikoplazmalar** dahildir.
- Hücre zarlarının dallanmış uzun zincirli hidrokarbonlarındaki eter bağları, arkelerin türemiş karakteridir (sinapomorfisidir).
- Archaea domaininin en iyi çalışılmış grupları, **Euryarchaeota** ve **Crenarchaeota**dır. Euryarchaeota'nın bazı türleri metanojenlerdir; Euryarchaeota üyeleri arasında ekstrem halofiller de bulunur. Bilinen pek çok Crenarchaeota üyesi, termofilik ve asidofiliktir.

## 26.5 Prokaryotlar Çevrelerini Nasıl Etkiler?

- Prokaryotlar azot, oksijen, kükürt ve karbon gibi elementlerin döngüsünde anahtar rol oynarlar. Ölü organizmaları ayrıştıranların bu tip bir rolü vardır.
- Azot tespit eden bakteriler, diğer tüm organizmaların ihtiyaç duyduğu azotu tespit ederler. **Nitrifiye ediciler**, azotu bitkilerin kullanabileceği forma çevirirler ve **denitrifiye ediciler** de azotun atmosfere geri dönmesini sağlar.
- İlkin fotosentetik siyanobakterilerin oksijen üretmeleri, aerobik yaşam formlarını olası kılacak şekilde dünya atmosferini yeniden şekillendirmiştir.
- Birçok hayvanın bağırsaklarında bulunan prokaryotlar, besinlerin sindirilmesinde yardımcı olurlar.
- **Koch postulatları,** bir organizmanın patojen olarak sınıflandırılabileceği kriterleri belirlemektedir. Görece az sayıda bakterinin –ve hiçbir arke üyesinin- patojen olduğu bilinmektedir.

## 26.6 Virüsler Yaşam Ağacında Nereye Yerleşir?

- Virüsler, pek çok farklı hücresel organizma grubundan birçok kez evrimleşmişlerdir. Tek bir taksonomik grubu temsil etmezler.
- Bazı virüsler, muhtemelen hücresel türlerin kaçak genetik elamanlarından köken almışlardır; diğerlerinin de yüksek oranda indirgenmiş parazitler şeklinde evrimleştikleri düşünülmektedir.
- Virüsler, genomlarının doğasına bağlı olarak kategorize edilirler. **İnceleyiniz Şekil 26.25**

## DENEME TESTİ

1. Pek çok prokaryot,
   *a.* hastalık ajanıdır.
   *b.* ribozomları yoktur.
   *c.* en eski ökaryotlardan evrimleşmiştir.
   *d.* hücre duvarları yoktur.
   *e.* kemoheterotrofturlar.
2. Canlı yaşamın üç domaine bölünmesi,
   *a.* her gruptaki organizmalardaki hücre sayısını temel almıştır.
   *b.* esas olarak arkeler ve bakteriler arasındaki ana morfolojik farklılıkları temel almıştır.
   *c.* ökaryotların daha fazla önemini vurgulamaktadır.
   *d.* ilk mikroskop uzmanları tarafından tasarlanmıştır.
   *e.* rRNA ve diğer genlerin nükleotid dizilerinden belirlenmiş filogenetik ilişkileri temel almıştır.
3. Arkelerin genomuyla ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Bakteri genomları gibi, tipik olarak dairesel kromozomlar şeklinde organize olmuşlardır.
   *b.* rRNA genleri içermezler.
   *c.* Her zaman bakteri genomlarından çok daha küçüktürler.
   *d.* Arke hücrelerinin çekirdeğinde bulunurlar.
   *e.* Henüz hiçbir arke genomu dizilenmemiştir.
4. Azot metabolizmasıyla ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğru değildir*?
   *a.* Bazı prokaryotlar atmosferik $N_2$'yi amonyağa indirgerler.
   *b.* Bazı nitrifiye ediciler toprak bakterileridir.
   *c.* Denitrifiye ediciler zorunlu anaeroblardır.
   *d.* Nitrifiye ediciler amonyak ve nitriti oksitleyerek enerji elde ederler.
   *e.* Nitrifiye ediciler olmasaydı, karasal organizmaların azot kaynakları eksik olurdu.
5. Bütün fotosentetik bakteriler,
   *a.* fotosentetik pigment olarak klorofil *a*'yı kullanırlar.
   *b.* fotosentetik pigment olarak bakteriyoklorofil kullanırlar.
   *c.* oksijen gazı salarlar.
   *d.* kükürt parçacıkları üretirler.
   *e.* fotoototrofturlar.
6. Gram-negatif bakteriler,
   *a.* Gram boyama sonrası mavi-mor görünürler.
   *b.* Gram boyama sonrası pembe-mavi görünürler.
   *c.* tümü basil ya da kok formundadır.
   *d.* hücre duvarlarında peptidoglikan içermezler.
   *e.* tümü fotosentetiktir.
7. Endosporlar,
   *a.* virüsler tarafından üretilir.
   *b.* üreme yapılarıdır.
   *c.* çok hassastırlar ve kolaylıkla öldürülürler.
   *d.* dinlenme yapılarıdır.
   *e.* hücre duvarları yoktur.
8. Klamidyalar,
   *a.* en küçük arkelerdendir.
   *b.* insan derisi yüzeyinde yaşarlar.
   *c.* insanlara hiçbir zaman patojenik değildirler.
   *d.* yalnızca diğer organizmaların hücreleri içerisinde parazit olarak yaşarlar.
   *e.* çok basit yaşam döngüleri vardır.
9. Arkeler,
   *a.* hücre iskeletleri vardır.
   *b.* plazma zarlarında kendine özgü lipidleri vardır.
   *c.* yalnızca ılımlı sıcaklıklar ve nötrale yakın koşullarda yaşarlar.
   *d.* tümü metan üretir.
   *e.* hücre duvarlarında önemli miktarda peptidoglikan vardır.
10. Genetik deliller virüslerin,
    *a.* en fazla Bacteria domaini ile ilişkili olduğunu göstermektedir.
    *b.* en fazla Archaea domaini ile ilişkili olduğunu göstermektedir.
    *c.* en fazla Eukarya domaini ile ilişkili olduğunu göstermektedir.
    *d.* birçok farklı hücresel türden birden fazla kez evrimleştiğini göstermektedir.
    *e.* bakteriyel ve arkeal türlerin füzyonu sonucu evrimleştiğini göstermektedir.

## TARTIŞMA

1. Sistematikçi biyologlar, prokaryotları sınıflandırmada, rRNA dizi verilerini niçin metabolizma ya da hücre yapısı verilerinden daha kullanışlı bulmaktadırlar?
2. Lateral gen transferi, prokaryot filogenisi ile ilgili çalışmaları nasıl yanlış yönlendirebilir? Bu sorun nasıl ele alınabilir?
3. Aşağıdaki ilişkili terimlerin üyeleri arasındaki ayrımı yapınız:
   *a.* prokaryotik/ökaryotik
   *b.* zorunlu anaerob/fakültatif anaerob/ zorunlu aerob
   *c.* fotoototrof/fotoheterotrof/kemolitootroflar/kemoheterotrof
   *d.* Gram-pozitif/Gram-negatif
4. Düşük-GC Gram-pozitiflerin endosporları niçin üreme yapıları olarak düşünülmez?
5. Orijinal olarak siyanobakterilere "mavi-yeşil algler" denilmekteydi ve bakterilerle gruplandırılmıyorlardı. Siyanobakterileri bakterilerden ayırma eğiliminin (vazgeçilmiştir) çeşitli nedenlerini değerlendiriniz. Günümüzde niçin siyanobakteriler diğer bakterilerle birlikte gruplandırılmaktadırlar.
6. Yüksek-GC Gram-pozitiflerin büyük bir ticari önemi vardır? Niçin?
7. Termofiller moleküler biyologlar ve biyokimyacıların yoğun ilgisini çekmektedir. Niçin? Bu ilgiyi hangi pratik kaygılar motive edebilir?
8. Biyologlar henüz bir tanesini bile görmedikleri halde, Korarchaeota'yı nasıl tartışabilirler?
9. Virüsleri canlı organizmalar olarak değerlendirir misiniz? Niçin değerlendirirsiniz ya da değerlendirmezsiniz?

## EK ARAŞTIRMA

Kashefi ve Lovley (bakınız Şekil 26.21), isimlendirilmemiş arke türlerini yalnızca elektron alıcısı olarak $Fe^{+3}$ kullandıkları durumda 120°C'nin üzerindeki sıcaklıklarda üretebildiler. Denedikleri diğer hiçbir elektron alıcısı, üremeyi sağlamadı. Kashefi ve Lovley'nin $Fe^{+3}$ kullanarak saptayamadıkları diğer hipertermofilik organizmalar için, aynı ya da farklı yüksek sıcaklık ortamlarını nasıl keşfedebilirsiniz?

# 27 Okaryotların Kökeni ve Çeşitlenmesi

## Bir mikrobiyal ökaryotun bilimin yönünü nasıl değiştirmiş olabileceği

Charles Darwin, yetişkin olduğu dönem boyunca, hiçbir zaman ne olduğu kesin olarak teşhis edilmemiş olan ve kendisini güçsüz kılan bir hastalığa katlanmak zorunda kaldı. Bu hastalığın nedeni ne olursa olsun, Darwin'in kendi çalışmalarını sürdürmesini belirlemesine katkı yapmış gibi görünmektedir. Darwin, kendi otobiyografisinde, "yaşamı boyunca ana zevk aldığı konunun ve tek istihdamının bilimsel çalışmalar olduğunu; ve böyle bir işten duyduğu heyecanın kendisine zamanı unutturduğunu ya da günlük rahatsızlıklarından oldukça uzaklara sürüklediğini" yazmıştır. Bilim, Darwin'e kendi ağrılarını unutturan bir memnuniyet sağlamıştır.

Bir varsayım, Darwin'in Chagas hastalığına yakalanmış olduğudur. Birçok mikrobiyal ökaryottan biri olan *Trypanosoma cruzi* türünün neden olduğu bu hastalık, günümüzde, özellikle Orta ve Güney Amerika'da yaşayan 16-18 milyon kişiyi etkilemektedir. *Trypanosoma*, kişilere, *Trypanosoma* ile enfekte olmuş kurbanlarından kan emen ve ondan sonrada çoğunlukla yara çevresine dışkı bırakan *Rhodnius* cinsine ait böcekler tarafından nakledilir. İnsanlar, böceği ezince ya da yarayı kaşıyınca, bu böceğin dışkısında bulunan *Trypanosoma* ile enfekte olabilir. Darwin'in, HMS *Beagle* ile yaptığı dünya turu sırasında tutmuş olduğu günlüklerden bu parazitle bu yolla enfekte olmuş olduğu anlaşılmaktadır. Darwin, 25 Mart 1835'de Arjantin'i ziyaret ederken aşağıdakileri not etmiştir:

> *Geceleyin bir* Benchuca *saldırısı (henüz ismi konmamış) yaşadım…bu böcek, Pampas'ın kan emen siyah renkli büyük bir böceğidir. Yaklaşık bir inç uzunluğunda olup kanatsız olan bu yumuşak vücutlu böceğin vücut üzerinde dolaştığını hissetmek çok iğrençtir. Onlar, kan emmeden önce oldukça incedirler fakat kan emdikten sonra yuvarlak ve şişkin hale gelirler; ve bu durumda kolayca ezilirler.*

Darwin'in giriş cümleleri, *Trypanosoma cruzi* taşıyan bir hemipter tarafından ısırılmış olduğunu tanımlamaktadır, onun için Darwin'in bu parazitle enfekte olmuş olduğu açıktır. Gerçi, Darwin, bu böceklerin davranışlarını öğrenmek için deneyler de yapmıştır. Darwin, "eğer bu kan emen böceğe bir parmak sunulacak olursa, kan emmek için hemen vantuzunu çıkardığı ve eğer izin verilecek olursa kan emdiğini" günlüğünde yazmıştır.

Yılda 40.000'den fazla insanın ölümüne yol açan Chagas hastalığını tedavi etmek için, ne bir aşı ne de etkili



**Ölümcül Kargo Taşıyan Bir Katil** Bir böcek cinsi olan *Rhodnius*'un bu üyesi, bir "katil böcektir", insandaki Chagas hastalığının etkeni olan *Trypanosoma cruzi* türünü nakleden birkaç türden birisidir.



**Bir Küme Halindeki Katiller** Bu *Leishmania major* gibi bazı trypanosom türleri, kamçılarının etrafına salgılanmış müsilaj içerisinde bir araya gelerek kümeler oluştururlar; hiç kimse, onların niçin bu şekilde davrandıklarından emin değildir.

herhangi bir ilaç mevcut değildir. Diğer trypanosom türleri, aralarında leişmaniyazis (60.000 ölü/yıl) ve Afrika uyku hastalığının (50.000 ölü/yıl) yer aldığı güçsüz bırakıcı diğer hastalıklara yol açar. Bu hastalıkların her birinde enfeksiyona yol açan organizma, bizler gibi ökaryottur; ve bu trypanosom türlerine toksik olan ilaçlar aynı zamanda insanlar için de toksiktir. Bakteriyel hastalıkların tedavisi, çoğunlukla, prokaryot ve ökaryot arasındaki birçok farklılığı esas alıp sadece bakteriler hedef alınmasına karşın, Chagas hastalığı gibi mikrobiyal ökaryotların neden olduğu hastalıkları tedavi etmek, ekseriyetle çok daha zordur.

**BU BÖLÜMDE** Ökaryotların ortaya çıkmasını ve erken çeşitlenmesini ve bazı bir hücreliler tarafından başarılan kompleksliği tanımlayacağız. Daha sonra, mikrobiyal ökaryot vücut formları ve adaptasyonları konusundaki bazı çeşitlilikleri inceleyeceğiz ve belli başlı ökaryot gruplar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkileri hakkında günümüzde gelişmiş olan görüşü sunacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


27.1 Ökaryotik Hücre Nasıl Ortaya Çıkmıştır?
27.2 Protist Çeşitliliğinden Hangi Özellikler Sorumludur?
27.3 Protista Üyeleri Çevrelerindeki Dünyayı Nasıl Etkiler?
27.4 Protista Üyeleri Nasıl Çoğalır?
27.5 Ökaryotlar Arasındaki Evrimsel Akrabalık İlişkileri Nelerdir?


# 27.1 Ökaryotik Hücre Nasıl Ortaya Çıkmıştır?

Eukarya domaininin çoğu üyesi, bize aşina gelir. Ağaçları, mantarları ve böcekleri sırasıyla bitkiler, funguslar ve hayvanlar olarak tanımlamamızda hiçbir sorunumuz yoktur. Ancak, göz kamaştırıcı çeşitlilik sergileyen diğer ökaryotlar –çoğunluğu mikroskobik organizmalar- bu üç gruptan herhangi birisine uymaz. Bitki, hayvan ya da mantar olmayan ökaryotlar, geleneksel olarak **protistler** içerisine "yerleştirilmiştir". Bununla birlikte, filogenetik analizler, gruplandırma yapılırken "protistler" içerisine konan birçok grubun birbirleriyle yakından ilişkili olmadığını, fakat *parafiletik* olduklarını, açıkça ortaya koymuştur (bakınız Şekil 22.14). Böylece "protist" kelimesi, resmi bir taksonomik grubu tanımlamaz; fakat kullanımı kolay bir terimdir– yani, "bitki, hayvan ya da mantar olmayan tüm ökaryotları" söylemenin kestirme yoludur.

### Protistlerin çeşitliliği, hem morfolojide hem de filogenide kendini gösterir

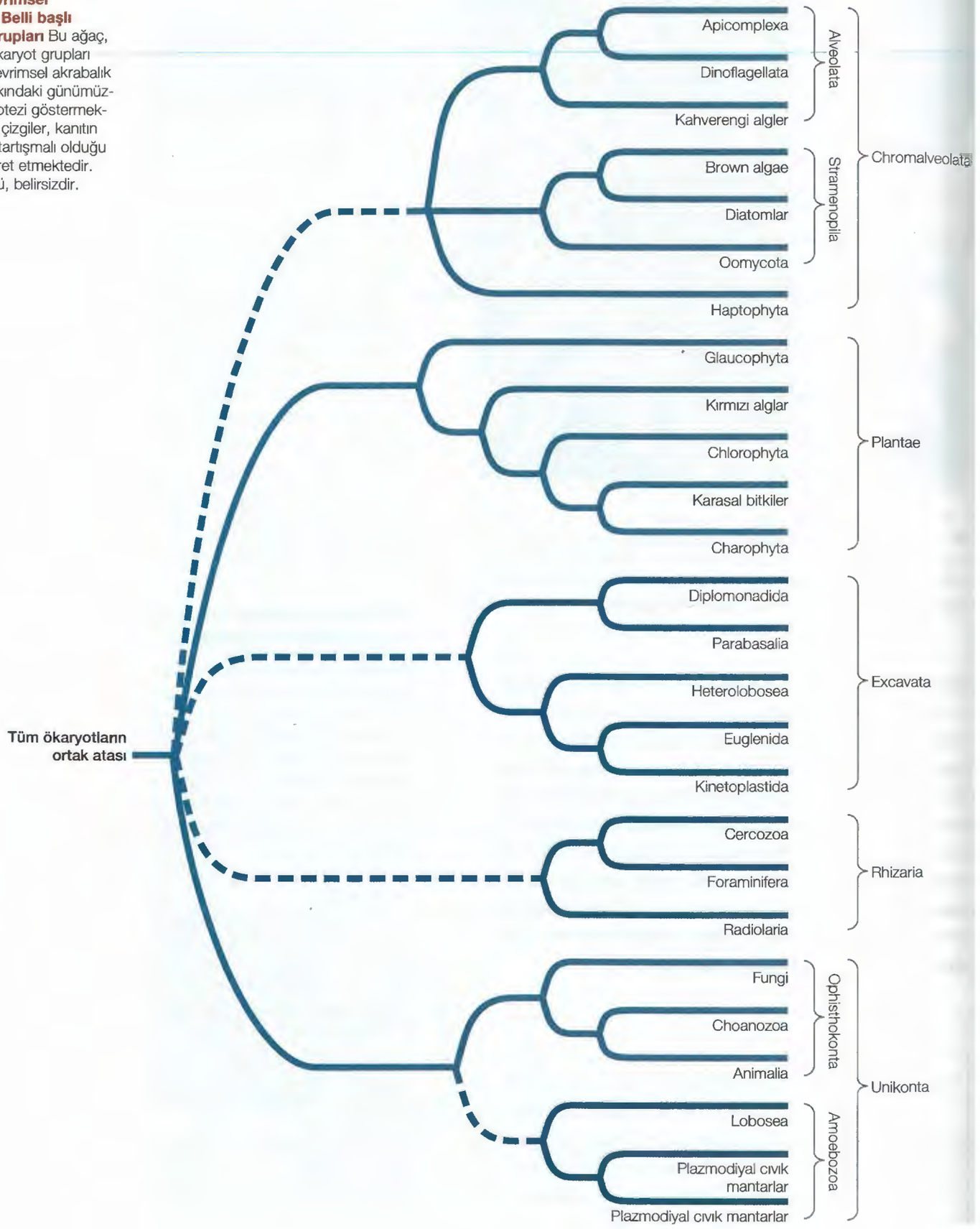
Protistler, biyolojilerinde olduğu kadar evrimsel akrabalık ilişkileri bakımından da, iyi bilinen diğer üç ökaryotik grubun her hangi birisinden daha fazla çeşitlilik gösterir. Bazı protistler hareketliyken diğerleri değildir; bazıları fotosentez yapar, diğerleri heterotroftur; çoğu bir hücrelidir, fakat bazıları çok hücrelidir (**Tablo 27.1**). Çoğu mikroskobiktir, fakat bazıları kocamandır: örneğin kelp adı verilen dev su yosunu, bir futbol sahasından daha uzun olabilecek kadar büyüyebilir. Protistlerin bir hücreli türlerini, *mikrobiyal ökaryotlar* olarak ifade ederiz; fakat iri ve çok hücreli protistlerin var olduğunu da unutmayınız.

Belli başlı ökaryot soy hatlarının filogenisi, araştırma ve tartışma konusu olarak varlığını sürdürmektedir. Protistlerin bazı grupları, hayvanlara ve mantarlara daha yakınken diğerleri karasal bitkilere daha yakındır; bazıları ise bu tanıdık ökaryotların herhangi birisiyle sadece uzaktan ilişkilidir (**Şekil 27.1**).

### Hücresel özellikler ökaryotların monofiletik olduğunu destekler

Ökaryotik hücreler, prokaryotik hücrelerden birçok bakımdan farklılık gösterir; ve ökaryotların bu kendine özgün karakterleri, bizi ökaryotların monofiletik olduğu sonucuna götürür. Başka bir değişle, hem protistlerin pek çok farklı soy hatlarına ve hem de bitkilere, hayvanlara ve mantarlara çeşitlenen tek bir ökaryotik ata vardı. Evrimsel süreçlerin doğası nedeniyle, ökaryot-

**27.1 Bir Evrimsel Bağlamda Belli başlı Ökaryot Grupları** Bu ağaç, belli başlı ökaryot grupları arasındaki evrimsel akrabalık ilişkileri hakkındaki günümüzdeki bir hipotezi göstermektedir. Kesik çizgiler, kanıtın zayıf ya da tartışmalı olduğu kladlara işaret etmektedir. Ağacın kökü, belirsizdir.



## TABLO 27.1

### Belli başlı Ökaryot Kladları

| KLAD | ÖZELLİKLERİ | ÖRNEK (CİNS) |
|---|---|---|
| **Chromalveolata** | | |
| Haptophyta | Birhücreli, ekseriyetle kalsiyum karbonat pullar | *Emiliania* |
| Alveolata | Plazma zarının altında kese benzeri yapılar | |
| Apicomplexa | Konağa sızmak için apikal kompleks | *Plasmodium* |
| Dinoflagellata | Altın sarısı- kahverengi renk veren pigment | *Gonyaulax* |
| Ciliophora | Siller; iki tip çekirdek | *Paramecium* |
| Stramenopila | Tüylü ve düz kamçı | |
| Kahverengi algler | Çok hücreli; denizel, fotosentetik | *Macrocystis* |
| Diatomlar | Birhücreli; fotosentetik; iki-parçalı hücre | *Thalassiosira* |
| Oomycota | Çoğunlukla sönositik; heterotrof | *Saprolegnia* |
| **Plantae** | | |
| Glaucophyta | Kloroplastlarda peptidoglikan var | *Cyanophora* |
| Kırmızı algler | Kamçı yok; klorofil *a* ve *c*, fikoeritrin | *Chondrus* |
| Chlorophyta | Klorofil *a* ve *b* | *Ulva* |
| *Karasal bitkiler (Blm.28-29) | Klorofil *a* ve *b*; korunmuş embriyo | *Ginkgo* |
| Charophyta | Klorofil *a* ve *b*; mitotik iğ iplikleri karasal bitkilerdeki gibi yönelmiş | *Chara* |
| **Excavata** | | |
| Diplomonadida | Mitokondri yok; iki çekirdekli; kamçılı | *Giardia* |
| Parabasalia | Mitokondri yok; kamçı ve dalgalı zar | *Trichomonas* |
| Heterolobosea | Amipsi ve kamçılı evreler arasında geçiş yapabilir | *Naegleria* |
| Euglenida | Kamçılı; hücre yüzeyini destekleyen spiral protein şeritler var | *Euglena* |
| Kinetoplastida | Mitokondri içerisinde kinetoplast var | *Trypanosoma* |
| **Rhizaria** | | |
| Cercozoa | İplik şeklinde yalancı bacaklar | *Cercomonas* |
| Foraminifera | Dallanmış uzun yalancı bacaklar; kalsiyum karbonat kabuk | *Globigerina* |
| Radiolaria | Camsı iç iskelet, ince ve sert yalancı bacaklar | *Astrolithium* |
| **Unikonta** | | |
| Ophisthokonta | Tek bir posteriyör kamçı | |
| *Fungi (Blm.30) | Absorbsiyonla beslenen heterotroflar | *Penicillium* |
| Choanozoa | Sünger hücrelerine benzerler; heterotrof; kamçılı | *Choanoeca* |
| *Animalia (Blm. 31-33) | Yiyerek beslenen heterotroflar | *Drosophila* |
| Amoebozoa | Lob şeklinde yalancı bacakları olan amipler | |
| Lobosea | Bireysel olarak beslenirler | *Amoeba* |
| Plazmodiyal cıvık mantarlar | Sönositik beslenen gövdeler oluştururlar | *Physarum* |
| Hücresel cıvık mantarlar | Hücreler, psödoplazmodyum içerisinde benliklerini korurlar | *Dictyostelium* |

*Yıldız işaretiyle işaretlenmiş olan kladlar, çok hücreli organizmalardan oluşturulmuştur ve işaret edilen bölümlerde tartışılacaktır. Listelenmiş olan diğer tüm gruplar, burada protist olarak ele alınmıştır.

ların birçok sinapomorfisi, şüphesiz aynı anda ortaya çıkmaz. Bu olaylar sırasında küresel çevrenin çok büyük değişiklikler – kullanılabilir oksijenin çok düşük düzeyden yüksek düzeye değiştiği- geçirdiğini göz önünde bulundurarak yeni bir hücre tipinin evrimleşmesine yol açan en önemli olaylar hakkında bazı mantıklı çıkarımlar yapabiliriz (bakınız Kısım 25.3). Ancak, bu çıkarımlar mantıklı ve ayağı yere basmasına karşın, halen daha tahmine dayandığını unutmayın; burada takip ettiğimiz hipotez, günümüzde biyologların dikkate aldığı birkaç hipotezden biridir. Biz burada, ökaryotik kökenlerin zorlu sorusu hakkında düşünmek için bir çerçeve dahilinde, ökaryotik hücrenin kökeni üzerine önde gelen teoriyi tanımlamaktayız.

## Bugünkü ökaryotik hücre birkaç adımda ortaya çıktı

Bugünkü ökaryotik hücrenin ortaya çıkmasından önce gelişen birkaç olay:

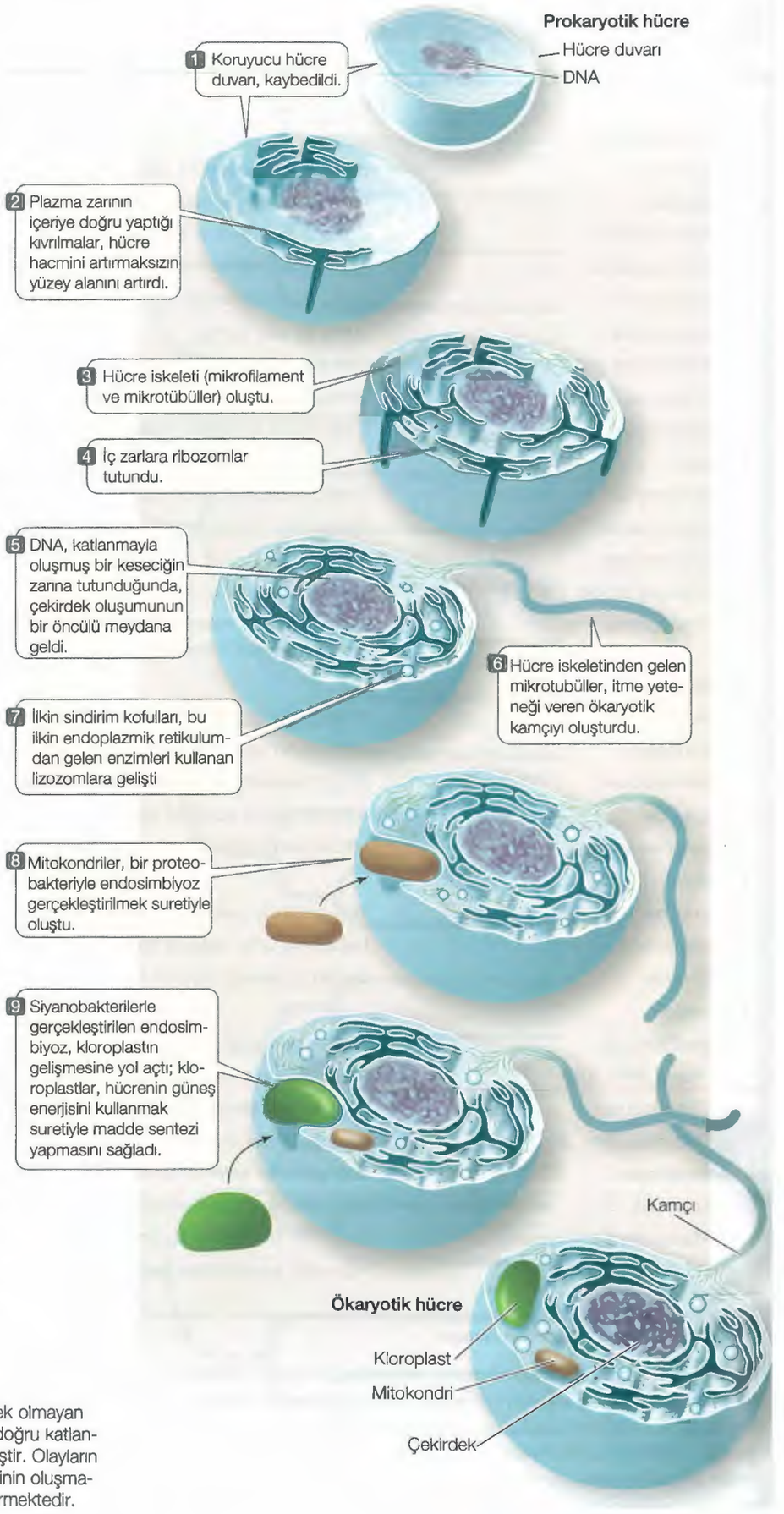
- Bir esnek hücre yüzeyinin doğuşu
- Hücre iskeletinin ortaya çıkması
- Kromozom şeklinde organize olmuş olan genomu içerisine alan bir çekirdek zarfının meydana gelmesi
- *Sindirim kofullarının* belirmesi
- Belirli organellerin *endosimbiyozla* kazanılması

**ESNEK OLAN HÜCRE YÜZEYİNİN ALT BÖLÜMLERE AYRILMASI** Çoğu fosil prokaryot, çubuk gibidir; ve biz, bu eski organizmaların günümüzdeki çoğu prokaryotlar gibi katı bir hücre duvarlarına sahip olduklarını varsayarız. Ökaryotik duruma doğru giden ilk adım, bir atasal prokaryotik hücre tarafından hücre duvarının kaybedilmesidir. Birçok bakteri yeni tipte hücre duvarı geliştirmiş olmasına karşın, hücre duvarının olmaması durumu günümüzde yaşayan bazı bakterilerde görülmektedir. Şimdi, hücre duvarı olmaksızın esnek bir hücreye yol açan olasılıkları göz önüne getirelim.

İlk olarak, hücrenin boyutunu düşünün. Bir hücrenin büyüklüğü arttığında, onun yüzey alanının hacme oranı azalır (bakınız Şekil 5.2). Yüzey alanı artırılamadıkça, hücre hacmi üst limite ulaşmayacaktır. Eğer hücrenin yüzeyi esnek olursa, içeriğe doğru katlanabilir ve kendisini karmaşık hale getirerek gaz ve besin alışverişi için daha büyük yüzey alanı yaratır (**Şekil 27.2**).

Hücre, katlanmaya izin verecek düzeyde esnekliğe sahip bir yüzeyle, bulunduğu ortamdan yeterli hızda madde alış verişi yapmak suretiyle daha büyük hacmi ve daha hızlı metabolizmayı sürdürebilir (Şekil 27.2, adım 1-2). Dahası, esnek bir yüzey, çevreden koparak almış olduğu şeyleri endositozla hücre içerisine getirir.

**HÜCRE YAPISINDA VE İŞLEVİNDEKİ DEĞİŞİKLİKLER** Ökaryotik hücrenin evrimindeki diğer erken adımların, üç ilerleme şeklinde gerçekleşmiş olması olasıdır: ribozomların tutunmuş olduğu iç zarların oluşması (bu zarların bazıları DNA'yı sarar); bir hücre iskeletinin belirmesi; ve sindirim kofullarının gelişmesi (Şekil 27.2, adım 3-7).




**27.2 Prokaryotik Hücreden Ökaryotik Hücreye** Esnek olmayan prokaryotik hücre duvarının kaybı, plazma zarının içeriye doğru katlanmasına ve daha büyük yüzey alanı yaratmasına izin vermiştir. Olayların burada gösterilmiş olan olası evrimsel sırası, hücre iskeletinin oluşmasını ve genetik materyalin çekirdek içerisine alınmasını içermektedir.

Mikrofilamentlerden ve mikrotubüllerden meydana gelmiş olan hücre iskeleti, hücreyi destekler ve hücre biçiminde değişiklikler yapılabilmesine, kardeş kromozomların dağıtılmasına ve artık daha büyük olan hücrenin bir kısmından diğer kısımlarına maddelerin hareket ettirilmesine izin verir. Hücre iskeletinde bulunan mikrotubüller, bazı hücrelerde, ökaryotlardaki tipik kamçının oluşmasına yol açmıştır. Hücre iskeletini kökeni, birçok hücre iskeleti proteinini kodlayan genlerin homologlarının günümüzdeki prokaryotlarda bulunmuş olmasıyla daha anlaşılır hale gelmektedir.

Bir prokaryotik hücrenin DNA'sı, kendi plazma zarı üzerinde bir yere tutunur. Eğer plazma zarının o bölgesi, hücre içerisine doğru katlanırsa, ökaryotik hücrenin birincil özelliği olan *çekirdeğin* evrimleşmesine doğru ilk adım atılmış olacaktır.

Böyle bir ara hücre formundan bir sonraki adım, muhtemelen *fagositozdu* –diğer hücreleri yutma ve sindirme yeteneği. Hücre iskeleti ve çekirdek zarfı, ökaryotik soy hattında erken dönemde ortaya çıkar. Erken ökaryotlar, aynı zamanda, birbiriyle ilişkili endoplazmik retikulum ve Golgi aygıtına ve belki de ökaryotik tipte bir ya da daha fazla sayıda kamçıya sahip olmuş olabilir.

**ENDOSİMBİYOZ VE ORGANELLER** Yukarıda özetlenmiş olan süreçler gerçekleşirken siyanobakteriler, aynı zamanda, fotosentezin ürünü olarak oksijen gazı üretiyordu. Atmosferde $O_2$ düzeyinin artması, feci sonuçlar doğurmuştur; çünkü o dönemdeki organizmaların çoğu (arkeler ve bakteriler), okside edici bu yeni çevreye hoşgörü gösteremezdi. Fakat bazı prokaryotlar, bu değişikliklerle başa çıkmayı başardı, ve –neyse ki bizim için de– yeni bazı fagositik ökaryotların da bunu başarmasını sağladı.

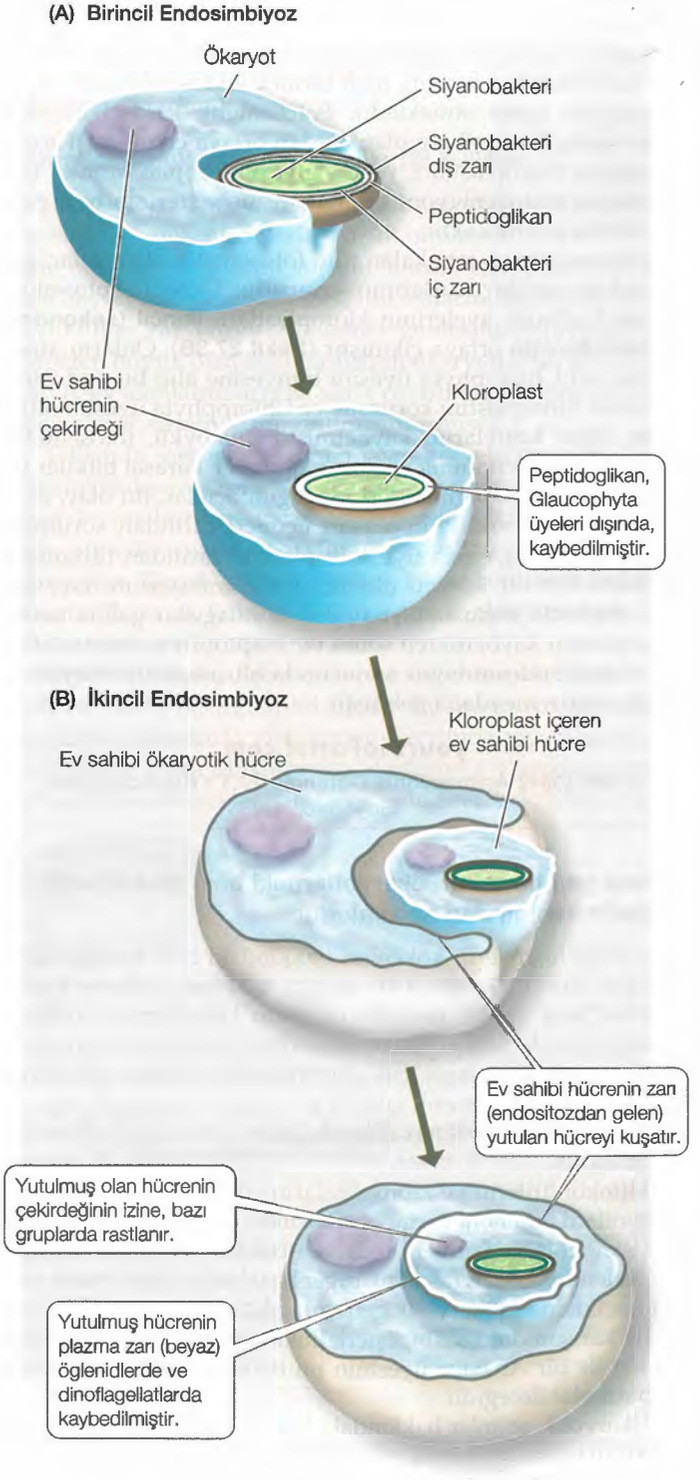
Yaklaşık bu zamanda, endosimbiyoz devreye girmiş olabilir (Şekil 27.2, adım 8-9). Bazı organellerin, eski ökaryot hücreler tarafından yutulmuş fakat sindirilmemiş prokaryotların soyları olduğunu ileri süren endosimbiyoz teorisini hatırlayınız (bakınız Kısım 5.5). Eukarya'nın tarihinde bir ciddi endosimbiyotik olay, mitokondrinin ortaya çıkmasında proteobakterinin yapıya katılmasıdır. Bu yeni organelin başlangıçtaki birincil işlevi, muhtemelen, oksijeni suya indirgeyerek detoksifiye etmekti. Daha sonra, bu indirgenme işlemi, hücre solunumunda ATP'nin oluşturulmasıyla eşleştirildi (bakınız Bölüm 9). Bu adımın tamamlanması üzerine, temel modern ökaryotik hücre oluşumu tamamlandı.

Bazı önemli ökaryotlar, başka endosimbiyotik adımın sonucunda ortaya çıkmıştır; bu olayda, günümüzdeki siyanobakterilere akraba olan bir prokaryotun yapıya katılarak kloroplastı oluşturması söz konusudur.

### Kloroplastlar endosimbiyozdaki bir araştırma konusudur

Birkaç farklı grupta yer alan ökaryotlar, kloroplastlara sahiptir; ve kloroplast taşıyan grupların, birbiriyle uzaktan akraba olan birkaç klad içerisinde yer aldığı görülmektedir. Bu gruplardan bazıları, sahip oldukları kloroplastın içerdiği fotosentetik pigmentler bakımından farklılık göstermektedir. Ve ileride göreceğimiz gibi, kloroplastların hepsi bir çift zarla çevrelenmiş değildir –mikrobiyal bazı ökaryotlardaki kloroplastlar, *üç* ya da *daha fazla* sayıda zarla sarılmıştır. Biz, şimdi, bu gözlemlerimizi endosimbiyozun dikkat çekici bir serisi bakımından gözden geçiriyoruz; bu endosimbiyoz olayı, elektron mikroskopisi ve nükleik asit sekansı karşılaştırmalarından elde edilen kapsamlı kanıtlarla desteklenmektedir.

Kloroplastların tümü, daha büyük bir ökaryotik hücre tarafından bir siyanobakterinin yutulduğu atalarına kadar geri




**27.3 Kloroplastların "Soyağacındaki" Endosimbiyotik Olaylar** (A) Birincil endosimbiyozun tek bir kere tekerrür etmesi, hemen hemen günümüzdeki kloroplastların tümünü ortaya çıkarmıştır. Bir ökaryotik hücre, bir siyanobakteriyi yuttu; fakat onu sindirmedi. (B) İkincil endosimbiyoz olayı –yani, kloroplast içeren hücrenin başka bir ökaryot hücre tarafından alınıp bünyesinde tutulması- birbirinden bağımsız olarak birkaç kez gerçekleşmiştir.

izlenmektedir (Şekil 27.3A). **Birincil (primer) endosimbiyoz** olarak bilinen bu olay, fotosentetik ökaryotları doğuran adımdır. Bir Gram-negatif bakteri olan siyanobakteri, hem iç zara ve hem de dış zara sahiptir. Böylece orijinal kloroplastlar, kendilerini çevreleyen iki zara sahipti – yani, siyanobakterinin iç ve dış zarları. Bakterinin peptidoglikan içeren duvarının kalıntıları, *Glaucophyta* üyelerinin kloroplast zarları arasında çok az miktarda peptidoglikan formunda mevcuttur; *Glaucophyta*, siyanobakterinin birincil endosimbiyozunun ardından dallanmış olan ilk mikrobiyal ökaryot gruptur.

Birincil endosimbiyoz, "yeşil alglerin" (*Chlorophyta* ve *Charophyta* dahil) ve *kırmızı alglerin* kloroplastlarının meydana gelmesine yol açar. Filogeni çalışmaları, bu birbirinden uzak soy hatlarının her birinin, tekli birincil endosimbiyoza kadar izlendiğine işaret etmektedir. Fotosentetik karasal bitkiler, daha sonra, bir yeşil alg olan atadan ortaya çıkmıştır. Kırmızı alglerin kloroplastları, yeşil alglerin kloroplastlarında bulunmayan endosimbiyont orijinal siyanobakterinin bazı pigmentlerini içermektedir.

Hemen hemen arta kalan tüm fotosentetik ökaryotlar, endosimbiyozun ilave turlarının sonucudur. Örneğin, fotosentez yapan *Euglenida* üyelerinin kloroplastları, **ikincil (sekonder) endosimbiyozla** ortaya çıkmıştır (Şekil 27.3B). Onların atası, bir hücreli Chlorophyta üyesini bünyesine alıp bu endosimbiyontun kloroplastını korumuş ve Chlorophyta üyesini oluşturan diğer kısımlarını kaybetmiştir. Bu öykü, fotosentetik Euglenida üyelerinin niçin Chlorophyta ve karasal bitkiler ile aynı fotosentetik pigmentleri taşıdığını açıklar. Bu olay, aynı zamanda, öglenoid kloroplastın üçüncü zarından sorumludur; bu zar, Euglenida üyesinin plazma zarından türemiştir (endositozun bir sonucu olarak). Endosimbiyozun ilave bir turu (**üçüncül endosimbiyoz**), bir dinoflagellat galiba kendi kloroplastını kaybettikten sonra bir Haptophyta üyesini(kendisi ikincil endosimbiyoz sonucunda oluşmuştur) bünyesine aldığı zaman meydana gelmiştir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 27.1 • Kloroplastların Soyağacı

### Lateral gen transferi, ökaryotlardaki bazı prokaryotik genlerin varlığından sorumludur

Ökaryotik hücrelerin kökenleri hakkındaki bazı belirsizlikler, varlığını korumaktadır. Lateral gen transferi (bakınız Kısım 26.4 ve Şekil 26.10), hem ökaryotların kökenlerinin incelenmesini hem de prokaryotlar arasındaki akrabalık ilişkilerinin incelenmesini karmaşık hale getirmektedir. Lateral gen transferi, devam eden genetik analizler sayesinde ökaryotlarda bulunduğu saptanan bakteri kökenli genlerin sayısının artışından sorumludur.

Mitokondrilerin ve kloroplastların endosimbiyotik kökeni, ökaryotlardaki enerji metabolizmasında (solunum ve fotosentez) işlev gören enzimleri kodlayan bakteri genlerinin varlığının nedenini açıklar; fakat bu, diğer bazı bakteri genlerinin varlığını açıklamaz. Ökaryotik genom, açıkça, farklı kökenli genlerin bir karışımıdır. Yeni bir öneri, Eukarya'nın bir Gram-negatif bakteri ile bir Archaea üyesinin mutualistik kaynaşmasından doğmuş olabileceğidir.

Ökaryotik orijinler hakkındaki birçok ilginç fikir, ilave verileri ve analizleri beklemektedir. Biz, bu soruların ve diğerlerinin, nihayetinde ilave araştırmalara yol açacağını bekleyebiliriz.

## 27.1 ÖZET

**Günümüzdeki ökaryotik hücre, büyük olasılıkla, bir atasal prokaryottan endosimbiyoz olayının da yer aldığı birkaç aşamada meydana gelmiştir. Birincil endosimbiyoz, serbest yaşayan bir organizma tarafından bir bakterinin yutulmasını gerektirir; bir bakterinin endosimbiyozu, muhtemelen, mitokondrinin meydana gelmesine yol açarken, fotosentez yapan ökaryotların kloroplastlarının, bir siyanobakterinin endosimbiyozuyla ortaya çıkmış olduğu düşünülmektedir.**

- Protistlerin monofiletik olmaktan daha ziyade parafiletik olarak tanımlanmalarının nedenini açıklayınız. Bakınız s. 561, Tablo 27.1 ve Şekil 27.1
- Esnek bir hücre yüzeyinin gelişimi, ökaryotik hücre tarihinde niçin bir anahtar olaydır? Bakınız s.564
- Prokaryotik bir hücreden ökaryotik hücrenin evriminde yer alan olası bazı olayları tanımlayınız. Bakınız ss. 564-565 ve Şekil 27.2
- Birincil ve ikincil endosimbiyoz arasındaki fark nedir? Bakınız s. 566 ve Şekil 27.3

Prokaryotik durumdan ökaryotik duruma götüren, bilinen ve varsayılan bazı aşamaları göz önünde bulundurarak, şimdi, bu yeni özelliklere sahip erken ökaryotların bu özellikleri nasıl kullandığına göz atalım.

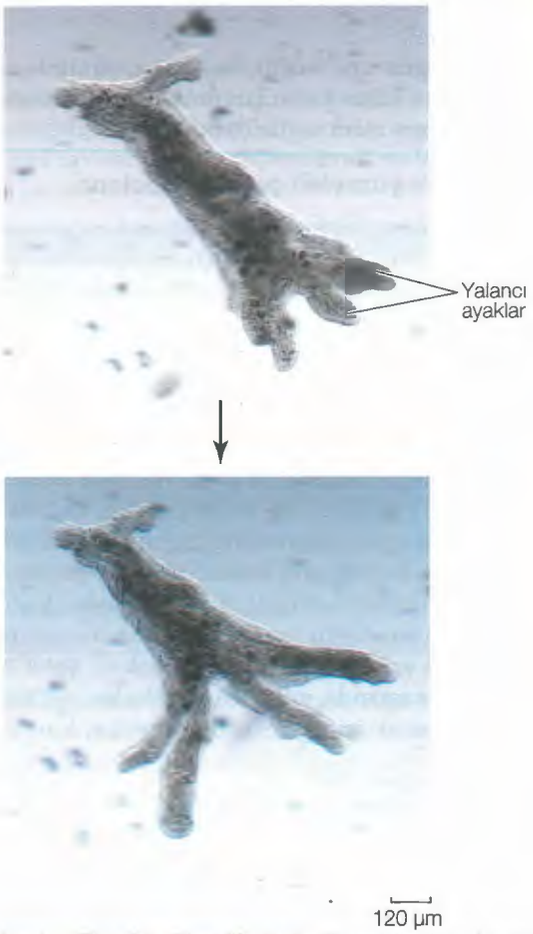
## 27.2 Protist Çeşitliliğinden Hangi Özellikler Sorumludur?

Ökaryotik hücre, bazı çok kullanışlı özelliklere sahiptir (Bölüm 5'de ayrıntısı verilmiştir). Hücre iskeleti, çeşitli şekillerde hareket etmeye izin verir ve aynı zamanda hücresel elemanların (özellikle mitotik ve mayotik kromozomların) kontrollü hareketlerini idare eder. Ökaryotların özelleşmiş organelleri, çeşitli aktiviteleri destekler. Bu araçlara sahip olan ökaryotlar, birçok çevreyi keşfedebilmiş ve çeşitli besin kaynaklarını kullanmıştır.

### Protistler çok farklı nişleri işgal eder

Çoğu protist, suculdur. Bazıları denizel ortamlarda, bazıları tatlısularda ve bazıları da konak organizmaların vücut sıvılarında yaşarlar. Sucul protistlerin birçoğu planktondur: serbest-yüzücü sucul organizmalardır. *Cıvık mantarlar* nemli topraklarda, hayvan dışkılarında ve çürüyen ağaçların ayrışmakta olan nemli kabukları içerisinde yaşar. Diğer mikrobiyal protistler, aynı zamanda, topraktaki su içerisinde yaşarlar; ve onların bazıları, toprak bakterileri üzerinde avlanarak küresel azot döngüsüne katkı yaparlar ve onların azot bileşiklerinin nitrata geri dönüşümünü sağlarlar.

Protistler arasında pek çok metabolik yaşam tarzı vardır. Bazı protistler fotosentetik ototrof; bazıları heterotrof ve bazıları da ototrof ve heterotrof beslenme tarzları arasında kolayca geçiş yapabilmektedir. Bazı heterotroflar yiyeceklerini yerler; aralarında pek çok parazitin yer aldığı diğer türler ise besin maddelerini bulundukları ortamdan absorblarlar.




**27.4 Hareket Etmekte Olan Bir Amip** Onun akmakta olan yalancı bacakları, amip hareket ederken ve beslenirken sürekli olarak biçim değiştirir.

İki genel terim, bazen, protistlerin iki geniş grubuna işaret etmek için kullanılır: *protozoa* ve *algler*. Bunlar, bazı benzer özelliklere sahip uzaktan akraba türlerin oluşturduğu grubu tanımlamak için kullanılan kullanışlı terimlerdir. *Protozoa* terimi, eskiden sıklıkla hayvan olarak sınıflandırılmış olan ve çoğunlukla diğer türleri yiyerek yaşam süren çeşitli protist gruplarına işaret etmektedir. Benzer şekilde, *algler* terimi (çoğulu *algae;* tekili *alga*), fotosentetik protistlerin çeşitli gruplarına işaret etmektedir. Ancak, bu terimlerin hiçbirisi, resmi bir taksonomik grubu tanımlamamaktadır.

## Protistler çeşitli şekillerde hareket ederler

Birkaç protist grup, hareketten tamamıyla yoksun organizmalardan oluşmasına karşın, çoğu gruplar, amipsi hareketle, siller sayesinde hareketle ya da kamçı hareketiyle hareket eden organizmaları içermektedir. Bu hareket tiplerinin her biri, hücre iskeletinin faaliyetleri üzerine dayanmaktadır.

*Amipsi harekette,* hücre **psödopodlar** ("yalancı ayak") meydana getirir; bunlar hücreden dışarıya doğru uzanan ve hücrenin biçimini sürekli olarak değiştiren yapılardır. Bir tanesi **Şekil 27.4**'de gösterilmiş olan böyle hücreler, basitçe bir psödopod uzatır ve daha sonra bunun içerisine akabilir. Sitoplazmanın bölgeleri, daha sıvı durum ile daha katı durum arasında değişim gösterir, ve hücre iskeleti mikrofilamentlerinin oluşturduğu ağ, daha sıvı sitoplazmayı ileriye doğu akması için sıkıştırır.

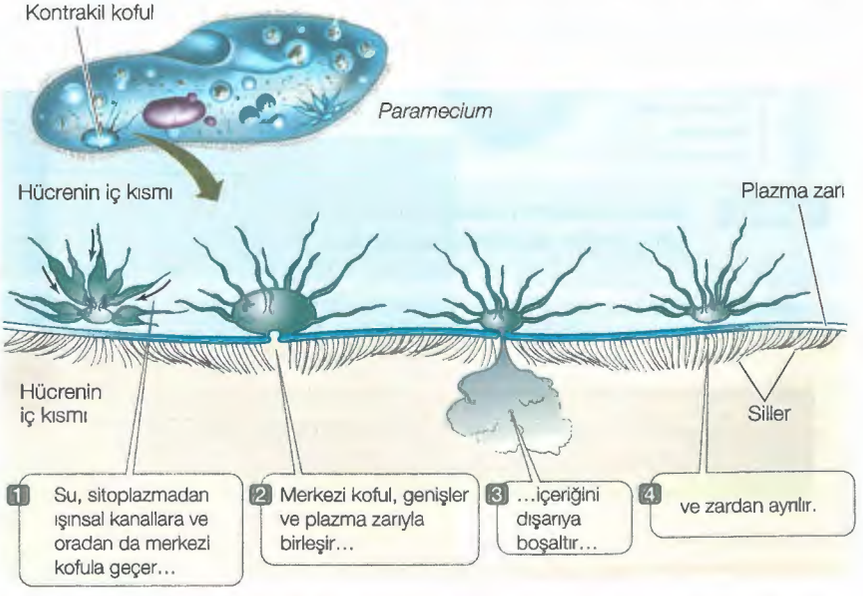
Ökaryotik hücre iskeletinin proteinleri, farklı şekilde hareketin ortaya çıkmasına izin veren mikrotubülleri meydana getirir. *Siller,* hücrenin ileriye ya da geriye doğru hareket etmesine izin veren, koordineli bir şekilde çırpılan, kıl benzeri küçük organellerdir. Bazı silli organizmalar, çevrelerine yanıt olarak yönlerini hızlıca değiştirebilirler. Bir ökaryot kamçısı, bir kamçı gibi hareket eder; bazı kamçılar, hücreyi öne doğru *iterken* diğerleri hücreyi öne doğru *çeker.* Sil ve ökaryotların kamçısı, enine kesitte,"9+2" mikrotubül düzenlenmesiyle (bakınız Şekil 5.20) birbirinin aynıdır; onlar, sadece, uzunlukları bakımından farklılık gösterir.

## Protistler kofulları çeşitli şekillerde kullanır

Birhücreli organizmaların çoğu mikroskobiktir. Yukarıda da not edildiği gibi, hücrelerin küçük olmasının önemli bir nedeni, onların varlıklarını sürdürebilmesi için gerekli maddelerin alışverişini destekleyecek, hücre hacimlerine göre yeterli büyüklükte zar yüzey alanlarına gereksinim duymalarıdır. Nispeten büyük olan bazı birhücreli ökaryotlar bu sorunu, etkili yüzey alanlarını artıran zarla çevrili çeşitli tipte kofullara sahip olmak suretiyle minimuma indirmiştir.

Tatlısuda yaşayan organizmalar, çevrelerine göre hipertoniktir (bakınız Kısım 6.3). *Paramecium* gibi tatlısularda yaşayan birçok birhücreli, ozmos ile sürekli olarak içeriye giren fazla suyu dışarıya atan özelleşmiş kofulları sayesinde bu sorunu çözer. Birçok grubun üyeleri, böyle **kontraktil kofullara** sahiptir. Fazla su, kontraktil kofullarda biriktikten sonra hücreden dışarıya atılır (**Şekil 27.5**).

**Sindirim kofulu,** *Paramecium* ve diğer birçok birhücrelide bulunan ikinci önemli koful tipidir. Bu organizmalar, katı yiyecekleri endositozla yutarlar ve içerisinde yiyeceklerin sindirildiği bir koful oluştururlar. Sindirilmiş yiyecekleri içeren daha küçük kesecikler, sindirim kofulundan koparak ayrılır




**27.5 Kontraktil Kofullar Fazla Suyu Dışarıya Atar** Kontraktil kofullar, tatlısularda yaşayan protistlerin bünyesine osmozla sürekli olarak giren suyu dışarıya atar.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 27.6 Sillilerin Sindiriminde Kofulların Rolü

Sillilerden bir birhücreli olan *Paramecium* ile yapılan bir deney, besin kofullarının işlevini göstermiştir. Asidik ortamın, birçok organizmadaki sindirime yardımcı olduğu bilinmektedir; bu mikroskobik ökaryot, besin maddelerini elde etmede asit kullanır mı?

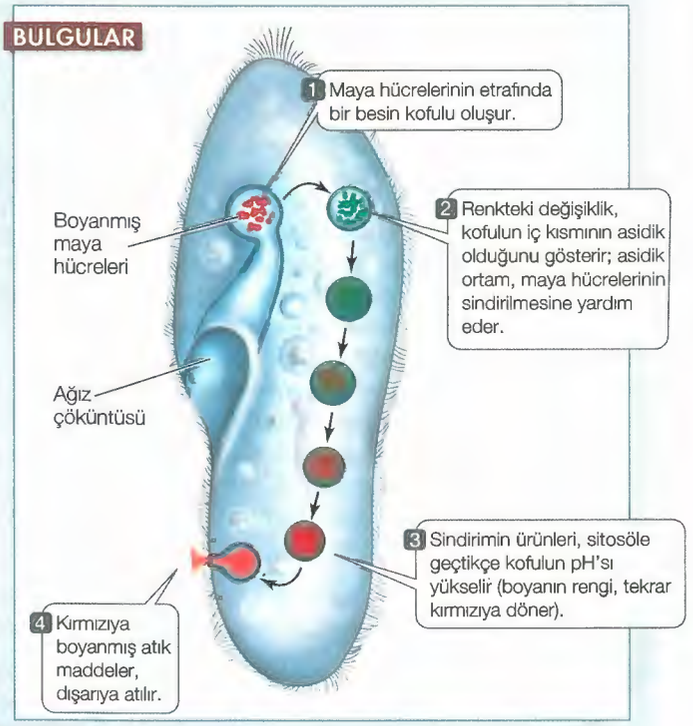
**HİPOTEZ**

**Paramecium'un besin kofulları, organizmanın yiyecek partiküllerini sindirmesine izin veren bir asidik ortam meydana getirir.**

**YÖNTEM**

1. *Paramecium*'u Kongo kırmızısı ile boyanmış maya hücreleriyle besleyin; bu boya, nötral ya da bazik pH'da kırmızıdır fakat asidik pH'da yeşil renk alır.
2. Işık mikroskobu altında, *Paramecium* içerisindeki besin kofullarının oluşumunu ve bozulmasını gözlemleyiniz. Renk değişimlerinin zamanını ve sırasını (yani, asit düzeyini) kaydedin.

**BULGULAR**




**SONUÇ**

**Besin kofullarının asidikleşmesi, bu silli birhücrelinin sindirimine yardım eder.**

**EK ARAŞTIRMA:** Paramecium'un besin kofullarındaki asit düzeyindeki değişikliklerin enzimlerin sonucu olup olmadığını nasıl belirleyebilirsiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

**yourBioPortal.com**

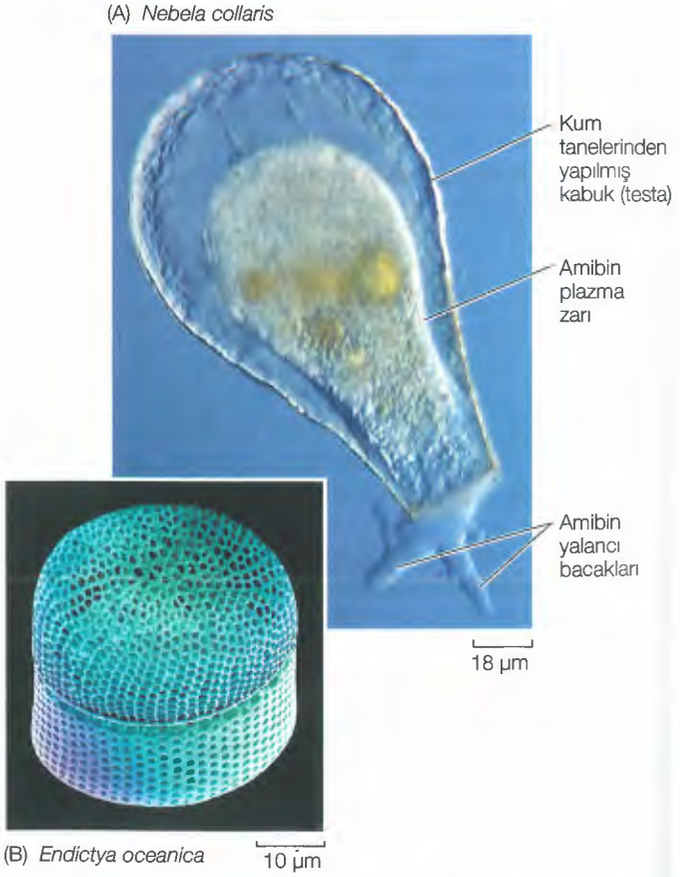
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 27.2 • Besin Kofulları Sindirimin ve Boşaltımın Üstesinden Gelir

ve sitoplazmaya girer. Bu küçük kesecikler, sindirilen ürünlerin hücrenin arta kalan kısmı tarafından absorblanabilmesi için büyük bir yüzey alanı sağlar (**Şekil 27.6**).

### Protistlerin hücre yüzeyleri çeşitlilik gösterir

Şekil 27.4'deki amip gibi birkaç protist, sadece plazma zarı ile çevrelenmiştir; fakat protistlerin çoğu, hücresinin yapısal bütünlüğünü koruyan daha katı yüzeylere sahiptir. Birçoğu, plazma zarının dış tarafında yapısal bakımdan genellikle kompleks olan hücre duvarlarına sahiptir. Hücre duvarından yoksun olan diğer protistler, hücre yüzeylerinin dayanıklılığını çeşitli şekillerde artırmıştır.

*Paramecium*, hücre yüzeyinde, kendisini esnek fakat dayanıklı kılan proteinlere sahiptir; bu yapı, bu cinste *pelliküla* olarak bilinir (bakınız Şekil 27.18). Diğer gruplar, dış "kabuğa" sahiptir; bu kabuğu ya organizmanın bizzat kendisi üretir ya da bazı amiplerin yaptığı gibi kabuk, kum parçacıklarından ve plazma zarının hemen altındaki kalınlaşmayla oluşturulur (**Şekil 27.7A**). Diyatomların kompleks hücre duvarları, cam gibidir ve silisten yapılmıştır (silisyum dioksit; **Şekil 27.7B**). Biyologlar, yakın zamanda, mikroskobik ölçekte, tek bir canlı diyatomu parçalamak için gereksinim duyulan kuvveti ölç-




**27.7 Mikrobiyal Ökaryotlar Arasında Hücre Yüzeyleri** (A) Bu kabuklu amip, kum taneciklerini birbirine yapıştırarak ampul şeklinde kabuk oluşturur. Onun yalancı bacakları, kabuktaki tek bir delikten dışarıya uzanır (Şekil 27.4 ile karşılaştırınız). (B) Taramalı elektron mikroskobu fotoğrafı, bu diyatomun silis- yoğun hücre duvarlarının karmaşık desenini ortaya koymaktadır. Bu muhteşem birhücreliler, sucul fitoplankton komünetisi içerisindeki baskın fotosentetik ökaryotlardır.

tüler ve camsı hücre duvarlarının olağanüstü kuvvetli olduğunu keşfettiler. Bu duvarların evrimsel olarak doğal seçme sayesinde geliştirilmiş olması, diyatomların predatörlere karşı kendilerini savunmalarını güçlendirmiş ve böylece rakiplerine karşı bir hat oluşturmuştur.

## 27.2 ÖZET

**Protistler, habitatları, beslenme biçimleri, hareket şekilleri ve vücut şekilleri bakımından çeşitlilik gösterir. Bazı protistler, yalancı ayakları, silleri ya da kamçıları kullanarak hareket eder. Protistler, yapısal destek ve koruma sağlayan hücre duvarlarına ya da dış örtülere sahip olabilir.**

- Protistlerin hareketinde hücre iskeletinin rollerini açıklayabilir misiniz? **Bakınız s. 567**
- Paramecium'daki kontraktil ve besin kofullarının çalışmasını kavradınız mı? **Bakınız s.567 ve Şekil 27.5 ve 27.6**

Protistler arasında vücut formu, yaşanılan habitat, beslenme biçimi ve hareket şekli bakımından görülen çeşitlilik, ökaryotların evrimleşmesinin erken dönemi boyunca takip edilen yollardaki çeşitliliği yansıtmaktadır. Protistler, biyotik ve abiyotik çevreler üzerinde çok büyük etkiye sahiptir.

# 27.3 Protista Üyeleri Çevrelerindeki Dünyayı Nasıl Etkiler?

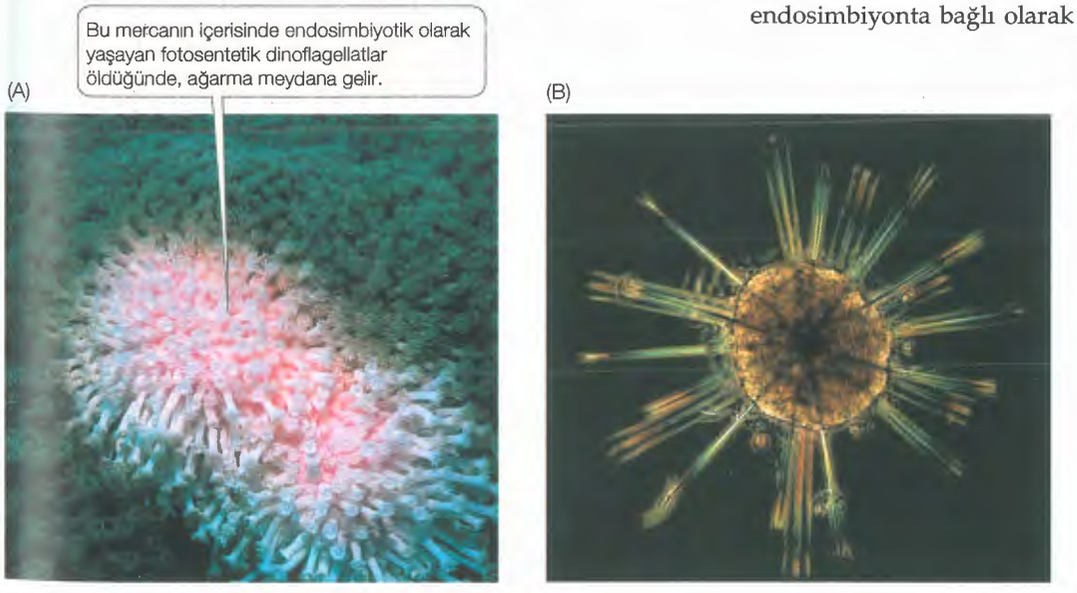
Protistler aşırı derecede çeşitlilik gösterirler; ve onların diğer organizmalar üzerindeki ve fiziksel çevre üzerindeki etkileri, oldukça farklıdır. Bazı protistler, denizel hayvanların yiyeceklerini oluştururken diğerleri denizleri zehirler; bazıları, besin takviyesi olarak paketlenmiş organizmalar olmalarına karşın bazıları patojendir; ve bazılarının kalıntıları günümüzdeki birçok kumsalın kumlarını oluşturur ve başkaları, günümüzde gittikçe pahalılaşan ham petrolün ana kaynağıdır. Birçok protist, planktonun bileşenlerindendir. Planktonun fotosentez yapan üyelerine **fitoplankton** adı verilir.

*Diyatomlar*, tek bir ökaryotik klad olarak, Dünya'daki tüm fotosentetik karbon tespitinin beşte birinden sorumludur –bu miktar, yaklaşık olarak, Dünya'daki tüm yağmur ormanlarının fotosentezle gerçekleştirdikleri aynı miktara eşittir. Bu olağanüstü bir hücreli organizmalar (bakınız Şekil 27.7B ve Şekil 27.19), fitoplanktonun baskın üyeleridir; fakat diğer protist kladları da küresel ölçekte fotosenteze büyük ölçüde katkı yapan önemli fitoplanktonik türleri içerir. Fitoplanktonlar, karasal ortamlardaki yeşil bitkiler gibi, güneşten canlılar dünyasına enerji geçiş yeri olarak hizmet ederler; onlar *birincil üreticilerdir.* Onlar, aralarında hayvanların ve birçok diğer birhücrelinin yer aldığı heterotroflar tarafından yenir. Bu tüketiciler ise başka tüketiciler tarafından tüketilir. Çoğu sucul heterotrof (okyanusların derinliklerinde bulunan bazı türler dışında), fitoplankton tarafından gerçekleştirilen fotosenteze bağlıdır.

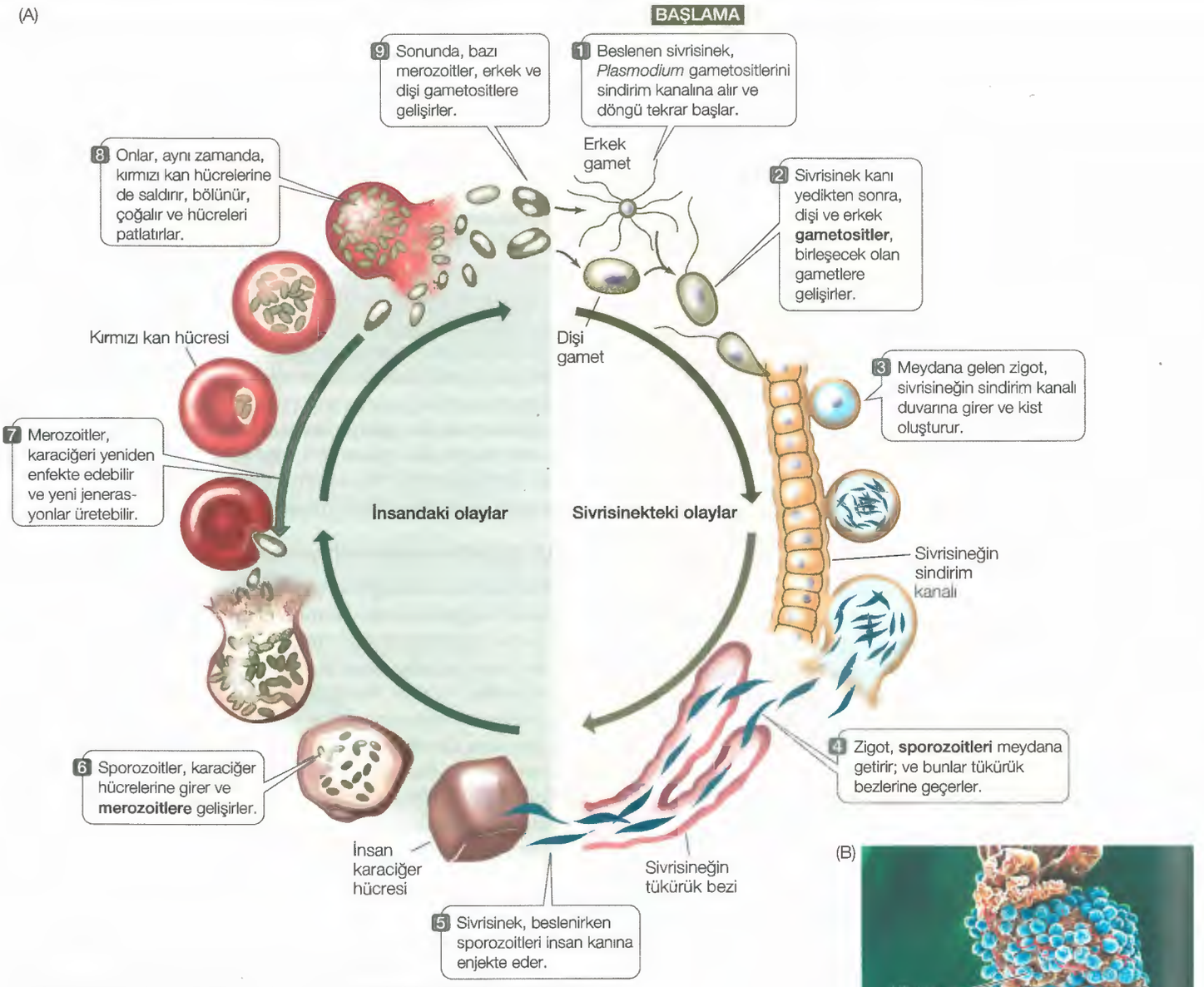
### Bazı protistler endosimbiyontdur

Daha önce tanımladığımız gibi endosimbiyoz, birlikte yaşam süren iki organizmadan birinin diğerinin içinde yaşaması durumudur. Endosimbiyoz, birçoğu hayvanların hücreleri içerisinde yaşayan mikroskobik birhücreliler arasında yaygındır. *Dinoflagellat* üyeleri, hem hayvanlarda ve hem de diğer birhücrelilerde rastlanan yaygın simbiyontlardır, fakat, endosimbiyont olan dinoflagellat türlerinin tamamı değil çoğunluğu fotosentetiktir. Bazı dinoflagellatlar, mercanların hücreleri içerisinde endosimbiyotik olarak yaşar ve fotosentez sonucunda ürettikleri ürünleriyle partnerine katkı yapar. Bunun mercanlar için önemi, çevre koşullarının değişmesi sonucunda dinoflagellatlar öldüğü zaman gösterilmiştir; bu olay, mercan ağarması olarak bilinir (**Şekil 27.8A**); mercana sağlanan besin takviyesi indirgendiği zaman, mercan sonuçta zarar görmekte ya da tahrip olmaktadır.

Birçok *Radiolaria* üyesi de fotosentez yapan endosimbiyontları barındırmaktadır (**Şekil 27.8B**). Sonuç olarak, kendileri fotosentetik olmayan Radiolaria üyeleri, bünyelerindeki endosimbiyonta bağlı olarak yeşilimsi ya da altın sarısı ren-




**27.8 Dinoflagellat Endosimbiyontlar, Fotosentez Yapıcıdırlar** (A) Bazı mercanlar, genellikle suların ısınması gibi değişen çevre koşullarının sonucunda sahip oldukları fotosentez yapan endosimbiyontlar öldüğünde, ana beslenme kaynaklarını kaybederler. (B) Dinoflagellatlar, bir radiolariya mensubunun (başka bir protist) içerisinde endosimbiyotik olarak yaşayarak, radiolariya türüne organik besin sağlar ve ona, onun camsı iskeletinin merkezinde görüldüğü gibi altın kahverengisi renk verir.




**27.9 Sıtma Parazitinin Yaşam Döngüsü** (A)Birçok parazitik tür gibi bir Apicomplexa üyesi olan *Plasmodium falciparum*, karmaşık bir yaşam döngüsüne sahiptir; bu yaşam döngüsünün bir kısmı Anapholes cinsine ait sivrisineklerde bir kısmı da insanda geçer. Bu yaşam döngüsünün eşeyli evresi (gametlerin birleşmesi), böcekte gerçekleşir; ve diploid olan evre sadece zigottur. (B) Kist haline geçmiş olan *Plasmodium zigotları* (yapay olarak maviye renklendirilmiş), sivrisineğin midesinin duvarını kaplar. İstilacı sporozoitler, kistten çıkacak ve insana nakledilecektir; insanda bu parazit, sıtmaya neden olur.

ginde görünürler. Bu düzenleme, çoğunlukla karşılıklı yarar sağlar: radiolaria, fotosentez yapan misafiri tarafından üretilen organik besin maddelerini kullanabilir; misafir ise, konak tarafından yapılan metabolitleri kullanabilir ve konağı ona fiziksel koruma sağlar. Bazı durumlarda, misafirin fotosentezle ürettiği ürünler kullanılırken misafirin kendisi ya çok az fayda görür ya da hiç faydalanmaz.

## Bazı mikrobiyal birhücreliler öldürücüdür

En iyi bilinen patojenik mikrobiyal birhücreliler, *Plasmodium* cinsinin üyeleridir; bunlar, *Apicomplexa*'nın oldukça özelleşmiş bir grubu olup yaşamlarının bir kısmını insanın kırmızı kan hücreleri içerisinde geçirirler ve sıtmaya neden olurlar (**Şekil 27.9**). Sıtma, etkilenen insan sayısı bakımından dünyadaki en ciddi üç enfeksiyon hastalığından biridir; her yıl yaklaşık 880.000 kişinin ölümüne ve 250 milyondan fazla kişinin enfekte olmasına yol açar. Ortalama olarak, her 36 saniyede birileri sıtmadan ölmektedir – sıtma, yüzden fazla ülkede görülmesine karşın, ekseriyetle Sahara-altı Afrika'da çok etkilidir.

*Anopheles* cinsine ait sivrisineklerin dişi bireyleri, *Plasmodium*'u insanlara aktarır. Enfekte olmuş olan *Anopheles* cinsine ait sivrisinek, kan emmek için insanın derisini deldiğinde parazit insanın dolaşım sistemine girer. Parazitler, karaciğer ve lenf sistemindeki hücrelere ulaşmak için kendi yollarını bulurlar,




**27.10 Chromalveolata Üyeleri Okyanuslarda Patlarcasına Çoğalabilirler** (A) Bir dinoflagellat olan *Gonyaulax tamarensis* astronomik sayıda çoğalarak, Baja Kaliforniya kıyılarından çekilmiş bu fotoğrafta görüldüğü gibi toksik kırmızı gelgite yol açabilir. (B) Küçük bir Haptophyta üyesi olan bu coccolithophora türünün yoğun bir şekilde çoğalması, suyun derinliklerine sızan güneş ışığı miktarını azaltabilir.

biçimlerini değiştirirler, çoğalırlar ve dolaşım sistemine tekrar girerek kırmızı kan hücrelerine saldırırlar.

Parazitler, kırmızı kan hücrelerinin içerisinde çoğalırlar ve hücreleri patlatırlar; böylece yeni oluşmuş parazitler kana salınır. Eğer başka bir *Anopheles* bu bireyi ısıracak olursa, sivrisinek emdiği kanla birlikte *Plasmodium* hücrelerini bünyesine alır. Yenen hücrelerin bazıları, insan hücrelerinin içerisinde oluşmuş olan gametlerdir. Gametler, sivrisineğin içerisinde birleşir ve oluşan zigot, sivrisineğin sindirim kanalı duvarına gömülür; burada birkaç kez bölünür ve kendi tükürük bezlerine göç eder. Parazitler, tükürük bezlerinden başka bir insana geçirilebilir. Böylece *Plasmodium*, vektör olan sivrisinekte hücre dışı parazit; konak olan insanda ise hücre içi parazittir.

*Plasmodium*, saldırılara karşı tek başına zor bir patojen olduğunu kanıtlamıştır. *Plasmodium*'un karmaşık yaşam döngüsü, sivrisineklerin üredikleri durgun suların ortadan kaldırılmasıyla en iyi şekilde sekteye uğratılabilir. *Anopheles* populasyonunu azaltmak için böcek öldürücü ilaçların kullanılması, etkili olabilir; fakat sağladığı yararlar, bu ilaçların ortaya çıkardığı ekolojik, ekonomik ve sağlık riskleriyle tartılması gerekir.

Sıtma parazitlerinden biri olan *Plasmodium falciparum* türünün genomunun ve sıtmayı aktaran sivrisinek türlerinden biri olan *Anopheles gambiae*'nin genomunun sekansı çıkartılmıştır. Bu gelişmeler, sıtmanın biyolojisinin daha iyi anlaşılmasına yol açarak bu patojenin ve onun böcek olan vektörü ile ilgili ilaçların, aşıların ya da diğer araçların geliştirilmesine katkı yapacaktır. Bölüm 30'un açılış kısmındaki hikaye, sıtmaya karşı yeni bir silahı tanımlamaktadır: sivrisineklere saldıran fungus içeren sivrisinek ağlarının yapılması.

Bu bölümün açılış kısmında tartıştığımız trypanosomlar gibi bazı *Kinetoplastida* üyeleri, insan patojenleridir. Trypanosomların uyku hastalığına, leishmaniosise ve Chagas hastalığına yol açtığını hatırlayınız. Bu hastalıklardan sorumlu olan Trypanosomların üçünün genomunun, sekansı da çıkartılmıştır.

Aralarında diyatomların, dinoflagellatların ve Haptophyta üyelerinin yer aldığı bazı *Chromalveolata* üyeleri, sıcak ve kısmen durgun olan sularda aşırı miktarlarda çoğalırlar. Sonuç, "kırmızı gelgit" olabilir; kırmızı gelgit denmesinin nedeni, dinoflagellatların pigmentlerinden dolayı denizin kırmızımsı renk almasıdır (**Şekil 27.10A**). Dinoflagellatların yol açtığı kırmızı gelgit süresince hücrelerin konsantrasyonu, okyanus suyunun litresinde 60 milyona ulaşabilir. Bazı kırmızı gelgit türleri, tonlarca balığı öldürebilen güçlü bir sinir toksini üretir. *Gonyaulax* cinsi, yumuşakçalarda birikebilen bir toksin üretir; biriktirilen toksin miktarı, yumuşakça için öldürücü olmamasına karşın, bu yumuşakçayı yiyen kişiyi öldürebilir.

Bir Haptophyta üyesi olan *Emiliania huxleyi*, en küçük birhücrelilerden biridir; fakat okyanus sularında çok büyük alg patlamaları (bloom) meydana getirebilir. Bu *coccolithophor* ("taş küre"), su yüzeyini daha yansıtıcı yapan bir zırh kılıfa sahiptir (**Şekil 27.10B**). Bu yansıtma, aşağıya geçen güneş ışığı miktarını azaltarak alg patlamasının altındaki derin su tabakalarını soğutur. Aynı zamanda, *E. huxleyi*'nin küresel ısınmaya katkı yapması da mümkündür; çünkü onun metabolizması, okyanus sularındaki çözünmüş $CO_2$ miktarını artırır.

### Biz eski denizel birhücrelilerin ürünlerine güvenmeye devam ediyoruz

Diyatomları seyretmek, çoğunlukla zevk vericidir; fakat bizim için onların önemi estetikten daha öteye gitmektedir. Onlar, enerji rezervi olarak yağ depolarlar; bu yağ, onların okyanusta doğru derinlikte yüzmesine yardım eder. Milyonlarca yıl boyunca diyatomlar ölmüş ve okyanus tabanına çökmüştür; bunlar, sonunda kimyasal değişiklikler geçirerek petrolün ve doğal gazın ana kaynağını meydana getirdiler; bunlar, bizim en önemli iki enerji kaynağımızdır ve günümüzdeki politik ilgi alanıdır.

Diğer denizel protistler, günümüz dünyasına da katkı yapmıştır. Örneğin bazı *Foraminifera* üyeleri, kalsiyum karbonat kabuk salgılar. Onlar çoğaldıktan sonra (mitoz ve sitokinezle), kardeş hücreler ebeveyn kabuğunu terk ederler ve kendilerinin yeni kabuklarını yaparlar. Eski foraminiferlerin atılan kabukları, dünyanın çeşitli kısımlarındaki büyük kireçtaşı




**27.11 Foraminifer Kabukları Yapı Bloklarıdır** Bazı foraminifer kabukları, hücrenin dış kısmında organik bir matriks içerisinde mineralize olmuş kalsiyum karbonattan yapılmıştır. Milyonlarca yıl boyunca biriken foraminifer kalıntıları, kireç taşlarını ve kumsalları oluşturmuştur. Bu fotoğrafta bazı türler gösterilmiştir.

yığınları şeklinde birikir ve okyanusun tabanında milyonlarca kilometrekare genişlikte ve yüzlerce ya da binlerce metre kalınlıkta tabaka oluştururlar. Foraminifer kabukları, aynı zamanda, bazı plajların kumunun büyük bir kısmını oluşturur. Böyle bir kumun tek bir gramı, 50.000 kadar foraminifer kabuğu ve kabuk parçacıkları içerebilir.

Bireysel foraminiferlerin kabukları, deniz tortulları içerisinde fosil olarak kolayca korunabilir. Foraminifer türlerinin kabukları ayrı biçimlere sahiptir (**Şekil 27.11**); ve her jeolojik periyot, kendine özgü bir foraminifer tür topluluğuna sahiptir. Hem bu nedenle ve hem de bu kadar bol oldukları için, foraminiferlerin kalıntıları, tortul kayaçları sınıflandırmada ve yaşlarını tespit etmede faydalı oldukları gibi petrol araştırmalarında da özellikle faydalıdırlar. Foraminifer kabuklarının analizleri, onların bulundukları zamanda hüküm süren küresel sıcaklığı belirlemede de kullanılır.

## 27.3 ÖZET

**Protistler, küresel ekosistemler üzerinde ve diğer organizmalar üzerinde hem olumlu ve hem de olumsuz birçok etkiye sahiptir. Bazı türler birincil üreticidir, birçoğu endosimbiyonttur ve bazıları patojendir. Onlar, petrol ürünlerinin en önemli üreticileri arasında yer alırlar; tortul kayaçları oluşturmada ve onları tarihlendirmede önemlidirler**

- Sıtmanın aktarılmasında Anopheles cinsine ait dişi sivrisineklerin rolünü açıklayabilir misiniz? **Bakınız ss. 570-571 ve Şekil 27.9**
- Mercanların ağarması ve kırmızı gelgit gibi çok farklı olaylarda dinoflagellatların rolünü kavradınız mı? **Bakınız ss.569 ve 571**

Bu kısımda, birhücrelilerin birbirleriyle ve başka türlerle çeşitli şekillerde etkileşimlerine kısaca değinildi. Bundan sonra, onların üremelerinin farklı formlarını inceleyeceğiz.

# 27.4 Protista Üyeleri Nasıl Çoğalır?

Protista üyelerinin çoğu, hem eşeyli ve hem de eşeysiz olarak çoğalmayı kullanmasına karşın eşeyli üreme bazı gruplarda henüz gözlenmemiştir. İleride göreceğimiz gibi, bazı protistlerde cinsiyet ve üreme eylemi birbirinden ayrılmıştır ve böylece ikisi, doğrudan birbirine bağlı değildir.

Protistler arasında bulunan eşeysiz üreme süreçleri aşağıdakileri içerir:

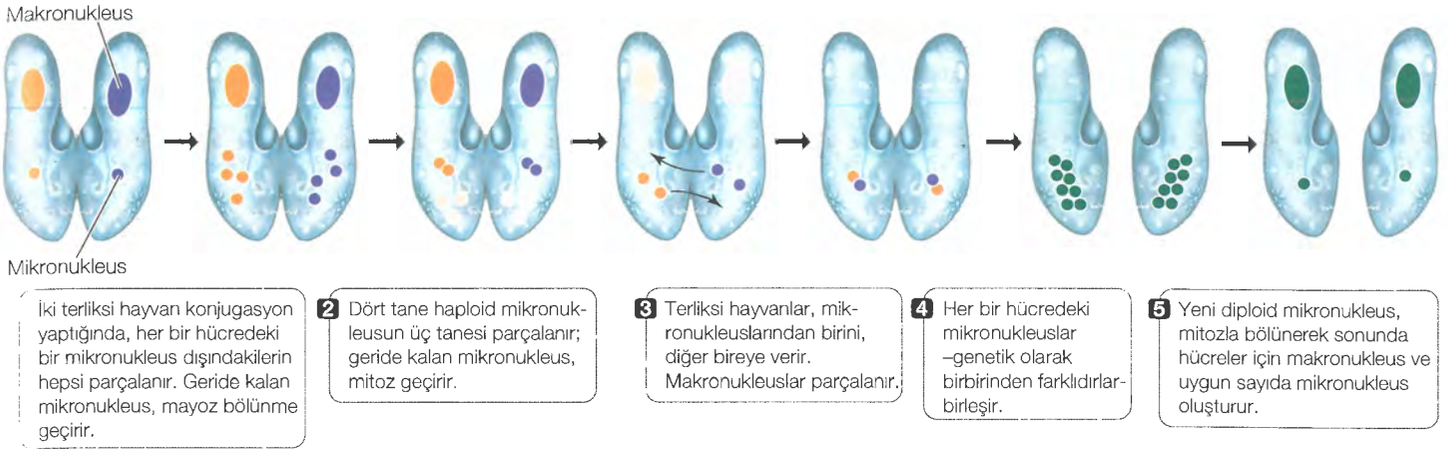
- *İkiye bölünme*: Bir hücrenin, mitozu izleyen sitokinez olayı ile eşit olarak ikiye bölünmesidir.
- *Çok parçaya bölünme*: Bir hücrenin çok sayıda (yani ikiden daha fazla sayıda) hücreye bölünmesidir.
- *Tomurcuklanma*: Eski bir hücrenin yüzeyinden dışarıya doğru bir çıkıntı şeklinde yeni bir hücrenin oluşması.
- *Sporlar*: Yeni organizmalara gelişme yeteneğine sahip olan özelleşmiş hücrelerin oluşması.

Eşeyli üreme, protistler arasında da meydana gelir ve değişik şekillerde gerçekleşir. Bazı protistlerde, hayvanlardaki gibi, haploid olan hücreler sadece gametlerdir. Diğerlerinde, zigot sadece diploid hücredir. Ve yine başkalarında, hem diploid ve hem de haploid hücreler mitoz geçirerek *döl almaşına* (çok hücreli diploid ve haploid yaşam evrelerinin birbirini izlemesi) neden olur.

### Bazı protistler cinsiyet olmaksızın üremeye ve üreme olmaksızın cinsiyete sahiptir

*Paramecium* cinsinin üyeleri, *Ciliophora*'ya aittir; bu birhücreli grubu, tek bir hücrede iki çeşit çekirdeğe sahip olmalarıyla karakterizedir – yaygın olarak bir tane *makronukleus* ve bir ya da birkaç tane *mikronukleus*. Tipik ökaryot çekirdekleri olan mikronukleuslar, genetik rekombinasyon için gereklidir. Makronukleus, mikronukleuslardan köken alır. Her makronukleus, genetik bilginin çok sayıda kopyasını içerir; bu genetik bilgi, her biri çok az sayıda gen içeren birimlerde paketlenmiştir. Makronukleus DNA'sı, hücrenin yaşamını düzenlemek için transkripsiyona uğrar ve tercüme edilir. Eşeysiz üremede, hücre bölünmeden önce çekirdeklerin tümü kopyalanır.

Terliksihayvanlar, aynı zamanda, **konjugasyon** adı verilen çok ayrıntılı seksüel davranışa sahiptir; bu olayda, iki terliksihayvan vücudun oral oluk bölgesinde sıkıca karşı karşıya gelir ve birleşir. Çekirdek materyali, ayrıntılı bir şekilde yeniden düzenlenir ve sonraki birkaç saat içerisinde değiş tokuş edilir (**Şekil 27.12**). Her hücre, sonuçta iki haploid çekirdeğe sahip olur; bunlardan bir tanesi orijinal olarak kendisininkidir diğeri ise diğer hücreden gelmiştir. Bu iki çekirdek, yeni bir diploid mikronukleus oluşturmak üzere kaynaşır. Yeni makronukleus, bir seri dramatik kromozomal yeniden düzenlenmelerle mikronukleustan gelişir. Çekirdeklerin alışverişi tamamıyla karşılıklıdır – iki terliksihayvanın her biri, eşit miktarda DNA verir ve alır. İki organizma ondan sonra birbirinden ayrılır ve her biri, allellerin yeni kombinasyonlarıyla donatılmış olarak kendi yollarına gider.




**27.12 Terliksi Hayvanlar, Konjugasyon Sayesinde Genetik Rekombinasyonu Başarırlar** Konjugasyon yapan *Paramecium* cinsine ait iki birey tarafından mikronukleusların alışverişi, genetik rekombinasyonla sonuçlanır. Konjugasyondan sonra, hücreler birbirinden ayrılır ve iki birey olarak yaşamlarını sürdürmeye devam eder.

*Paramecium*'daki konjugasyon, genetik rekombinasyonun *eşeyli* sürecidir; fakat bir *üreme* süreci değildir. Bu sürece iki hücre olarak başlanır ve sürecin sonunda yine iki hücre vardır, böylece yeni hücreler üretilmemiştir. Kural olarak, terliksihayvanın her eşeysiz klonu, periyodik olarak konjugasyon geçirmelidir. Deneyler, eğer bazı türlerin konjugasyon yapmasına izin verilmeyecek olursa, onların ölmeden önce, yaşayabildikleri süre içerisindeki hücre bölünmesi sayısının 350'den daha fazla olmadığını göstermiştir.

### Bazı protistlerin yaşam döngüleri döl almaşını karakterize eder

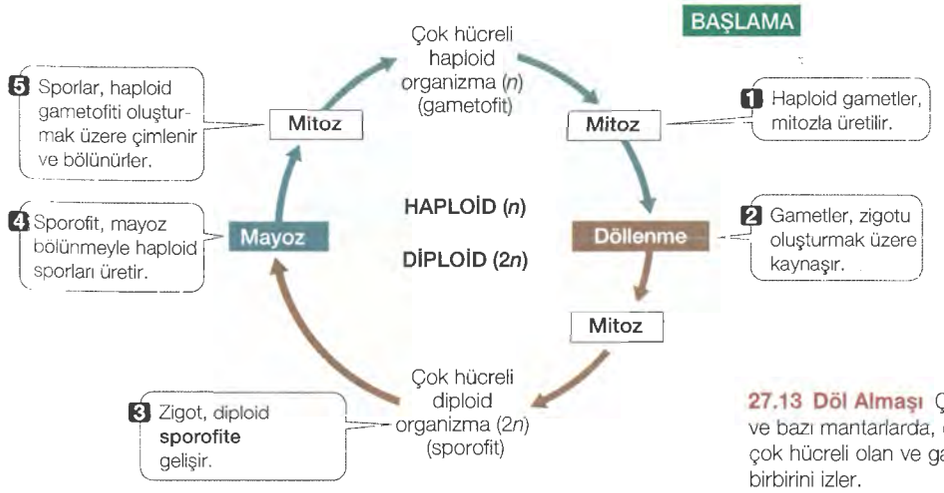
**Döl almaşı**, birçok çok hücreli protistte, karasal bitkilerde ve bazı mantarlarda görülen yaşam döngüsü tipidir. Bu terim, çok hücreli, diploid, spor üreten bir organizmanın çok hücreli, haploid, gamet üreten bir organizmayı meydana getirdiği yaşam döngüsünü tanımlar. İki haploid gamet kaynaştığı zaman (*döllenme*, ya da *singami*), diploid bir organizma meydana gelir (**Şekil 27.13**). Haploid organizma, diploid organizma ya da her ikisi de eşeysiz olarak üreyebilir.

Birbirini izleyen iki kuşak (spor üreten ve gamet üreten), genetik olarak farklıdır (birisi diploid hücrelere, diğeri haploid hücrelere sahiptir); fakat onlar morfolojik olarak birbirinden farklı ya da birbirinin aynı olabilir. **Heteromorfik** döl almaşında, iki kuşak morfolojik olarak birbirinden farklıdır; **izomorfik** döl almaşında ise kuşaklar genetik olarak farklı olmalarına karşın morfolojik olarak farklı değildirler.

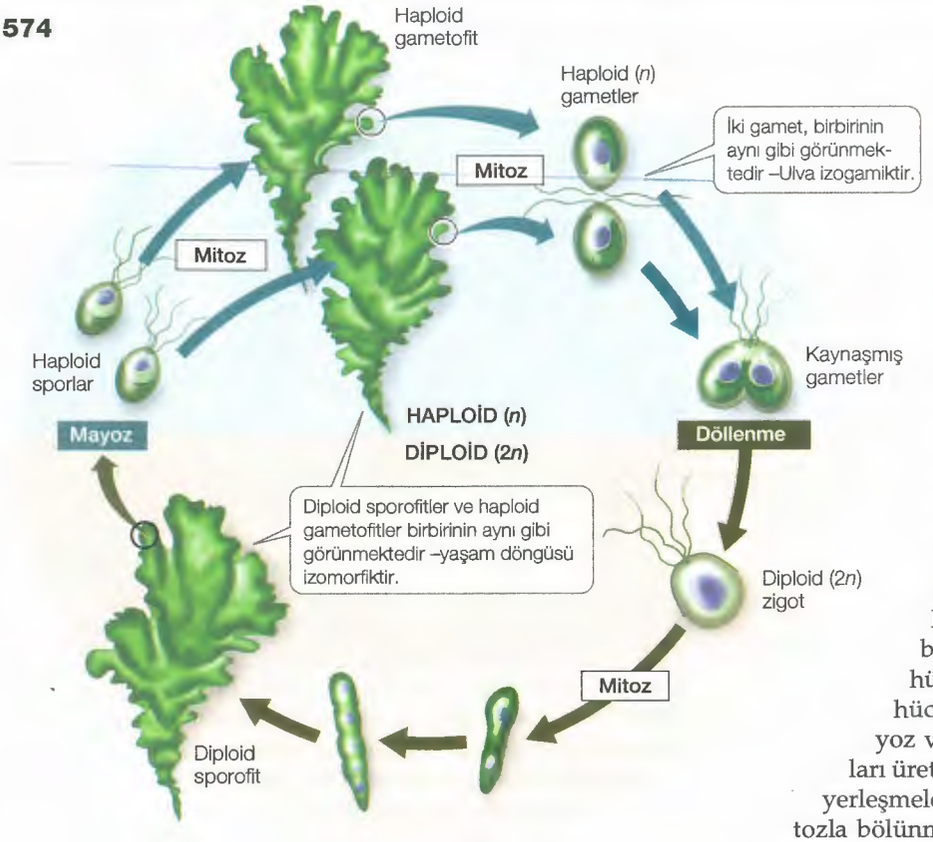
Heteromorfik ve izomorfik döl almaşının her ikisinin örneklerine, hem kahverengi alglerde hem de yeşil alglerde rastlanır. Karasal bitkilerin ve çok hücreli fotosentetik protistlerin yaşam döngülerini tartıştığımızda, çok hücreli diploid ve haploid kuşakları belirtmek için sırasıyla **sporofit** ("spor bitki") ve **gametofit** ("gamet bitki") terimlerini kullanacağız.

Gametofit kuşağın kendisi de haploid olduğundan dolayı gametler mayozla üretilmez. Oysa, diploid sporofitin **sporosit** adı verilen özelleşmiş hücreleri, mayozla bölünerek dört tane haploid spor meydana getirir. Sporlar, sonunda, çimlenir ve mitozla bölünerek çok hücreli haploid gametofitleri meydana getirir; gametofitler, mitoz ve sitokinezle gametleri üretir.

Sporların aksine gametler, sadece diğer gametler ile kaynaşmak suretiyle yeni organizmalar üretebilir. İki gametin kaynaşmasıyla diploid zigot meydana gelir; zigot, daha sonra mitoz bölünmeler geçirerek diploid bir organizmayı, yani sporofit dölü, meydana getirir. Sporofit kuşağın sporositleri, ondan sonra, mayoz geçirir ve haploid sporları meydana getirerek yeni bir döngüyü başlatır.




**27.13 Döl Almaşı** Çok hücreli olan birçok protistte, karasal bitkilerde ve bazı mantarlarda, çok hücreli olan ve sporları üreten bir diploid döl, çok hücreli olan ve gametleri üreten bir haploid döl ile dönüşümlü olarak birbirini izler.




**27.14 Bir İzomorfik Yaşam Döngüsü** Deniz marulunun (*Ulva lactuca*) eşeyli yaşam döngüsü, izomorfik döl almaşının bir örneğidir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 27.1 • Bir İzomorfik Yaşam Döngüsü

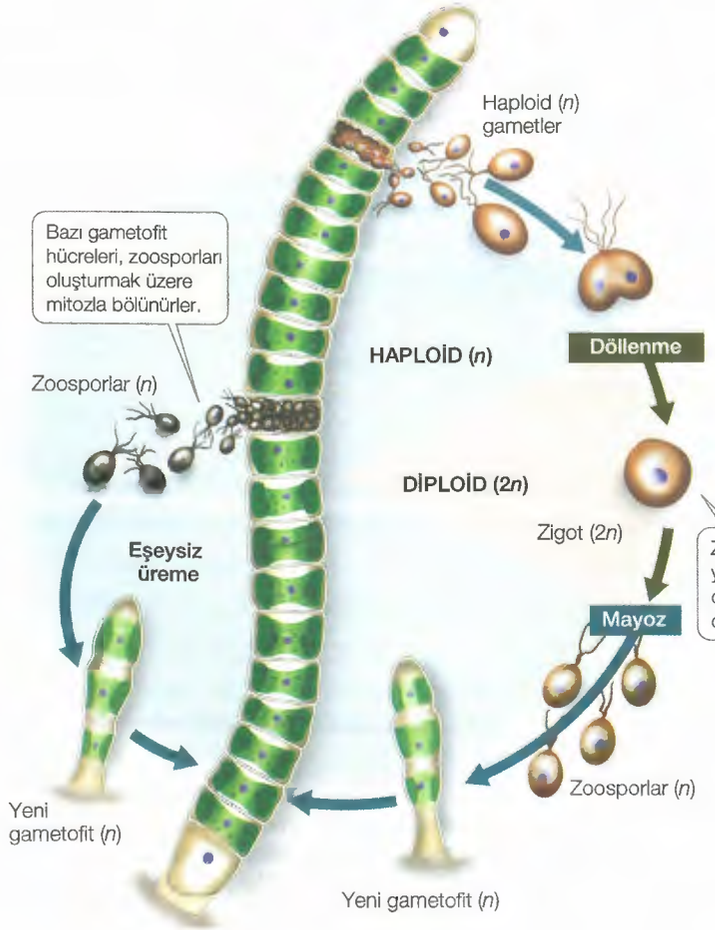
## Chlorophyta üyeleri, çeşitli yaşam döngülerinin örneklerini sunar

Protist yaşam döngülerinin belli başlı özellikleri, Chlorophyta üyelerinde görülebilir. Biz incelememize, sıkça rastlanan deniz marulu adı verilen *Ulva lactuca* ile başlayalım. Chlorophyta'nın birçok üyesinde olduğu gibi deniz marulunda da döl almaşı görülür. Deniz kıyılarında yaygın olarak rastlanan bu organizmanın diploid sporofiti, sadece iki hücre kalınlığında geniş bir yapraktır. Onun hücrelerinin (sporositler) bazıları farklılaşır, mayoz ve sitokinez geçirerek hareketli haploid sporları üretir. Bu *zoosporlar*, yüzerek uzaklaşır ve bazıları yerleşmeleri için uygun yer bulurlar. Zoosporlar, mitozla bölünmeye başlayarak sadece iki hücre kalınlığına sahip geniş bir yaprağa gelişecek olan ince bir filament meydana getirirler. Böylece, meydana getirilen gametofit, görünüş olarak sporofite benzer –başka bir değişle, *Ulva lactuca*, bir izomorfik yaşam döngüsüne sahiptir (**Şekil 27.14**).

*Ulva*'nın çoğu türlerindeki gametlerin yapısal olarak nerdeyse tek tipte olması bu türleri **izogamik** – yani, gametleri aynı görünüme sahip olan- yapar. *Ulva*'nın bazı diğer türlerinin de aralarında yer aldığı diğer Chlorophyta üyeleri, **anizogamiktir** – onların dişi gametleri erkek gametlerden belirgin olarak daha büyüktür.

Birçok diğer Chlorophyta üyesinin yaşam döngüsünde, döl almaşı görülmez. Bazı Chlorophyta üyeleri, **haplontik** yaşam döngüsüne sahiptir; bu yaşam döngüsünde, çok hücreli haploid bireyler, zigotu meydana getirmek üzere kaynaşan gametler üretirler. Zigot, doğrudan bir sporosit olarak işlev görür ve mayoz geçirerek sporları üretir; sporlar ise yeni haploid bireyleri meydana getirir. Haplontik yaşam döngüsünün tamamında, sadece tek bir hücre –zigot- diploidtir. *Ulotrix* cinsinin iplik şeklindeki organizmaları, haplontik Chlorophyta üyelerinin örnekleridir (**Şekil 27.15**).

Bazı Chlorophyta üyeleri, hayvanlarınki gibi **diplontik** yaşam döngüsüne sahiptir. Bir diplontik yaşam döngüsünde, diploid sporositlerin mayozu, doğrudan haploid gametleri üretir; gametler kaynaşır ve oluşan diploid zigot, mitoz bölünme geçirerek çok hücreli yeni diploid sporofiti oluşturur. Böyle organizmalarda, gametler dışındaki tüm hücreler




**27.15 Bir Haplontik Yaşam Döngüsü** *Ulothrix* cinsinin yaşam döngüsünde, ipliksi olan çok hücreli haploid gametofit döl, bir hücreli diploid sporofit dölü takip eder. *Ulothrix* gametofitleri, eşeysiz olarak da üreyebilir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 27.2 • Bir Haplontik Yaşam Döngüsü

diploidtir. Bu iki uçdeğer arasında yer alan Chlorophyta üyelerinde, gametofit ve sporofit döllerin her ikisi de çok hücrelidir; fakat bir döl (genellikle sporofit), diğerine göre daha büyüktür ve daha belirgindir.

### Bazı protistlerin yaşam döngüsü birden daha fazla sayıda ev sahibi türe gereksinim duyar

Bu bölümün açılış sayfasında tartıştığımız *Trypanosoma* hastalıkları, sıtma ile çok çarpıcı ortak özellikleri paylaşır: her bir durumda, ökaryotik patojen yaşam döngüsünün bir kısmını ev sahibi tür olarak insanda ve bir kısmını da böcekte tamamlar (bakınız Şekil 27.9). Diğer birçok protistin yaşam döngüsü, iki farklı ev sahibi türün katılımını ister.

İki ev sahibi türün yer aldığı bir yaşam döngüsünün avantajı ne olabilir? Bu ilginç soru varlığını sürdürmektedir. Bu durum, insanda patojen olan yukarıda tanımlanmış organizmaların yaşam döngülerinin eşeyli evrelerinin –gametlerin kaynaşarak zigotu oluşturmaları- ev sahibi tür olarak böcekte gerçekleşmesiyle ilgili olabilir. Bu olay, ev sahibi tür olarak insanın, ev sahibi olan böcekteki eşeyli üremenin ürünlerini çoğaltan bir makineden başka bir şey olmadığını mı göstermektedir?

## 27.4 ÖZET

**Protistler, hem eşeysiz ve hem de eşeyli olarak üreyebilirler; ancak cinsiyet, bazı türlerde üremeden bağımsız olarak meydana gelebilir. Bazı çok hücreli protistler, çok hücreli haploid yaşam evresinin çok hücreli diploid evreyi izlediği döl almaşı olayını sergiler. Parazitik protistler, karmaşık yaşam döngülerine sahip olabilirler; yaşam döngülerinde, birden fazla sayıda ev sahibi türü enfekte ederler.**

Terliksihayvanlar arasındaki konjugasyon, eşeyli bir süreç olarak düşünüldüğü halde niçin bir üreme işlemi olarak değerlendirilmez ? Bakınız s. 573 ve Şekil 27.12

İnsanın diplontik yaşam döngüsü ile döl almaşı görülen bir yaşam döngüsü arasındaki farklılığı açıklayabilir misiniz? Bakınız ss.573 ve 574

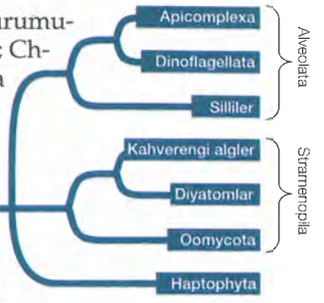
Protistlerin beslenme, hareket ve üreme için çeşitli adaptasyonlar geliştirmedeki başarıları, günümüzde yaşayan ökaryotların çeşitliliğinden ve bolluğundan bellidir. Sonraki kısımda bu çeşitliliği inceleyeceğiz.

## 27.5 Ökaryotlar Arasındaki Evrimsel Akrabalık İlişkileri Nelerdir?

Biyologlar, protistlerin çeşitli gruplarını sınıflandırırken büyük ölçüde onların yaşam döngülerini ve üreme özelliklerini kullanırlar. Bununla birlikte, elektron mikroskobunu ve gen sekanslarını kullanan bilim insanları, evrimsel akrabalığın yeni birçok örüntüsünü ortaya koymuştur. Yavaş yavaş ortaya konan gen sekanslarının analizlerinin yapılması, ökaryotlar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerinin daha ayrıntılı ve daha büyük bir güvenirlikle incelenmesini olası kılmıştır. Günümüzde, birbiriyle uzaktan ilişkili olan ve üyelerinin oldukça değişik yaşam tarzlarına sahip olduğu keşfedilmiş olan birçok protist kladı arasındaki büyük çeşitliliği anlayabilmekteyiz.

Çoğu ökaryot, varsayılan beş büyük kladdan birisi içerisinde sınıflandırılabilir: Chromalveolata, Plantae, Excavata, Rhizaria ya da Unikonta (bakınız Şekil 27.1 ve Tablo 27.1). Göreceğimiz gibi, bu gruplardan bazıları, son derece fazla çeşitlilik gösteren vücut şekillerine ve beslenmeyle ilgili çeşitlilik gösteren yaşam tarzlarına sahip organizmalardan meydana gelmiştir. Ökaryotların büyük grupları arasındaki filogenetik akrabalık ilişkileri, aktif bir çalışma alanı oluşturur; ve genomlardan elde edilen yeni veriler, bu türlerin evrimi hakkındaki anlayışımızı hızla değiştirmektedir. Bu akrabalık ilişkileri, aynı zamanda, çok hücreli olan belli başlı ökaryot grupların (kahverengi algler, bitkiler, mantarlar ve hayvanlar), mikrobiyal ökaryotlardan nasıl ortaya çıktıklarını anlamamıza yardım etmektedir.

### CHROMALVEOLATA



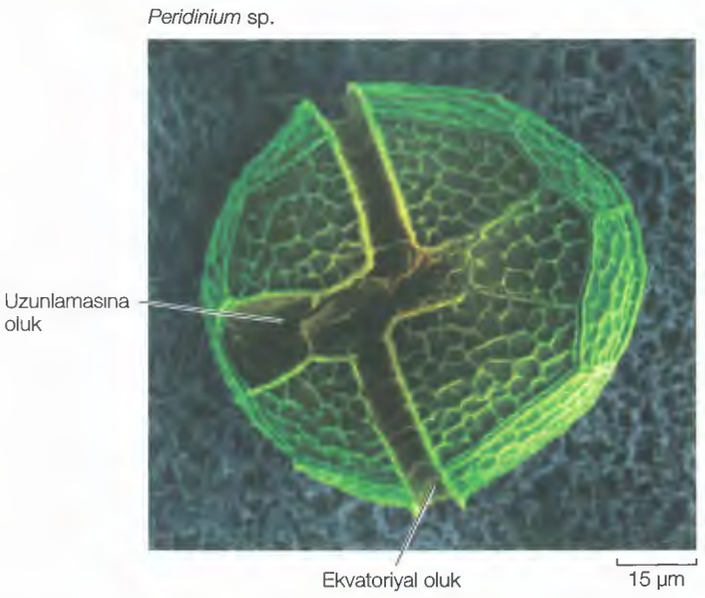

Biz protist gruplarını inceleme turumuza **Chromalveolata** ile başlıyoruz; Chromalveolata, hücre duvarlarında genellikle selüloz bulunan, fotosentez yapan organizmalardan oluşan bir gruptur; Haptophyta, Alveolata ve Stramenoplia üyelerini içermektedir. **Haptophyta** üyeleri, kamçıları olan birhücreli organizmalardır; çoğu, oldukça ince ayrıntılı pullar ile "zırhlanmıştır" (bakınız Şekil 27.10B). Alveolata ve Stramenopila üyeleri, büyük ve çeşitlilik gösteren kladlar olup onları burada daha ayrıntılı olarak inceleyeceğiz.

### Alveolata üyeleri plazma zarlarının altında keselere sahiptir

**Alveolata** kladını karakterize eden sinapomorfi, plazma zarlarının hemen altında *alveol* adı verilen keselere sahip olmalarıdır. Alveoller, hücre yüzeyini desteklemede bir role sahip olabilirler. Bu organizmaların hepsi bir hücrelidir; fakat, çok çeşitli vücut formlarına sahiptirler. Burada ayrıntılı olarak ele aldığımız Alveolata grupları, dinoflagellatlar, Apicomplexa üyeleri ve sililerdir.

**DİNOFLAGELLATA Dinoflagelatlar,** ekolojik olarak, evrimsel olarak ve morfolojik olarak büyük bir ilgiye sahiptirler. Çoğu dinoflagellat, denizlerde yaşar ve okyanuslardaki organik maddenin önemli primer fotosentetik üreticileridir. Fotosentetik ve yardımcı pigmentlerin özgün karışımı, dinoflagellat kloroplastlarına altın kahverengi renk verir. (Kısım 27.1'de dinoflagellatların farklı sayıda zarlarla sarılmış kloroplastlara sahip olmasına yol açan endosimbiyoz olayları anlatılmıştır). Bazıları, aralarında omurgasız hayvanların (mercanlar gibi) ve diğer denizel protistlerin yer aldığı diğer organizmaların hücreleri içerisinde yaşayan fotosentetik endosimbiyontlardır (bakınız Şekil 27.8). Bazıları, fotosentez yapmaz ve diğer denizel organizmaların içinde parazit olarak yaşar.

Dinoflagellatlar, belirgin olarak farklı bir görünüme sahiptir. Onlar bir hücrelidirler ve genellikle iki kamçıya sahiptirler; kamçılardan biri, hücrenin ekvatoriyal düzlemindeki oluk içerisindedir, diğeri ise ilk olarak aynı noktanın yakınından başlar ve çevresindeki ortama uzanmadan önce bir uzunlamasına oluk içerisinde aşağıya doğru uzanır (**Şekil 27.16**). Bazı dinoflagellatlar, çevre koşullarına bağlı olarak, aralarında amipsi formlarında yer aldığı farklı şekillere girebilir. Bir dinoflagellat olan *Pfiesteria piscicida* türünün en azından iki dü-




**27.16 Bir Dinoflagellat** Dinoflagellatlar, Alveolata'nın önemli bir grubudur. Onların çoğu, fotosentetiktir ve dünyadaki fitoplanktonların önemli elemanlarıdır. Onlar, çoğunlukla endosimbiyotiktir (bakınız Şekil 27.8) ve okyanuslardaki ölümcül "alg patlamalarının" etkenleri olabilirler (bakınız Şekil 27.10A).

zine formunun olduğu iddia edilmektedir; gerçi bu iddia son derece tartışmalıdır. Buna karşın, bu dikkat çekici dinoflagellat, balıklar için zararlıdır; ve çok sayılarda bulunduklarında hem balıkları sersemletir ve hem de onlar üzerinde beslenebilirler.

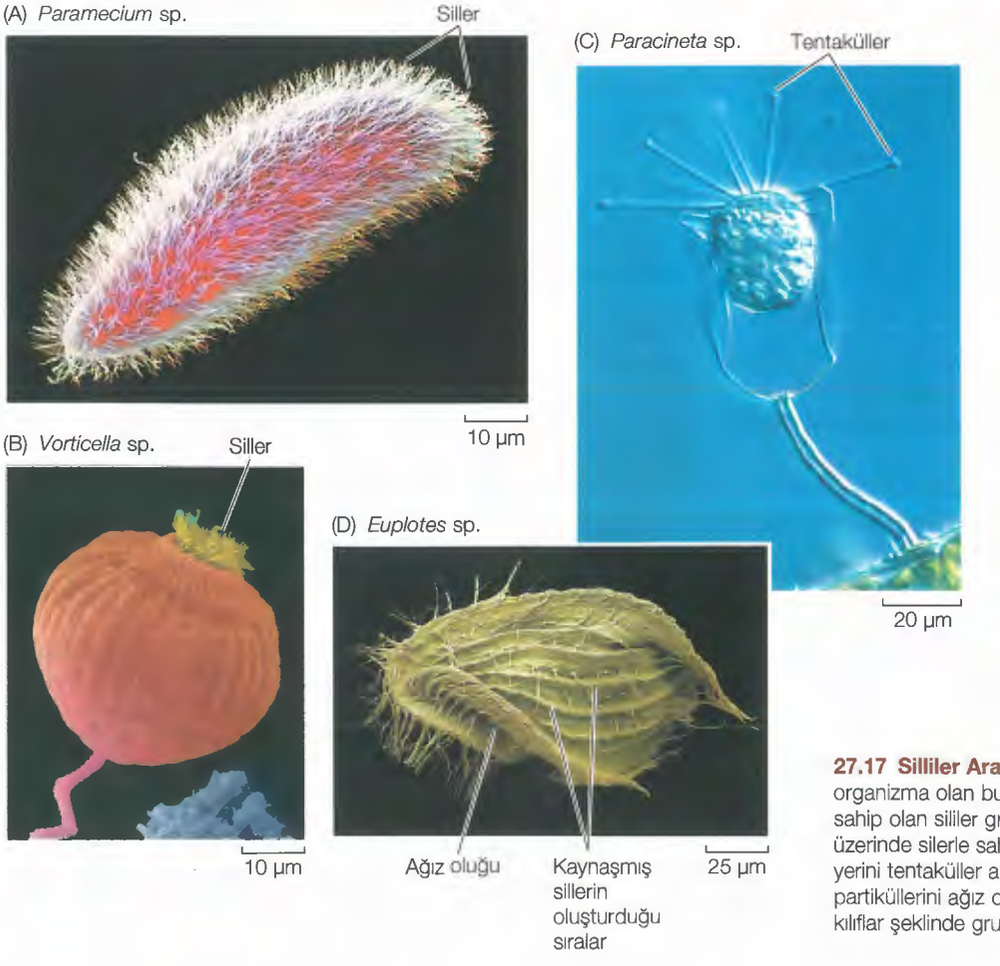
**APİCOMPLEXA** Tamamıyla parazitik olan **Apicomplexa** üyeleri, isimlerini hücrenin *apikal* ucunda bulunan bir organel topluluğu olan *apikal kompleksten* alır. Bu organeller, Apicomplexa üyelerinin kendi ev sahibinin dokularına girmelerine yardımcı olur. Örneğin apikal kompleks, sıtmaya yol açan *Plasmodium*'un merozoitlerine ve sporozoitlerine insan vücudundaki hedef hücrelere girme yeteneği verir.

Birçok zorunlu parazit gibi Apicomplexa üyeleri de eşeyli ve eşeysiz çoğalmaların eşlik ettiği seri halindeki çok farklı yaşam evrelerinden dolayı oldukça ayrıntılı yaşam döngülerine sahiptirler. Çoğunlukla bu evreler, *Plasmodium* örneğinde olduğu gibi iki farklı ev sahibi organizmada tamamlanır. Bir Apicomplexa üyesi olan *Toxoplasma*, yaşam döngüsünü tamamlamak için kediler ve sıçanlar arasında sırasıyla değişim yaparlar. *Toxoplasma* ile enfekte olmuş bir sıçan, kediden korkma hissini kaybeder; bu durum, sıçanın kedi tarafından yenme olasılığını ve böylece paraziti bir kediye aktarma şansını artırır.

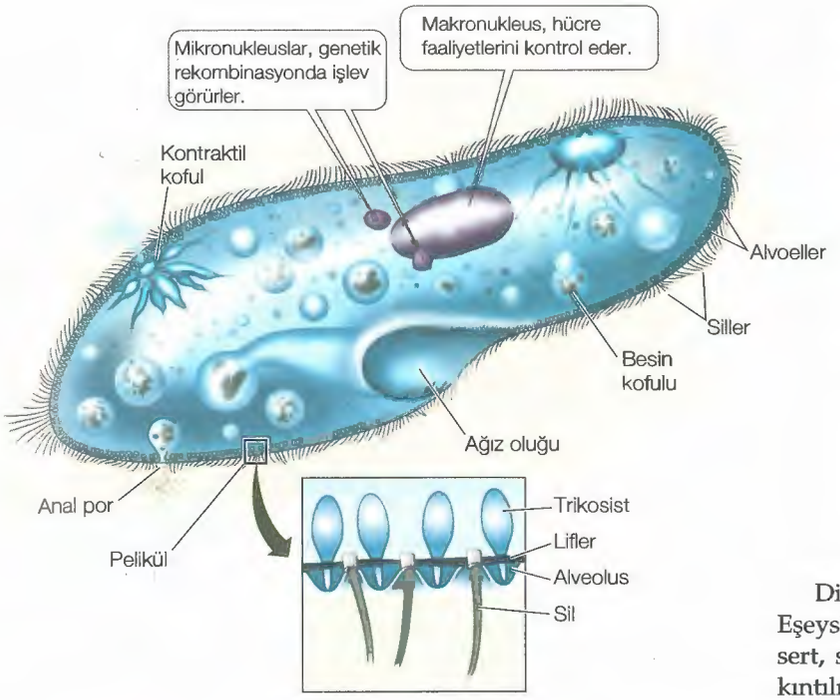
Apicomplexa üyeleri, kontraktil kofuldan yoksundur. Onlar, artık fotosentetik bir işlev yapamayacak kadar çok fazla indirgenmiş olan kloroplast içerirler (bu kloroplastlar, tüm Chromalveolata üyelerinin kloroplastları gibi, bir kırmızı alg'den ikincil endosimbiyozla türemiştir). Bu kloroplast, gelecekteki sıtma ilacı için bir hedef olabilir.

**SİLLİLER Silliler**, kendileri için karakteristik olan ve daha kısa olmaları dışında ökaryotlardaki kamçıyla özdeş olan, çok sayıda kıl şeklinde sil taşımalarından dolayı bu ismi almışlardır. Bu grup, hem çeşitlilik açısından ve hem de ekolojik bakımdan önemlidir (**Şekil 27.17**). Sillilerin hemen hemen hepsi heterotroftur (birkaç tanesi, fotosentetik endosimbiyont barındırmasına karşın); ve onlar, vücut formu bakımından diğer çoğu birhücreli ökaryottan çok daha komplekstir. Sillilerin ayırt edici karakteri, iki tip çekirdeğe sahip olmalarıdır (Şekil 27.12'deki terliksihayvanlarda görüldüğü gibi).

Sıklıkla çalışılan bir cins olan *Paramecium*, sillilerin yapısal ve davranışsal kompleksliğini örneklemektedir (**Şekil 27.18**). Terlik biçimindeki hücre, oldukça ayrıntılı yapaya sahip bir peliküla ile örtülmüştür; peliküla, genel olarak sıkıca paketlenmiş durumdaki bir dış zar ve bir iç zar ile sillerin kaidesinin etrafını saran zarla-çevrelenmiş keselerden (alveoller) meydana gelmiştir. Pelikülada *Trikosist* adı verilen savunma organelleri de vardır. Bir tehlikeye yanıt olarak, mikroskobik




**27.17 Silliler Arasındaki Çeşitlilik** (A) Serbest yüzen bir organizma olan bu terliksi hayvan, eşit uzunlukta çok sayıda sile sahip olan sililer grubuna aittir. (B) Bu grubun üyeleri, ağız kısmı üzerinde silerle sahiptir. (C) Bu grupta, gelişim ilerledikçe sillerin yerini tentaküller alır. (D) *Euplotes* cinsindeki sillerin bazıları, besin partiküllerini ağız oluğunun içerisine alınmasına yardım eden yassı kılıflar şeklinde gruplanmıştır.




**27.18 *Paramecium* Anatomisi** Bu çizim resim, tipik bir terliksi hayvanın kompleks yapısını, trikosistleri ve alveolleri olan pelikülün (dış örtü) ayrıntısını göstermektedir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 27.3 • *Paramecium* Anatomisi**

boyutta bir patlama ile birkaç milisaniye içerisinde trikosistler dışarıya fırlatılır; onlar, sivri oklar gibi dışarıya çıkarlar, uzun ve genişlemiş bir filamentin ucunda ileriye doğru sürülürler.

Siller, genellikle kamçı ya da yalancı ayaklar tarafından meydana getirilen hareketten daha hassas olan bir hareket şekli sağlar. Terliksihayvan, kendisinin spiral bir şekilde öne ya da arakaya doğru itilmesini sağlayacak tarzda sillerinin çırpılmasını koordine edebilir. Terliksihayvan, aynı zamanda, bir engelle ya da negatif bir uyarıyla karşılaştığında hızlıca geri çekilebilir. Sillerin çırpılmasının koordinasyonu, muhtemelen, hücrenin iki ucu yakınındaki plazma zarında iyon kanallarının farklı şekilde dağılımının sonucudur.

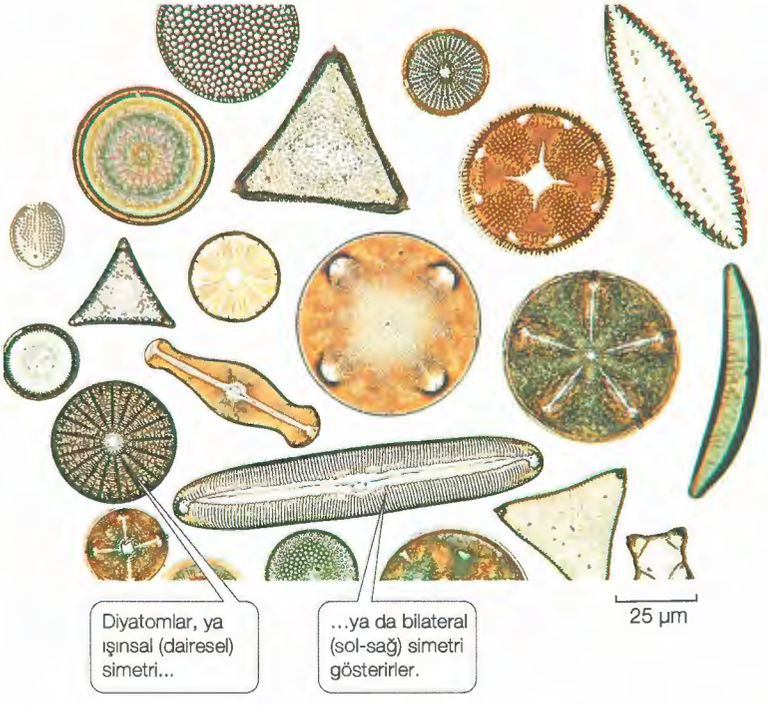
### Stramenopila üyeleri bir tanesi kıllı olan iki tane eşit olmayan kamçıya sahiptir

Çoğu **Stramenopila** üyesi tarafından paylaşılan bir morfolojik sinapomorfi, onların iki kamçısından uzun olanının üzerinde sıralar şeklinde tubüler kıllara sahip olmalarıdır. Bazı Stramenopila üyeleri kamçıdan yoksundur; fakat onlar da kamçısı olan atalardan türemişlerdir. Stramenopila üyeleri, fotosentetik olan diyatomlar ve kahverengi algler ile fotosentetik olmayan su küflerini ve Labyrinthulomycetes türlerini kapsar. Çoğu altın sarısı alg, fotosentetiktir; fakat ışık şiddeti sınırlı olduğunda ya da bol miktarda besin bulunduğu zaman onların hemen hemen tümü heterotrof olur; hatta bazıları diyatomlarla ya da bakterilerle beslenir. Labyrinthulomycetes türleri (cıvıksı mantarlarla karıştırmayınız), üzerinde hücrelerin hareket ettiği filamentlerden oluşmuş ağ üreten bir hücreli organizmalardır.

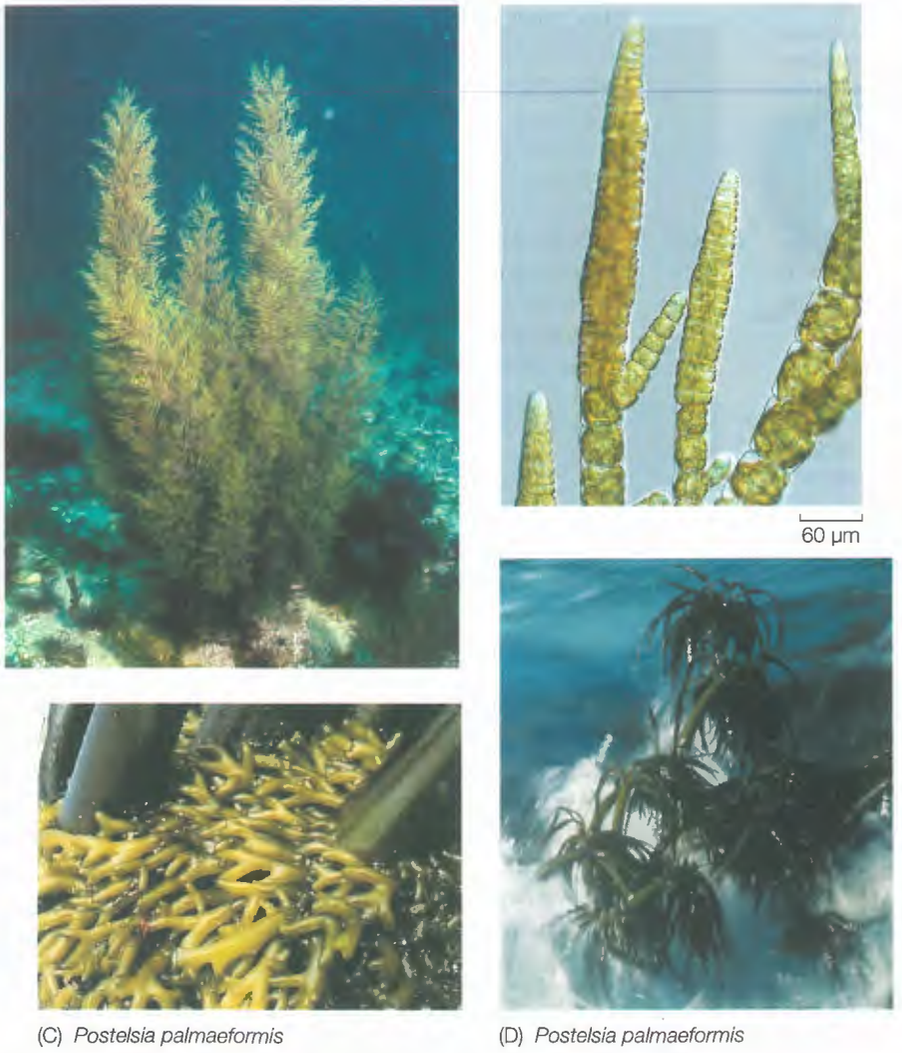
**DİYATOMLAR** Bazı türleri ipliksi olmasına karşın **diyatomların** hepsi bir hücrelidir. Çoğu, kendi kloroplastlarında, kendilerini sarı ya da kahverengi yapmaya yetecek kadar karotenoid pigment içerir. Hepsi, fotosentetik depo ürünü olarak karbonhidrat ve yağ sentezler. Diyatomlar, erkek gametleri dışında, kamçıdan yoksundur.

Mikroskobik ölçekte mimarilerindeki görkemlilik, diyatomların ayırt edici özelliğidir. Daha önce bahsedildiği gibi, hemen hemen diyatomların hepsi hücre duvarlarında silis (sulu silisyum dioksit) biriktirirler. Hücre duvarı, iki parçadan yapılmıştır; üstteki parça alttakini petri kutusunun alt ve üst kapakları gibi örter. Silis yüklenmiş duvarlar, her bir türe özgün karmaşık desenlere sahiptir (**Şekil 27.19**). Belirgin morfolojik çeşitliliklerine rağmen, tüm diyatomlar simetriktir –ya bilateral ("sağ" ve "sol" yarılarıyla) ya da ışınsal (bir dairenin sahip olduğu simetri tipiyle).

Diyatomlar, hem eşeyli ve hem de eşeysiz olarak ürerler. Eşeysiz üreme, ikiye bölünmek suretiyle gerçekleşir; bu olay, sert, silis içeren hücre duvarının olması nedeniyle biraz sıkıntılıdır. "Petri kutusunun" üst ve alt kapaklarının her ikisi de, büyüklüklerinde hissedilir bir değişiklik olmaksızın yeni "petri kutsunun" üst kapakları olur; sonuç olarak, daha önceki alt kapaktan yapılan yeni hücre ebeveyn hücreden daha küçüktür. Eğer bu işlem, süresiz olarak devam edecek olursa bir hücre hattı, basitçe yok olacaktır; fakat eşeyli üreme, bu olası sorunu büyük ölçüde çözer. Gametler oluşur, hücre duvarlarını atar ve kaynaşır. Oluşan zigot, yeni bir hücre duvarı oluşturulmadan önce, büyüklüğünü önemli ölçüde artırır.




**27.19 Diyatom Çeşitliliği** Diyatomların bu aydınlık saha mikrografı, çeşitlilik gösteren türe özgü formları göstermektedir. Diyatomlar, fotosentez yapıcılardır ve dünyadaki fitoplanktonların baskın elemanlarıdır.




**27.20 Kahverengi Algler** (A) Bu deniz yosunu, kahverengi algin ipliksi büyüyen formunu göstermektedir. (B) Mikroskobik kahverengi alg olan Ectocarpus cinsinin filamentleri, ışık mikroskobunda görülmektedir. (C) Deniz palmiyesi ve birçok diğer kahverengi alg türü, vantuz adı verilen dayanıklı dallanmış yapılarla zemine "yapıştırılır". (D) Deniz palmiyeleri, kahverengi alglerin yaparak şeklindeki formunu temsil etmektedir. Vantuzlar, onların dalgalara karşı ayakta kalmasına izin verir.

Diyatomlar, tüm okyanuslarda bulunur ve çoğunlukla çok büyük sayılarda yer alarak kıyı sularının ana fotosentetik üreticilerini oluştururlar. Diyatomlar, aynı zamanda, tatlısularda da yaygındırlar ve hatta karasal yosunların nemli yüzeyleri üzerinde bile bulunurlar. Onlar, aynı zamanda, açık okyanuslarda zaman zaman ortaya çıkan plankton "patlamalarının" başat organizmalarıdır.

Ölü diyatom hücrelerinin silis içeren duvarları, ayrışmaya karşı dayanıklı olduğundan dolayı bazı tortul kayaçlar, nerdeyse tamamen, zaman içerisinde deniz tabanına çöken diyatom iskeletlerinden oluşmuştur. Böyle kayaçlardan elde edilen diyatome toprağı, yalıtım işlemi, süzme işlemi ve metal parlatma işlemi gibi birçok endüstriyel kullanıma sahiptir. Diyatome toprağı, aynı zamanda, böceklerin trakelerini (solunum yolları) tıkayan bir "Toprak –dostu" insektisit olarak kullanılmıştır.

**KAHVERENGİ ALGLER** **Kahverengi algler**, aynı renkteki isimlerini kloroplastlarında bol miktarda bulunan karotenoid bir pigment olan *fukoksantin*den alır. Bu sarı-turuncu pigmentin yeşil renkli klorofil *a* ve *c* ile kombinasyonu, kahverengi bir renk verir. Kahverengi alglerin hepsi çok hücrelidir ve bazıları aşırı derecede büyüktür. *Macrocystis* cinsine ait olan dev yosunlar (varek), 60 metre kadar uzunluğa sahip olabilir.

Kahverengi algler, hemen hemen tamamıyla denizeldir. Dallanmış filamentlerden (**Şekil 27.20A,B**) ya da yaprak şeklinde oluşumlardan (**Şekil 27.20D**) meydana gelmişlerdir. Bazıları açık okyanusta su üstünde yüzer; en meşhur örneği, orta-Atlantik'deki Sargasso Denizinde yoğun hasırlar oluşturan *Sargassum* cinsidir. Bununla birlikte, çoğu kahverengi alg, kıyıların yakınındaki kayalara tutunur. Bazıları, sadece, düzenli olarak dalgaların yoğun bir şekilde kıyıya çarptığı yerlerde iyi gelişir; dikkate değer bir örnek, Pasifik kıyılarının deniz palmiyesi olan *Postelsia palmaeformis* türüdür. Bağlanan formların hepsi, *kenet* adı verilen özelleşmiş bir yapı geliştirir; kenet, kelimenin tam anlamıyla onları kayalara tutkal gibi yapıştırır (**Şekil 27.20C**). Kenet adı verilen yapının"tutkalı", *alginik asittir*; alginik asit, birçok kahverengi algin hücrelerinin duvarında bulunan yapışkan şeker asit polimeridir. Alginik asit, kenetteki işlevine ilave olarak, alg hücrelerini ve filamentleri birarada tutar; ve insanlar tarafından hasat edilerek dondurmada, kozmetikte ve diğer ürünlerde emülsifiye edici olarak kullanılır.

Bazı kahverengi algler, kapsamlı bir şekilde farklılaşmak suretiyle özelleşmiş organlar oluştururlar. Deniz palmiyeleri gibi bazı türler, gövde benzeri saplara ve yaprak benzeri yapılara sahiptir. Bazıları, yüzmeye hizmet eden içerisi gazla dolu boşluklar ya da keseler geliştirir. Büyük kahverengi algler, organ farklılaşmasına ilave olarak, aynı zamanda önemli derecede doku farklılaşması da gösterir. Dev varek yosunlarının çoğu, sadece yaprak benzeri yapılarının ve saplarının en dış bölgelerinde fotosentetik filamentlere sahiptir. Sap ve yaprak benzeri yapı içerisinde, karasal bitkilerde besin maddelerini ileten dokuya yakından benzerlik gösteren tubüler hücrelerden oluşmuş filamentler uzanmaktadır. Bu hücreler, kabarık uçlara sahip olduğundan *trompet hücreleri* adını alırlar; bu tüpler, fotosentez ürünlerini organizmanın vücuduna hızlı bir şekilde iletir.

**OOMYCOTA** **Oomycota** (**oomycetes**) adı verilen fotosentez yapmayan Stramenopila grubu, büyük ölçüde su küflerinden ve onların karasal ortamlarda yaşayan akrabaları olan tüylü küflerden oluşur. Su küfleri ipliksidir ve hareketsizdir; bu organizmalar *absorblayıcı heterotroftur*- yani, büyük yiyecek moleküllerini su küfünün absorblayabileceği daha küçük moleküllere sindiren enzimler salgılarlar. Eğer su içerisindeki ölmüş bir balık ya da ölmüş böcekler üzerinde gelişmiş beyazımsı pamuk şeklinde küf görmüşseniz, o, büyük olasılıkla yaygın bir cins olan *Saprolegnia*'ya ait su küfüdür (**Şekil 27.21**).

Bu grubun isminde "mycete" ekinin bulunması sizi yanıltmasın. Bu terim, "mantar" anlamına gelir; bu organizmalar, bir zamanlar mantar olarak sınıflandırıldığından bu terim

*Saprolegnia* sp.



**27.21 Bir Oomycota örneği** Su küfünün filamentleri, bu böceğin cesedinden dışarıya doğru ışınsal olarak uzanmaktadır.

kullanılmıştır. Bununla birlikte oomycota grubunun mantarlarla olan akrabalık durumunun, aralarında kendimizin de yer aldığı diğer birçok ökaryot gruba göre daha uzak olduğunu bilmekteyiz (bakınız Şekil 27.1); ve Oomycota üyelerinin mantarlara olan benzerliği sadece yüzeyseldir. Örneğin, Oomycota üyelerinin hücre duvarları, tipik olarak selülozdan yapılmıştır; oysa, mantarlarınki kitinden meydana gelmiştir.

Bazı Oomycota üyeleri, **sönositiktir**; yani onlar, tek bir plazma zarıyla çevrelenmiş çok sayıda çekirdeğe sahiptir. Onların filamentleri, çok sayıda çekirdeği hücrelere taksim edecek enine hücre duvarlarına sahip değildir. Onların sitoplazması, organizmanın vücudu boyunca devam eder ve belirli üreme evreleri dışında, tek bir çekirdeği olan tek bir yapısal birim mevcut değildir. Oomycota üyelerinin ayırt edici özelliği, onların kamçılı üreme hücreleridir. Oomycota üyeleri, yaşam döngülerinin büyük bir kısmında diploittirler.

*Saprolegnia* gibi su küfleri, tamamıyla suculdur ve **çürükçüldür** –yani ölü organik maddeler üzerinde beslenirler. Diğer bazı Oomycota üyeleri, karasal ortamlarda yaşarlar. Karasal Oomycota üyelerinin çoğu, zararsızdır ya da ölü maddelerin yararlı ayrıştırıcılarıdır; birkaçı, avokado, üzüm ve patates gibi ürünlere saldıran ciddi bitki parazitidir.

Onların farz edilen Chromalveolat atalarının kloroplastlı ve fotosentetik olmalarına karşın Oomycota üyeleri kloroplastlardan yoksundur.

(A) *Ceramium* sp.



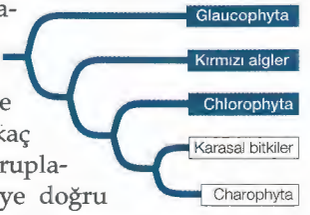
1.5 mm

(B) *Calliarthron tuberculatum*



7.5 mm

## PLANTAE




**Plantae**, çoğunlukla fotosentez yapan türleri içerir; bunlar, aralarında Glaucophyta, kırmızı algler, Chlorophyta, Charophyta ve karasal bitkilerin yer aldığı birkaç büyük kladdan oluşmuştur. Bu grupların tümündeki kloroplastlar, geriye doğru giderek, muhtemelen, tek bir endosimbiyoz vakasına dayanmaktadır (bakınız Kısım 27.1). Bu nedenle, tatlı sularda yaşayan birhücreli organizmalardan oluşmuş **Glaucophyta** olarak bilinen küçük bir klada özel bir ilgi vardır.

Glaucophyta üyeleri, büyük olasılıkla birincil endosimbiyoz olayından sonra ilk dallanan gruptur. Onların kloroplastı, iç ve dış zarlar arasında çok az miktarda peptidoglikan içermeleriyle eşsiz özelliğe sahiptir – aynı düzenlenme siyanobakterilerde de görülür (bakınız Şekil 27.3A). Bakterilerin tipik hücre duvarı bileşeni olan peptidoglikanın varlığı, bu özelliğin Glaucophyta üyelerinde korunduğu, fakat diğer Plantae gruplarında kaybedildiği izlenimini uyandırmaktadır.

### Kırmızı algler ayırt edici yardımcı bir fotosentetik pigmente sahiptir

**Kırmızı alglerin** hemen hemen hepsi, çok hücrelidir (**Şekil 27.22**). Onların karakteristik rengi, *fikoeritrin* adı verilen yardımcı fotosentetik pigmentin bir sonucudur. Bu pigment çoğu türün kloroplastlarında nispeten fazla miktarlarda bulunur. Kırmızı algler, fikoeritrine ilave olarak fikosiyanin, karotenoidler ve klorofil *a* içerir.

Kırmızı alglerin, en sığ gelgit gölcüklerinde yaşayan türleri olduğu gibi okyanusların en derin kısımlarında yaşayan fotosentez yapıcı türleri de vardır (Eğer nütrient miktarı yeterliyse ve su, ışığın girmesine izin verecek kadar temizse 260 metre kadar derinde yaşayabilirler). Çoğu, tutunma organıyla (kenet) bir yere tutunarak gelişir.

Bir anlamda, kırmızı algler yanlış isimlendirilmiştir. Onlar, geliştikleri yerdeki ışık koşullarına bağlı olarak çeşitli fotosentetik pigmentlerin

**27.22 Kırmızı Algler** (A) Diferansiyel kontrast ışık mikroskobu, fikoeritrin pigmentinin kırmızıca zengin rengini ortaya koymaktadır. (B) Mercan kırmızı algi, ismini görüntü olarak mercanlara benzemesinden almıştır.

**Üç Kinetoplastid Trypanosom Türünün Karşılaştırılması**

| | *Trypanosoma brucei* | *Trypanosoma cruzi* | *Leishmania major* |
|---|---|---|---|
| **İnsan hastalığı** | **Uyku hastalığı** | Chagas hastalığı | Leishmaniasis |
| Taşıyıcı olan böcek | Çeçe sineği | Kan emen hemipter | Kum sineği |
| Aşı ya da etkili tedavi | Yok | Yok | Yok |
| Yaşamak için strateji | Sıklıkla, yüzeydeki tanınma moleküllerini değiştirmek | Konak hücre üzerinde yüzey tanıma moleküllerinde değişikliklere neden olmak | Konağın makrofajlarının etkinliğini indirgemek |
| İnsan vücudunda bulunduğu yer | Kan dolaşımı, son evrede sinir dokuya saldırır. | Özellikle kas hücreleri olmak üzere, hücrelerin içerisine girerler | Özellikle makrofajlar olmak üzere, hücrelere girerler. |
| Yaklaşık olarak her yıl ölenlerin sayısı | 50,000 | 43,000 | 60,000 |

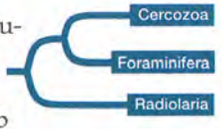
kendi yüzeyinden iter; bu kamçı, organizmayı bir yere tutundurmaya da yardım edebilir. İkinci kamçı, genellikle tam gelişmemiştir.

Euglenida üyelerinin, beslenme gereksinimleri çeşitlilik gösterir. Birçok tür her zaman heterotroftur. Diğer türler, güneş ışığı altında tamamıyla ototroftur ve kloroplastlarını kullanarak fotosentezle organik bileşikleri sentezlerler. Euglenida üyelerinin kloroplastları, ikincil endosimbiyoz nedeniyle üç tane zarla çevrelenmiştir (bakınız Şekil 27.3B). Bu Euglenida üyeleri karanlıkta tutuldukları zaman, fotosentetik pigmentlerini kaybederler ve sadece, çevrelerindeki suda çözünmüş durumda bulunan organik maddelerle beslenmeye başlarlar. Böyle bir "ağarmış" *Euglena*, tekrar ışığa getirildiğinde fotosentetik pigmentlerini yeniden sentezleyerek tekrar ototrof hale gelir. Fakat belirli antibiyotiklerle ya da mutajenlerle muamele edilmiş *Euglena* hücreleri, fotosentetik pigmentlerini tamamıyla kaybeder; ve ne onlar ne de onlardan türeyen hücreler, hiçbir zaman tekrar ototrof olmazlar. Ancak, bunların soyları, heterotroflar gibi işlev görürüler.

**KİNETOPLASTİDA Kinetoplastida** üyeleri, iki tane kamçıya ve sadece bir tane iri mitokondriye sahip olan bir hücreli parazitlerdir. O mitokondri, bir *kinetoplast* içerir –kinetoplast, çok sayıda halkasal DNA molekülüne ve onlarla birlikte bulunan proteinlere ev sahipliği yapan özgün bir yapıdır. Bu DNA moleküllerinin bazıları, mitokondrideki mesenjer RNA'yı düzenleyen "rehberleri" şifreler.

Bu bölümün açılış kısmında tanımlanan trypanosomlar, Kinetoplastida üyeleridir. Bu organizmalar, sık aralıklarla, kendi hücre yüzeylerindeki tanınma moleküllerini değiştirebilme yeteneğine sahiptirler; bu yetenek, onların neden olduğu hastalıkları ortadan kaldırmak ve kendilerini öldürmek için yaptığımız en iyi girişimlerden kurtulmalarına izin verir (Tablo 27.2).

### RHİZARİA




**Rhizaria**'nın birincil grupları, bir hücreli sucul ökaryotlardır. Foraminiferler, radiolariyalar ve Cercozoa üyeleri, tipik olarak, yakından tanınan amiplerin geniş ve lob şeklindeki yalancı ayaklarının aksine ince ve uzun yalancı ayaklara sahiptir. Bu gruplar, okyanus tortullarına katkı yapmıştır; onların bazıları, jeolojik tarih boyunca karasal olgular haline gelmiştir.

**Cercozoa** üyeleri, birçok forma ve habitata sahip olan çeşitlilik gösteren bir gruptur. Bazıları amipsidir, diğerleri ise kamçıya sahiptir. Bazıları suculdur; diğerleri toprak içerisinde yaşar. Cercozoa üyelerinin bir grubu, bir yeşil algin ikincil endosimbiyozuyla oluşturulmuş olan kloroplastlara sahiptir –ve bu kloroplast, yeşil algin çekirdeğinin izlerini taşımaktadır.

### Foraminiferler büyük kireçtaşı yatakları oluşturmuştur

Bazı **Foraminifera** üyeleri kalsiyum karbonattan dış kabuk salgılarlar (bakınız Şekil 27.11), bu kabuklar zaman içerisinde birikerek dünyanın kireçtaşı yataklarının bir kısmını oluşturur. Bazı foraminiferler plankton olarak yaşar; diğerleri ise deniz tabanında yaşam sürer. Canlı foraminiferlere, dünyadaki okyanusların en derin noktasında rastlanmıştır –burası, Batı Pasifikte yer alan 10.896 metre derinlikteki Mariana Çukurudur. Bununla birlikte, o derinlikte, bu organizmalar normal kabuk salgılayamazlar; çünkü ortamdaki suyun kalsiyum karbonat içeriği çok düşüktür.

Uzun, iplik şeklindeki dallanmış yalancı ayaklar, kabuktaki çok sayıda mikroskobik delikten dışarıya uzanır ve birbirlerine bağlanarak yapışkan ağsı bir ağ meydana getirirler; planktonik foraminiferler, bu ağı daha küçük planktonları yakalamada kullanır. Yalancı ayaklar, bazı türlerde hareketi sağlar.

### Radiolaria üyeleri, ince ve sert yalancı ayaklara sahiptir

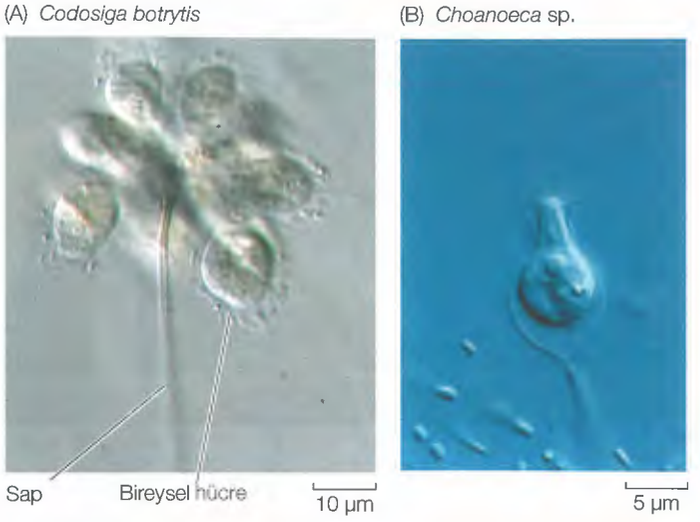
**Radiolaria** üyeleri, mikrotubüllerle desteklenmiş ince ve sert yalancı ayaklara sahip olmalarıyla tanınırlar. Bu yalancı ayaklar:

- ortamdan madde alışverişi için hücrenin yüzey alanını büyük ölçüde artırır.
- denizel ortamda hücrenin yüzmesine yardım eder.

Radiolaria üyeleri, sadece denizel ortamlarda bulunurlar ve belirgin ışınsal simetrileriyle hemen tanınabilirler (bakınız Şekil 27.8B). Hemen hemen tüm Radiolaria türleri, camsı bir *endoiskelet* (iç iskelet) salgılar. Farklı türlerin iskeletleri, kar tanecikleri kadar değişkendir; ve birçoğu çok ince ayrıntılı geometrik desenlere sahiptir (Şekil 27.26). Radiolariyanın birkaç türü, ölçülen birkaç milimetrelik çaplarıyla bir hücreli ökaryotların en büyükleri arasında ter alır.

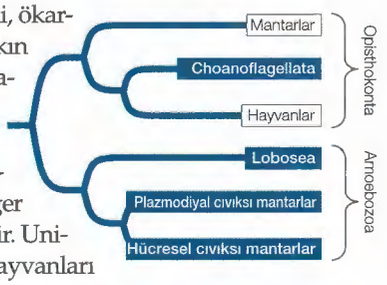



**27.26 Radiolaria Örneğinin Camsı Evi** Radiolaria üyeleri, bir tanesi burada görüldüğü üzere çok karmaşık camsı iskelet salgılarlar. Endosimbiyontu ile birlikte bir canlı radiolariya örneği, Şekil 27.8B'de gösterilmiştir.




**27.27 Hayvanlara Bir Bağlantı** Choanoflagellata üyeleri, hayvanlar ile kardeş gruptur. (A) Bu yakalıkamçılı türünde olduğu gibi, birhücreli organizmalar tarafından kolonilerin oluşturulması, çok hücreliliğin evriminde bir yoldur. (B) Tek başına yaşayan bir yakalıkamçılı, bu mikrobiyal grubun çok hücreli süngerlerde (bakınız Şekil 31.7) mevcut olan hücre tipine benzerliğini göstermektedir .

### UNİKONTA




Biz, şimdi, **Unikonta** üyelerini, ökaryot ağacının köklerine yakın olabilecek büyük bir klad olarak düşünmekteyiz. *Unikont* ismi, Yunancada "tek bir koni" teriminden türemiştir; ve bu ökaryotlarda eğer kamçı varsa sadece bir tanedir. Unikonta kladı, *Opisthokonta* (hayvanları ve mantarları kapsar) ve *Amoebozoa* adı verilen iki büyük gruptan oluşur (bakınız Şekil 27.1).

Opisthokonta üyelerinin morfolojik sinapomorfisi, onların kamçılarıdır; ve eğer kamçı varsa, hayvanlardaki spermlerde olduğu gibi posteriyördedir. Diğer ökaryotların hepsinin kamçıları anteriyördedir. Opisthokonta, hayvanlara ve mantarlara ilave olarak yakalıkamçılıları (Choanoflagellata) da içerir. Mantarlar ve hayvanlar, Bölüm 30-33'de tartışılmıştır. Choanoflagellata ya da yakalıkamçılılar, hayvanlara kardeş gruptur; ve hayvan-yakalıkamçılı kladı, mantarlara kardeştir.

Bazı yakalıkamçılılar, koloni oluşturur (**Şekil 27.27A**). Bu organizmalar, süngerlerin en tipik hücrelerine çarpıcı biçimde benzerlik gösterirler (**Şekil 27.27B** ile Şekil 31.7'yi karşılaştırınız).

### Amoebozoa üyeleri, hareket için lob şeklindeki yalancı ayaklarını kullanırlar

Amoebozoa üyeleri tarafından kullanılan lob şeklindeki yalancıayaklar, amoeboid vücut planının ayırıcı özelliğidir. Amoebozoa üyelerinin yalancı ayakları, yapı ve işlev olarak Rhizaria üyelerinin ince ve uzun olan yalancı ayaklarından farklıdır. Biz burada üç Amoebozoa grubunu inceleyeceğiz: Lobosoea ve cıvıksı mantarların iki kladı.

**LOBOSEA** Şekil 27.4'de gösterilen *Peloxima carolinensis* gibi bir Lobosea üyesi, tek bir hücreden oluşmuştur. Cıvıksı mantarların hücrelerinin aksine Lobosea üyeleri, birbirinden bağımsız olarak yaşar ve bir araya toplanmazlar. Bu organizmalar, küçük organizmalar üzerinden beslenirler ve organik madde partiküllerini fagositoz yaparlar, yalancı ayaklarıyla onları yutarlar. Lobosea üyelerinin çoğu, göllerin, gölcüklerin ve diğer su kitlelerinin tabanında yaşamaya uyum sağlamıştır. Bu organizmalar, hareketsiz organizmaların ya da organik partiküllerin nispeten zengin olduğu yerlere yakın olarak yaşamaya uyum göstermişlerdir; yerde sürünerek hareket ederler ve uygun besin partiküllerini yutarlar. Çoğu Lobosea üyesi, predatör, parazit ya da leş yiyici olarak varlığını sürdürür.

Bazı Lobosea üyeleri kabuklu olup kum tanelerinin birbirine yapıştırılmasıyla oluşturulmuş kılıf içerisinde yaşamlarını sürdürürler (bakınız Şekil 27.7A). Diğerleri, bizzat organizmanın kendisi tarafından salgılanmış kabuğa sahiptir.

**CIVIKSI MANTARLAR** *Cıvıksı mantarların* iki büyük grubu, sadece genel özellikleri paylaşır. Hepsi hareketlidir, hepsi belirli besinleri endositozla yerler ve hepsi, sporları üreten *sporangiyum* adı verilen dik duran yapıları üretir. Yaşam döngüleri boyunca organizasyonlarında çok çarpıcı değişiklikler geçirirler; ve bir evre, endositozla besin partiküllerini alan izole hücrelerden oluşmuştur. Bazı cıvıksı mantarlar, 1 metre ya da daha fazla çapa sahip alanları kaplayabilirler, ancak bir araya daha az toplandıkları evre de olur. Böyle büyük bir cıvıksı mantarın ağırlığı 50 gramdan fazla olabilir. Her iki cıvıksı mantar çeşidi de, özellikle ormanlardaki soğuk ve nemli habitatları tercih eder. Renksiz olanlardan parlak sarı ve turuncu renge sahip olanlara kadar değişik renklere sahiptirler.

**PLAZMODİYAL CIVIKSI MANTARLAR** Eğer bir amibin çekirdeği hızlı bir şekilde mitozla bölünmeye başlar ve buna sitoplazmanın ve organellerin aşırı artışı eşlik ederse, sonuçta meydana gelen organizma, bir plazmodiyal cıvıksı mantarın çok çekirdekli kitlesine benzeyebilir. Bir plazmodiyal cıvıksı mantar, vejetatif (beslenme) fazı süresince, çok sayıda diploid çekirdeğe sahip, duvarı az sitoplazma kitlesi şeklindedir. Bu



(A) *Physarum polycephalum*

0.1 mm



(B) *Physarum polycephalum*

0.25 mm

**27.28 Plazmodiyal Cıvıksı Mantarlar** (A) Bir cıvıksı mantar olan Physarum, en fazla plazmodiyal formda görülür ve kayaların yüzeyini kaplar, kütükleri ve diğer nesneleri ayrıştırır, bakterileri ve yüzeydeki diğer yiyecekleri tüketir. (B) Physarum'un saplı spor keseleri.

kitle, *plazmodyum* adı verilen ipliklerin oluşturduğu dikkate değer bir ağ halinde zemin üzerinde çok yavaş bir şekilde kayar. Böyle bir cıvıksı mantarın plazmodyumu, tek bir plazma zarının çevrelemiş olduğu çok sayıda çekirdeğin bulunduğu sönositik duruma başka bir örnektir. Plazmodyumun dış tarafındaki sitoplazma (çevreye en yakın olan), normal olarak, içerideki sitoplazmadan daha kıvamlı olup yapısal olarak bir miktar katılık sağlar (**Şekil 27.28A**).

Plazmodiyal cıvıksı mantarlar, sitoplazmik akıntı sayesinde gerçekleştirilen harekete çarpıcı örnek sağlarlar. Plazmodyumun dış kısmındaki sitoplazmik bölge, daha sıvı hale geldiği yerlerde, sitoplazma bu kısımlar içerisine doğru akar ve plazmodyumu yayar. Bu akış, her nasılsa her birkaç dakika içerisinde yönünü tersine çevirir ve sitoplazma, daha önce doldurmuş olduğu yeri boşaltarak yeni bir alan içerisine dolar; böylece plazmodyum zemin üzerinde hareket eder. Bazen plazmodyum bütün bir dalga halinde zemin üzerinde hareket eder ve geride iplikçikler bırakır. Mikrofilamentler ve *miksomiyozin* adı verilen bir kasılgan protein, akıntı şeklindeki hareketi meydana getirmek için etkileşime girerler. Plazmodyum hareket ettiğinde, endositozla besin partiküllerini yutar –plazmodyumun besinini, büyük ölçüde, bakteriler, mayalar, fungusların sporları ve diğer küçük organizmalar oluşturmakla birlikte ayrışmakta olan hayvan ve bitki kalıntılarını da kullanırlar.

Plazmodiyal cıvıksı mantar, yeterince besin sağlanırsa, nem ve pH gibi diğer koşullar elverişli olacak olursa plazmodiyal evresinde hemen hemen sınırsız olarak gelişebilir. Ancak, eğer koşullar elverişsiz olursa, iki olaydan birisi meydana gelebilir. Birincisi, plazmodyum, *sklerotiyum* (*sclerotium*) adı verilen sertleşmiş hücre benzeri elemanlardan oluşmuş düzensiz bir kitle oluşturabilir. Bu hareketsiz yapı, elverişli koşullara kavuşulduğunda hızlı bir şekilde tekrar plazmodyum haline gelir.

Diğer bir seçenek plazmodyumun kendisini, spor taşıyan saplı spor keselerine dönüştürmesidir (**Şekil 27.28B**). Bu saplı ya da dallanmış olan yapılar, plazmodyumun küme şeklindeki kitlesinden yükselir. Bu yapılar, sertliklerini, çekirdeklerinin arasında oluşan ve kalınlaşan duvarlardan alırlar. Spor taşıyan yapılar gelişirken, plazmodyumun diploid çekirdekleri mayozla bölünür. Her bir sapın ucunda, *sporangiyum* adı verilen bir ya da iki tane topuz gelişir. Sporangiyum içerisindeki haploid çekirdekler, duvarlar tarafından çevrilir ve sporlar meydana gelir. Sonunda, spor kesesi kurur ve sporlarını döker.

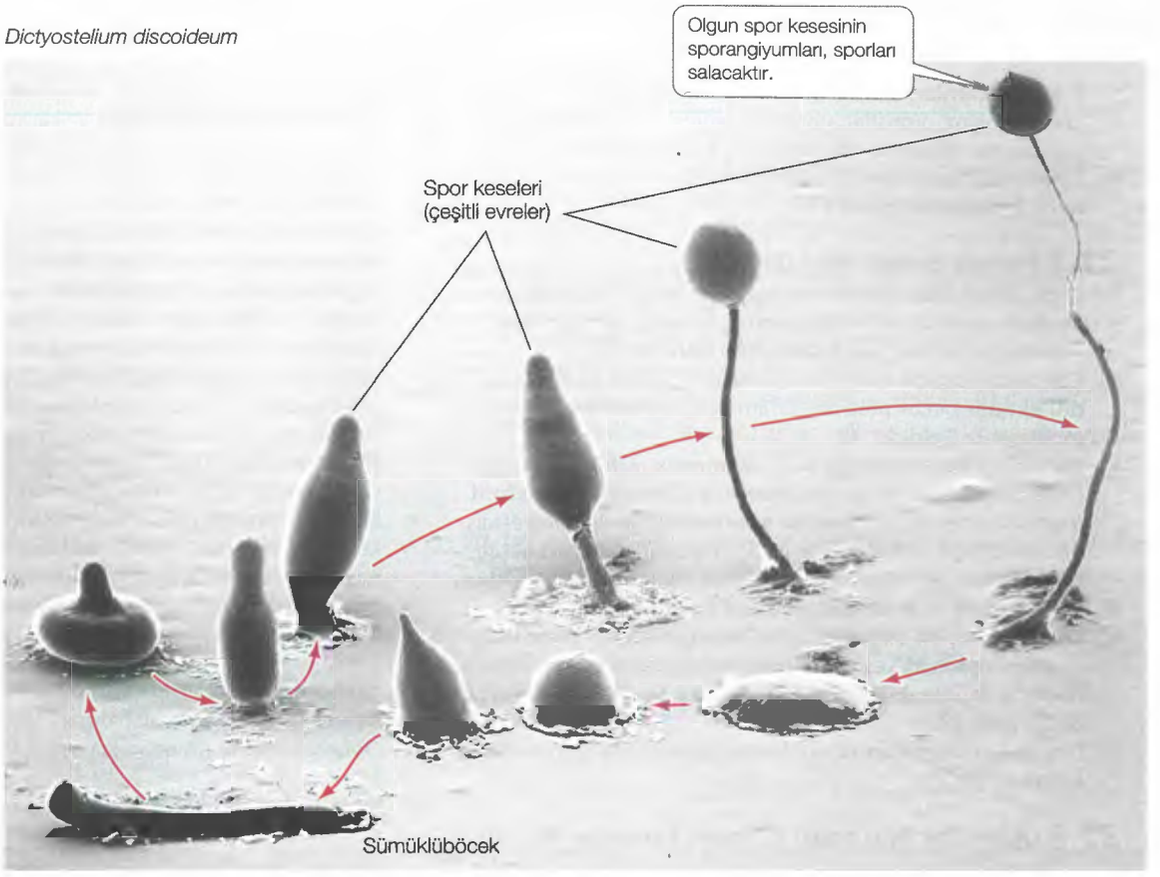
Sporlar, *oğul hücreleri* adı verilen, hücre duvarı olmayan haploid hücrelere çimlenirler, bu hücreler, ya mitozla bölünmek suretiyle daha fazla sayıda haploid oğul hücresi meydana getirirler ya da gamet olarak işlev görürler. Oğul hücreleri, yalancıayaklarıyla ya da kamçıları sayesinde hareket eden ayrı bireysel hücreler olarak yaşayabilir; ya da koşullar elverişsiz olduğu zaman duvarla çevrilip dayanıklı kistler oluşturabilirler. Bu kistler, koşullar elverişli duruma geldiğinde, oğul hücrelerini ortama salar. İki tane oğul hücresi, bir diploid zigot oluşturmak üzere kaynaşır; zigot, mitozla bölünür (fakat, çekirdekler arasında duvar oluşmaz) ve böylece yeni bir sönositik plazmodyum meydana gelir.

**HÜCRESEL CIVIKSI MANTARLAR** Plazmodyum, plazmodiyal cıvıksı mantarların temel vejetatif (beslenen, üremeyle ilgili olmayan) birimiyken, bir amipsi hücre, hücresel cıvıksı mantarların vejetatif birimidir. *Miksamoeba* (*myxamoeba*) adı verilen çok sayıdaki bu hücrelerin her biri, tek haploid çekirdeğe sahiptir ve endositozla bakterileri ve diğer besin partiküllerini yutarlar; mitozla ve ikiye bölünmeyle çoğalırlar. Bağımsız, izole olmuş hücrelerden meydana gelmiş hücre topluluğu şeklindeki bu basit yaşam döngüsü evresi, besin ve nem mevcut olduğu sürece sınırsız olarak varlığını sürdürebilir.

Koşullar elverişsiz olmaya başlayınca, hücresel cıvıksı mantarlar bir araya toplanır ve onların plazmodiyal akrabalarında olduğu gibi spor üreten yapılar oluştururlar. Kitle haline gelmiş bireysel miksamoeba kümesine, *sümklüböcek* ya da *psödoplazmodyum* adı verilir (**Şekil 27.29**). Plazmodiyal cıvıksı mantarların gerçek plazmodyumunun aksine, bu yapı, çok sayıda çekirdek içeren dev bir sitoplazma tabakası değildir; bireysel miksamoebalar, plazma zarlarını ve kendi kimliklerini korurlar.

Bir psödoplazmodyum, hareketsiz hale gelmeden önce birkaç saat zemin üzerinde göç edebilir ve zarif, saplı spor keselerini oluşturmak üzere yeniden organize olurlar. Saplı spor keselerinin tepesindeki hücreler, kalın duvarlı sporlara gelişirler; ve bu sporlar sonunda salınır. Daha sonra, elverişli koşullar altında, sporlar çimlenir ve miksamoebaları salarlar.

Miksamoebalardan başlayıp sümüklüböcek ve sporlardan geçerek yeni miksamoeba evresine kadar giden döngü,




**27.29 Hücresel Cıvıksı Mantar** Bir cıvıksı mantar olan *Dictyostelium*'un yaşam döngüsü, burada bir bütünleştirilmiş mikrografta gösterilmiştir.

eşeysizdir. Hücresel cıvıksı mantarlar, aynı zamanda, eşeyli döngüye de sahiptir; bu döngüde iki miksamoeba kaynaşır. Bu birleşmenin ürünü, küresel bir yapıya gelişir ve bu küresel yapı, sonunda, çimlenerek yeni haploid miksamoebaları salar.

Bundan sonra yer alan bölümlerde, çok hücreli ökaryotların üç büyük grubunu inceleyeceğiz. Bölüm 28 ve 29'da, bitkilerin kökeni ve çeşitlenmesini anlatılacak; Bölüm 30'da mantarlar sunulacak ve Bölüm 31-33'de hayvanları tanımlanacaktır. Bu grupların üçü de protist atalardan köken almıştır.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 27.1 Ökaryotik Hücre Nasıl Ortaya Çıkmıştır?

- Günümüzdeki ökaryotik hücre, evrimsel süreçte bir atasal prokaryottan gelişmiştir. Bu evrim sürecindeki olası erken olaylar, hücre duvarının kaybını ve plazma zarının içeriye doğru katlanmalar oluşturmasını içermektedir. Bu şekildeki katlanmalar, muhtemelen, genetik materyalin zarla kuşatılmış bir çekirdek içerisine alınmak suretiyle ayrı tutulmasına yol açmıştır. Hücre iskeletinin gelişimi, evrimleşerek gelişen bu hücrenin, kendi biçimini kontrol etme yeteneğinde ve kardeş kromozomların dağılmasını kontrol etme yeteneğinde artışın olmasını sağlamıştır. **İnceleyiniz Şekil 27.2**
- Bazı organeller, endosimbiyozla kazanılmıştır. Mitokondriler, bir proteobakteriden gelişmiştir.
- Bir ökaryotun ve bir siyanobakterinin **birincil endosimbiyozu**, Glaucophyta üyelerininkiyle başlayarak, kırmızı alglerin, yeşil alglerin ve karasal bitkilerin kloroplastlarını meydana getirmiştir. Bu kloroplastları içeren ökaryotların, başka ökaryotların bünyesinde gerçekleştirdikleri **ikincil** ve **üçüncül endosimbiyozlar,** öglenidlerin, dinoflagellatların ve diğer grupların kloroplastlarını vermiştir. **İnceleyiniz Şekil 27.3, ANİMASYONLA ÖĞRENME 27.1**

### 27.2 Protist Çeşitliliğinden Hangi Özellikler Sorumludur?

- **Protistler**, çoğunluğu birhücreli ökaryotlardan meydana gelmiş olan, çeşitlilik gösteren, parafiletik bir birliktir. **İnceleyiniz Şekil 27.1**
- Bazı protisler, fotosentetik ototroflardır; bazıları heterotroftur ve bazıları da her iki şekilde de beslenir.
- Hücre iskeleti, çeşitli şekillerde hareket yapılmasına izin verir. Çoğu protistler, hareketlidir; **psödopod**lar ile amipsi hareket yaparlar ya da sil veya kamçı sayesinde hareket ederler.
- Bazı protistlerin hücreleri, içeriye giren fazla suyu dışarıya *pompalayan* **kontraktil kofulları**; ya da besinlerin sindirildiği **sindirim kofullarını** içerir. **İnceleyiniz Şekil 27.5, ANİMASYONLA ÖĞRENME 27.2**
- Birçok protistin hücre yüzeyinde hücre duvarı, dış "kabuk" ya da kumdan yapılmış kabuk gibi koruyucu yapılar yer alır.

### 27.3 Protista Üyeleri Çevrelerindeki Dünyayı Nasıl Etkiler?

- Planktonik organizmaların bir kısmını oluşturan diyatomlar, Dünya'da gerçekleşen fotosentetik karbon tespitinin tümünün yaklaşık beşte birinden sorumludur.

- **Fitoplanktonlar**, denizel ortamdaki birincil üreticilerdir.
- Endosimbiyoz, protistler arasında yaygındır ve çoğunlukla bu ilişkiden her iki partner de yararlanır. **İnceleyiniz Şekil 27.8**
- Patojen olan protistler, *Plasmodium* ve *Trypanosoma* türlerini içerir. **İnceleyiniz Şekil 27.9**

## 27.4 Protista Üyeleri Nasıl Çoğalır?

- Çoğu protist, hem eşeyli ve hem de eşeysiz olarak çoğalır.
- Terliksihayvanlardaki **konjugasyon**, bir eşeyli süreçtir; fakat çoğalma süreci değildir. **İnceleyiniz Şekil 27.12**
- Çok hücreli diploid evreyi ve çok hücreli haploid evreyi içeren **döl almaşı**, birçok protistin yaşam döngüsünün bir özelliğidir. **İnceleyiniz Şekil 27.13**
- Döl almaşı, **heteromorfik** ya da **izomorfik** olabilir. Döl almaşında birbirini izleyen evreler, **sporofit** (diploid) ve **gametofit** (haploid) evreleridir. Sporofitin **sporosit** adı verilen özelleşmiş hücreleri, mayozla bölünerek haploid sporları meydana getirir.
- Gametlerinin birbirine benzeyip benzememesine göre türler, **izogamik** ya da **anizogamik** olarak nitelendirilirler.
- **Diplontik** yaşam döngüsünde, sadece gametler haploid hücrelerdir. **Diplontik** yaşam döngüsünde ise sadece zigot diploid hücredir. **İnceleyiniz Şekil 27.14 ve 27.15, WEB AKTİVİTESİ 27.1 VE 27.2**
- Bazı protistlerin yaşam döngülerine, birden daha azla sayıda konak tür yer alır.

## 27.5 Ökaryotlar Arasındaki Evrimsel Akrabalık İlişkileri Nelerdir?

- Çoğu ökaryot, belli başlı beş kladın birisi içerisinde sınıflandırılabilir: Chromalveolata, Plantae, Excavata, Rhizaria ve Unikonta
- **Chromalveolata üyeleri**, Haptophyta, Alveolata ve Stramenopila gruplarını içerir.
- **Alveolata üyeleri**, plazma zarlarının altında keseler (alveoller) içeren birhücreli organizmalardır. Alveolata kladı, denizel **dinoflagellatları**, parazitik **apikompleksa** türlerini ve oldukça çeşitlilik gösteren **sililleri** içerir. **WEB AKTİVİTESİ 27.3**
- **Stramenopila üyeleri**, tipik olarak, eşit uzunlukta olmayan iki kamçıya sahiptir; bu kamçılardan uzun olanı, tübüler kıl sırası taşır. Stramenopila üyeleri arasında, birhücreli **diyatomlar**, çok hücreli **kahverengi algler**, su küflerinin ve tüylü küflerin yer aldığı fotosentetik olmayan **Oomycota** üyeleri yer alır.
- **Plantae** içerisindeki kladlar, **Glaucophyta, kırmızı algler, Chlorophyta, Charophyta** ve karasal ortamda yaşayan bitkiler şeklindedir. Bunların tümü fotosentetiktir ve kloroplast içerirler. Glaucophyta türlerinin kloroplastları, iç ve dış zarları arasında peptidoglikan içerir.
- **Excavata üyeleri** arasında, diplomonadlar, parabazalidler, Heterolobosea türleri, öglenidler ve kinetoplastidler yer alır. **Diplomonada** ve **Parabasalida** türleri, mitokondriden yoksundur; görünüşe göre evrimsel süreçlerinde mitokondrilerini kaybetmişlerdir. **Heterolobosoa**, iki evreli yaşam döngüsüne sahip amipleri içerir. **Euglenida** mensupları, çoğunlukla fotosentetik olan ve anteriyörde kamçı taşıyan, hücre yüzeylerini destekleyen protein şeritlere sahip organizmalardır. **Kinetoplastida üyeleri**, içerisinde mitokondriyal mRNA'nın düzenlendiği tek ve büyük bir mitokondriye sahiptirler.
- **Rhizaria üyeleri**, birhücrelidir ve suculdur; çoğu amipsi hareket yapar. Bu grup, kabukları birikerek kireçtaşlarının oluşumuna katkı yapan **foraminiferleri**; ince ve sert yalancı bacaklara ve camsı iç iskeletlere sahip olan **radiolariya** türlerini ve çok çeşitli habitatlarda yaşayarak çeşitli formlar alan **Cercozoa** türlerini içerir.
- **Unikonta üyeleri**, kamçılı hücrelerinde (eğer kamçı varsa) sadece bir tane kamçı olan organizmalardır. Unikonta grubu, Opisthokonta ve Amoebozoa olmak üzere iki alt gruba bölünebilir.
- **Opisthokonta üyelerinde**ki kamçı (mevcut olduğu zaman), posteriyörde yer alır. Opisthokonta alt grupları, mantarlar, yakalıkamçılılar ve hayvanlardır. **Chanoflagellata üyeleri**, süngerlerin hücrelerine benzerlik gösterir ve hayvan kladına kardeş gruplardır.
- **Amoebazoa üyeleri**, lob şeklideki yalancı bacaklarıyla hareket ederler. Amoebazoa grubu, **Lobosea** türlerini, plazmodial cıvıksı mantarları ve hücresel cıvıksı mantarları kapsar. Lobosea grubu üyeleri, bir hücrelidir; bu hücreler bir araya toplanmazlar. Plazmodial cıvıksı mantarlar, beslenme evresi sönositik olan Amoebazoa üyeleridir. Beslenme evresindeki hareket, sitoplazmik akıntıyla sağlanır. Hücresel cıvıksı mantarlardaki bireysel hücreler, kimliklerini her zaman korurlar; fakat spor keselerini oluşturmak üzere bir araya toplanırlar.

## DENEME TESTİ

1. Kamçıya sahip olan mikrobiyal ökaryotlar ile igili olarak aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Birkaç kladda görülür.
   *b.* Hepsi algdir.
   *c.* Hepsi, yalancı bacaklara sahiptir.
   *d.* Hepsi koloni oluşturur.
   *e.* Hiçbir zaman patojen değildirler.
2. Ökaryotik fitoplanktonlar ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Bazıları, önemli birincil üreticidir.
   *b.* Bazıları petrol oluşumuna katkı yapmıştır.
   *c.* Bazıları, toksik ""kırmızı gelgit" oluşturur.
   *d.* Bazıları, denizel hayvanlar için besindir.
   *e.* Onlar bir klad oluşturur.
3. Apicomplexa ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Kamçı taşırlar
   *b.* Camsı bir kabuğa sahiptirler.
   *c.* Hepsi parazitik yaşar.
   *d.* Hepsi algdir.
   *e.* Uyku hastalığına yol açan *Trypanosoma* üyelerini içerirler.
4. Silliler ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
   *a.* Kısa kamçılarıyla hareket ederler.
   *b.* Amipsi hareket ederler.
   *c.* Sıtma etkeni olan *Plasmodium* türlerini içerirler.
   *d.* Makronukleus ve mikronukleusa sahiptirler.
   *e.* Ototrofik organizmalardır.

5 Fotosentez yapan protistlerin kloroplastlarıyla ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi doğrudur?
*a.* Yapısal olarak birbirlerinin aynıdırlar.
*b.* Mitokondrileri meydana getirirler.
*c.* Bir zamanlar serbest yaşayan bir siyanobakteriden türemişlerdir.
*d.* Hepsi tamtamına iki zarla çevrelenmiştir.
*e.* Hepsi, bir zamanlar serbest yaşayan kırmızı alglerden türemiştir.

6. Kahverengi algler ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
*a.* Kahverengi alglerin tümü çok hücrelidir.
*b.* Kahverengi algler, karasal bitkiler gibi aynı fotosentetik pigmentleri kullanırlar.
*c.* Kahverengi algler, büyük ölçüde denizeldir.
*d.* Bazıları, birkaç metre uzunlukta olabilir.
*e.* Kahverengi algler, Stramenopila grubuna aittir.

7. Chlorophyta üyeleri ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
*a.* Bu organizmalar, karasal bitkiler gibi aynı fotosentetik pigmentleri kullanırlar.
*b.* Bazıları, birhücrelidir.
*c.* Bazıları, çok hücrelidir.
*d.* Hepsi, mikroskobik boyuta sahiptir.
*e.* Yaşam döngülerinde büyük çeşitlilik gösterirler.

8. Kırmızı algler ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
*a.* Çoğu birhücrelidir.
*b.* Çoğunluğu denizlerde yaşar.
*c.* Klorofilin özel bir formu olan kırmızı pigmentleri vardır.
*d.* Gametlerinde kamçılar mevcuttur.
*e.* Hepsi heterotrof organizmalardır.

9. Plazmodial cıvıksı mantarlar ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
*a.* Sönositik olan plazmodyum oluştururlar.
*b.* Spor keselerinden yoksundurlar.
*c.* Çok sayıda miksamoebadan meydana gelmişlerdir.
*d.* Kitle halinde bulunduklarında psödoplazmodyum adını alırlar.
*e.* Kamçı taşırlar.

10. Hücresel cıvıksı mantarlar ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
*a.* Apikal kompleks adı verilen yapıya sahiptirler.
*b.* Saplı spor keselerinden yoksundurlar.
*c.* Sönositik olan plazmodyum oluştururlar.
*d.* Haploid miksamoebalara sahiptirler.
*e.* Kamçı taşırlar.

## TARTIŞMA

1. Aşağıda verilen organizmaların her bir tipi için, öyle bir özellik veriniz ki parantez içerisinde yazılmış olan akraba organizmanın ayrımında kullanılabilsin.
*a.* Foraminiferler (radiolariya üyeleri)
*b. Euglena* (*Volvox*)
*c. Trypanosoma* (*Giardia*)
*d.* Plazmodial cıvıksı mantar (hücresel cıvıksı mantar)
2. Sililerdeki seks ve üreme olayları hangi anlamda birbirinden bağımsızdır? Bu olay, biyolojide seksin rolü hakkında neyi öne sürer?
3. Niçin dinoflagellatlar ve Apicomplexa üyeleri, mikrobiyal ökaryotların bir grubu içerisine, kahverengi algler ve Oomycota üyeleri ise başka bir grup içerisine yerleştirilir?
4. Birçok protistin aksine Apicomplexa üyesi, kontraktil kofuldan yoksundur. Apicomplexa üyeleri, niçin kontraktil kofula gereksinim duymaz?
5. Dev su yosunları (çoğunlukla kahverengi algler), yaprak benzeri yapılarının su yüzeyine yakın ya da batmadan su yüzeyinde kalmasını sağlayan "şamandıralara" sahiptir. Yaprak benzeri yapıların bu şekilde askıda kalması, niçin önemlidir?
6. Alglerdeki pigmentler, karasal bitkilerinkinden niçin çok fazla çeşitlilik gösterir?
7. Chlorophyta üyelerinin, öglenidlerin ve kırmızı alglerin kloroplastlarını göz önüne alınız. Bu grupların her biri için, kloroplastlarının kaç tane zarla çevrelenmiş olduğuna işaret ediniz ve bu durumların her biri için makul bir açıklama yapınız. Bazı dinoflagellatların kloroplastlarının çevresinde diğer dinoflagellatların kloroplastlarındakinden niçin daha fazla sayıda zar vardır?

## EK ARAŞTIRMA

Ökaryotların mitokondri, kloroplast ve nükleer genomlarının her biri, ribozomal RNA genleri içerir. Eğer mitokondri ve kloroplastın kökeni için endosimbiyotik teori doğruysa, bu organellerin ribozomal genlerinin nükleer ribozomal RNA genleriyle mi yoksa proteobakteriler ve siyanobakterilerdeki ribozomal RNA genleriyle mi daha yakından ilişkili olmasını beklersiniz? Ribozomal RNA genlerinin filogenetik analizini kullanarak, bu organellerin kökeni için endosimbiyotik teoriyi nasıl test edersiniz?v

# 28 Tohumsuz Bitkiler: Sudan Karaya

## Bir Kayaçta ne sürprizler gizlidir?

Sonradan Sir William Dawson olan John William Dawson, Charles Darwin ve evrim kuramının açıkça eleştiren biriydi. Ancak, Dawson bitkilerin evriminin nasıl başladığının anlaşılmasına ilk katkıları yapan kişi olmuştur. Bu Kanadalı bilim insanı 1859'da Nova Scotia'nın jeolojisini incelerken, Gaspe yarımadasında şaşırtıcı bir fosil parçası bulmuştur- Darwin'in *Türlerin Kökeni* isimli eserini yayınlamasına çok yakın bir tarihte.

Dawson'un bulduğu fosil, harikulade bir bitkinin kalıntılarıydı. Bu bitki " çıplak bitki" anlamına gelen, *Psilophyton* olarak isimlendirilmiştir. Fosilleşmiş bu bitkide, kök ve yapraklar bulunmuyordu. Gövdesi ise hem yeraltında hem de yerüstünde büyümüştü. Dallanan ve spor keseleriyle son bulan, gövdenin toprak üstü kısımları 50 cm uzunluğundaydı. Devoniyen'e ait bu fosil bitki, bitkilerin sucul bir yaşamdan günümüzde karaları örten ormanlara geçişindeki evrelerden birini temsil ediyor olabilir miydi? Dawson *Psilophyton*'u 1870'de bir derste tanıttı. Ancak dinleyiciler bunu kabullenmediler. Aynı alanda çalışan meslektaşları *Psilophyton*'un hiçbir yerde büyümediğini, bunun Dawson'un sadece bir hayali olduğunu öne sürerek kıs kıs güldüler. Çizim şeklinde yayınladığı bu fosil bitki, gülünç bir merak olarak kabul edilmişti.

Onlarca yıl sonra, Dawson'un *Psilophyton*'a ilişkin yorumu, fosil bitkiler üzerinde çalışan iki İngiliz botanikçinin çalışmasıyla haklılık kazandı. Robert Kidston ve William Lang, 1915 yılında İskoçya'da Rhynie yakınındaki tepelerde, 400 milyon yıl önce bir bataklığın bulunduğunu keşfetti. Geçen yüz milyonlarca yılda Devoniyen bataklığı sertleşmiş ve fosil içeren kaya, şist olarak isimlendirilmiştir. Her ne kadar, bu kayaç şu an denizin 50 km uzağında bulunuyorsa da, geçmişte kıyının yakınında yer almış olması gerekir. Rhynie şistinin en şaşırtıcı özelliği çok sayıda küçük bitki fosili içermesiydi. Bu küçük bitkilerde spor keseleri bulunmakta, ancak yaprak ve kök bulunmamaktaydı -aslında, ilginç bir biçimde Dawson'un "hayal ürünü" olan *Psilophyton*'una benzeyen bir bitki. Kidston ve Lang, elde ettikleri bulguları ayrıntılı olarak açıkladılar ve keşif bölgesinin ismine atfen, bitkiyi *Rhynia* olarak isimlendirdiler.

*Rhynia*, tohumsuz olan ve günümüz bitkilerinin diğer özelliklerini içermeyen bitkilerin



**Karada Başarmak** İskoçya'daki Rhynie şist fosiline dayalı olarak, en eski iletim demetli bitkilerin atasının temsili bir resmi. Bu resimdeki bitkiler Rhyniophyta örnekleridir. Kaplıca ve gayzerlerden çıkan çok fazla mineralleşmiş su Rhynie yatağında bitki fosillerinin şaşırtıcı bir biçimde korunmasını sağlamıştır.



**Yeşil Köşk** Tohumsuz bitkiler -karayosunları ve eğreltiler- Hawai, Maui adasında el değmemiş yağmur ormanlarının altında baskındır. Burada tohumlu bitkiler olarak yalnızca ağaçlar bulunur. Ağaçlar, karayosunları ve eğreltiler arasında kaybolmuşlardır.

bazı çok eski gruplarından yalnızca biridir. Tohumsuz bitkilerin parlak günleri çok uzun geçmişte kalmıştır, ancak pek çoğu -en belirginleri karayosunları ve eğreltiler- halen bol miktarda bulunmaktadır. Bir deniz ya da bataklık kenarında yaşayan sucul alglerden karasal bitkilerin nasıl evrildiklerini anlamamıza yardımcı olması açısından, fosiller kadar, günümüzde yaşayan bu bitkilere de bel bağlamış durumdayız. Fosilleşmiş tarih ve tohumsuz bitkilerin büyük kütleleri kömür olarak korunmuştur. Kömür günümüzde yakıt olarak kullandığımız ve elektrik elde ettiğimiz ekonomik olarak önemli bir maddedir. Dünyanın kömür yataklarındaki fosiller, botanik tarihinin bir kütüphanesini oluşturur!

**BU BÖLÜMDE** ilk olarak bitkilerin karasal ortama nasıl geçtiklerini, kara bitkilerinin nasıl ortaya çıktığını, bitkilerin nasıl çeşitlendiklerini ve karasal ortamlardaki koşullarla karşı karşıya kalındığında, bunlarla başa çıkabilmek için bitkilerde daha iyi donanımların nasıl ortaya çıkmış olduğunu göreceksiniz. Buradaki tanımlar, daha çok tohumsuz bu kara bitkileri ile ilgilidir. Bölüm 29'da ise günümüz karasal ortamında baskın olan tohumlu bitkiler incelenecektir.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


28.1 Karasal Bitkiler Nasıl Ortaya Çıkmıştır?

28.2 Bitkiler Karalara Nasıl Yerleşmişler ve Yaşamlarını Nasıl Sürdürmüşlerdir?

28.3 İletim Demetli Bitkilerin Ayırt Edici Özellikleri Nelerdir?

28.4 Tohumsuz Bitkilerin Başlıca Kladları Hangileridir?


# 28.1 Karasal Bitkiler Nasıl Ortaya Çıkmıştır?

"Bitkilerin nerden geldikleri" sorusu iki soru doğurmaktadır: "Bitkilerin ataları nelerdi?" ve "Bu atalar nerede yaşamıştır"? Bu kısımda bu sorulara yanıt arayacağız.

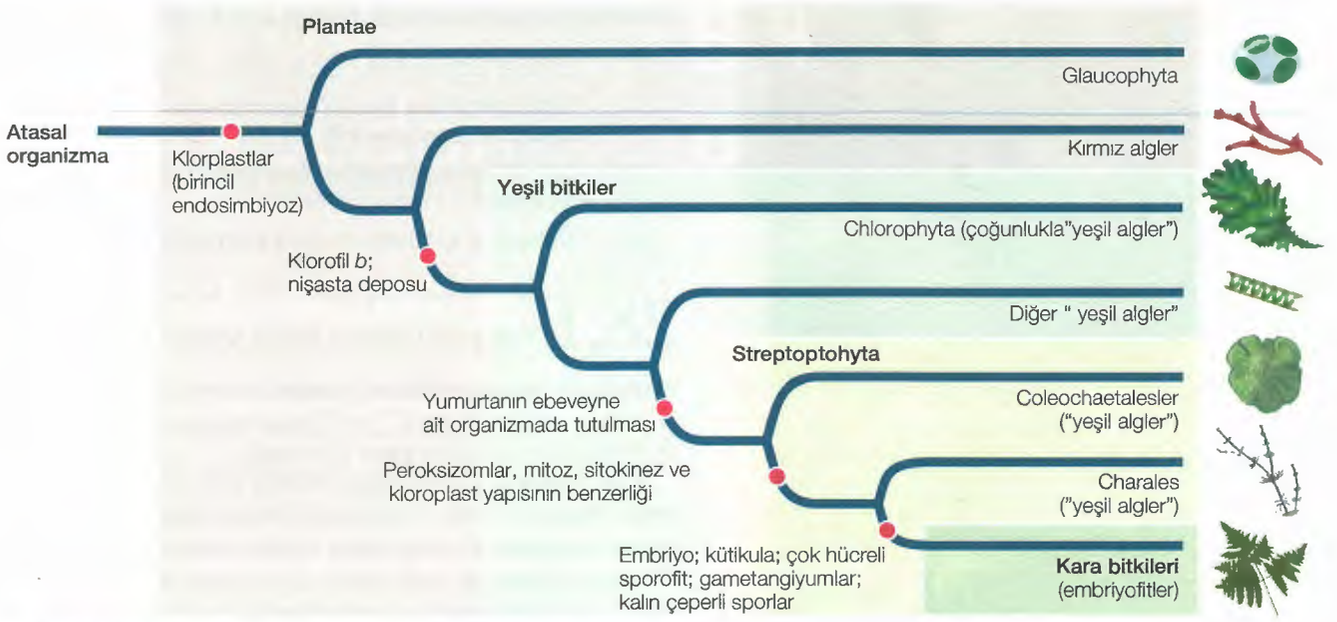
**Kara bitkileri** monofiletiktir: bütün karasal bitkiler tek bir ortak atadan türemiş ve evrimsel yaşam ağacının bir dalını oluşturmuşlardır. Her ne kadar, bu kladı çoğunlukla kara bitkilerinin karasal bir kladı olarak ifade etsek de, bunların bazıları aslında sığ sularda yaşamaktadır. Ana bitkinin dokuları tarafından korunmuş bir embriyonun gelişimi, kara bitkilerinin anahtar ortak özelliklerinden biri ya da *sinapomorfileridir*. Bu nedenle, kara bitkileri bazen **embriyofitler** (*phyton*, "bitki" anlamındadır) olarak ifade edilir. Kara bitkilerinin "yeşil alglerle" paylaştıkları ortak özellikler Bölüm 27'de anlatılmıştır: fotosentezde klorofil *a* ve *b*'nin ve depo ürünü olarak nişastanın kullanılması. Hem karasal bitkiler hem de yeşil alglerin çeperlerinde selüloz bulunur.

"Bitkiyi" tanımlamanın ve bir klad olarak belirtmenin bazı yolları vardır (**Şekil 28.1**; bakınız aynı zamanda Şekil 27.1). Bu kitabın tamamında ve günlük dilde, değişime uğramamış yaygın bitki kelimesi, kara bitkilerini ifade eder. Ancak, bazı biyologlar "bitki" terimini kara bitkileri ile birlikte onlara yakın akraba bazı yeşil algleri ifade etmede kullanırlar; bu monofiletik grup aynı zamanda **streptofitler** olarak da bilinir. Geri kalan yeşil alglerin streptofitlere dahil edilmesi sonucunda daha kapsayıcı bir klad oluşur. Bu klad **yeşil bitkiler** olarak isimlendirilir. Yeşil bitkiler, streptofitler ve kara bitkilerinin her biri, farklı otoriteler tarafından "bitkiler alemi" olarak isimlendirilmiştir; diğerleri daha geniş bir bakış açısıyla kırmızı algleri ve glaucofitleri de "bitkilere" dahil ederler. Bu bölümde bir karışıklığı önlemek için, Şekil 28.1'deki çeşitli kladları ifade etmede değişime uğratılmış terimleri (örneğin, "kara bitkileri" ya da " yeşil bitkiler" gibi) kullanacağız.

### Karasal bitkilerin başlıca on grubu bulunmaktadır

Günümüzde yaşayan kara bitkileri, doğal olarak on büyük klada ayrılır (**Tablo 28**). Bu kladların yedisinin üyeleri iyi gelişmiş bir iletim demeti sistemine sahiptir. Bu sistem, maddeleri bitkinin her yerine taşır. Bu yedi grup, birlikte, **iletim demetli** (**vascular**) **bitkiler** ya da **Tracheophyta** olarak isimlendirilmektedir. Çünkü bunların hepsi **trakeid** olarak isimlendirilen ve sıvıları taşıyan iletim hücrelerine sahiptirler. İletim demetli bu yedi bitki grubu birlikte bir klad oluşturur.

Geriye kalan üç kladın üyelerinde (ciğerotları, boynuz otları ve karayosunları) trakeid bulunmaz. Bu gruplar bazen birlikte *bryopfitler* olarak anılırlar, ancak bu kitapta bu terimi en büyük monofiletik grup için -karayosunları- kullanacak ve bu üç kladı birlikte **iletim demetsiz kara bitkileri** olarak ifade edeceğiz. Bu-




**28.1 Bitki Nedir?** En geniş anlamda, "bitki" terimi; yeşil bitkileri, kırmızı algleri ve glaucofitleri kapsar -bu grupların hepsi ilksel kloroplastlara sahip bir ortak atadan kökenlenmişlerdir. Bazı biyologlar bitki terimini yeşil bitkilerle (klorofil b içeren) hatta daha dar anlamda, kara bitkileriyle (embriyofitler) sınırlandırırlar.

nunla birlikte, *bu üç grubun bir klad oluşturmadıklarını* not ediniz. İletim demetsiz bazı kara bitkileri iletim hücrelerine sahip olmakla birlikte, bunların hiçbiri trakeidlere sahip değildir.

Kara bitkileri nereden gelmişledir? Biyologlar, canlı organizmalardan hangisinin kara bitkilerinin en yakın akrabaları olduğunu belirlemek için kara bitkilerinin bazı sinapomorfilerini (paylaşılan özellikleri) dikkate almışlar ve bu bitkilerin kökenlerini diğer çeşitli gruplar içerisinde bulmaya çalışmışlardır.

## Kara bitkileri yeşil alglerin bir kladından ortaya çıkmıştır

Sonradan moleküler çalışmalardan elde edilen kanıtların da desteklediği bazı mikroskobik yapısal özellikler, kara bitkilerinin en yakın akrabalarının sucul yeşil alglerin iki grubu olduğunu göstermektedir. Bu iki sucul yeşil alg grubu, **Coleochaetales** ve **Charales**'dir (bakınız Şekil 28.1). Bu iki alg grubunun her ikisi de yumurtalarını ebeveyn organizmada tutmaktadır. Bu iki kladdan Charales'in karasal bitkilerin kardeş grubu olduğu düşünülmektedir. Charales kladının kardeş grup olarak düşünülmesini sağlayan ortak özellikler aşağıda verilmiştir:

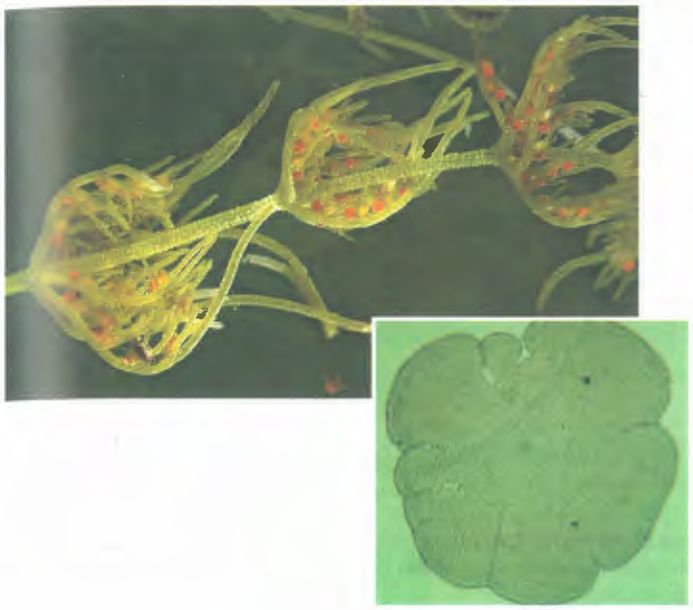
- Plazmodezmler, komşu hücrelerin sitoplazmalarını birbirine bağlamaktadır (bakınız Şekil 34.6)

## TABLO 28.1

### Karasal Bitkilerin Sınıflandırılması

| GRUP | YAYGIN İSİM | ÖZELLİK |
|---|---|---|
| **İLETİM DEMETSİZ KARA BİTKİLERİ** | | |
| Hepatophyta | Ciğerotları | İpliksi bir evre yok; gametofit yassı |
| Anthocerophyta | Boynuz otları | Arkegoniyumlar gömük; sporofit kaideden büyür (kaideden) |
| Bryophyta | Karayosunları | İpliksi evre; sporofit uçtan büyür (uç kısımdan büyüme) |
| **İLETİM DEMETLİ BİTKİLER** | | |
| Lycopodiophyta | Lycophyteler (kibritotları): Kadeh karayosunları ve yakın türler | Mikrofil spiral; sporangiyumlar yaprakların koltukaltında |
| Monilophyta | Atkuyrukları, süpürge eğreltileri, eğreltiler | Ana gövde ve yan dallar arasında farklılaşma (uç baskınlığına dayalı büyüme) |
| TOHUMLU BİTKİLER | | |
| Gymnospermler | | |
| Cycadophyta | Sikaslar | Yapraklar bileşik; sperm yüzücü; sperm değişime uğramış yaprakların üstünde |
| Ginkgophyta | Ginkgo | Yaprak dökücü; yapraklar yelpaze şeklinde; sperm yüzücü |
| Gnetophyta | Gnetofitler | İletim dokusunda trakeler mevcut; karşılıklı basit yapraklar |
| Coniferophyta | Kozalaklılar | Tohumlar kozalaklarda; yapraklar ibre şeklinde ya da pulsu |
| Angiospermler | Çiçekli bitkiler | Endosperm; karpeller; gametofitler çok indirgenmiş; tohumlar meyvenin içinde |

(A) *Chara vulgaris*



(B) *Coleochaete* sp.

**28.2 Kara Bitkilerinin En Yakın Akrabası** (A) Kara bitkileri olasılıkla bir yeşil alg grubu olan Charales'inde paylaştığı ortak bir atadan türemiştir. (B) Bu Coleochaete türü, Coleochaetales'in bir temsilcisidir. Coleochaetales, Charales ve kara bitkilerinin kardeş bir grubudur.

- Büyüme dallanarak ve uç kısımdan (apikalden) gerçekleşir
- Peroksizomların içeriklerinin, mitozun ve sitokinez mekanizmalarının ve kloroplast yapısının benzer oluşu

Bununla birlikte, bu alg gruplarının her ikisinin de bazı özellikleri, kara bitki gruplarının özelliklerine benzemektedir. *Chara* cinsi (**Şekil 28.2A**) tarafından temsil edilen Charales kladını çoğu kara bitkilerinde görülen dallanma suretiyle büyüme olayını sergilerler. Ancak, Coleochaetales'in pek çok üyesinin yassılmış büyüme şekli (**Şekil 28.2B**) ciğerotları gibi ilkel kara bitkilerinin büyüme şekline daha fazla benzemektedir.

## 28.1 ÖZET

**Kara bitkileri, anaya ait doku tarafından korunan embriyolardan gelişen ve fotosentez yapan organizmalardır.**

- "Bitki" teriminin olası farklı kullanımlarını açıklayınız. **Bakınız s. 589 ve Şekil 28.1**
- İletim demetli bitkiler ve bitkilerin diğer üç kladı arasındaki anahtar farklılıklar nelerdir? **Bakınız ss. 589-590 ve Tablo 28.1**
- Kara bitkileri ve Charales arasındaki filogenetik ilişkiyi hangi kanıt desteklemektedir? **Bakınız s. 590**

Kara bitkilerinin atasını oluşturan yeşil alg, gölcüklerin kenarlarında ya da bataklıklarda yaşamış ve bu habitatlarda yeşil bir hasır oluşturmuştur. İlk bitkiler, bazen nemli bazen de kurak olan bir kıyı habitatından karalara geçiş yapmıştır.

# 28.2 Bitkiler Karalara Nasıl Yerleşmişler ve Yaşamlarını Nasıl Sürdürmüşlerdir?

Kara bitkileri, ya da eski yeşil alg hasırları içerisinde ortaya çıkmış olan ilk ataları, ilk kez karasal ortamda 400-500 milyon yıl önce görülmeye başlamıştır. Bu ilk bitkiler, atalarının yaşadıkları sucul ortamdan çok farklı bir ortamda yaşamlarını nasıl sürdürmüşlerdir? Sucul ortamda yaşam için gerekli su her yerde bulunmasına karşın, karasal ortamda suyu elde etmek ve korumak zordur.

## Karada yaşama adaptasyonları kara bitkilerini yeşil alglerden ayırır

Organizmalar, suyun için de değil de, karadayken potansiyel olarak ölümcül su kaybı (kuruma) tehlikesi ile karşılaşırlar. Su aynı zamanda yerçekimine karşı sucul organizmalara destek sağlar; oysa karalarda yaşayan bir bitkinin bazı destek sistemlerine sahip olması gerekir; aksi taktirde desteksiz kalınca yere serilir. Ayrıca, bir kara bitkisinin, gametlerini suya bırakan sucul akrabalarından farklı olarak, gametlerini ve yavrularını yaymak için farklı mekanizmaları kullanması gerekir. Karalarda yaşam, sayısız uyum gerektirmiştir. İlk karaya çıkanlar -*iletim demetsiz kara bitkileri*- en azından bu zorlukların bazılarını yenmiştir.

Karasal bitkileri alglerden ayıran özelliklerin çoğu kara yaşamına yönelik evrimsel adaptasyonlardır.

- Su kaybını azaltan mumsu bir *kutikula*
- Yapraklar ve gövdelerde gaz alışverişinin düzenlenmesinde kullanılan küçük kapanabilir açıklıklar, yani *stomalar* (ciğerotlarında stoma bulunmaz)
- Bitki gametlerini kuşatan ve onları kurumaya karşı koruyan çok hücreli organlar, yani *gametangiyumlar*
- Koruyucu bir yapının içindeki genç bitkiler, yani *embriyolar*
- Karasal ortamlara yayılan mutajenik ultraviyole ışınlarına karşı koruma sağlayan bazı *pigmentler*
- Sporları su kaybı ve parçalanmaya karşı koruyan bir polimer (sporopollenin) içeren kalın *spor çeperleri*
- Topraktan besin maddelerinin alınmasını sağlayan ve *bir fungus ile oluşturulan karşılıklı yararlı birlik*

**Kütikula**, bu özelliklerin en önemlisi -ve ilk oluşanı- olabilir. Kara bitkilerinin yaprak ve gövdelerini örten ve bazı özgün mumsu lipitlerden (bakınız Kısım 3.4) oluşan kütikulanın birkaç işlevi vardır. Bunlardan en belirgin ve en önemli olanı, bitkiden suyun buharlaşmasını önlemektir.

Eski dönemlerde yaşamış olan bitkiler karalara yerleştikçe, toprak oluşumuna katkı yaparak karasal ortamı değişikliğe uğratmışlardır. Bitkiler tarafından salgılanan asitler kayaların parçalanmasına yardım eder. Ölü bitkilerinin parçalanmasıyla oluşan organik bileşikler toprağın yapısına katkı yaparlar. Bitkiler yeni alanlarda büyüdükçe bu tür etkiler tekrarlanır.

### İletim demetsiz kara bitkileri genellikle suyun kolayca elde edildiği her yerde yaşar

Günümüzde yaşayan ciğerotları, karayosunları ve boynuz otlarının ilk kara bitkilerine çeşitli yönlerden benzedikleri düşünülmektedir. Bu bitkilerin çoğu, genellikle nemli habitatlarda olmak üzere, yoğun hasırlar oluştururlar. Bu bitkilerin en büyükleri bile yalnızca yarım metre boyundadır. Çoğunluğu birkaç santimetre uzunluğundadır. Bu bitkiler evrimsel süreçte neden daha uzun boylu olamamışlardır? Bunun nedeni olasılıkla, topraktan alınan su ve mineralleri bitkinin diğer kısımlarına iletecek etkili bir iletim sistemi bulunmamasıdır.

İletim demetsiz kara bitkilerinde, iletim demetli bitkilere özgü yapraklar, gövdeler ve kökler bulunmamaktadır. Onların büyüme tarzı, kılcallık sayesinde suyun bitkilerin oluşturduğu hasırların içinden taşınmasına izin verir. Bu bitkiler onlara sıçrayan herhangi bir suyu kolayca yakalayan ve tutan yapraksı yapılara sahiptirler. Minerallerin, difüzyonla vücudun her yanına dağılmasını sağlayacak kadar küçüktürler. Bütün kara bitkilerinde olduğu gibi, anaya ait doku tabakaları bu bitkilerin embriyolarını kurumaya karşı korur. iletim demetsiz kara bitkileri, aynı zamanda, genellikle çok ince (hatta bazı türler de bulunmuyor ise de) olan ve bu nedenle suyu etkili koruyamayan bir kütikulaya sahiptirler.

İletim demetsiz kara bitkilerinin çoğu toprakta ya da iletim demetli bitkilerin üzerinde yaşar; ancak bazıları çıplak kayalar, ölmüş ve yer düşmüş ağaç gövdeleri üzerinde ve hatta binaların üzerinde yaşarlar. Bu tür marjinal yerlerde büyüyebilme yeteneği, glomeromisetlerle oluşturdukları bir mutualistik birliğin sonucudur. Glomeromisetler fungusların bir kladıdır. Kara bitkileri ve funguslar arasında kurulmuş olan en eski birliktelik, az 460 milyon yıllık bir geçmişe dayanır. Bu mutualizmin, ilk topraklardan özellikle fosfor olmak üzere, su ve minerallerin absorbsiyonunu sağladığı düşünülmektedir.

İletim demetsiz kara bitkileri, altı kıta üzerinde geniş yayılış göstermektedirler. Hatta yedinci kıta, yani Antarktika'nın kıyılarında bile bulunmaktadırlar (her ne kadar yerel olsa da). Çevrelerine çok iyi uyum sağlamışlardır. Çoğu karasaldır. Birkaç tür tatlı sularda yaşamasına karşın, bu sucul formlar karasal olanlardan köken almıştır. Hiçbiri okyanuslarda yaşamaz.

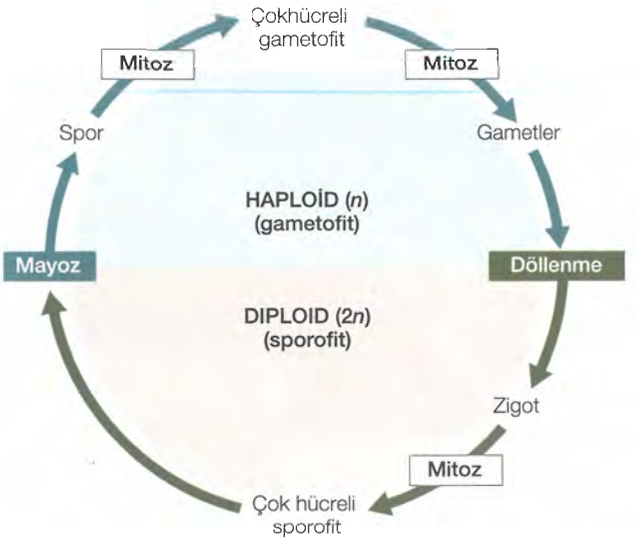
Kara bitkileri ve yeşil alglerin yalnızca yapıları değil, yaşam döngüleri de farklılık gösterir. Kara bitkilerinin ve onların atalarının yaşam döngülerindeki farklılıklar, bu bitki gruplarının üreme için bir su kaynağına göreli bağımlılığının bir fonksiyonudur.

### Kara bitkilerinin yaşam döngülerinde döl almaşı görülür

Döl almaşı, kara bitkilerinin yaşam döngülerinin evrensel bir özelliğidir (Şekil 28.3). Kısım 27.4'ten döl almaşının ayırt edici iki özelliğini hatırlayınız:

- Yaşam döngüsü hem çok hücreli bir diploid evreyi hem de çok hücreli bir haploid evreyi içerir.
- Gametler mayozla değil, mitozla üretilir. Mayoz, çok hücreli haploid organizmalara gelişen sporları oluşturur.

Eğer kara bitkisinin yaşam döngüsüne tek hücreli bir evreyi -diploid zigot- inceleyerek başlarsak, döngünün ilk evresini mitoz ve sitokinezle çok hücreli bir embriyonun oluşturduğu




**28.3 Bitkilerde Döl Almaşı** Çok hücreli diploid bir sporofit döl, mayozla sporlar üretir. Bunlar, mitozla gametleri oluşturan çok hücreli haploid döl ile yer değiştirir.

görülür. Sonuçta, embriyo ergin bir diploid bitkiyi oluşturmak için büyür. Bu çokhücreli diploid bitki **sporofittir** ("spor bitkisi").

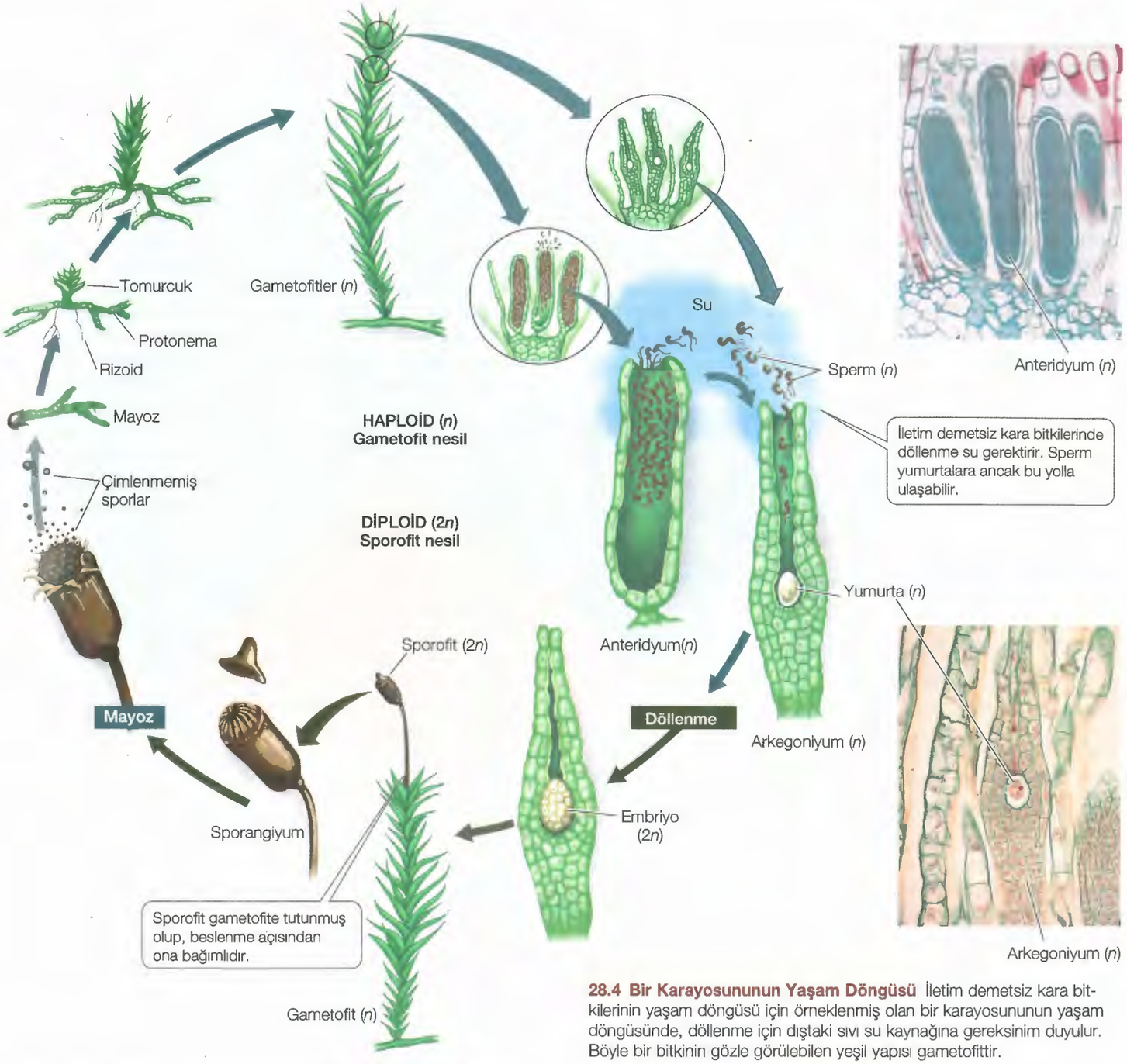
Sporofitin **sprorangiyumları** (çoğulu *sporangia*) içindeki hücreler haploid tek hücreli sporları oluşturmak için mayoz geçirirler. **Gametofit** ("*gamet bitki*") olarak isimlendirilen çok hücreli haploid bitki mitozla haploid gametleri üretir. İki gametin kaynaşması (*singami* ya da *döllenme*) sonucu tek bir diploid hücre -zigot- oluşur ve döngü tekrarlanır (Şekil 28.4).

*Sporofit döl*, zigot evresinden ergin çokhücreli diploid bitkiye ve sporangiyum oluşumuna kadar uzanır; *gametofit döl* ise spordan ergin çok hücreli haploid bitkiye ve ondan da gametlere kadar uzanır. Kuşaklar arasındaki geçiş, döllenme ve mayoz ile başarılır. Bütün karasal bitkilerde, sporofit ve gametofit kalıtsal olarak farklılık gösterir: sporofit diploid hücrelere, gametofit ise haploid hücrelere sahiptir.

Bitki evriminde gametofitin indirgenmesi yönünde bir eğilim vardır. İletim demetsiz kara bitkilerinde, gametofit, sporofite göre, daha büyük, daha uzun ömürlü ve kendi kendine daha fazla yeterlidir. Ancak, bitki evriminin daha sonraki dönemlerinde ortaya çıkmış gruplarda, sporofit döl daha büyük, daha uzun ömürlü olup, kendi kendine daha fazla yeterlidir. Tohumlu bitkilerde, bu evrimsel eğilim sonucunda spermin yumurtaya ulaşması için suya gereksinimi ortadan kalkmıştır.

### İletim demetsiz kara bitkilerinin sporofitleri gametofitlere bağımlıdır

İletim demetsiz kara bitkilerinde, çıplak gözle görülebilen belirgin yeşil yapı gametofittir (bakınız Şekil 28.4). Bu, eğreltiler ve tohumlu bitkiler gibi iletim demetli bitkilerinkine zıttır. Bu bitkilerde herkesin aşına olduğu yapı sporofittir. Ciğerotları, boynuz otları ve karayosunları fotosentez yapar. Bu nedenle beslenme açısından bağımsızdırlar; sporofit fotosentez yapa-




**28.4 Bir Karayosununun Yaşam Döngüsü** İletim demetsiz kara bitkilerinin yaşam döngüsü için örneklenmiş olan bir karayosununun yaşam döngüsünde, döllenme için dıştaki sıvı su kaynağına gereksinim duyulur. Böyle bir bitkinin gözle görülebilen yeşil yapısı gametofittir.

bilir ya da yapmayabilir, ancak her zaman gametofite bağımlı olup, ona tutunmuş olarak kalır.

İletim demetsiz kara bitkilerinde, bir sporofit bir sporangiyumun içinde mayoz sonucunda tek hücreli haploid sporları oluşturur. Bir spor, hücrelerinde kloroplast içeren, dolayısıyla da fotosentez yapabilen çok hücreli haploid gametofit oluşturmak üzere çimlenir. Sonuçta, özelleşmiş eşey organlarında gametler oluşur. Bu eşey organları **gametangiyum** olarak isimlendirilir. **Arkegoniyum** çok hücreli, kaidesi şişkin ve uzun boyunlu balon şeklindeki dişi üreme organı olup, tek yumurta üretir. **Antheridiyum** erkek üreme organıdır. Antheridiyum içerisinde iki kamçılı çok sayıda sperm üretilir (bakınız Şekil 28.4, içteki resim). Hem arkegoniyum hem de antheridiyum aynı bireyin üzerinde üretilir. Dolaysıyla her bir birey hem erkek hem de dişi üreme yapılarına sahiptir. Bununla

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 28.1 • Bir Karayosunun Yaşam Döngüsü**

birlikte, döllenme genellikle birbirine komşu bireyler arasında gerçekleşir Bu, populasyonda genetik çeşitliliğin korunmasına yardım eder.

Spermin, antheridiyumdan serbest bırakıldıktan sonra, aynı bitkinin ya da komşu bir bitkinin arkegoniyumuna yüzmesi ya da yağmur damlalarıyla sıçraması gerekir -bu, iletim demetsiz kara bitkilerinin atalarının sucul olduklarını gösteren bir kısıtlamadır. Yumurta ya da arkegoniyumun salgıladıkları kimyasal cezp ediciler bu süreçte sperme yardım ederler. Sperm arkegoniyuma girmeden önce, arkegoniyumun boyun kısmındaki bazı hücrelerin parçalanması gerekir. Bu

parçalanma sonucu içi su dolu kanallar oluşur. Sperm yolculuğunu tamamlamak için bu kanalları kullanır. *Bütün bu olayların sıvı su gerektirdiğine dikkat ediniz.*

Sperm bir yumurtaya ulaşınca, diploid bir zigot oluşturmak için yumurtanın çekirdeği ile kaynaşır. Zigotun mitoz bölünme geçirmesi sonucu çok hücreli bir diploid sporofit embriyo oluşur. Arkegoniyumun kaidesi büyür ve embriyoyu kuşatır. Böylece embriyoyu gelişiminin ilk evrelerinde korur. Sonuçta, gelişen sporofit arkegoniyumdan dışarı çıkmak için yeterince uzar. Ancak bir "ayak" ile gametofite bağlantısını sürdürür. Ayak, anaya ait dokunun içinde bulunur ve ondan su ve mineralleri absorblar. Sporofit saha sonra bir sporangiyum üretir. Sporangiyum mayoz bölünme ile sporları, dolayısıyla da bir sonraki gametofit dölü üretir.

## 28.2 ÖZET

**İletim demetsiz kara bitkileri karasal bir ortama yerleşmiş ilk bitkilerdir. Karalara geçiş, kütikula, gametangiyum ve korunmuş embriyo gibi çok sayıda evrimsel gelişmeyi gerektirmiştir.**

- Bitkilerin kara ortamına gösterdikleri bazı uyumları açıklayınız. Bakınız s. 591
- Döl almaşı nedir, açıklayınız. Bakınız s. 592 ve Şekil 28.3
- İletim demetsiz kar bitkileri döllenme için neden sıvı suya gereksinim duyarlar? Bakınız ss. 592-594

  İletim demetsiz kara bitkilerinde, sporofit gametofite nasıl bağımlıdır? Bakınız ss. 593-594

Bitkiler evrimsel olarak gelişmelerini sürdürdükçe, karasal ortama özgü yeni uyumlar belirmiştir. Bunların en önemlilerinden biri iletim dokularının ortaya çıkmasıdır.

## 28.3 İletim Demetli Bitkilerin Ayı Edici Özellikleri Nelerdir?

İlk kara bitkilerinde, hem su hem de besin ileten iletim demetleri bulunmaktaydı. Bu bitkilere ait iyi durumda fosiller bulunmamaktadır. Çünkü iletim demetsiz bitkiler çok az ya da hiç fosil bırakmadan kolayca parçalanırlar.

Filogenetik ve DNA dizilerine dayalı moleküler saat analizleri, iletim demetsiz kara bitkilerinin, iletim demetli ilk bitkilerden on milyonlarca yıl önce gelişmiş olduklarını göstermektedir. İletim demetli ilk bitkiler (sıvı ileten trakeid hücreleri ile karakterize olan) çok daha sonra ortaya çıkmıştır (Şekil 28.5).

### İletim dokuları su ve suda çözünmüş maddeleri taşır

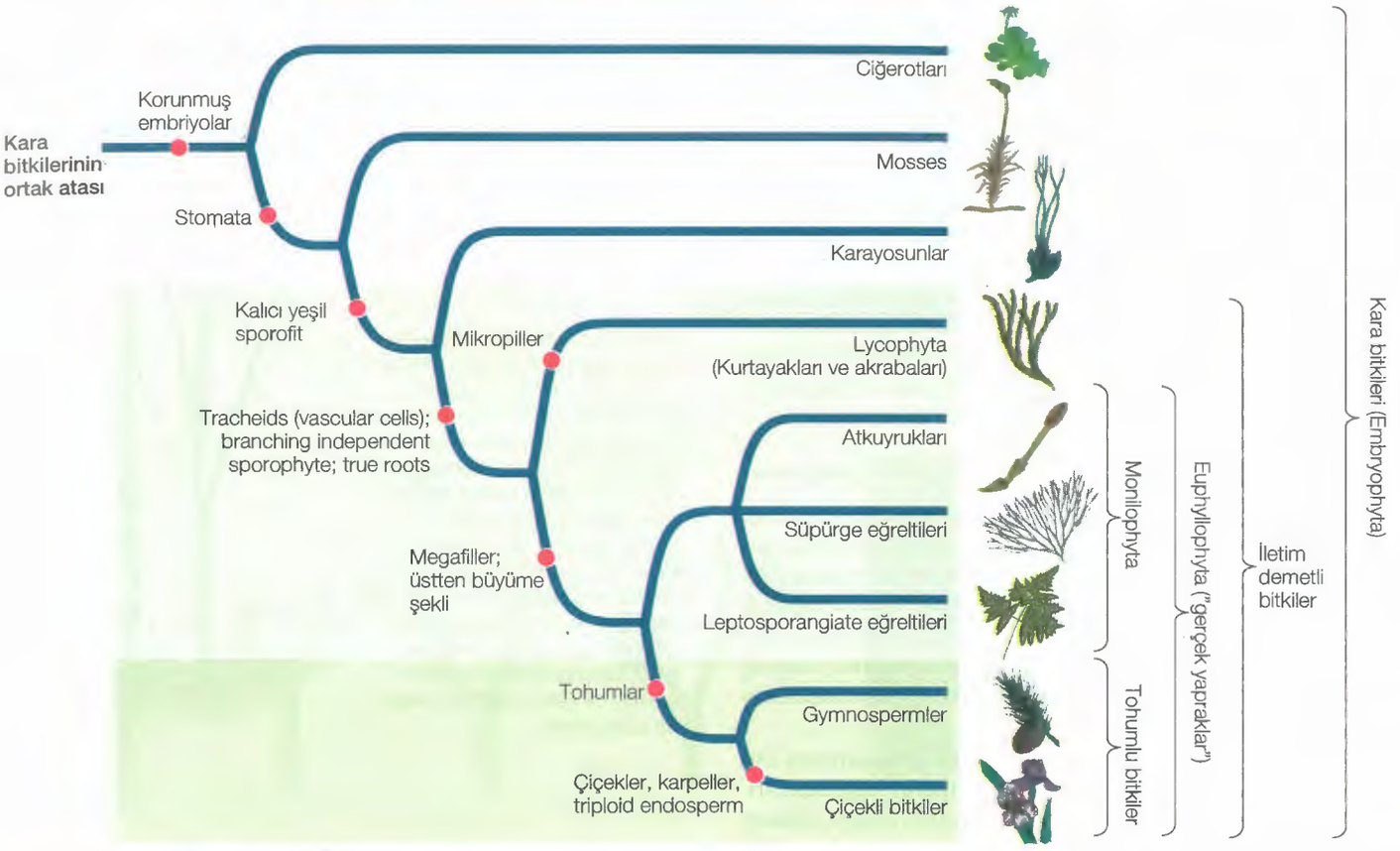
İletim demetli bitkiler diğer kara bitkilerinden çok önemli farklılıklar gösterirler. Bunlardan biri, iyi gelişmiş bir **iletim sistemine** sahip olmalarıdır. Bu iletim sistemi bitkinin bir kısmından diğer kısmına madde taşınımı için özelleşmiştir. İletim doku tiplerinden biri olan **ksilem**, topraktan bitkinin toprak üstü kısımlarına su ve mineralleri taşır. Ksilemin bazı hücreleri, *lignin* olarak isimlendirilen ve sertlik kazandıran bir madde içerdiğinden, bu doku karasal ortamdaki yerçekimine karşı destek de sağlar. Diğer bir tip iletim dokusu olan **flöem** ise fotosentez ürünlerini üretildikleri ya da serbest bırakıldıkları bölgelerden kullanıldıkları ya da biriktirildikleri yerlere iletir (Ksilem ve flöem Bölüm 34 ve 35'te ayrıca tartışılacaktır.)

Kurtayakları, eğreltiler, kozalaklılar ve angiospermler (çiçekli bitkiler) bildiğimiz iletim demetli bitkilerdendir. Aşırı büyük ve çeşitli bir grup olmalarına karşın, iletim demetli bitkilerin tek bir evrimsel olay sonucunda ortaya çıktıkları söylenmektedir. Paleozoik'te olasılıkla da orta silüryende (430 myö), çok uzun bir süre ortadan kalkmış bir bitkinin sporofit dölü, yeni bir hücre türü olan trakeidi üretmiştir. Trakeid, angiospermler hariç, iletim demetli bütün bitkilerde ksilemin başlıca su ileten elemanıdır. Hatta trakeidler, daha özelleşmiş ve etkili bir sistem olan trakeler ve onlardan türemiş liflerle birlikte, angiospermlerde de kalmıştır.

Trakeid içeren hücrelerin evrimi iki önemli sonuç doğurmuştur. Bunlardan birincisi, bu hücreler, bitkide bu maddelerin bir kaynaktan gereksinim duyuldukları yerlere su ve mineral besin maddelerinin taşınması için bir yol oluşturmuştur. İkincisi, trakeidlerin sert hücre çeperleri iletim demetsiz bitkilerde bulunmayan bir şey sağlamıştır: sert bir yapısal destek. Destek, karasal ortamda önemlidir. Çünkü bu destek, bitkiler fotosenteze enerji sağlamak için güneş ışığı için rekabet ettikçe, yukarı doğru büyüme sağlar. Uzun boylu bir bitki, kısa boylu olana göre, güneş ışığını doğrudan alabilir ve daha kolay fotosentez yapabilir. Ayrıca boy artışı spor saçılımını da artırır. Dolayısıyla trakeidler, bitkilerin karalara yerleşmesinin tamamlanması ve kalıcı hale gelmesinde rol oynamışlardır.

İletim demetli bitkiler, evrimsel olarak yeni başka bir özelliğe de sahiptirler: dal oluşturabilen, bağımsız bir sporofit. Dallanan bir sporofit, dallanmamış olana göre, daha fazla spor üretebilir ve kompleks yapılar oluşturabilir. İletim demetli bir bitkinin sporofiti, erginlikte, beslenme açısından gametofite bağımlı değildir. İletim demetli bitkilerde sporofit, doğal ortamda ilgi çekebilecek büyüklükte ve göz alıcıdır. Bunun aksine, iletim demetsiz kara bitkilerinin sporofitleri gametofite bağımlı ve genellikle ondan çok daha küçüktür.

Kibritotları (Lycophytes), monilofitler ve tohumlu bitkiler, ilk ortaya çıkan bitkilerin günümüzde yaşayan evrimsel soylarıdır (bakınız Şekil 28.5; iletim demetli bitki grupları sağda parantez içinde verilmiştir). İletim demetli bitkilerde iki tür yaşam döngüsü vardır: bunlardan biri tohum içerir, diğeri ise içermez. Bundan sonraki bölümde ayrıntılı olarak tartışacağımız gibi, bir **tohum**, koruyucu bir doku tarafından kuşatılmış bir besi doku ile birlikte, bir embriyodan oluşmuştur. Kurtayakları, eğreltiler, süpürge eğreltileri ve atkuyrukları tohumsuzdur. Bu tohumsuz iletim demetli bitki gruplarını iletim demetli bitkilerin evrimini inceledikten sonra daha yakında göreceğiz. Tohumlu bitkilerin başlıca grupları Bölüm 29'da açıklanmıştır.




**28.5 Bitkilerin Evrimi** Bitki evrimi sırasında ortaya çıkan üç anahtar özellik- korunmuş embriyo, iletim dokuları ve tohum- karasal ortamda yaşamayı sağlayan uyumlardır.

### İletim demetli bitkiler yaklaşık yarım milyar yıl boyunca evrimleşmişlerdir

Etkili bir kütikula ve gametangiyumların (arkegoniyum ve antheridiyumlar) koruyucu tabakalarının evrimi ve o sırada karalarda herbivorların (bitki yiyen hayvanlar) yokluğu, birlikte, iletim demetli ilk bitkilerin başarısına yardım etmiştir. Bugün üzerinde çalıştığımız fosil olarak korunmuş iletim demetli bitkiler, geç Silüryen dönemine (yaklaşık 425 myö) aittir. Silüryen dönemi boyunca yaşamış olan iletim demetli en büyük bitkiler yalnızca birkaç santimetre uzunluğundaydı. Nitekim, 2004'te Wales'te bulunan fosiller, bilinen ve şiddetli olan ilk yangınla ilgili açık kanıtlar sağlamıştır. Bu yangın, atmosferdeki oksijenin günümüzdekinde yüzde 14 daha az olduğu Silüryen atmosferinde oluşmuştur. Bu kısa boylu bitkilerin bu tür bir atmosferde yangının sürmesine yetecek kadar bol olmaları gerekirdi. Bu bitkilerin çoğalması, karasal ortamları hayvanların yaşamı için daha uygun hale getirmiştir. Amfibiler ve böcekler, kara bitkilerinin yerleşmesinden kısa bir süre sonra karaya varmışlardır.

Devoniyen döneminde çeşitli ağaçlar ortaya çıkmış ve Karbonifer dönemi peyzajında baskın hale gelmiştir (297-359 myö). Boyları 40 metreye ulaşabilen kibrit otlarının, atkuyrukları ve ağaç eğreltileri ile birlikte oluşturduğu ormanlar Kuzey Amerika ve Avrupa'yı oluşturacak olan tropikal bataklıklarda gelişmiştir (**Şekil 28.6**). Bu ormanlara ait bitki kısımları, bataklıklara gömülmüş ve üzerleri giderek sedimanlar tarafından örtülmüştür. Gömülmüş durumda olan bitki materyali, milyonlarca yıl boyunca şiddetli basınç ve yüksek sıcaklıklara maruz kaldıkça, kömüre



**28.6 Tarih Öncesi Bir Ormanın Yeniden Oluşturulması** Bu karbonifer ormanı, şuanki Mişhigan'da yaşamıştır. Soldaki ve arka plandaki "ağaçlar" *Lepidodendron* cinsine ait kibritotlarıdır; ayrıca sağda bol miktarda eğreltiler gözükmektedir. Ön plandaki bitki, günümüz atkuyruklarının bir akrabasıdır.

parçalanma sonucu içi su dolu kanallar oluşur. Sperm yolculuğunu tamamlamak için bu kanalları kullanır. *Bütün bu olayların sıvı su gerektirdiğine dikkat ediniz.*

Sperm bir yumurtaya ulaşınca, diploid bir zigot oluşturmak için yumurtanın çekirdeği ile kaynaşır. Zigotun mitoz bölünme geçirmesi sonucu çok hücreli bir diploid sporofit embriyo oluşur. Arkegoniyumun kaidesi büyür ve embriyoyu kuşatır. Böylece embriyoyu gelişiminin ilk evrelerinde korur. Sonuçta, gelişen sporofit arkegoniyumdan dışarı çıkmak için yeterince uzar. Ancak bir "ayak" ile gametofite bağlantısını sürdürür. Ayak, anaya ait dokunun içinde bulunur ve ondan su ve mineralleri absorblar. Sporofit saha sonra bir sporangiyum üretir. Sporangiyum mayoz bölünme ile sporları, dolayısıyla da bir sonraki gametofit dölü üretir.

## 28.2 ÖZET

**İletim demetsiz kara bitkileri karasal bir ortama yerleşmiş ilk bitkilerdir. Karalara geçiş, kütikula, gametangiyum ve korunmuş embriyo gibi çok sayıda evrimsel gelişmeyi gerektirmiştir.**

- Bitkilerin kara ortamına gösterdikleri bazı uyumları açıklayınız. Bakınız s. 591
- Döl almaşı nedir, açıklayınız. Bakınız s. 592 ve Şekil 28.3
- İletim demetsiz kar bitkileri döllenme için neden sıvı suya gereksinim duyarlar? Bakınız ss. 592-594
- İletim demetsiz kara bitkilerinde, sporofit gametofite nasıl bağımlıdır? Bakınız ss. 593-594

Bitkiler evrimsel olarak gelişmelerini sürdürdükçe, karasal ortama özgü yeni uyumlar belirmiştir. Bunların en önemlilerinden biri iletim dokularının ortaya çıkmasıdır.

## 28.3 İletim Demetli Bitkilerin Ayırt Edici Özellikleri Nelerdir?

İlk kara bitkilerinde, hem su hem de besin ileten iletim demetleri bulunmaktaydı. Bu bitkilere ait iyi durumda fosiller bulunmamaktadır. Çünkü iletim demetsiz bitkiler çok az ya da hiç fosil bırakmadan kolayca parçalanırlar.

Filogenetik ve DNA dizilerine dayalı moleküler saat analizleri, iletim demetsiz kara bitkilerinin, iletim demetli ilk bitkilerden on milyonlarca yıl önce gelişmiş olduklarını göstermektedir. İletim demetli ilk bitkiler (sıvı ileten trakeid hücreleri ile karakterize olan) çok daha sonra ortaya çıkmıştır (Şekil 28.5).

### İletim dokuları su ve suda çözünmüş maddeleri taşır

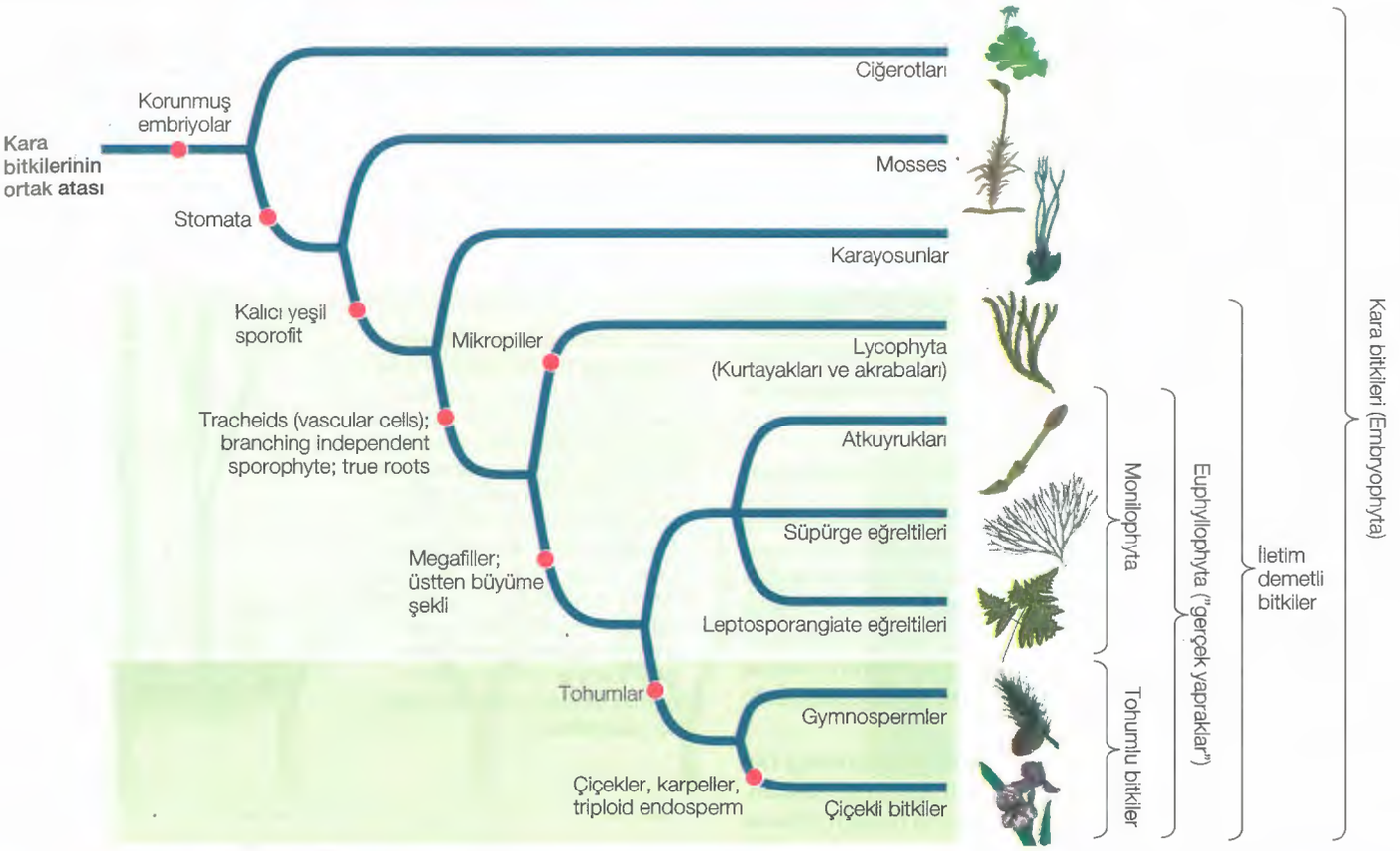
İletim demetli bitkiler diğer kara bitkilerinden çok önemli farklılıklar gösterirler. Bunlardan biri, iyi gelişmiş bir **iletim sistemine** sahip olmalarıdır. Bu iletim sistemi bitkinin bir kısmından diğer kısmına madde taşınımı için özelleşmiştir. İletim doku tiplerinden biri olan **ksilem**, topraktan bitkinin toprak üstü kısımlarına su ve mineralleri taşır. Ksilemin bazı hücreleri, *lignin* olarak isimlendirilen ve sertlik kazandıran bir madde içerdiğinden, bu doku karasal ortamdaki yerçekimine karşı destek de sağlar. Diğer bir tip iletim dokusu olan **flöem** ise fotosentez ürünlerini üretildikleri ya da serbest bırakıldıkları bölgelerden kullanıldıkları ya da biriktirildikleri yerlere iletir (Ksilem ve flöem Bölüm 34 ve 35'te ayrıca tartışılacaktır.)

Kurtayakları, eğreltiler, kozalaklılar ve angiospermler (çiçekli bitkiler) bildiğimiz iletim demetli bitkilerdendir. Aşırı büyük ve çeşitli bir grup olmalarına karşın, iletim demetli bitkilerin tek bir evrimsel olay sonucunda ortaya çıktıkları söylenmektedir. Paleozoik'te olasılıkla da orta silüryende (430 myö), çok uzun bir süre ortadan kalkmış bir bitkinin sporofit dölü, yeni bir hücre türü olan trakeidi üretmiştir. Trakeid, angiospermler hariç, iletim demetli bütün bitkilerde ksilemin başlıca su ileten elemanıdır. Hatta trakeidler, daha özelleşmiş ve etkili bir sistem olan trakeler ve onlardan türemiş liflerle birlikte, angiospermlerde de kalmıştır.

Trakeid içeren hücrelerin evrimi iki önemli sonuç doğurmuştur. Bunlardan birincisi, bu hücreler, bitkide bu maddelerin bir kaynaktan gereksinim duyuldukları yerlere su ve mineral besin maddelerinin taşınması için bir yol oluşturmuştur. İkincisi, trakeidlerin sert hücre çeperleri iletim demetsiz bitkilerde bulunmayan bir şey sağlamıştır: sert bir yapısal destek. Destek, karasal ortamda önemlidir. Çünkü bu destek, bitkiler fotosenteze enerji sağlamak için güneş ışığı için rekabet ettikçe, yukarı doğru büyüme sağlar. Uzun boylu bir bitki, kısa boylu olana göre, güneş ışığını doğrudan alabilir ve daha kolay fotosentez yapabilir. Ayrıca boy artışı spor saçılımını da artırır. Dolayısıyla trakeidler, bitkilerin karalara yerleşmesinin tamamlanması ve kalıcı hale gelmesinde rol oynamışlardır.

İletim demetli bitkiler, evrimsel olarak yeni başka bir özelliğe de sahiptirler: dal oluşturabilen, bağımsız bir sporofit. Dallanan bir sporofit, dallanmamış olana göre, daha fazla spor üretebilir ve kompleks yapılar oluşturabilir. İletim demetli bir bitkinin sporofiti, erginlikte, beslenme açısından gametofite bağımlı değildir. İletim demetli bitkilerde sporofit, doğal ortamda ilgi çekebilecek büyüklükte ve göz alıcıdır. Bunun aksine, iletim demetsiz kara bitkilerinin sporofitleri gametofite bağımlı ve genellikle ondan çok daha küçüktür.

Kibritotları (Lycophytes), monilofitler ve tohumlu bitkiler, ilk ortaya çıkan bitkilerin günümüzde yaşayan evrimsel soylarıdır (bakınız Şekil 28.5; iletim demetli bitki grupları sağda parantez içinde verilmiştir). İletim demetli bitkilerde iki tür yaşam döngüsü vardır: bunlardan biri tohum içerir, diğeri ise içermez. Bundan sonraki bölümde ayrıntılı olarak tartışacağımız gibi, bir **tohum**, koruyucu bir doku tarafından kuşatılmış bir besi doku ile birlikte, bir embriyodan oluşmuştur. Kurtayakları, eğreltiler, süpürge eğreltileri ve atkuyrukları tohumsuzdur. Bu tohumsuz iletim demetli bitki gruplarını iletim demetli bitkilerin evrimini inceledikten sonra daha yakında göreceğiz. Tohumlu bitkilerin başlıca grupları Bölüm 29'da açıklanmıştır.




**28.5 Bitkilerin Evrimi** Bitki evrimi sırasında ortaya çıkan üç anahtar özellik- korunmuş embriyo, iletim dokuları ve tohum- karasal ortamda yaşamayı sağlayan uyumlardır.

## İletim demetli bitkiler yaklaşık yarım milyar yıl boyunca evrimleşmişlerdir

Etkili bir kütikula ve gametangiyumların (arkegoniyum ve antheridiyumlar) koruyucu tabakalarının evrimi ve o sırada karalarda herbivorların (bitki yiyen hayvanlar) yokluğu, birlikte, iletim demetli ilk bitkilerin başarısına yardım etmiştir. Bugün üzerinde çalıştığımız fosil olarak korunmuş iletim demetli bitkiler, geç Silüryen dönemine (yaklaşık 425 myö) aittir. Silüryen dönemi boyunca yaşamış olan iletim demetli en büyük bitkiler yalnızca birkaç santimetre uzunluğundaydı. Nitekim, 2004'te Wales'te bulunan fosiller, bilinen ve şiddetli olan ilk yangınla ilgili açık kanıtlar sağlamıştır. Bu yangın, atmosferdeki oksijenin günümüzdekinde yüzde 14 daha az olduğu Silüryen atmosferinde oluşmuştur. Bu kısa boylu bitkilerin bu tür bir atmosferde yangının sürmesine yetecek kadar bol olmaları gerekirdi. Bu bitkilerin çoğalması, karasal ortamları hayvanların yaşamı için daha uygun hale getirmiştir. Amfibiler ve böcekler, kara bitkilerinin yerleşmesinden kısa bir süre sonra karaya varmışlardır.

Devoniyen döneminde çeşitli ağaçlar ortaya çıkmış ve Karbonifer dönemi peyzajında baskın hale gelmiştir (297-359 myö). Boyları 40 metreye ulaşabilen kibrit otlarının, atkuyrukları ve ağaç eğreltileri ile birlikte oluşturduğu ormanlar Kuzey Amerika ve Avrupa'yı oluşturacak olan tropikal bataklıklarda gelişmiştir (**Şekil 28.6**). Bu ormanlara ait bitki kısımları, bataklıklara gömülmüş ve üzerleri giderek sedimanlar tarafından örtülmüştür. Gömülmüş durumda olan bitki materyali, milyonlarca yıl boyunca şiddetli basınç ve yüksek sıcaklıklara maruz kaldıkça, kömüre



**28.6 Tarih Öncesi Bir Ormanın Yeniden Oluşturulması** Bu karbonifer ormanı, şuanki Mişhigan'da yaşamıştır. Soldaki ve arka plandaki "ağaçlar" *Lepidodendron* cinsine ait kibritotlarıdır; ayrıca sağda bol miktarda eğreltiler gözükmektedir. Ön plandaki bitki, günümüz atkuyruklarının bir akrabasıdır.

dönüşmüştür. Bu kömür, günümüzde elektriğimizin yarısını sağlamaktadır (ve hava kirlenmesine ve küresel ısınmaya katkı yapmaktadır). Dünya'nın kömür kaynakları, fazladır; fakat sınırsız değildir ve bu kaynaklar, kömürü oluşturan koşullar artık mevcut olmadığından yenilenemezler.

Bundan sonra gelen Permiyen döneminde, kıtalar Pangaea olarak isimlendirilen tek bir dev kara kütlesini oluşturmak için bir araya gelmiştir. Kıtasal iç kısım daha sıcak ve daha fazla kuraklaşmış, ancak bu dönemin sonunda şiddetli buzullaşma görülmüştür. Kibritotları ile eğrelti ormanları 200 milyon yıllık saltanatlarını tohumlu bitki ormanlarına (gimnospermler) bırakmıştır. Bu tohumlu bitkiler, 65 yıl öncesinde, başka bir tohumlu bitki grubu (angiospermler) peyzajı ele geçirinceye kadar, baskınlıklarını sürdürmüştür.

### İletim demetli ilk bitkiler, kök ve yapraklardan yoksundu

Bilinen en eski iletim demetli bitkiler, şu an ortadan kalkmış bir bitki grubu olan **Rhyniophyta**'dır. Rhyniofitler, Silüryen dönemindeki çok az sayıdaki iletim demetli bitki tiplerinden biriydi. O zamandaki peyzaj, olasılıkla çıplak topraktan oluşuyordu. Nemli düzlüklerde rhyniofitler yayılış göstermekteydi. İletim demetli diğer bütün bitki gruplarının yapısal özelliklerine ait ilk örnekler, o süreçte yaşamış rhyniofitlerde ortaya çıkmıştır.

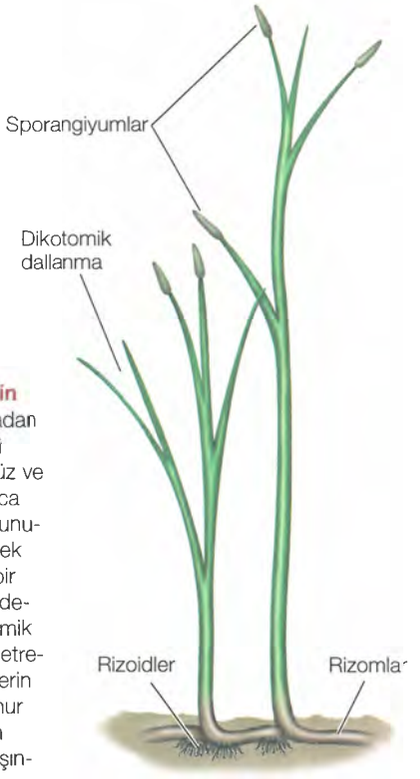
Bu bölümün başında, İskoçya'da Rhynie yakınlarında Devoniyen yaşıtlı kayaçlarda bazı önemli fosillerin keşfi açıklanmıştır. Kayaçların 395 milyon yıldan daha yaşlı olduğu dikkate alındığında, bu bitkiler belirgin bir biçimde korunmuşlardır. Bu fosil bitkiler flöem ve ksilem içeren basit bir iletim sistemine sahip olmakla birlikte, günümüz iletim demetli bitkilerinin belirgin özelliği olan trakeidler hepsinde bulunmuyordu.

Bu bitkilerde kökler de bulunmuyordu. Günümüzde yaşayan eğreltiler ve kibrit otları gibi, bu bitkiler de toprağa **rizom** olarak isimlendirilen yatay gövde kısımları ile tutunmaktaydılar. Rizomlar, **rizoid** olarak isimlendirilen ve su absorblayan tek hücreli iplikçikler taşıyordu. Bu rizomlar, ayrıca hava dalları da taşıyorlardı. Sporangiyumlar- karayosunlarının sporangiyumlarına benzerleri- bu dalların uçlarında bulunuyordu. Dallanmanın tipi *dikotomik* idi; yani, sürgünün ucu birbirine eşit iki dal oluşturmak üzere bölünmüştü. Bu dalların her biri orijinal gövdeden yaklaşık aynı açıda çatallanmıştı (Şekil 28.7). Bu bitkilerin etrafa saçılmış parçaları daha önce bulunmuştur, ancak asla bol değildiler. Ayrıca, Kidston ve Lang'ın keşfettikleri kadar iyi korunmamışlardı.

Onlar, iletim demetli diğer bitki gruplarının ataları olmalarına karşın, rhyniofitlerin kendileri çok uzun süre önce ortadan kalkmıştır. Devoniyen'den sonra herhangi bir yerde, bunların hiçbirinin fosiline rastlanmamıştır.

### İletim demetli bitkiler dallanma göstermişlerdir

**Lycophyta** üyeleri (kurtayakları ve akrabaları) ilk olarak Silüryen döneminde ortaya çıkmıştır. **Monilophyta** üyeleri (eğreltiler ve eğreltilerin akrabaları) Devoniyen döneminde ortaya çıkmıştır. Günümüzde yaşayan bu iki grup, Rhyniophyta benzeri atalardan köken almıştır. İletim demetli bitkilerdeki, gerçek kök, gerçek yaprak ve iki farklı tip sporun farklılaşması gibi, önemli bazı özellikleri bu gruplarda bulunur. Monilophyta üyeleri ve tohumlu bitkiler, **Euphyllophyta** (*eu*,"gerçek"; *phyllos*, "yaprak") olarak isimlendirilen bir klad oluştururlar.




**28.7 İletim Demetli Bitkilerin Eski Yaşlı Bir Akrabası** Ortadan kalkmış olan Rhyniophyta türü olan *Aglaophyton major* köksüz ve yapraksızdır. Gövdeleri boyunca uzanan merkezi bir ksilem sütununa sahip olmakla birlikte, gerçek trakeidleri bulunmaz. Rizom, bir kök değil, yatay bir yeraltı gövdesidir. Toprak üstündeki dikotomik dallanmış gövdeler, 50 santimetreden daha kısadır. Bazı gövdelerin üstünde sporangiyumlar bulunur (Rhyniophyta üyesinin yeniden çizilmiş bir şeklini bölümün başında görebilirsiniz.)

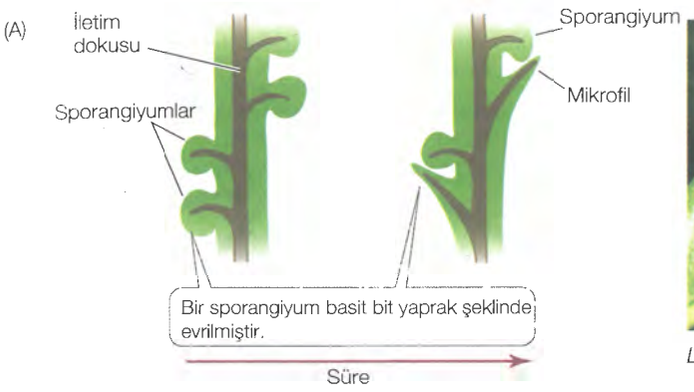
**Uç kısımdan büyüme** Euphyllophyta üyelerinin önemli bir sinapomorfisidir (ortak atasal özellikleri). Uçtan büyüme sırasında bir dal diğerlerinden farklılaşır ve onlardan daha fazla uzar. Uçtan büyüme, bu bitkilere fotosentezde gerekli ışık için rekabette avantajı sağlar. Böylece, dikotomik olarak büyüyen rekabetçilerini gölgeleyebilirler. İleride göreceğimiz gibi, Euphyllophyta üyelerinin uçtan büyümesi, yeni bir yaprak türünün ortaya çıkmasını sağlamıştır.

### Kökler dallardan evrilmiş olabilir

Rhyniophyta üyeleri yalnızca bir rizomdan çıkan rizoidlere sahiptiler. Onlar bu rizoidleri ile su ve mineralleri alabiliyorlardı. Öyleyse, daha sonraki iletim demetli bitki grupları, bugün gördüğümüz köklere nasıl sahip oldular?

Köklerin evrimsel kökenlerinin, bir rizom ya da bir gövdenin toprak üstü kısmı olsun, bir dal olması mümkündür. O dalın toprağa girdiği ve daha sonra giderek daha fazla dallandığı varsayılmaktadır. Toprakaltı kısmı bitkinin toprağa sıkıca tutunmasını sağlamış ve bu ilkel koşulda bile su ve mineralleri absorblayabilmiştir. Devoniyen döneminden keşfedilmiş bazı fosil bitkilerin hepsi bu kuramı destekler şekilde, toprakaltı ve havada uzanan dallara sahip yatay gövdelere (rizomlara) sahiptirler.

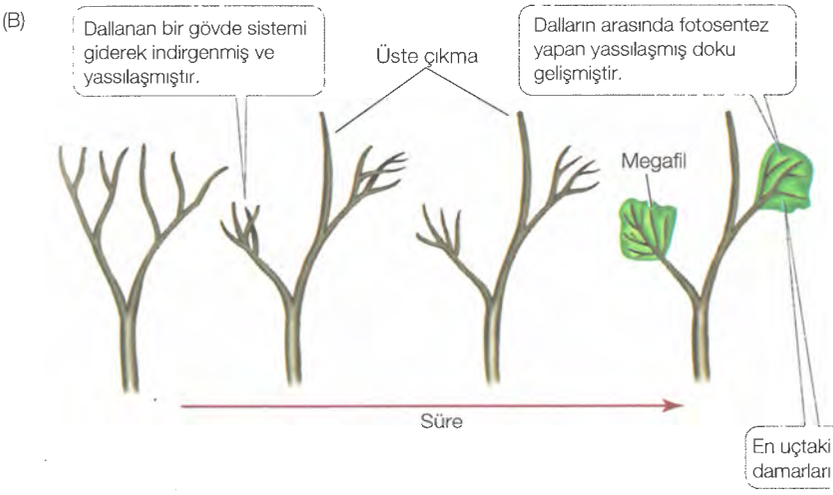
Belirgin olarak farklı ortamlarda büyüyen toprakaltı ve toprak üstü dalları, milyonlarca yıllık bir sürede farklı seçilim baskılarına maruz kalmıştır. Böylece, bitkinin iki kısmı –toprak üstü sürgün sistemi ve toprakaltındaki kök sistemi- yapısal olarak farklılaşmış ve kendilerine özgü iç ve dış anatomi ortaya çıkmıştır. Bilim insanları, bu farklılıklara rağmen, iletim demetli bitkilerin kök ve sürgün sistemlerinin homolog -bir zamanlar aynı organın kısmı- olduklarına inanmaktadırlar.






*Lycopodium* (kurtayakları)

**28.8 Yaprakların Evrimi**
(A) Mikrofillerin verimsiz bir sporangiyumdan evrilmiş olduğu düşünülmektedir. (B) Monilophyta üyelerinin ve tohumlu bitkilerin megafilleri, fotosentez yapan doku olarak ortaya çıkmış olabilir. Bu doku, dal çiftleri arasında gelişmiştir. Dal çiftleri, yeni baskın dallar onların üstüne çıktıkça, "arkada kalmıştır".






*Adiantum* (eğrelti)

## Monilophyta üyeleri ve tohumlu bitkiler gerçek yapraklara sahiptirler

Şu ana kadar "yaprak" terimini yumuşatarak kullandık. Kural olarak bir *yaprak*, yassılaşmış, fotosentez yapan bir organdır. Bir gövde ya da daldan yanal olarak çıkar ve gerçek iletim dokularına sahiptir. Bu kesin tanımı kullanarak iletim demetli bitkilerin gerçek yapraklarını daha yakından inceleyince, iki tür yaprağın bulunduğunu görürüz. Bunların evrimsel kökenlerinin çok farklı olduğu söylenebilir.

İlk yaprak tipi olan **mikrofil** genellikle küçük ve günümüz bitkilerinde yalnızca seyrek olarak birden fazla iletim demeti dizisine sahiptir. Günümüzde yalnızca birkaç cinsi yaşayan Lycophyta üyeleri, bu tür basit yapraklara sahiptir. Bazı biyologlar, mikrofillerin evrimsel kökenlerinin verimsiz sporangiyumlar olduklarına inanmaktadırlar (Şekil 28.8A). Bu tür bir yaprağın başlıca özelliği, gövdenin iletim sisteminden ayrılan bir iletim dizisine sahip olmasıdır. Gövdenin iletim sistemi seyrek dağılım gösterir. Bu, Karbonifer döneminin kibrit otu ağaçları için bile geçerlidir. Bunların çoğunun yaprakları santimetrelerce uzunluktaydı.

Monilophyta üyeleri ve tohumlu bitkilerde başka bir yaprak tipi görülür. Bu daha büyük ve daha gelişmiş yaprak, **megafil** olarak isimlendirilir. Megafilin, üstten büyüyen ve dikotomik dallanan bir gövde sisteminin yassılaşmasından kökenlendiği düşünülmektedir. Bu değişikliği, üstten büyüyen dal gruplarının üyeleri arasında fotosentez yapan dokunun gelişimi izlemiştir (Şekil 28.8B). Bu özellik, o dalların fotosentez yapan yüzeylerini artırarak avantaj sağlamıştır.

Bu çok küçük olan ilk megafiller, Devoniyen döneminde ortaya çıkmıştır. Evrim, fotosentez yapma kapasiteleri nedeniyle, hızla daha fazla ve daha büyük megafillerin ortaya çıkmasını sağlamış olmalıdır. Bununla birlikte, Karbonifer döneminde daha büyük megafillerin ortaya çıkması 50 milyon yıl almıştır. O süreçte bitki yapısındaki diğer avantajların gerçekleştiği göz önüne alındığında, bu neden geç oluşmuştur?

Bir kurama göre, Devoniyen'de atmosferdeki yüksek $CO_2$ derişimi **stoma** olarak isimlendirilen küçük porların seçilimini azaltmıştır. Stomalar, fotosentezde kullanmak üzere, $CO_2$ alınmasına izin verir. Daha fazla $CO_2$ bulunması, daha az sayıda stomaya gereksinim duyulmasına neden olmuştur. Günümüzde stomalar açık olduğunda, yapraktan su buharının çıkmasına ve yaprağa $CO_2$'nin girmesine izin verir. Devoniyen'de, daha büyük yaprakların güneş ışığından gelen ısıyı absorblamaları gerekmiştir. Ancak, stomaların sınırlı sayıda olmaları nedeniyle, suyun buharlaşması sayesinde, ısıyı yeterince hızlı kaybedemedikleri düşünülmektedir. Bunun sonucunda ortaya çıkan aşırı ısınma öldürücü olmuş olabilir. Son yapılan araştırmalar bu hipotezi desteklemiştir. Bu hipotez, milyonlarca yıl içerisinde $CO_2$ derişimi düşünce daha büyük megafillerin evrildiğine işaret etmektedir (Şekil 28.8).

## İletim demetli bitkiler arasında heterospori ortaya çıkmıştır

Atalarına çok benzeyen günümüz iletim demetli bitki hatlarında gametofit ve sporofit birbirinden bağımsız olup, genel-

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 28.9 $CO_2$ Düzeyleri ve Megafillerin Evrimi

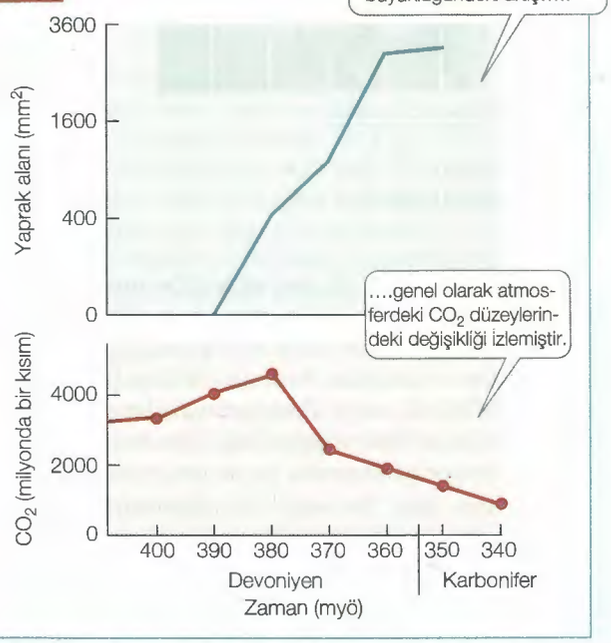
Atmosferdeki yüksek $CO_2$ derişimi, yaprak büyüklüğünü sınırlandırmış olabilir. C. P. Osborne ve arkadaşları fosil bitkilerin yaprak büyüklüğünü, o bitkilerin yaşadıkları dönemdeki atmosferdeki $CO_2$ derişimleri ile karşılaştırmıştır.

**HİPOTEZ** **Devoniyende atmosferdeki $CO_2$ derişimleri, seçilim baskısının görece daha küçük yaprakları seçmesiyle yaprak büyüklüğünün evrimini sınırlandırmıştır.**

**YÖNTEM**

1. Devoniyen ve Karbonifer dönemlerine ait 300 bitki fosilini analiz ediniz ve yaprakların büyüklüğünü hesaplayınız.
2. Yaprak büyüklüğünün değişiklik örüntüsünü aynı zaman çerçevesinde atmosferdeki $CO_2$ derişimlerinde öngörülen değişiklik ile karşılaştırınız.

**RESULTS**

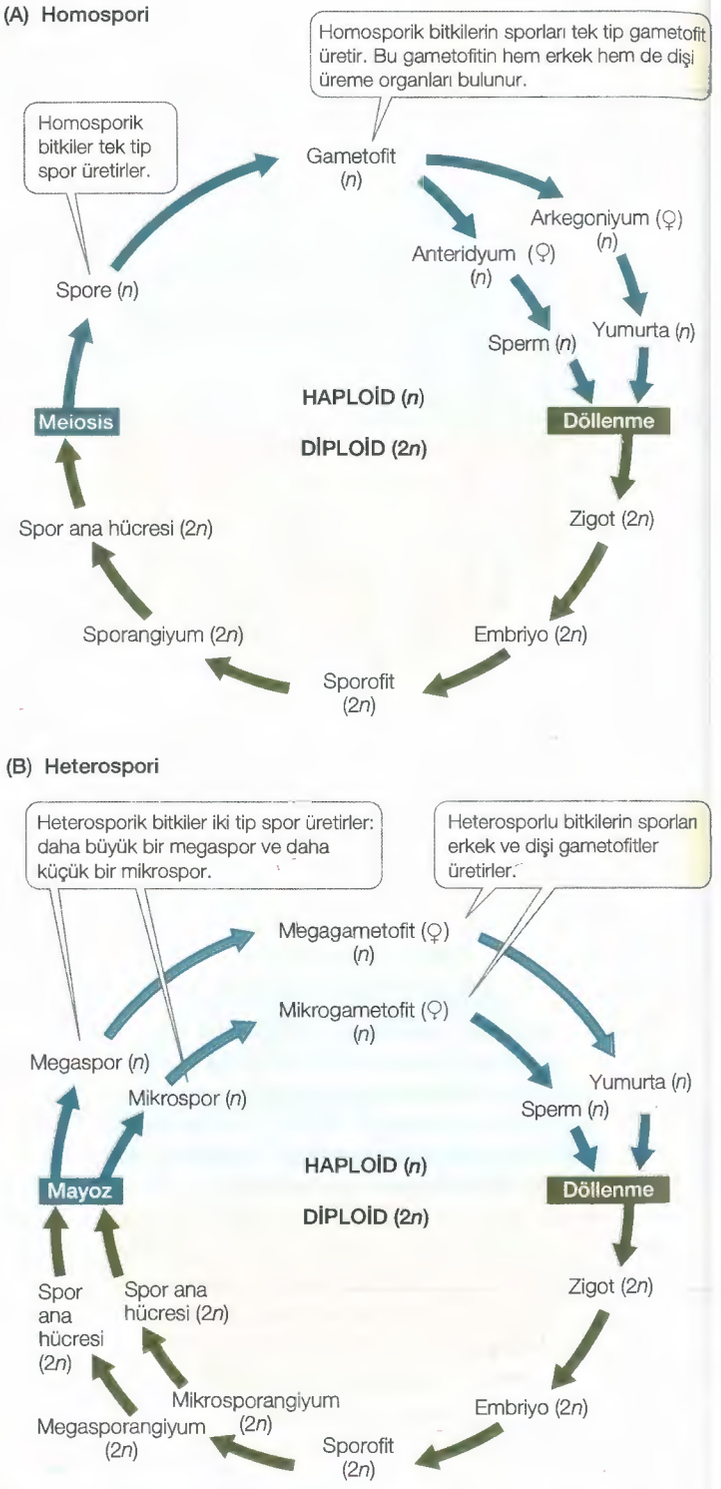



**EK ARAŞTIRMA** **Atmosferdeki $CO_2$ düzeyleri azaldıkça yaprak büyüklüğü artmıştır.**

**EK ARAŞTIRMA** Stomaların günümüzde yaşayan eğreltilerin aşırı ısınması üzerine olan etkilerini belirlemek için ne tür bir deney yapardınız?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

likle her ikisi de fotosentez yapar. Sporofit tarafından üretilen sporlar tek tip olup, tek tip bir gametofit şeklinde gelişirler. Gametofit hem dişi hem de erkek üreme organlarını taşır. Dişi organ tek bir hücre içeren, çokhücreli bir arkegoniyumdur. Erkek organ, çok sayıda sperm üreten bir antheridiyumdur. Tek




**28.10 Homospori ve Heterospori** (A) Homosporik bitkiler tek tip spor taşırlar. Her bir gametofit anteridyum (erkek) ve arkegoniyum (dişi) olmak üzere, iki tür eşey organı taşır. (B) Heterosporik bitkiler iki tip spor üretirler. Bu sporlar belirgin erkek ve dişi gametofitleri oluşturur.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 28.1 ve 28.2 • Homospori ve Heterospori

tip spor taşıyan bu tür bitkiler **homosporik** olarak isimlendirilirler (**Şekil 28.10A**).

Birbirinden farklı iki tip sporun bulunduğu bir sistem ancak belli bir süre sonra oluşmuştur. Bu tip bitkiler **heterosporik** olarak isimlendirilirler (**Şekil 28.10B**). Heterosporide, bir tip spor -**megaspor**- yalnızca yumurtaları üreten özel bir dişi gametofit (bir *megagametofit*) şeklinde gelişir. Diğer tipi oluşturan **mikrospor** daha küçük olup, yalnızca sperm üreten bir erkek gametofit (bir *mikrogametofit*) oluşturur. Sporofit, *megasporangiyumlarda* az sayıda megaspor, *mikrosporangiyumlarda* ise çok sayıda mikrospor üretir. Heterospori yalnızca sporları ve gametofitleri değil, aynı zamanda iki tip sporangiyumu oluşturması gereken sporofit bitkinin kendisini de etkiler.

En eski iletim demetli bitkilerin hepsi homosporiktir, ancak heterospori Rhyniophyta üyelerinde ilk oluşan nesillerinde birkaç farklı süreçte ortaya çıkmıştır. Heterosporinin tekrarlayan bir şekilde ortaya çıkması, onun bir seçilim avantajı sağladığını göstermektedir. Kara bitkilerinde daha sonra ortaya çıkan evrim, heterospori özelliğinin daha fazla çeşitlenmesini sağlamıştır.

## 28.3 ÖZET

**Yeni bir hücre olan trakeid, iletim demetli bitkilerin kökenini gösterir. Daha sonraki evrimsel yenilikler, köklerin ve yaprakların ortaya çıkmasını içerir.**

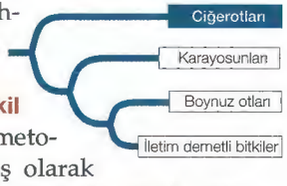
- İletim dokuları olan ksilem ve floem, damarlı bitkilerde nasıl işlev görür? **Bakınız s. 594**
- İki yaprak tipi (mikrofil ve megafil) arasındaki farklılıkları açıklayınız. **Bakınız s. 597 ve Şekil 28.8**
- Heterospori kavramını açıklayınız. **Bakınız s. 599 ve Şekil 28.10**

Ciğerotları, boynuz otları, karayosunları, Lycophyta üyeleri, Monilophyta üyeleri, sucul ortamdan karalardaki kuru ortamda yaşamanın zorluklarını karşılamak için uzun bir yol kat etmişlerdir. Şimdi bu gruplar içerisindeki çeşitliliğe göz atalım.

# 28.4 Tohumsuz Bitkilerin Başlıca Kladları Hangileridir?

Günümüzde yaşayan bitkilerin başlıca üç kladında trakeid bulunmaz; iletim demetsiz olan bu bitkiler, ciğerotları, boynuz otları ve karayosunlarını içermektedir. Sporofitin yapısı ve büyüme özellikleri üç grup arasında farklılık gösterir. Tohumsuz iletim demetli bitkilerin başlıca dört kladı bulunur – kibrit otları (kurtayakları ve akrabaları), atkuyrukları, süpürge eğreltileri ve leptosporangiate eğreltileri. Her ne kadar, atkuyrukları ve süpürge eğreltileri ile daha yakın akraba olan ve "eğrelti" olarak isimlendirilen küçük gruplar bulunuyorsa da, "eğreltiler" olarak bilinen bitkilerin çoğu leptosporangiate (Pteridopsida ya da Polypodiopsida) eğreltileridir.

### Ciğerotları yaşayan bitki kladlarının belki de en eskileridir




Yaklaşık 9.000 **ciğerotu** (Hepatophyta, "karaciğer bitkileri") bulunmaktadır. Ciğerotlarının çoğunun gametofitleri yapraksıdır (**Şekil 28.11A**). Bazıları *tallus benzeri* gametofitlere -toprak üstünde yassılaşmış olarak uzanan, yeşil, yapraksı tabakalar- sahiptir (**Şekil 28.11B**). Bununla birlikte, en basit ciğerotu gametofitleri yaklaşık bir santimetrelik yassı hücre tabakalarından oluşur. Bu gametofitler üst yüzeylerinde anteridiyumları ve arkegoniyumları, alt yüzeyde ise rizoidleri üretir.

Ciğerotlarının sporofitleri nadiren birkaç milimetreden uzun olup, karayosunları ve boynuz otlarınınkinden daha kısadır. Ciğerotu bir sapa sahiptir. Bu sap sporofitleri sporangiyum ve ayağı birbirine bağlar. Türlerin çoğunda, sap, hücrelerinin genişlemesi ile uzar. Bu uzama sonucunda sporangiyum toprak üstüne çıkar. Bu, sporların daha geniş alanlara yayılmasına yardım eder. Ciğerotlarının sporangiyumları basittir: küre şeklindeki bir sporangiyum çeperi bir spor kitlesini kuşatır. Bazı

**28.11 Ciğerotlarının Yapıları** Ciğerotları çeşitli özgün yapılara sahiptirler. (A) Yapraksı bir ciğerotu gametofiti. (B) Talluslu bir ciğerotunun gametofitleri. (C) Bu talluslu ciğerotu, muz demetlerine benzeyen yapılarda arkegoniyumları taşır. Aynı zamanda gemma çanakları içerir.



(A) *Bazzania trilobata*



(B) *Marchantia* sp.




(C) *Marchantia* sp.

ciğerotlarında, sporlar onları kuşatan çeper çürüyünceye kadar sporofitten serbest bırakılmazlar. Bununla birlikte, diğer ciğerotlarında, sporlar sporangiyumlardan atılırlar. Bu atılma işlemi, kurudukça bir "yayı" kısaltan ve geren yapılar tarafından gerçekleştirilir. Yeterli stres oluşunca, sıkıştırılmış yay sporları bütün yönlerde fırlatıp eski durumuna geri döner.

En fazla bilinen talluslu ciğerotları arasında *Marcanhtia* cinsinin türleri yer alır. *Marchantia*, kendine özgü yapılarla kolayca ayırt edilebilir. Bu yapıların üstünde erkek ve dişi gametofitler anteridiyumları ve arkegoniyumları taşır (**Şekil 28.11C**). Çoğu ciğerotu gibi, *Marchantia* da gametofitin basit bir şekilde parçalara ayrılmasıyla eşeysiz çoğalır. Diğer bazı ciğerotları ve karayosunları da *gemmalar* (tekili *gemma*) ile eşeysiz çoğalır. Gemmalar mercek şeklindeki hücre kümeleridir. Birkaç ciğerotunda, gemma, *gemma* çanakları olarak isimlendirilen yapılarda tutulur. Gemma çanakları, yağmur damlalarıyla gemmaların çevreye saçılmasını sağlar (bakınız Şekil 28.11C).

### Su-ve şeker taşıyan mekanizmalar ilk olarak karayosunlarında gelişmiştir

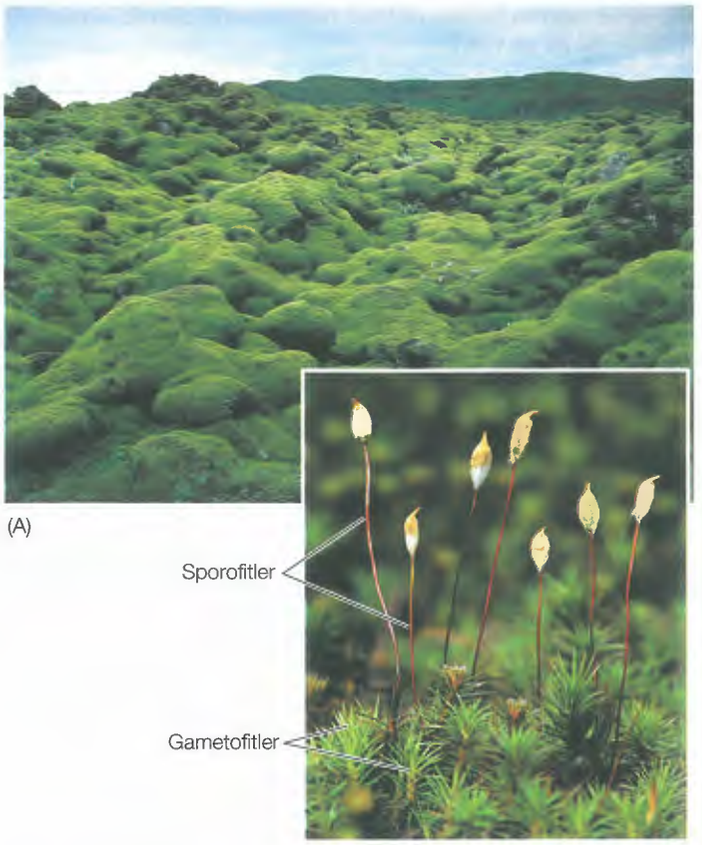



İletim demetsiz kara bitkilerinin en bilinenleri **karayosunlarıdır** (**Bryophyta**). Yaklaşık 15.000 türü bulunan bu küçük ve dayanıklı bitkiler hemen hemen bütün karasal ortamlarda bulunurlar. Genellikle nemli, soğuk topraklarda yaşarlar. Bu tür ortamlarda kalın hasırlar oluştururlar (**Şekil 28.12**). Karayosunları, iletim demetli bitkiler ve boynuz otlarının kardeş soylarıdır (bakınız Şekil 28.5).

Karayosunları, boynuz otları ve iletim demetli bitkilerle birlikte, kara yaşamına uyumda ciğerotlarına üstünlük sağlarlar: hem su hem de gaz alışverişi için önemli olan stomalara sahiptirler. Stomalar, ciğerotları hariç, karayosunları ve diğer kara bitkilerinin ortak türemiş özellikleridir.

Karayosunlarının gametofiti, gelişimine, spor çimlendikten sonra başlar. Dallanmış ve ipliksi bu yapı, *protonema* olarak isimlendirilir (bakınız Şekil 28.4). Protonema biraz ipliksi yeşil alglere benzemesine karşın, bu yapı karayosunlarına özgüdür. İpliklerin bazısı kloroplast içerir ve fotosentez yapar; rizoid olarak isimlendirilen diğerleri ise fotosentez yapmaz ve protonemayı substrata bağlar. Belli bir süre düz büyüdükten sonra, fotosentez yapan ipliğin ucuna yakın hücreler *tomurcukları* oluşturmak için üç boyutlu olarak hızla bölünürler. Sonuçta, tomurcuklar belirgin bir uç ya da apeks şeklinde gelişerek spiral düzenlenmiş yapraksı yapılı, bildiğimiz karayosunu oluştururlar (bakınız Şekil 28.4).

Bazı karayosunlarının gametofitleri çok büyük olduğundan, tek başına difüzyonla yeterli su taşıyamaz. Pekçok karayosununun gametofitleri ve sporofitleri *hydroid* olarak isimlendirilen bir hücre çeşidi içerebilir. Hydroid ölür ve geriye, içinden suyun taşınabileceği bir kanal bırakır. Hydroid işlevsel olarak iletim demetli bitkilerin su ileten özgün hücresini oluşturan trakeide benzer. Ancak trakeidlerdeki lignin ve hücre çeperi yapısına sahip değildir. Hydroidlerin bulunuşu ve bazı karayosunlarında sınırlı da olsa şeker taşıyan bazı sistemlerin (*leptoidler* olarak isimlendirilen) varlığı, "iletim demetsiz bitki" teriminin karayosunlarına uygulanmasının yanlış olduğunu göstermektedir. Bununla birlikte, içsel taşımada iş gören basit sistemleri bulunmasına karşın, karayosunları iletim demetli bitkiler değildir. Çünkü bunlarda gerçek ksilem ve flöem yoktur.




(B) *Polytrichum* sp.

**28.12 Karayosunları Yoğun Halılar Oluşturur** (A) İzlanda'da katılaşmış volkanik lavların üstünde karayosunlarının oluşturduğu sık halı örtüsü. (B) Michigan'da bir orman tabanında büyüyen karayosunlarının yakından görünümü.

*Sphagnum* cinsine ait karayosunları (**Şekil 28.13A**) genellikle soğuk bataklık yerlerde gelişir. Bitkiler bu yerlerde öldükten sonra suyun içerisinde ayrışmaya başlar. Karayosununun hızla büyüyen üst tabakaları derinlerde yatan ve ayrışan tabakaları sıkıştırır. Kısmen parçalanmış bitki materyali *turba* olarak isimlendirilir. İnsanlar Dünya'nın bazı bölgelerinde yakıtlarının büyük bir bölümünü turbalıklardan elde ederler (**Şekil 28.13B**). *Sphangum*'un baskın olduğu turbalıklar Birleşik Devletlerin yaklaşık yarısına yakın bir alanı kaplamaktadır -Dünya yüzeyinin yüzde 1'inden fazlası. Milyonlarca yıl önce, diğer iletim demetsiz bitkilerin oluşturduğu turbanın sürekli sıkışması sonucu kömür oluşmuştur.

### Boynuz otları belirgin kloroplastlar ve sapsız sporofite sahiptirler




Boynuz otlarının yaklaşık 100 türü Anthocerophyta'yı (" boynuz bitkileri) oluşturur. Bunlara bu ismin verilmesinin nedeni sporofitlerinin küçük boynuzlara benzemesidir (**Şekil 28.14**). Boynuz otları ilk bakışta çok basit gametofitleri ile ciğerotlarına benzerler. Bu bitkilerin gametofitleri birkaç hücre kalınlığında yassı hücre plakaları şeklindedir.

Boynuz otları, onları ciğerotları ve karayosunlarından ayıran iki özelliğe sahiptir. Bunlardan ilki, her bir boynuz otu

(A)




*Sphagnum* sp.

(B)



**28.13 Sphagnum Karayosunu** (A) Burada gösterildiği gibi *Sphagnum* bataklıkları, karayosunlarının aşırı büyümesine sahne olur. Bu bataklıklar ılıman iklimlerde geniş alanları kaplar. (B) Bir çiftçi bir bataklıktan turba elde ediyor. Turba, *Sphagnum karayosunun* ayrışmasıyla oluşan fosil bir yakıttır.




*Anthoceros* sp.

**28.14 Bir Boynuz otu** Birçok boynuz otunun sporofiti küçük boynuzlara benzer.

hücresi tek bir büyük, plak benzeri kloroplast içerirken, diğer iki grubun hücreleri çok sayıda küçük, mercek şeklinde kloroplasta sahiptir. İkincisi, üç grubun sporofitleri arasında, boynuz otlarınınki sınırsız büyüme özelliğindedir. Ciğerotları ve karayosunu sporofitlerinde bir sap bulunur. Sporangiyum olgunlaşınca bu sapın büyümesi durur. Dolayısıyla, sporofitin uzaması kesin olarak sınırlanmıştır. Ancak, boynuz otunun sporofiti sapsızdır. Bunun yerine, sporangiyumun kaide kısmı sınırsız bölünme yeteneğindedir. Böylece, üstten sürekli olarak spor taşıyan yeni dokular üretir. Ilımlı ve sürekli nemli koşullarda büyüyen bazı boynuz otlarının sporofitleri 20 santimetreye kadar boylanabilir. Bununla birlikte, sonuçta, sporofitin büyümesi bir iletim sisteminin bulunmayışı nedeniyle sınırlanır.

Boynuz otları simbiyotik bir ilişki geliştirmişlerdir. Bu ilişki genellikle sınırlı bir kaynak olan azota ulaşmalarını sağlayarak büyümelerini destekler. Boynuz otları, iç kısımlarında içi müsilaj dolu açıklıklara sahiptir; bu açıklıklar da genellikle siyanobakteriler yaşar. Bu siyanobakteriler, atmosferdeki azotu konukçularının kullanabilecekleri şekle dönüştürürler.

Burada boynuz otlarını iletim demetli bitkilerin kardeş grubu olarak sunuyoruz, ancak bu mevcut verilere dayalı yapılan olası bir yorumdur. DNA dizi analizleri boynuz otları ve iletim demetli bitkileri bir araya getirmektedir. Ayrıca bunlarda kalıcı yeşil bir sporofitin varlığı ortak özelliktir. Boynuz otlarının evrimsel konumları kesinlik göstermemektedir. Bazı morfolojik analizlere göre, karayosunları ve iletim demetli bitkilerin (apikal hücre bölünmesi gösteren iki grup) kardeş gruplarıdırlar.

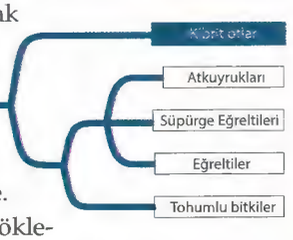
### Bazı damarlı bitkilerde iletim dokusu bulunur, ancak tohum bulunmaz

İletim demetli ilk bitkilerde tohum bulunmamaktaydı. İletim demetli tohumsuz bitkilerin bazı başlıca kladları günümüze kadar ulaşmıştır. Bu bitkiler büyük, bağımsız bir sporofite ve sporofitten bağımsız bir gametofite sahiptirler. Günümüzde yaşayan tohumsuz damarlı bitkilerin gametofitleri nadiren 2 santimetreden daha uzun olup kısa ömürlüdür. Buna karşın, sporofitleri genellikle gözle görülebilir büyüklüktedir ve uzun ömürlüdür; örneğin, bir ağaç eğreltisinin sporofiti 20 metre boylanabilir ve yıllarca yaşayabilir.

Tek hücreli spor, iletim demetli tohumsuz bitkilerin yaşam döngüsündeki en belirgin dinlenme evresidir. Bir spor daha fazla gelişmeden önce belirli bir süre "dinlenebilir". Bu özellik iletim demetli tohumsuz bitkilerin yaşam döngüsünü bir ölçüde fungusların, yeşil alglerin ve iletim demetsiz kara bitkilerininkine benzer kılar; ancak bundan sonraki bölümde göreceğimiz gibi, tohumlu bitkilerinkine benzemez. İletim demetsiz kara bitkileri gibi, iletim demetli tohumsuz bitkilerinin de yaşam döngülerinin en azından bir evresi sucul bir ortama gereksinim gösterir. Çünkü döllenme yüzebilen kamçılı sperm ile gerçekleşir.

Leptosporangiate eğreltileri, günümüzde yaşayan tohumsuz damarlı bitkilerin en bol ve çeşitli grubudur. Ancak, kurtayakları ve atkuyrukları bir zamanlar Dünya'daki bitki örtüsünün baskın elemanlarıydı. Dördüncü bir grup olan süpürge eğreltileri yalnızca iki cins içermektedir. Bu dört grubun özelliklerini ve bunlarda oluşan bazı evrimsel gelişmeleri yakından inceleyelim.

### Kibrit otları diğer iletim demetli bitkilerin kardeşleridir



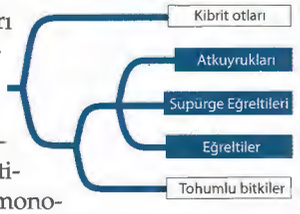

Birlikte, **kibrit otları** (**Lycophyta**) olarak isimlendirilen kurtayakları ve akrabaları, *Selaginella* ile *Isoetes* cinslerinin üyeleri geriye kalan iletim demetli bitkilerin kardeş gruplarıdır. Kibrit otlarının günümüzde görece az sayıda türü vardır- 1.200'ün biraz üzerinde.

Kibrit otları dikotom dallanan köklere sahiptir. Yalnızca mikrofiller taşırlar ve bu basit yapraklar gövde üzerinde spiral düzenlenmişlerdir. Kurtayaklarında büyüme tamamen apikal hücre bölünmesi ile olur. Dallanma da dikotomiktir. Dallanma, bölünen hücrelerin uçta yer alan kümelerinin bölünmesiyle gerçekleşir.

Pekçok kurtayağının sporangiyumu kozalak benzeri yapılarda kümelenmiştir. Bu yapılar *strobili* (tekili *strobilus*; **Şekil 28.15**) olarak isimlendirilir. Kurtayaklarının strobilusları eksenin (düz taşıyıcı yapılar) içine girmiş spor taşıyan yapraklar kümesi şeklindedir. Diğer kurtayaklarında strobilus yoktur. Bunlarda sporangiyumlar *sporofiller* olarak isimlendirilen yaprak üst yüzeylerinde (ya da onların bitişiğinde) bulunur. Bu yerleşim, Rhyniophyta üyelerinin uç kısımlarında bulunan sporangiyumların zıttıdır. Kurtayaklarının hem homosporik hem de heterosporik türleri bulunur.

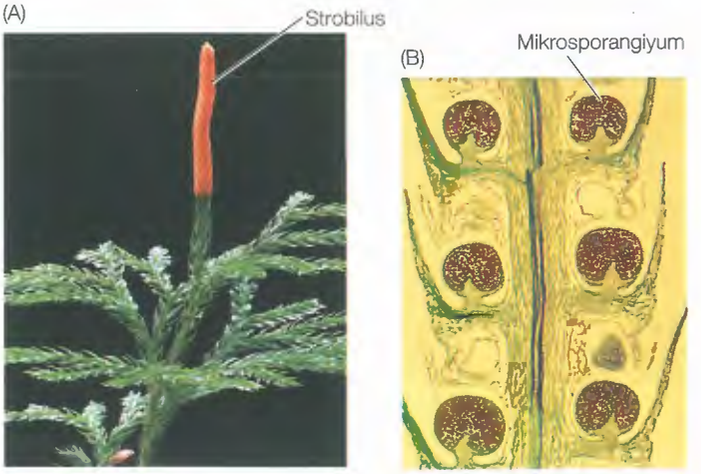
Kibrit otları, günümüz bitki örtüsünün yalnızca küçük bir elemanı olmalarına karşın, Karbonifer döneminde baskın bitki örtüsünün iki grubundan birini oluşturmaktaydı. Kannel isimli bir kömür çeşidi, ağaçsı bir kibrit otu olan *Lepidendron*'un fosilleşmiş sporlarından oluşmuştur. Bu, bize, - o süreçte bu cinsin bolluğuna ilişkin bir bilgi vermektedir (bakınız Şekil 28.6). Atkuyrukları ve eğreltiler, Karbonifer'deki bitki örtüsünün başlıca diğer elemanları olmuşlardır.

### Atkuyrukları, süpürge eğreltileri ve eğreltiler bir klad oluştururlar




Bir zamanlar uzak akraba oldukları düşünülmüş olan, atkuyrukları, süpürge eğreltileri ve eğreltiler, Monilophyta ya da " eğreltiler ve eğrelti akrabaları" olarak bir klad oluştururlar. Bu kaldın içinde, süpürge eğreltileri ve atkuyruklarının her ikisi de monofiletiktir; oysa eğreltiler monofiletik değildir. Bununla birlikte, eğreltilerin çoğu *leptosporangiate eğreltileri* olarak isimlendirilen tek bir klada dahildirler. Yaygın biçimde eğreltiler olarak isimlendirilen diğer küçük gruplar atkuyrukları ya da süpürge eğreltilerinin daha yakın akrabalarıdır. Monilophyta üyelerinde -bütün tohumlu bitkilerdeki gibi- ana gövde ve yan dallar arasında farklılık vardır. Bu vücut planı, kibrit otları ve Rhyniophyta üyelerine özgü dikotomik dallanma ile zıtlık gösterir. Kibrit otları ve Rhyniophyta üyelerinde her bir ayrım aynı büyüklükte iki dal oluşturur (bakınız Şekil 28.7).

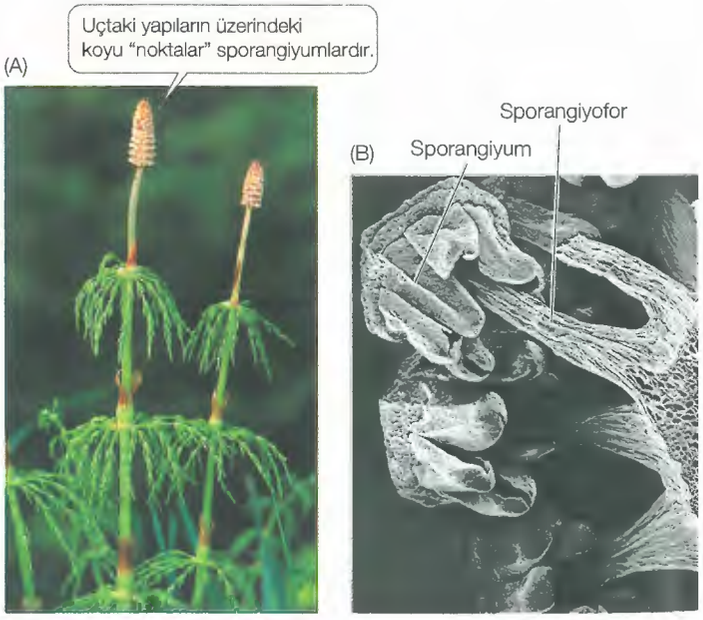
**ATKUYRUKLARI** Bütün *Equisetum* cinsinde yalnızca 15 **atkuyruğu** türü bulunmaktadır. Atkuyrukları bazen " fırça" olarak isimlendirilir. Çünkü hücre çeperlerindeki silisyum, bu bitkilerin temizlik amaçlı kullanılabilmelerini sağlar. Düzensiz dallanan gerçek köklere sahiptirler. Atkuyrukları, birbirinden bağımsız, büyük bir sporofit ve gametofite sahiptir.




*Lycopodium obscurum*

**28.15 Kurtayakları** ((A) Bu kurtayağının uç kısmında gözle görülebilen strobilus. Kurtayaklarının mikrofilleri gövdelerinin üstünde spiral düzenlenmiştir. (B) Bir kurtayağının mikrosporangiyumunu gösteren strobilusundan alınmış bir enine kesit.

At kuyruklarının küçük yaprakları indirgenmiş megafiller olup gövdenin çevresinde belirgin bir halka oluşturur. Atkuyruklarında büyüme, büyük ölçüde herbir yaprak halkasının hemen üstündeki bölünen hücrelerin disklerinden kökenlenir. Dolayısıyla, gövdenin herbir segmenti kaidesinden büyür. Her ne kadar, boynuzotları yanında, çiçekli bitkilerin büyük bir grubu olan çimenlerde görülsede, bu tür bir kaideden büyüme bitkilerde yaygın değildir.




*Equisetum pratense* *Equisetum arvense*

**28.16 Atkuyrukları** (A) Atkuyrukları belirgin bir büyüme planına sahiptir. Gövdeler her bir yaprak halkasının üzerinde parçalar halinde büyür. Bunlar, uçta sporangiyum taşıyan sporangiyuma sahip verimli sürgünlerdir. (B) Atkuyruğu sporangiyumlarının taramalı elektron mikroskobunda görüntüsü.



*Psilotum flaccidum*

**28.17 Bir Süpürge Eğreltisi** DNA dizi verileri, *Psilotum*'un -önceleri günümüzde yaşayan bir Rhyniophyta üyesi olarak düşünülmüştür- aslında eğrelti benzeri bir atadan kökenlenmiş çok daha yeni bir cins olduğunu göstermektedir.

**SÜPÜRGE EĞRELTİLERİ** Rhyniophyta üyelerinin tamamen ortadan kalkıp kalmadıkları konusunda daha önce anlaşmazlık yaşanmıştır. Bu tür bir anlaşmazlığın nedeni, köksüz ve spor taşıyan *Psilotum* ve *Tmesipteris* gibi iki cinsin günümüzde yaşayan yaklaşık 15 türünün bulunmasıdır. Bunlar, birlikte **süpürge eğreltileri** olarak isimlendirilmektedir. *Psilotum* (**Şekil 28.17**), gerçek yapraklar yerine minik pullara sahiptir. Ancak *Tmesipteris* cinsinin bitkileri yassılaşmış fotosentez yapan organlara -indirgenmiş megafiller- sahiptirler. Bunlarda iletim dokusu iyi gelişmiştir. Bu iki cins, Rhyniophyta'nın günümüzde yaşayan reliktleri midirler yoksa daha yakın bir orijine mi sahiptirler?

Önceleri süpürge eğreltilerinin, basit anatomik özellikleri olan atalardan gelen evrimsel olarak eski soylar oldukları düşünülmüştür. Ancak bu hipotez zayıflamıştır. Bunun nedeni, günümüzde yaşayan *Psilotum* ve *Tmesipteris* ile 300 milyon yıldan daha önce ortadan kalkmış olan Rhyniophyta üyeleri arasında fosil kayıtlarda büyük boşluklar bulunmasıdır. Sonuçta DNA dizisi verileri, süpürge eğreltilerinin eğreltiye benzeyen atalarından daha yakın zamanda türediklerini göstermiştir. Süpürge eğreltileri oldukça özelleşmiş bitkilerin oluşturduğu bir kladdır. Bu özelleşmiş bitkiler, anatomik olarak daha gelişmiş atalarından oldukça yakın bir zamanda ortaya çıkmıştır. Bu sırada megafillerini ve gerçek köklerini kaybetmişlerdir. Süpürge eğreltilerinin gametofitleri yeraltında yaşar ve klorofil içermez. Beslenmek için funguslara bağımlıdırlar.

**LEPTOSPORANGIATE EĞRELTİLERİ** İlk **leptosporangiate eğreltileri** Devoniyen'de ortaya çıkmıştır; günümüzde bu grup 12.000'den fazla türden oluşmaktadır. Leptosporangiate eğreltilerinin sporangiyumları bir sapın üstünden çıkar ve çeperleri yalnızca bir hücre kalınlığındadır. "Leptosporangiate" ismi bu ince çeperli sporangiyumları ifade eder (*lepton*,"ince"). Eğrelti olarak isimlendirilen diğer iki küçük grup, aslında, görünüşte leptosporangiate eğreltilerine benzese de, atkuyrukları ve süpürge eğreltilerinin daha yakın akrabalarıdırlar.

Tohumlu bitkilerinki gibi, eğreltilerin sporofitleri de gerçek köklere, gövdeye ve yapraklara sahiptir. Dallanmış iletim dizilerine sahip olan büyük yapraklar eğreltilerin, ayırtedici bir özelliğidir (**Şekil 28.18A**). Eğrelti yaprağı, gelişimi sırasında, sıkıca katlanmış bir "baş" kısımdan açılır (**Şekil 28.18B**). Bazı eğrelti yaprakları, tırmanma organlarına dönüşebilir ve 30 metreye kadar uzayabilir. Birkaç türü evrimsel bir indirgenme sonucu küçük yapraklı kalmıştır. Ancak bu küçük yapraklar bile birden fazla iletim dizisine sahiptir; dolayısıyla megafildirler (**Şekil 28.18C**).

(A) *Dicksonia* sp.



*Blechnum discolor* (taç eğreltileri)

(B)



(C) *Marsilea* sp.



*Salvinia* sp.

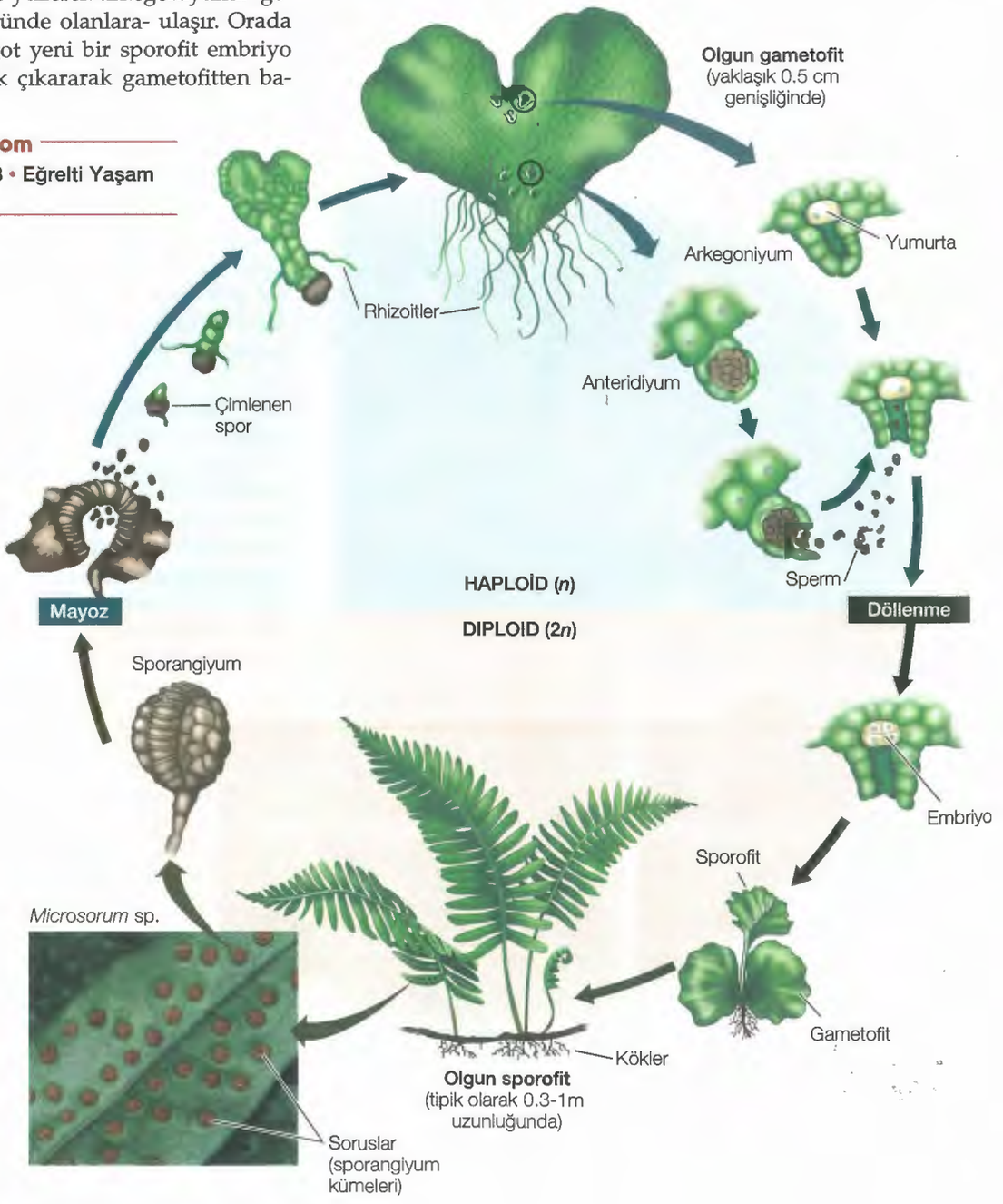
**28.18 Eğrelti Yaprakları Çok Çeşitli Yapıda Olabilir** (A) Yeni Zelanda'daki Stewart Adası'ndaki bu ormanda ağaç eğreltileri ve taç eğreltileri baskındır. (B) Yaygın bir orman eğreltisinin "katlanmış yaprağı" (gelişmekte olan yaprak) açılıp genişleyecek ve bir taç eğreltisininki gibi gelişmiş bir yaprağı oluşturacaktır. (C) İki su eğreltisi türünün yaprağı.

**EĞRELTİLERİN YAŞAM DÖNGÜSÜ** Eğreltilerin hepsinde, sporangiyumun içindeki *spor ana hücreleri* haploid sporları oluşturmak için mayoz geçirir. Sporlar döküldüklerinde, rüzgarla uzaklara taşınırlar. Bu sporlar daha sonra ana sporofit bitkiden çok uzakta, bağımsız gametofitleri oluşturmak için çimlenirler. Günümüzde Florida'da felakete neden olarak yayılan Eski Dünya tırmanıcı eğreltisi (*Lygodium microphyllum*), diğer bitkilerin büyümesini baskılamaktadır. Bu şekilde bir hızlı yayılma, rüzgarlarla taşınan polenlerin ne denli etkili olduklarının bir kanıtıdır. İzole Hawai Adaları'nda yayılış gösteren eğreltilerin şaşkınlık uyandıran çeşitliliği, diğer bir örnektir.

Aynı zamanda ve aynı gametofit üzerinde antheridiyum ve arkegoniyumun bulunması zorunlu olmamasına karşın, eğrelti gametofitleri bunların her ikisini de üretme potansiyeline sahiptir. Sperm su içerisinde yüzerek arkegoniyuma -genellikle diğer gametofitlerin üstünde olanlara- ulaşır. Orada yumurta ile birleşir. Oluşan zigot yeni bir sporofit embriyo oluşturur. Genç sporofit bir kök çıkararak gametofitten bağımsız olarak büyür. Bir eğreltinin döl almaşında, gametofit küçük, zarif yapılı ve kısa ömürlüdür, ancak sporofit çok büyük olabilir ve bazen yüzyıllarca yaşayabilir (**Şekil 28.19**).

Erkek gametler, dişi gametlere ulaşmaları için sıvı suya gereksinim duyduğundan (bu bölümde tartışılmış diğer bütün bitki grupları gibi), eğreltilerin çoğu gölgelik ve nemli koruluk ve bataklıklarda yaşar. Ağaç eğreltileri 20 metre boylanabilir. Ağaç eğreltileri odun eğreltileri kadar sert olmayıp kök sistemleri iyi gelişmemiştir. Dolayısıyla, doğrudan rüzgar alan yerler yerine, orman ağaçlarının aralarında ya da altında büyürler. Eğreltilerin sporangiyumları tipik olarak yaprakların alt yüzeylerinde bulunur. Bazen bütün alt yüzeyi örterler bazen de kenarlarda bulunurlar. Türlerin çoğunda, sporangiyumlar kümeler şeklindedirler. Bu kümeler *sori* (tekili *sorus*) olarak isimlendirilir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 28.3 • Eğrelti Yaşam Döngüsü**




**28.19 Homosporik bir Eğreltinin Yaşam Döngüsü** Eğreltinin yaşam döngüsünde en göze çarpan evre, olgun diploid sporofittir. İçteki küçük fotoğraf bir eğrelti yaprağının altındaki sorusları göstermektedir. Her bir sorus çok sayıda spor üreten sporangiyumlar içerir.

Eğreltilerin çoğu homosporiktir. Ancak, iki sucul eğrelti grubu olan Marsileaceae ve Salviniaceae'nin (bakınız Şekli 28.18C) ortak atasında heterospori gelişmiştir. Bu bitkilerin megasporları ve mikrosporları (sırasıyla dişi ve erkek gametleri oluşturmak için çimlenen) farklı sporangiyumlarda (megasporangiyum ve mikrosporangiyum) üretilir. Mikrosporlar, megasporlara göre, her zaman daha küçük ve sayıca daha fazladır.

Bazı eğrelti cinsleri, pekçok eğreltinin oluşturduğu özgün yassılaşmış, fotosentez yapan yapılar yerine, yumru şeklinde, etsi gametofitler oluştururlar. Yumru şeklindeki bu gametofitler, beslenmek için mutualistik bir fungusa bağımlıdırlar. Hatta, bazı cinslerde sporofit embriyo, çok fazla gelişmeden önce funguslar ile bütünleşir. Bölüm 30'da bitkiler ve diğer pekçok fungus arasındaki mutualizm tartışılmıştır.

İletim demetli tohumsuz bitkiler, özellikle de eğreltilerin evrimsel bir çıkmaz oldukları düşünülmüştür -yani, fosil kayıtlarında büyük bir çeşitlilik gösteren, ancak günümüzde daha az çeşitliliğe sahip bir grup. Ancak, yakın zamanda yapılan DNA'ya dayalı araştırmalar, günümüz eğreltilerindeki çeşitliliğin daha önce düşünüldüğünden çok daha yeni ortaya çıktığını göstermiştir. Tohumlu bitkiler, günümüzde yaşayan eğreltilerden daha önce yayılmış ve ormanlarda baskın hale gelmiştir. Eğreltilerin, o ormanların yarattığı yeni ortamların avantajını kullandıkları düşünülmektedir.

## 28.4 ÖZET

**Kara bitkilerinin üç kladında (ciğerotları, karayosunları ve boynuz otları) gerçek iletim sistemi bulunmaz. İletim demetli tohumsuz bitkiler, kurtayaklarını, atkuyruklarını ve leptosporangiate eğreltilerini içerir.**

- Kibrit otları ve Monilophyta üyelerinin farklı dallanma özelliklerini açıklayınız. **Bakınız ss. 602-603**
- Süpürge eğreltilerinin niçin Rhyniophyta üyelerinin yakın akrabaları oldukları düşünülmektedir? **Bakınız s. 603**
- Eğreltilerin çoğu niçin nemli ve gölgelik habitatlarda yaşarlar. **Bakınız s. 604**

Bu bölümde anlatılan bütün gruplar -iletim demetsiz kara bitkileri ve iletim demetli tohumsuz bitkiler- yaşam döngülerinin bir anahtar evresinde suya gereksinim duyarlar. Çünkü bu bitkilerin spermleri, yumurtaya yalnızca sıvı su ile ulaşabilir. Ayrıca, şu ana kadar tartıştığımız iletim demetli bitki gruplarının tamamı sporlarla yayılır. Bundan sonraki bölümde Dünya'da günümüz bitki örtüsünde baskın olan tohumlu bitkiler anlatılacaktır. Bu bitkilerde tohum, yeni sporofitleri korur; böyle bir özellik, tohumsuz bitkilerde bulunmaz.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 28.1 Karasal Bitkiler Nasıl Ortaya Çıkmıştır?

- Bazen **embriyofitler** olarak isimlendirilen **kara bitkileri** anaya ait dokular tarafından korunan embriyodan gelişen ve fotosentez yapan ökaryotlardır. **İnceleyiniz Şekil 28.1**
- **Streptophyta** kara bitkilerini ve bazı yeşil algleri içerir. **Yeşil bitkiler** Streptophyta üyelerini ve geriye kalan yeşil algleri içerirler.
- Kara bitkileri, günümüzde yaşayan **Charales** ile akraba yeşil bir atasal algden türemişlerdir.
- İletim demetli bitkiler iyi gelişmiş su ileten dokulara sahiptir. **Bu dokularda trakeidler de** bulunur; **iletim demetsiz kara bitkilerinin** başlıca üç grubu iletim demeti içermez. **İnceleyiniz Tablo 28.1**

### 28.2 Bitkiler Karalara Nasıl Yerleşmişler ve Yaşamlarını Nasıl Sürdürmüşlerdir?

- **Kütikula, stomalar, gametangiyumlar**, korunmuş bir embriyo, koruyucu pigmentler, koruyucu bir polimer içeren kalın spor çeperlerine sahip olma ve funguslarla geliştirilen mutualistik birliklerin hepsi, karasal yaşama uyumlardandır.
- Bütün kara bitkilerinin yaşam döngüsünde döl almaşları görülür. Döl almaşlarında çok hücreli diploid **sporofiti** çok hücreli haploid **gametofit** izler. **İnceleyiniz Şekil 28.3**
- Sporlar **sporangiyumlarda** oluşurlar; gametler gametangiyumlarda oluşurlar. Tohumsuz kara bitkilerinde, dişi ve erkek gametangiyumlar sırasıyla **arkegoniyum** ve **anteridiyumdur**.
- Ciğerotları, boynuz otları ve karayosunlarında, sporofit gametofitten daha küçüktür su ve besin için gametofite bağımlıdır. **İnceleyiniz Şekil 28.4, ANİMASYONLA ÖĞRENME 28.1**

### 28.3 İletim Demetli Bitkilerin Ayırt Edici Özellikleri Nelerdir?

- İletim demetli bitkilerde, **ksilem** ve **flöemden** oluşan bir **iletim sistemi** su, mineraller ve fotosentez ürünlerini taşır.
- Günümüzde yaşayan iletim demetli bitkiler arasında, kibrit otları (Lycophyta) ( kurtayakları ve akrabaları) yalnızca küçük ve basit yapraklara (mikrofiller) sahiptir. Daha büyük ve daha gelişmiş yapraklar (megafiller) Monilophyta (atkuyrukları, eğreltiler ve akrabaları) ve tohumlu bitkilerde bulunur. Bu son iki grup Euphyllophyta'yı kapsar. **İnceleyiniz Şekil 28.5**
- İletim demetli bitkilerde, sporofit gametofitlerden daha büyük ve bağımsızdır.
- Ek eski iletim demetli bitkiler olan **Rhyniophyta** üyeleri yalnızca fosil bitkilerden bilinmektedir. Bu bitkilerde kök ve yapraklar bulunmaz, ancak **rizomlar** ve **rizoidlere** sahiptirler. **İnceleyiniz Şekil 28.7**
- Kökler ya rhizomlardan ya da dallardan türemiş olabilir. Mikrofiller olasılıkla verimsiz sporangiyumlardan, megafiller ise üstten dallanan gövde sisteminin yassılaşması ve indirgenmesi sonucu oluşmuş olabilir. **İnceleyiniz Şekil 28.8**
- Tohumsuz bitkilerin çoğu **homosporiktirler**, ancak **heterospori**- birbirlerinden farklı megasporlar ve mikrosporların üretimi- birkaç farklı zamanda gerçekleşmiştir. **Megasporlar** megagametofitleri oluşturmuşlar; **mikrosporlar** mikrogametofitlere dönüşmüştür. **İnceleyiniz Şekil 28.10, WEB AKTİVİTELERİ 28.1 ve 28.2**

### 28.4 Tohumsuz Bitkilerin Başlıca Kladları Hangileridir?

- **Ciğerotları, karayosunları** ve **boynuz otları** iletim demetsiz kara bitkilerinin oluşturduğu kladlardır. İletim demetli tohumsuz bitkiler ise **kibrit otları** (kurtayakları ve akrabaları) ve Monilophyta üyelerinden (**atkuyrukları, süpürge eğreltileri** ve **leptosporangiate**) oluşur. İnceleyiniz Şekil **28.5**
- Karayosunları, boynuz otları ve iletim demetli bitkilerin hepsinin yapraklarının yüzeyinde porlar (stomalar) bulunur.
- Eğreltilerin gametofitleri küçük, zarif ve kısa ömürlüdür, buna karşın eğreltilerin sporofitleri tipik olarak çok daha büyük ve uzun ömürlüdür. **İnceleyiniz Şekil 29.19, WEB AKTİVİTESİ 28.3**

## DENEME TESTİ

1. Kara bitkilerini fotosentez yapan Protista türlerinden ayıran özellik;
   *a.* fotosentez yapmalarıdır.
   *b.* çok hücreli olmalarıdır.
   *c.* kloroplast içermeleridir.
   *d.* ebeveyn tarafından korunan çokhücreli embriyoya sahip olmalarıdır.
   *e.* ökaryotik olmalarıdır.
2. Kara bitkilerinde döl almaşları ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Gametofit ve sporofitin dış görünüşleri birbirinden farklıdır.
   *b.* Mayoz sporangiyumlarda oluşur.
   *c.* Gametler her zaman mayozla üretilirler.
   *d.* Zigot, sporofit dölün ilk hücresidir.
   *e.* Gametofit ve sporofitin kromozom sayıları farklıdır.
3. Aşağıdakilerden hangisi kara bitkilerinin yeşil alglerden türediğine ilişkin bir kanıt *değildir*?
   *a.* Bazı yeşil alglerde sporofit ve gametofit çok hücrelidir.
   *b.* Hem bitkiler hem de yeşil alglerin çeperlerinde selüloz bulunur.
   *c.* İki grupta fotosentezde yer alan pigmentler aynıdır.
   *d.* Hem bitkiler hem de yeşil algler başlıca depo karbohidrat olarak nişasta üretirler.
   *e.* Bütün yeşil algler, büyük, hareketsiz yumurtalar oluştururlar.
4. Ciğerotları, karayosunları ve boynuz otlarında;
   *a.* bir sporofit döl bulunmaz.
   *b.* yoğun kitleler halinde büyüyerek, suyun kılcal olarak taşınmasını sağlarlar.
   *c.* ksilem ve flöem içerirler.
   *d.* gerçek yapraklara sahiptirler.
   *e.* gerçek kökler bulunur.
5. Karayosunlarıyla ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Sporofit gametofite bağımlıdır.
   *b.* Sperm arkegoniyumda üretilir.
   *c.* Ciğerotları ve boynuz otlarına göre, daha fazla sayıda karayosunu türü bulunur.
   *d.* Sporofit apikal hücre bölünmesi ile büyür.
   *e.* Karayosunları iletim demetli bitkiler artı boynuz otlarının olasılıkla kardeş grubudur.
6. Megafiller;
   *a.* olasılıkla evrimsel olarak yalnızca bir kez ortaya çıkmışlardır.
   *b.* iletim demetli bütün gruplarda bulunurlar.
   *c.* olasılıkla verimsiz sporangiyumlardan kökenlenmişlerdir.
   *d.* kurtayaklarına özgü yapraklardır.
   *e.* atkuyrukları ve eğreltilere özgü yapraklardır.
7. Rhyniophyta üyeleri;
   *a.* trakeidlere sahip değildirler.
   *b.* gerçek köklere sahiptirler.
   *c.* gövdelerinin uçlarında sporangiyumlara sahiptirler.
   *d.* yapraklara sahiptirler.
   *e.* dallanmış gövdeleri bulunmaz.
8. Kurtayakları ve atkuyrukları,
   *a.* sporofitlerden daha büyük olan gametofitlere sahiptirler.
   *b.* küçük yapraklara sahiptirler.
   *c.* günümüzde ağaçlarla temsil edilirler.
   *d.* bitki örtüsünün asla baskın bir bölümünü oluşturmamışlardır.
   *e.* meyve üretirler.
9. Eğreltiler ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Sporofit gametofitten büyüktür.
   *b.* Çoğu heterosporludur.
   *c.* Genç sporofit gametofitten bağımsız büyüyebilir.
   *d.* Yaprak bir megafildir.
   *e.* Gametofitler arkegoniyumları ve antheridiyumları oluştururlar.
10. Leptosporangiate eğreltileri,
    *a.* monofiletik bir grup değildir.
    *b.* çeperleri bir hücre tabakasından daha kalın olan sporangiyumlara sahiptirler.
    *c.* bütün eğreltilerin azınlığını oluştururlar.
    *d.* Monilophyta'ya üyedirler.
    *e.* tohum üretirler.

## TARTIŞMA

1. Karayosunları ve eğreltiler eşeyli üreme için su damlalarını gerektiren ortak bir özelliği paylaşırlar. Bu özellik nedir?
2. Karayosunları kara yaşamına iyi uyum sağlamışlar mıdır?
3. Eğreltiler baskın bir sporofit (büyük yaprakları olan) döle sahiptir. Çoğu eğreltinin karayosunlarından çok daha büyük olmasını sağlayan anatomik avantaj nedir, açıklayınız.
4. Kurtayaklarını atkuyruklarında ayıran özellikler nelerdir? Bu grupları Rhyniophyta üyelerinden ayıran özellikler nelerdir? Eğreltilerden ayıran özellikler nelerdir?
5. Bazı botanikçiler önceleri süpürge eğreltilerinin neden Rhyniophyta üyeleri ile birlikte sınıflandırılmaları gerektiğini düşünmüşlerdir?
6. Yapı, evrimsel köken ve bitkiler arsında ortaya çıkışlarına göre mikrofilleri megafiller ile karşılaştırınız.

## EK ARAŞTIRMA

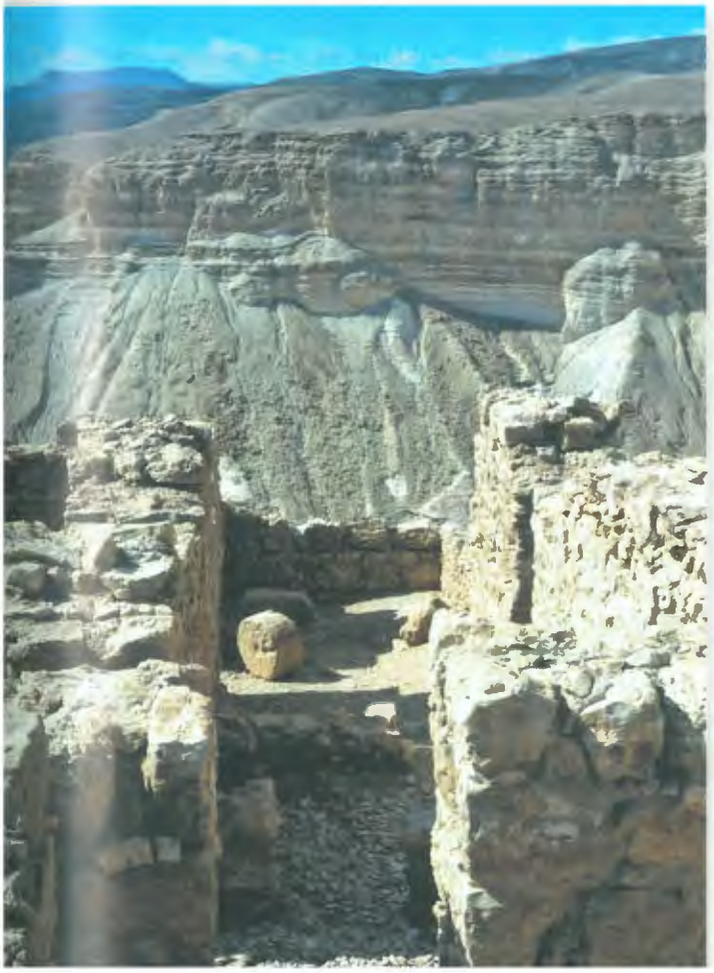
Osborne ve meslektaşlarının (bakınız Şekil 28.9), megafillerin evrimine ilişkin bulguları, büyük megafillerin, ancak atmosferdeki $CO_2$ düzeyi düştükten sonra yaygın hale geldiğini desteklemektedir. Böylece daha fazla stoma üretilmiş, bu da suyun buharlaşarak yaprakları serinletmesini sağlamıştır. Sıcaklığın yaprak büyüklüğünü sınırlandıran bir faktör olarak iş gördüğünü kanıtlamak için bu çalışmayı nasıl genişletirdiniz?

# 29 Tohumlu Bitkilerin Evrimi

## Kutsal kitap sürecinden kalma bir tohum, 2.000 yıl sonra çimlenmiştir

Yahudi hurmasının meyvesi ödüllendirilmiştir. Muhammed peygamber bu hurmanın besin değeri ve tıbbi özelliklerine hayranlık duymuştur. Kuran'da, cennet ile ilişkilendirilmiş ve iyiliğin sembolü olarak tanımlanmıştır. Yahudilik hurması İncil'de sözü edilen "süt ve bal ülkesinde" balın kaynağıydı. Günümüzde hurmanın tarih öncesi ırkı ortadan kalkmıştır. Ya da gerçekten öyle midir?

İki bin yıl önce, Ortak Çağ'ın başlarında, bir Yahudi hurmasının bir meyvesinde bir tohum gelişmiştir. Meyvenin içindeki tohum Yahudiye'de Masada kalesinde bir kilerde depolanmıştır. Ortak dönem olan 73'te, Roma'ya karşı dinsel bir ayaklanmaya katılan yaklaşık bin kadar Yahudi fanatik, aileleri ile birlikte bu sığınağa kaçmıştır. Romalı lejyonlar kaçanları kovalamış ve kuşatma iki yıldan fazla sürmüştür. Sonunda, Sığınağa kaçan fanatiklerin, Romalı askerler tarafından öldürülmek ya da esir alınmak yerine, kitle halinde intihar ederek, kendilerini ve ailelerini öldürdükleri söylenir.



**Bir Sığınak** Yahudi Kralı Herod Masada'yı kuvvetlendirmiş ve Yahudi hurmaları dahil, su ve besin depolamıştır.

Yirmi yüz yıl sonra, Masada'da çalışan arkeologlar hurma tohumları bulmuşlardır. Masada kalesinde çok uzun süre önce depolanmış bu tohumların yaşı doğrulanmıştır. Tohumların yaşayabilirlikleri ve çimlenmesi ile ilgili daha önceki kayıt 1.300 yıldı. 1.300 yıllık bu lotus tohumları yeni olarak Çin'de bilim insanlarının gözetiminde çimlendirilmişlerdir. Ancak botanikçi Elaine Solowey 2.000 yıllık hurma tohumunu çimlendirmeyi başarabilmiştir. Oluşan fide (takma adı Methuselah) yaşamış ve büyümesini sürdürmüştür. Eski Mısırlılar belki de, ölümsüzlük sembolleri olarak Pharaohs mezarlarına hurma tohumlarını koyduklarında ne yaptıklarını biliyorlardı.

Tohumlar bitkilerin yaşamlarını sürdürmesinde önemli yapılardır. Tohumlar içerdikleri bitki embriyosunu uzun ve stresli olabilen bir dinlenme dönemi sırasında çevresel streslere karşı korur -Yahudi hurması örneğinde, kavurucu bir çölde. Hindistan cevizi palmiyesinin tohumları, devasa okyanusta yıllarca yüzdükten sonra kıyıya ulaşırlar ve orada çimlenip büyürler. Bu tür bir direnç Dünya üzerinde tohumlu bitkilerin baskın bitkiler haline gelmelerine katkı yapmıştır. Tohumlu bitkiler günümüzün bütün ormanlarında baskındır.

Böylece, Dr. Solowey'in gözetiminde büyüyen tohumlar Yahudi hurmalarının yeni bir ebeveyn populasyonu olarak, dolayısıyla bu genotipi yok olmaktan kurtaracak mı? Maalesef, bu ağaç bunu tek başına yapamaz. Çünkü hurma ağaç-



**Dayanıklı Tohum** Bu hindistan cevizi tohumu başarılı bir şekilde çimlendiği bir kıyıya ulaşmıştır. Tohumların evrimi tohumlu bitkilerin baskınlığında ana bir faktör olmuştur.

ları iki farklı eşeye sahiptir. Bununla birlikte, diğer Yahudi hurmalarını çimlendirmek ve/veya hurmaların Fas, Mısır ve Irak'lı çeşitleri ile bu ağacı çaprazlamak mümkün olabilir. Her ne kadar bu son sözü edilen çeşitler, incelenmiş olan gen lokuslarının yaklaşık yarısı açısından Yahudi hurmasınınkinden farklı olsa da, bu çeşitlerin çaprazlanması günümüzdeki hurma plantasyonlarına Yahudi hurmasınınkinden çok sayıda yararlı allelin girmesini sağlayabilir.

Günümüzde, insanlar tohum bankalarında çok sayıda tohum toplamakta ve biriktirmektedirler (bakınız Bölüm 34). Böylece, yok olması olası çok sayıda bitki türü ve çeşidi, restorasyon projeleri ya da sonraki nesillerin diğer kullanımları için korunmaktadır.

**BU BÖLÜMDE** tohumlu bitkilerin ayırt edici özelliklerini anlatacağız. Yaşayan tohumlu bitkiler açık ve kapalı tohumluları içerir. Gimnospermler, ovaryum ya da meyve dokuları tarafından korunmayan tohumlar üretirler. Çiçek ve meyve angiospermlere özgüdür. Tohumlu bitkilerin evriminde çözümlenmemiş bazı problemleri ele alacak ve bu bölümü yaşayan tohumlu bitkilerin çeşitliliğini inceleyerek bitireceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


29.1 Tohumlu Bitkiler Günümüzün Baskın Bitki Örtüsü Haline Nasıl Gelmişlerdir?

29.2 Gimnospermlerin Başlıca Grupları Hangileridir?

29.3 Angiospermlerin Başarılarına Hangi Özellikleri Katkı Yapmıştır?

29.4 Bitkiler, Dünyamızı Nasıl Desteklemektedir?


# 29.1 Tohumlu Bitkiler Günümüzün Baskın Bitki Örtüsü Haline Nasıl Gelmişlerdir?

Dünya, 360 milyon yıl önce, Devoniyen döneminin sonuna kadar çok çeşitli karasal bitkilere ev sahipliği yapmıştır. Bu bitkilerin pek çoğunu Bölüm 28'de tartıştık. Karasal bitkiler sıcak ve nemli karasal ortamları böcekler, örümcekler, çıyanlar ve balık benzeri amfibiler (ilk ortaya çıkan tetrapodlar) ile paylaşmışlardır. Bitkiler ve hayvanlar doğal seçilim ajanları olarak iş görerek, birbirlerini etkilemişlerdir.

Devoniyen'de bir yenilik ortaya çıkmıştır: bazı bitkilerin gövdesi, ksilemi oluşturan hücrelerin çoğalması sonucunda kalınlaşmıştır. Gövde ve köklerde bu tip bir büyüme, **sekonder büyüme** olarak isimlendirilir. Bu adaptasyona sahip ilk bitkiler *pro gimnospermler* olarak isimlendirilen tohumsuz iletim demetli bitkiler olmuştur. Bu türlerin tamamı günümüzde ortadan kalkmıştır.

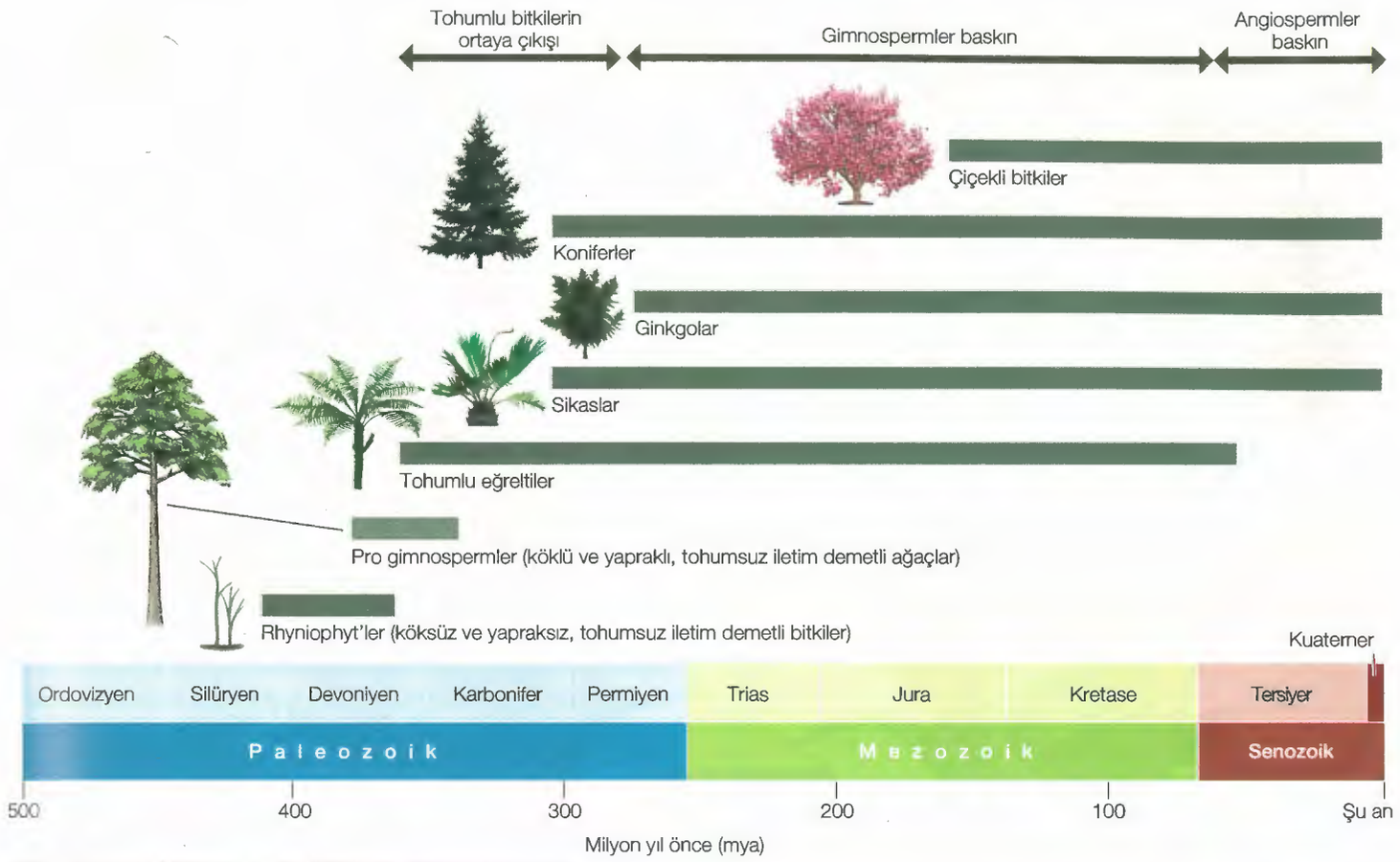
Tohumlu bitkilere ait ilk fosil kanıtları Devoniyen sonunda oluşmuş kayaçlarda bulunmaktadır. Progimnospermler gibi bu *tohumlu eğreltiler* de odunsuydu. Bu bitkiler eğreltininkine benzeyen yapraklara sahip olmalarına karşın, yapraklarında tohumlar bulunuyordu. Permiyen'in sonuna kadar, tohumlu bitkilerin diğer grupları baskın hale geldi (**Şekil 29.1**).

Yaşayan tohumlu bitkiler, **gimnospermler** (çamlar ve sikaslar gibi) ve **angiospermler** (çiçekli bitkiler) olmak üzere başlıca iki gruba ayrılırlar. Angiospermlere göre, gimnospermlerin başlıca grupları ile ilgili birbiriyle yarışan birkaç hipotez bulunmakla birlikte, **Şekil 29.2**'de en kabul gören ilişkiler gösterilmiştir. Günümüzde yaşayan bütün gimnospermler sekonder büyüme gösterirler. Tohumlu bütün bitkilerin yaşam döngüleri, şimdi göreceğimiz gibi ayırt edici özellikleri paylaşır.

### Tohumlu bitkinin yaşam döngüsünün özellikleri, gametleri ve embriyoları korur

Kısım 28.2'de bitki evrimine ait bir eğilim açıklanmıştır: sporofit, sporofite göre giderek küçülen gametofite daha az bağımlı hale gelmiştir. Bu eğilim tohumlu bitkilerin ortaya çıkışı ile sürmüştür. Hatta eğreltilerinkine göre, tohumlu bitkilerin gametofit jenerasyonları daha da küçülmüştür (**Şekil 29.3**). Haploid gametofit, kısmen ya da tamamen diploid sporofite tutunmuş ve ona beslenme açısında bağımlıyken gelişir.

Tohumlu bitkiler arasında, gimnospermlerin yalnızca ilk ortaya çıkan gruplarında (sikaslar ve ginkgolar) yüzen spermler bulunmaktaydı. Gimnopsermlerin ve angiospermlerin daha sonra ortaya çıkan grupları yumurta ve spermi birleştirmek için diğer yollar geliştirmişlerdir. Tohumlu bitkilerde göze çarpan bu evrimsel eğilimin doruk noktası sıvı sudan bağımsızlık kazanılması olmuştur. Daha önce yaşamış bitkiler spermin yumurtaya ulaşması için sıvı suya gereksinim duymuşlardır. Tohumun gelişmesi, tohumlu bitkilerin daha kurak alanlara yerleşme ve karasal ortamlara yayılmalarını sağlamıştır.

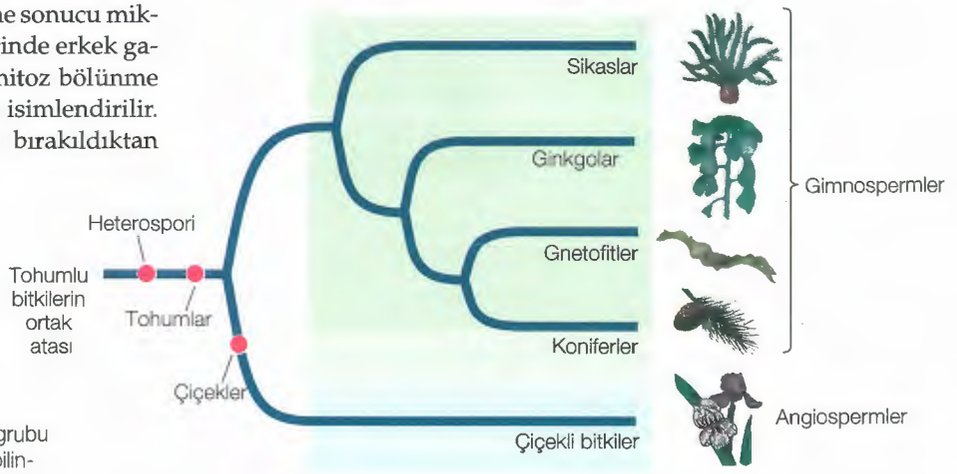



**29.1 Tohumlu bitkilerin ve Bu Bitkilerin Ortadan Kalkmış Tohumsuz Akrabalarının Fosil Kayıtları** Odunsu büyüme tohumsuz progimnospermlerde ortaya çıkmıştır. Günümüzde ortadan kalkmış eğreltiler odunsu büyüme, eğrelti benzeri yapraklar ve yapraklara bağlanmış tohumlara sahip idiler. Tohumlu bitkilerin yeni soyları Karbonifer sırasında ortaya çıkmış olmakla birlikte, çiçekli bitkilerin bilinen en eski fosilleri Jura döneminin sonuna aittir.

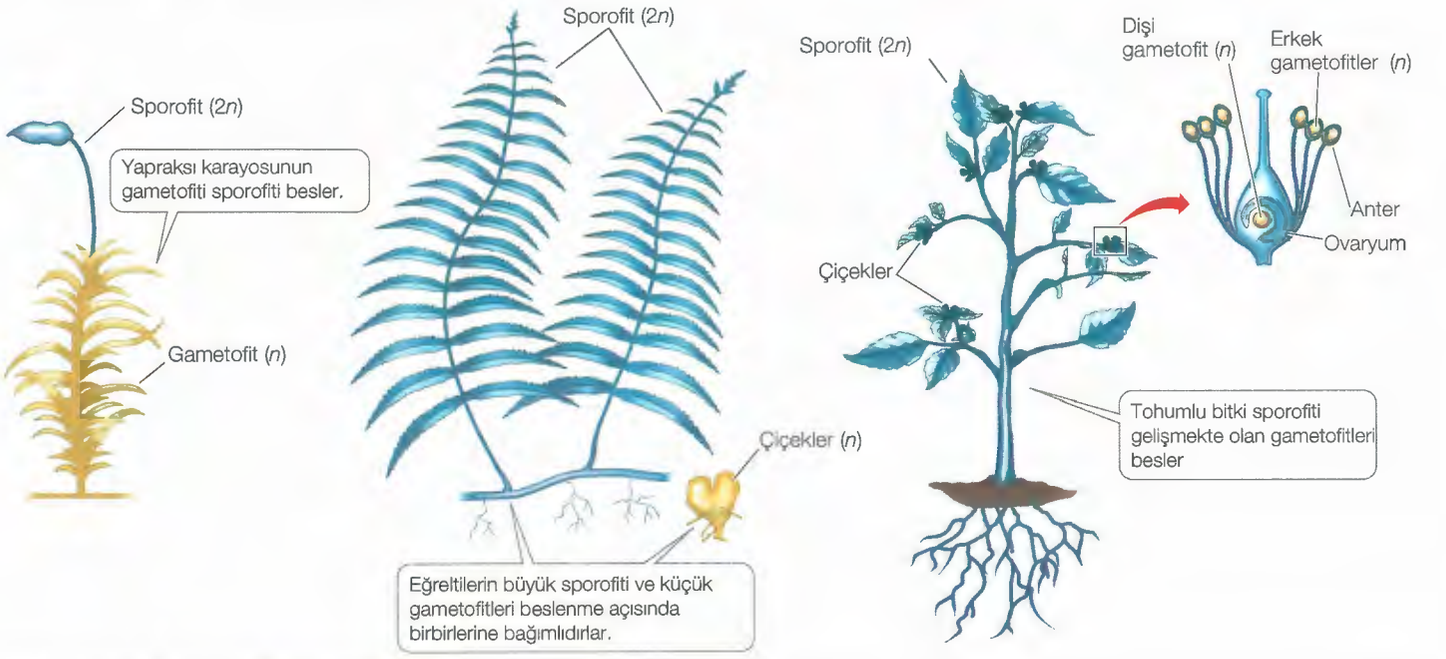
Tohumlu bitkiler heterosporiktirler (bakınız Şekil 28.9B); yani, iki tip spor üretirler. Bunlardan biri erkek, diğeri ise dişi gametofiti oluşturur. Bu bitkiler, birbirinden ayrı mikrosporangiyumlar ve megasporangiyumlar oluştururlar. Bu yapıları bir angiosperm çiçeğinin stamenleri ve pistilleri gibi kısa eksenler üzerinde gruplaşmış yapıların üstünde üretirler.

Mikrosporangiyumun içinde mayoz bölünme sonucu mikrosporlar oluşur. Mikrosporlar spor çeperinin içinde erkek gametofiti oluşturmak için bir ya da birkaç kez mitoz bölünme geçirirler. Erkek gametofit **polen tanesi** olarak isimlendirilir. Polen taneleri mikrosporangiyumdan serbest bırakıldıktan sonra rüzgar ya da tozlaştırıcı bir hayvan tarafından yayılır (**Şekil 29.4**). Polen tanesinin çeperi *sporopolenin* içerir. Sporopolenin kimyasal olarak bilinen en dirençli biyolojik bir bileşiktir. Sporopolenin, poleni su kaybına ve kimyasal zararlara karşı korur -karasal ortamda yaşayabilmek için diğer bir avantaj. Sporun çeperindeki sporopoleninin, ilk oluşan karasal bitkilerin karasal ortama başarılı bir şekilde yerleşmelerine katkı yaptığını hatırlayınız.

Mikrosporangiyum tarafından üretilen polen tanelerinin aksine, tohumlu bitkilerin megasporları dökülmez. Bunun yerine, megasporangiyum megasporangiyumların içerisinde dişi gametofite dönüşür. Bu megagametofitler besin ve su için sporofite bağımlıdırlar.




**29.2 Günümüzde Yaşayan Başlıca Bitki Grupları** Gimnospermlerin dört, angiospermlerin ise bir grubu bulunmaktadır. Bu grupların evrimsel ilişkileri tam olarak bilinmemektedir. Ancak mevcut yorumlardan biri bu kladogramda gösterilmiştir.




**29.3 Sporofit ve Gametofit Arasındaki İlişki** Bitki evrimi sırasında, gametofit indirgenmiş, sporofit ise daha belirginleşmiştir



*Betula pendula*

**29.4 Polen Taneleri** Polen taneleri tohumlu bitkilerin erkek gametofitidir. Bu gümüşi huş ağacının polenleri rüzgarla yayılır ve taneler aynı ya da diğer gümüşi huşu ağaçlarının dişi gametofitlerinin yakınına konabilir.

Tohumlu bitki türlerinin çoğunda, bir megasporangiyumdaki mayoz ürünlerinden yalnızca biri yaşar. Yaşamını sürdüren haploid çekirdek mitoz bölünme geçirir. Mitoz sonucu oluşan hücreler çok hücreli bir dişi gametofiti oluşturmak için tekrar bölünürler. Megasporangiyum, kısır (steril) sporofitik yapılar tarafından kuşatılır. Bu kısır yapılar, megasporangiyumu ve megasporangiyumun içindeki yapıları koruyan bir **integüment** oluşturur. Megasporangiyum ve integüment, birlikte, bir tohum taslağı (ovül) oluşturur. Tohum taslağı döllenmeden sonra tohumu oluşturur (**Şekil 29.5**).

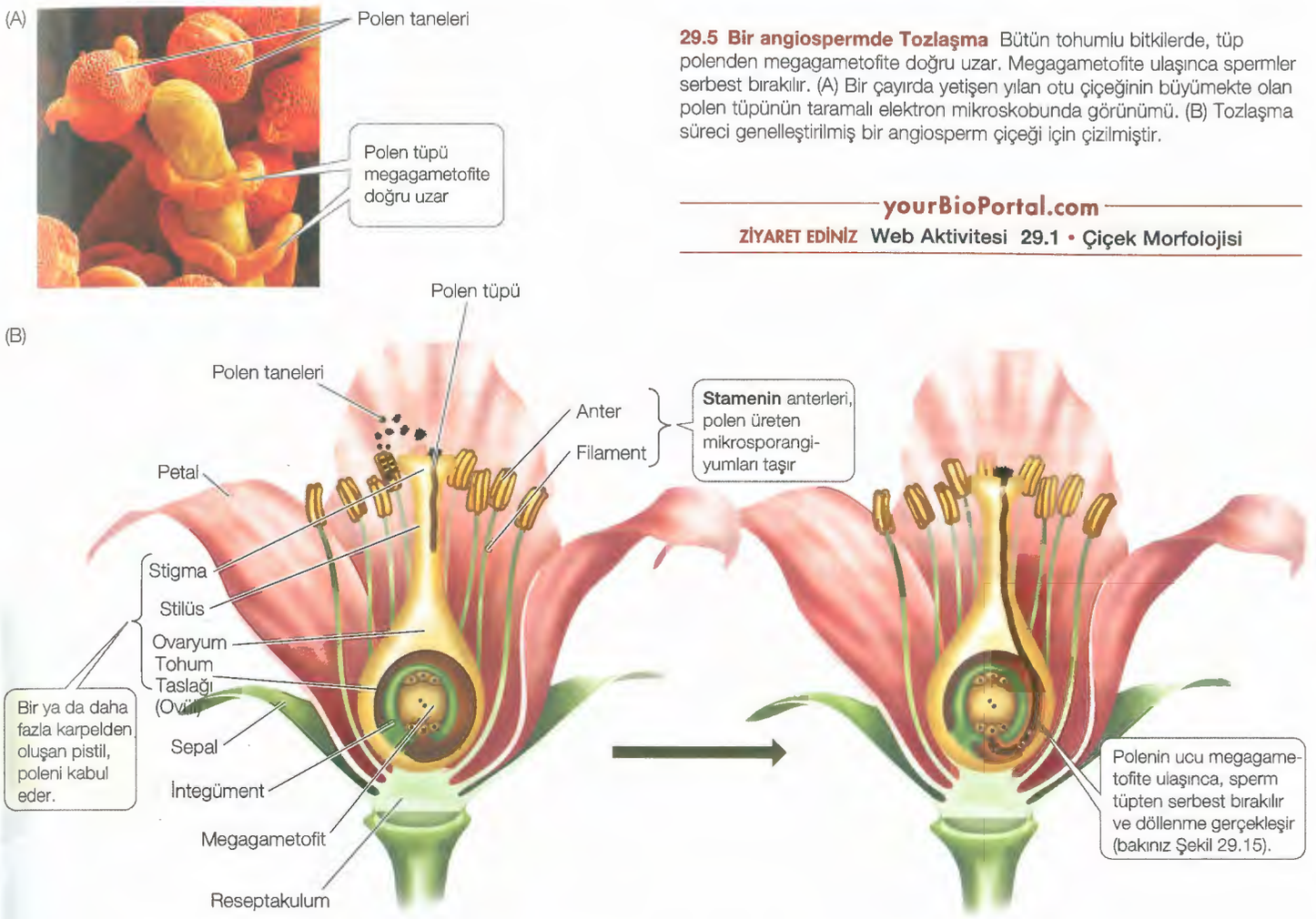
Bir polen tanesinin, aynı türün sporofiti üzerindeki bir dişi gametofitte uygun yere konmasına **tozlaşma** adı verilir. Bu noktaya konan bir polen tanesi, gelişmeye devam eder. Polen tanesi uzun ve ince bir **polen tüpü** oluşturur. Polen tüpü megagametofite doğru uzar ve önündeki yapıları parçalar (bakınız Şekil 29.5). Polen tüpünü ucu megagametofite ulaşınca, sperm tüpten serbest bırakılır ve döllenme gerçekleşir.

Oluşan diploid zigot, tekrarlanan bölünmeler sonucu embriyonik bir sporofit oluşturur. Embriyonun gelişmesinden belli bir süre sonra, büyüme geçici olarak askıya alınır (embriyo bir *dormant* evreye girer). Bu evrenin sonunda çok hücreli bir **tohum** oluşur.

### Tohum, iyi korunmuş paket halindeki bir yapıdır

Bir tohum üç jenerasyona ait dokuları içerir. İntegümentten -megasporangiyumu kuşatan diploid sporofit ebeveyne ait dokular- bir *tohum kabuğu* gelişir. Megasporangiyumun içinde ise bir sonraki kuşağa ait haploid dişi gametofit dokusu bulunur. Bu doku gelişmekte olan embriyo için besin kaynağı içerir.(Bu doku gimnospermlerin çoğunda büyük ölçüde büyüktür. Angiosperm tohumlarında ise büyük ölçüde indirgenmiştir. Bu bitkilerde embriyonun besini, endosperm olarak isimlendirilen bir doku tarafından sağlanır. *Endosperm* aşağıda tartışılacaktır.) Tohumun merkezinde, üçüncü jenerasyon, yani yeni diploid sporofitin embriyosu yer alır.

Bir gimnosperm ya da angiospermin tohumu, iyi korunmuş bir dinlenme evresini temsil eder. Bazı türlerin tohumları dormant olmalarına karşın yıllarca *canlı* (büyüme ve gelişme




**29.5 Bir angiospermde Tozlaşma** Bütün tohumlu bitkilerde, tüp polenden megagametofite doğru uzar. Megagametofite ulaşınca spermler serbest bırakılır. (A) Bir çayırda yetişen yılan otu çiçeğinin büyümekte olan polen tüpünün taramalı elektron mikroskobunda görünümü. (B) Tozlaşma süreci genelleştirilmiş bir angiosperm çiçeği için çizilmiştir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 29.1 • Çiçek Morfolojisi**

yeteneğinde) kalabilir. Bu tohumlar, bu bölümün başında değinilen 2.000 yıllık Yahudi palmiyesinin tohumunda olduğu gibi, koşullar yalnızca sporofitin büyümesi için uygun olunca çimlenirler. Bunun aksine, tohumsuz bitkilerin embriyoları doğrudan sporofit şeklinde büyür. Sporofit çevresel koşullara bağlı olarak yaşar ya da ölür. Bazı tohumsuz bitkilerin sporları uzun bir süre dormant ve canlı kalabilir, ancak tohum, daha güvenli ve daha uzun süren bir dormant evre sağlar.

Dormant evre sırasında, tohumun kabuğu embriyoyu aşırı kurumaya karşı korur. Ayrıca embriyoyu ve embriyonun besin kaynağını tüketebilecek olan potansiyel avcılara karşı korur. Birçok tohum, yapısal adaptasyonlara sahiptir. Bu adaptasyonlar tohumların rüzgarla ve daha sıklıkla hayvanlarla yayılmasını artırır. Genç sporofit büyümeye başlayınca, tohumdaki depolanmış besinleri tüketir. Tohuma sahip olma, tohumlu bitkilerin çok büyük evrimsel başarılarının başlıca nedenidir. Tohumlu bitkiler günümüz kara florasının en baskın yaşam formudur.

### Anatomilerindeki bir değişiklik tohumlu bitkilerin boylarının çok fazla uzamasını sağlamıştır

En eski tohumlu bitkiler odun oluşturmuştur; odun, ksilem hücrelerinin aşırı çoğalmasıyla oluşur. Odun, bu bitkileri yapısal olarak desteklemiş ve çevrelerindeki bitkilerden daha fazla uzama ve böylece fotosentez için daha fazla ışık elde etme şansı vermiştir. Odunun daha genç kısımları, su taşınmasına daha iyi uyum sağlamıştır. Buna karşılık daha yaşlı odun, reçine ve diğer maddelerle kapatılmıştır. Artık, taşımada işlev görmemesine karşın, yaşlı odun bitkiye destek sağlamaya devam eder.

Bütün tohumlu bitkiler odunsu değildir. Tohumlu bitki evrimi sırasında, çok sayıda tohumlu bitki odunsu büyüme özelliğini kaybetmiştir; bununla birlikte, diğer avantajlar bu bitkilerin şaşırtıcı bir şekilde, çok çeşitli yerlere de yerleşmelerini sağlamıştır.

## 29.1 ÖZET

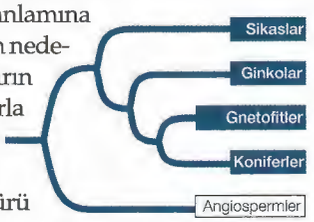
**Polen, tohum ve odun tohumlu bitkilere ait başlıca evrimsel yenilikleri temsil eder. Gametlerin ve embriyoların korunması tohumlu bitkilere ait bir özelliktir.**

- Megagametofit ve polen tanesinin rolleri arasında bir ayrım yapınız. **Bakınız s. 609.**
- Tohumlu bitkilerin sıvı suya bağımlı olmaktan kurtulmasında polenin önemini açıklayınız. **Bakınız ss.609-610 ve Şekil 29.5.**
- Tohumların ve odunun sağladığı bazı avantajlar nelerdir? **Bakınız ss. 610-611.**

Tohumlu eğreltiler uzun bir süre önce ortadan kalmışlardır. Ancak günümüzde yaşayan tohumlu bitkiler çok başarılı olmuşlardır. Bundan sonra karasal bitkilerin diğer bir baskın grubu olan gimnospermleri inceleyeceğiz.

## 29.2 Gimnospermin Başlıca Grupları Hangileridir?

Gimnospermler çiçek oluşturmayan tohumlu bitkilerdir. Gimnospermlerin ("çıplak tohumlu" anlamına gelmektedir) bu isimle anılmalarının nedeni tohum taslaklarının ve tohumların ovaryum ya da meyveye ait dokularla korunmamış olmasıdır. Günümüzde yaklaşık olarak 1.200'den biraz daha az sayıda gimnosperm türü bulunmasına karşın, bu bitkiler karasal ortamlara baskınlıkta angiospermlerden sonra gelirler.




Günümüz gimnospermleri, olası bir klad oluşturmalarına karşın, onların monofiletik oldukları konusunda şüpheler vardır. Yaşayan gimnospermlerinin dört ana kladı, birbirine çok az yüzeysel benzerlik gösterir:

- **Sikaslar** (**Cyadophyta**) 20 metre boylanabilen, tropiklerde ve subtropiklerde yaşayan palmiye benzeri bitkilerdir (**Şekil 29.6A**). Sikaslar günümüzde yaşayan gimnospermlerden olasılıkla en erken ayrılan (dallanan) kladdır. Yaklaşık 300 tür bulunmaktadır. Bu bitkilerin dokuları, tüketildiğinde insanlara çok toksik etki yapar.
- **Ginkgolar** (**Ginkgophyta**) Mezozoik döneminde yaygın olan bu bitkiler günümüzde tek bir cins ile temsil edilmektedir: *Ginkgo biloba*, kızsaçı ağacı (**Şekil 29.6B**). Hem erkek (mikrosporangiyumlu), hem de dişi (megasporangiyumlu) kızsaçı ağaçları vardır. İkisinin arasındaki farklılık, insanlarda olduğu gibi, X ve Y eşey kromozomları ile belirlenir.
- **Gnetofitler** (**Gnetophyta**) Bu grup birbirinden çok farklı üç cinste, yaklaşık 90 türle temsil edilir. Göreceğimiz gibi bu cinsler, angiospermlerde bulunanlara benzer, belirli özellikleri paylaşırlar. Gnetofitlerin bir cinsi *Welwitschia*'dır (**Şekil 29.6C**). *Welwitschia* uzun ömürlü bir çöl bitkisidir. Kayışa benzeyen ve kumun üstünde gelişigüzel yayılan iki yaprağa sahip bu bitki 3 metre büyüyebilir.

**29.6 Gimnospermlerde Çeşitlilik** (A) Çok sayıda sikas hem eğreltilere hem de palmiyelere benzeyen büyüme formlarına sahiptir, ancak sikaslar her ikisiyle de yakın akraba değillerdir. (B) Kızsaçı ağacının karakteristik etsi tohum kabuğu ve geniş yaprakları. (C) Afrika'da Namib Çölü'nde büyüyen bir gnetofit. Kayış benzeri yapraklar bitkinini yaşamı boyunca büyür. Büyüdükçe parçalanır ve ayrılır. (D) Kaliforniya, Sekoya Ulusla Parkı'nda büyüyen bu dev sekoya gibi koniferler günümüz ormanlarında baskındır.

(A) *Encephalartos villosus*



(B) *Ginkgo biloba*





(C) *Welwitschia mirabilis*



(D) *Sequoiadendron giganteum*

- **Koniferler** (**Coniferophyta**) en bol bulunan gimnospermlerdir. Çamlar ve sekoyalar dahil, kozalak taşıyan bu bitkilerin yaklaşık 700 türü bulunmaktadır (**Şekil 29.6D**).

Gnetofitler dışta tutulduğunda, günümüzde yaşayan gimnosperm grupları ksilemde su ileten ve destek hücreleri olarak yalnızca trakeid içerir. Angiospermlerin çoğunda, trakeidlerin yanı sıra, trakeler ve lifler (sırasıyla su iletimi ve destek için özelleşmiş) olarak isimlendirilen hücreler bulunur. Bu nedenle, gimnospermlerin su iletim ve destek sistemleri angiospermlerdekinden daha az yeterli görünse de, bu sistemler bilinen en büyük ağaçların bazılarında iş görür. Kaliforniya'nın kıyılarında yetişen kıyı sekoyaları en uzun boylu gimnospermlerdir; en büyüğünün boyu 100 metreyi geçmektedir.

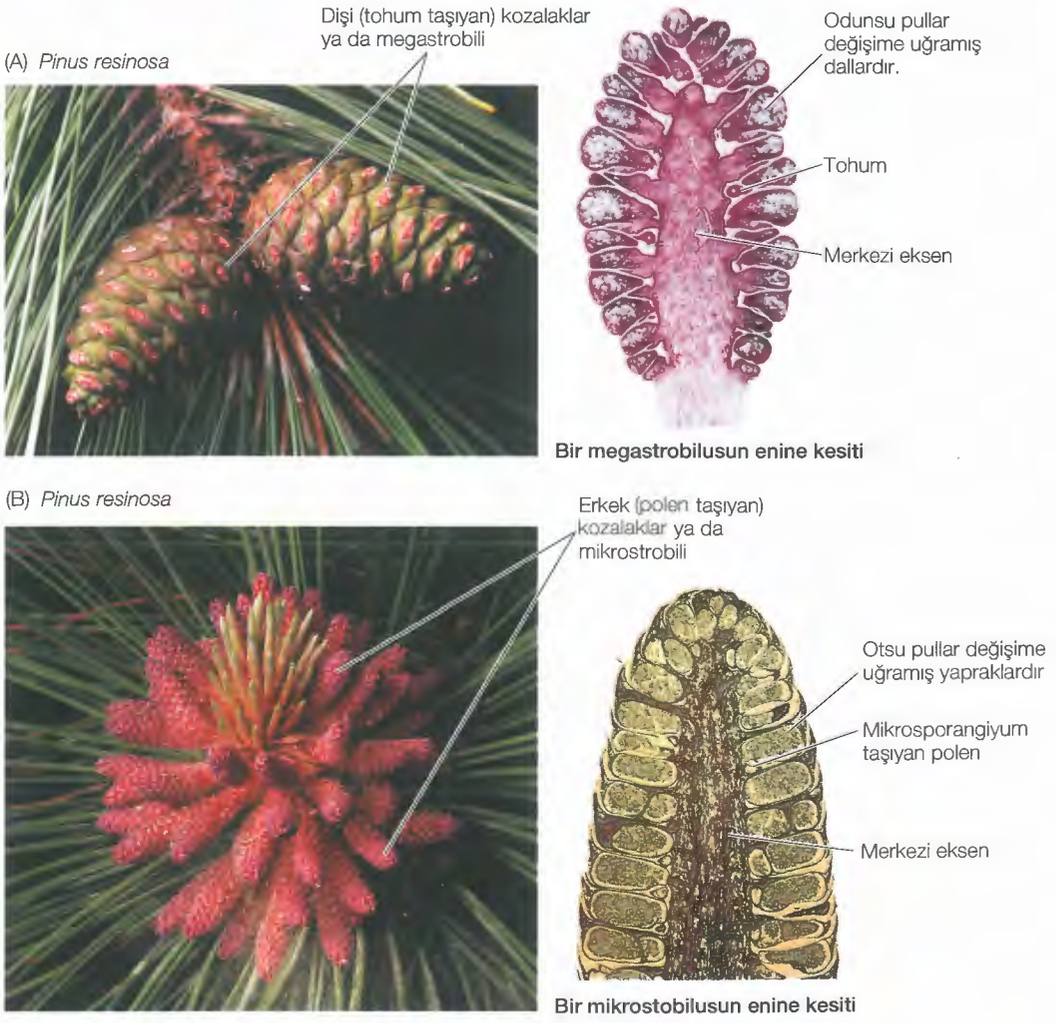
Permiyen'de ortam daha fazla ısınıp kuraklaşınca, koniferler ve sikaslar zenginleşmişlerdir. Gimnosperm ormanları, gimnosperm grupları ortaya çıktıkça zamanla değişmiştir. Gimnospermler mezozoik çağda baskın hale gelmişlerdir. Bu dönemde kıtalar birbirinden ayrılmış ve büyük dinozorlar Dünya'da gezmeye başlamışlardır. Gimnospermler 65 milyon yıl öncesine kadar bütün ormanlarda başlıca ağaçları oluşturmuştur. Hatta günümüze geldiğimizde, koniferler yüksek enlem ve boylamlarda, pekçok ormanın baskın ağaçlarıdır. Bugün dünyada yaşayan en yaşlı canlı, Kaliforniya'daki bir gimnospermdir - *Pinus longaeva* türüne ait bu en yaşlı çam ağacı 4.800 yıl önce çimlenmiştir. Bu, Eski Mısırlıların yazıyı bulduğu tarihe denk gelmektedir.

### Kozalaklılar kozalaklara sahip olmakla birlikte, gametleri hareketli değildir

Birleşik Devletlerin kuzeybatısında bulunan dev Douglas köknarı ve sedir ormanları ve de her bölgede dağların yüksek yamaçlarının yanı sıra, Euroasya ve Kuzey Amerika'nın kuzey bölgelerindeki çam, köknar ve ladinler dünyanın dev bitki örtüsü formasyonları arasında bulunurlar. Bu ağaçların hepsi gimnospermlerin bir grubuna -koniferler ya da kozalaklılara- aittir.

Erkek ve dişi **kozalaklar** koniferlerin üreme yapılarını içerirler. Dişi (tohum taşıyan) kozalak **megastrobilus** (çoğulu: *megastrobili* ) olarak bilinir; bu çam ağaçlarının bildiğimiz odunsu kozalağıdır. Bir megastrobilustaki tohumlar, sıkı bir odunsu pul kümesi tarafından korunur. Bu pullar, merkezi bir eksenden uzanan, değişime uğramış dallardır (**Şekil 29.7A**). Tipik olarak çok daha küçük olan erkek (polen taşıyan) kozalak, **mikrostrobilus** olarak bilinir. Mikrostrobiluslar odunsu olmaktan çok, otsudurlar. Çünkü bunların pulları, değişime uğramış yapraklardan oluşur. Bu pulların altında polen taşıyan mikrosporangiyumlar bulunur (**Şekil 29.7B**)

Gimnospermlerde üremeyi göstermek için bir çamın yaşam döngüsünü inceleyeceğiz (**Şekil 29.8**). Erkek gametofitlerin polen tanesi olarak üretilmesi, döllenmek için bitkiyi sıvı suya bağımlı olmaktan kurtarır. Bir kozalağın içinde polenin strobiluslardan dişi gametofite yolculuğunun ilk evresine sudan çok, rüzgar yardım eder (bakınız Şekil 29.4). Polen tüpü, yolculuğunun son evresinde sperme kolaylık sağlar. Bu yardımı, anaya ait sporofitik dokunun içinde uzayarak yapar. Bu durum, Şekil 29.5'te bir angiosperm için gösterilmiştir. Polen, dişi gametofite ulaşınca iki spermi serbest bırakır. Bu spermlerden biri, diğer sperm yumurta ile birleştikten sonra parçalanır. Sperm ve yumurtanın birleşmesi sonucu bir zigot




**29.7 Dişi ve Erkek Kozalıklar**
(A) Dişi kozalak (megastrobili) pulları değişime uğramış dallardır. (B) Erkek kozalaklarda (mikrostrobili) spor taşıyan yapılar değişime uğramış yapraklardır.

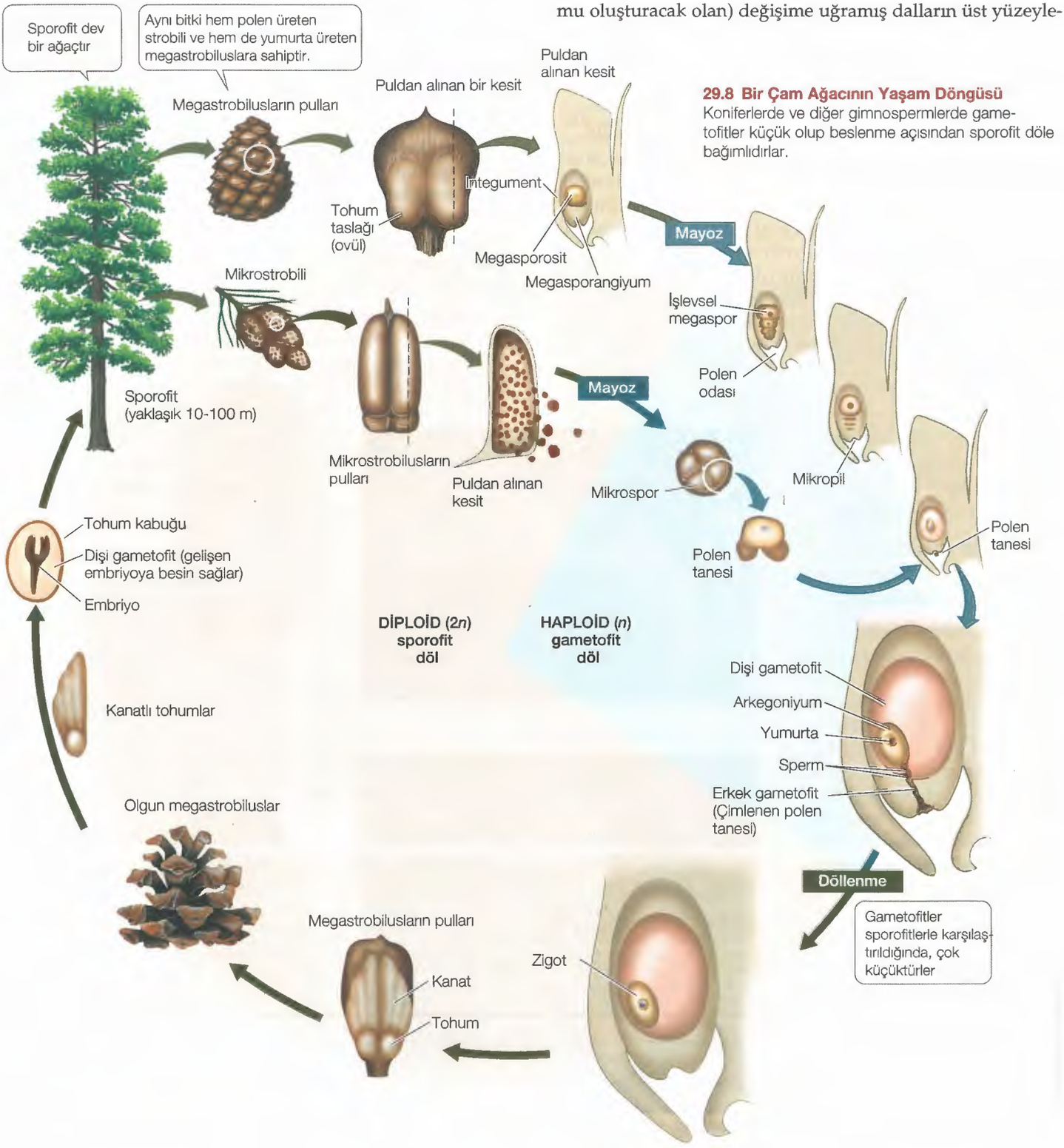
oluşur; Mitoz bölünme ve zigotun daha sonraki gelişimi sonucunda embriyo oluşur.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **WEB Aktivitesi 29.2 ve Animasyonla Öğrenme 29.1 • Bir Koniferin Yaşam Döngüsü.**

İçinde, dişi gametofitin oluşacağı megasporangiyum bir sporofitik doku -integüment- tarafından kuşatılır. Bu doku sonunda embriyoyu koruyan tohum kabuğunu oluşturur. İntegüment, integümentin iç kısmında yer alan megasporangiyum ve megasporangiyumu sporofitik anaya bağlayan doku, birlikte bir tohum taslağı oluşturur. Polen tanesi tohum taslağının uç kısmındaki, **mikropil** denen küçük bir açıklıktan girer.

Koniferlerin dokularının çoğu (döllenmeden sonra tohumu oluşturacak olan) değişime uğramış dalların üst yüzeyle-




**29.8 Bir Çam Ağacının Yaşam Döngüsü** Koniferlerde ve diğer gimnospermlerde gametofitler küçük olup beslenme açısından sporofit döle bağımlıdırlar.



**29.9 Bozulmadan sonra Yeni Yaşam Ortaya Çıkar** Yellowstone Ulusal Park'ında lodgepole çamı koruluğu. Erişkin ağaçlar 1988'teki bir orman yangınında yol olmuştur. Yangın, *Pinus contorta* çamının kozalaklarından çok sayıda tohumun çevreye saçılmasına neden olmuştur. Şu an çok sayıda çam fidesi yanmış alanda yeşermektedir.

rinde açıkta bulunur. Bu değişime uğramış dallar kozalağın (megastrobilus) pullarını oluşturur. Tohum taslakları yalnızca kozalağın içinde birbirlerine karşı sıkıca bastırılmış pullar tarafından korunurlar. *Pinus contorta* çam türü gibi bazı çamlar o denli sıkıca kapanmış pullara sahiptirler ki, yalnızca yangın bu pulların birbirlerinden ayrılarak açılmalarını ve tohumların yayılmasını sağlar. 1988'de Yellowstone Ulusal Parkı'nda bulunan *Pinus contorta* çamı ormanını bir yangın harap etmiştir. Ancak bu yangın aynı zamanda kozalaklardan çok sayıda tohumun serbest kalmasını da sağlamıştır. Bunun sonucunda, şu an yanmış alanda çok sayıda *Pinus contorta* çamı yeniden ortaya çıkmaktadır (**Şekil 29.9**).

Konifer türlerinin yaklaşık yarısı tohumları kuşatan, yumuşak ve etsi, değişime uğramış kozalaklara sahiptir; ardıç ve porsukağacının meyve benzeri kozalakları buna örnektir. Hayvanlar bu dokuları yer ve dışkılarıyla ana bitkiden çok uzaklara taşırlar.

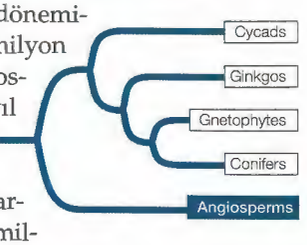
## 29.2 ÖZET

**Günümüzde yaşayan gimnospermler sikasları, ginkgoları, gnetofitleri ve koniferleri içerir. Bunları hepsi odunsudur ve tohumları ovaryumlar tarafından korunmaz.**

- Bir megastrobilus ve bir mikrostrobilusun farklı işlevlerini açıklayınız. **Bakınız s. 613 ve Şekil 29.8**
- Bir gimnospermde integümentin rolü nedir? **Bakınız s. 614 ve Şekil 29.8**
- Bazı türlerin yaşamını sürdürmesinde yangının neden gerekli olduğunu anladınız mı? **Bakınız s. 615**

Bazı gimnospermlerin (ardıç ve porsukağacı gibi) "küçük etsi meyve benzeri yapıları" meyve olmayıp, etsi kozalaklardır. Göreceğimiz gibi, gerçek meyveler bitkilerin olgunlaşmış ovaryumlarıdır. Gimnospermlerde bulunmayan ovaryumlar, günümüzde baskın bir bitki grubu olan angiospermlerin özelliğidir. Şimdi, angiospermleri gimnospermlerden ayıran diğer özelikleri inceleyelim.

# 29.3 Angisopermlerin Başarılarına Hangi Özellikleri Katkı Yapmıştır?




En eski angiosperm fosili, Jura döneminin sonuna ait olup yaklaşık 150 milyon yıllıktır (bakınız Şekil 29.1). Angiospermler tersiyerde (65 milyon yıl öncesinden başlayarak) patlama yaparak açılmışlar ve Dünyada baskın bitki grubunu oluşturmuşlardır. Günümüzde yaklaşık çeyrek milyondan fazla angiosperm türü bulunmaktadır.

Angiospermlerin dişi gametofiti gimnospermlerininkinden daha fazla indirgenmiş olup, çoğunlukla sadece yedi hücreden oluşur. Dolayısıyla angiospermler iletim demetli bitkilerin evrimi boyunca izlemiş olduğumuz şu anki aşırı eğilimi temsil etmektedirler: sporofit döl irileşerek gametofitten daha bağımsız bir hale gelmiştir. Buna karşılık gametofit döl küçülmüş ve sporofite daha bağımlı hale gelmiştir. Angiospermleri diğer bitkilerden ayıran diğer özellikler nelerdir?

Angiospermleri karakterize eden başlıca sinapomorfiler (paylaşılan türemiş özellikler) şunları içerir:

- Çifte döllenme
- Endosperm olarak isimlendirilen bir besin dokusunun oluşturulması
- Bir karpelin içinde kuşatılmış tohum taslakları ve tohumlar
- Çiçekler
- Meyveler
- Arkadaş hücrelerinin de bulunduğu flöem
- İndirgenmiş gametofitler

Angiospermlerde tozlaşma bir mikrogametofitin -bir polen tanesi- bir çiçeğin kabul edici yüzeyine (*stigma*) ulaşmasından sonra oluşur. Gimnospermlerdeki gibi, tozlaşma bir tohumun oluşumu sağlayan bir dizi olaydan ilkidir. Bundan sonraki aşama bir polen tüpünün megagametofite uzayarak büyümesidir (bakınız Şekil 29.5). Üçüncü olay ise, angiospermlere özgü döllenme işlemidir.

Çifte döllenme angiospermlerin en güvenilir tek ayırt edici özelliği olarak kabul edilir. Tek bir mikrogametofitte bulunan iki erkek gamet bir angiosperme ait megagametofitteki döllenme olayına katılır. Spermlerden birinin çekirdeği diploid bir zigot oluşturmak için yumurtanınki ile birleşir. Bu, sporofit dölün ilk hücresidir. Angiospermlerin çoğunda, diğer sperm çekirdeği *triploid (3n)* bir çekirdek oluşturmak için dişi gametofitin diğer iki haploid çekirdeği ile birleşir (aşağıda daha fazla tartışılmıştır; bakınız Şekil 29.15). O çekirdek de triploid bir doku olan **endospermi** oluşturmak için bölünür. Endosperm, embriyonik sporofiti gelişiminin erken evrelerinde besler. İki döllenme olayının gerçekleştiği bu işlem **çifte döllenme** olarak isimlendirilir.

Çifte döllenme günümüzde yaşayan yaklaşık bütün angiospermlerde görülür. Ne zaman ve nasıl ortaya çıktığından emin değiliz. Çünkü bununla ilgili henüz fosil kayıt bulunmamaktadır. İlk kez, günümüzde yaşayan gnetofitlere ait üç cinsteki gibi, iki diploid embriyonun oluşmasına neden olmuş olabilir.

*Angiosperm* ("kapalı tohumlu") ismi, bu bitkilerin diğer ayırt edici özelliklerinden gelir: tohum taslağı ve tohumlar **karpel** olarak isimlendirilen, değişime uğramış bir yaprakla kuşatılmıştır. Karpel, tohum taslaklarını ve tohumları korumasının yanında, kendine döllenmeyi önlemek için genellikle o bitkiye ulaşan polen ile etkileşir. Kendine döllenmeyi önleyerek karşılıklı tozlaşmayı ve kalıtsal çeşitliliğe avantaj sağlar. Kuşkusuz, angiospermlerin en belirleyici özelliklerinden biri çiçeklere sahip olmalarıdır. **Meyvelerin** üretilmesi bu bitkilerin diğer eşsiz özelliklerindendir. Göreceğimiz gibi, hem çiçekler hem de meyveler angiospermlere büyük avantajlar sağlar.

Angiospermlerin çoğu ksilemlerindeki özelleşmiş su ileten hücrelere sahip olmalarıyla ayırt edilirler. Bu hücreler **trakeler** olarak isimlendirilir. Çapları geniş olan bu hücreler birbirlerine engelleme olmaksızın bağlanmışlardır. Bu özellik suyun taşınmasını kolaylaştırır. **Liflerin** varlığı angiospermlerin ksilemindeki diğer ayırt edici bir özelliktir. Lifler bitkinin kütlesinin taşınmasında önemli bir rol oynarlar. Angiosperm flöemi **arkadaş hücresi** olarak isimlendirilen diğer bir özgün hücre tipine sahiptir. Gimnospermler gibi, odunsu angiospermler de sekonder büyüme gösterirler. Bunu sonucunda sekonder ksilem ve sekonder flöem oluşturarak çaplarını artırırlar.

Bu bölümün geri kalan kısmında çiçeklerin yapı ve işlevlerini, çiçek yapısındaki evrimsel eğilimi, polen ve meyvelerin işlevlerini ve angiospermlerin yaşam döngüsünü inceleyeceğiz.

## Çiçekler angiospermlerin eşeysel yapılardır

Eğer bildiğiniz herhangi bir çiçeği incelerseniz, dış kısımlarının bir ölçüde yapraklara benzediğini görürsünüz. Aslında, bir çiçeğin bütün kısımları, değişime uğramış yapraklardan oluşur.

Şekil 29.5'te genelleştirilmiş bir çiçeği (doğada tam bir benzeri yoktur) göstermiştik. Mikrosporangiyumları taşıyan yapılar **stamenler** olarak isimlendirilir. Her bir stamen **anter** taşıyan bir **filamentten** oluşmuştur. Anter, polen üreten mikrosporangiyumları içerir. Megasporangiyumları taşıyan yapılar ise karpellerdir. Bir veya iki ya da daha fazla karpelden oluşan bir yapı, **pistil** olarak isimlendirilir. Bir ya da daha fazla tohum taslağı içeren (her biri koruyucu doku ile kuşatılmış bir megasporangiyum içerir) pistilin şişkinleşmiş kısmı **ovaryum** olarak isimlendirilir. Pistilin üstte bulunan sap kısmı **stilüs**, polen tanesini kabul eden terminal yüzey ise **stigmadır**.

Bunun yanında, bir çiçek genellikle özelleşmiş verimsiz (spor taşımayan) yaprağa sahiptir. İçteki yapraklar **petal** (birlikte, **korolla**) olarak isimlendirilirler. Dıştakiler ise **sepallerdir** (birlikte, **kaliks** olarak isimlendirilir). Çok gösterişli olan korolla ve kaliks (birlikte periant) genellikle çiçeklere tozlaştırıcı hayvanların cezp edilmesinde rol oynar. Daha yaygın olarak kaliks, tomurcuklardaki olgunlaşmamış çiçeği korur. Kaideden uca doğru, sepaller, petaller, stamenler ve karpeller (çiçek organları olarak isimlendirilirler; bakınız Şekil 19.14) çoğunlukla dairesel ya da halka şeklinde düzenlenmişler ve merkezi bir sapa bağlanmışlardır. Bu sap, **reseptakulum** olarak isimlendirilir.

Şekil 29.5'teki çiçek, işlevsel megasporangiyum ve mikrosporangiyuma sahiptir; bu tür çiçekler **tam çiçek** (ya da hermafrodit) olarak isimlendirilirler. Pekçok angiosperm iki tip çiçek üretir. Bunlardan biri yalnızca megasporangiyumları diğeri ise yalnızca mikrosporangiyumları üretir. Buna bağlı olarak, ya stamenler ya da karpeller işlevsiz olup herhangi bir çiçekte bulunmazlar. Bu durumda çiçek **eksik çiçek** olarak ifade edilir.

Aynı bitkinin üzerinde hem megasporangiyum (dişi) ve hem de mikrosporangiyumların (erkek) bulunduğu mısır ve huş ağacı gibi türler **monoik** olarak isimlendirilir ( "tek evcikli" anlamına gelir- ancak, ayrı odaları olan tek ev denmesi gerekir). Söğütler ve hurmalar gibi diğer bazı angiospermlerde tam bir ayrım kuraldır; bu türlere ait, herhangi bir bitki ya stamenleri ya da karpelleri olan çiçek üretilir, ancak her ikisini asla oluşturmaz. Bu türler, **dioik** olarak isimlendirilirler ("iki evcikli").

Çiçeklerin yapısı şaşırtan bir çeşitlilik gösterir -yalnızca bildiğiniz çiçekleri düşünün. Şekil 29.5'teki genelleştirilmiş çiçek, birbirinden ayrı halkalarda dizilmiş sepallere ve petallere sahiptir. Bununla birlikte, doğada petaller ve sepaller bazen birbirinden ayrıt edilemezler. Bu durumda bu tür üyeler **tepaller** olarak isimlendirilirler. Başka çiçeklerde, petaller ya da tepaller tamamıyla yoktur.

Çiçekler tek başlarına olabilirler ya da bir **infloresens** oluşturmak üzere grup halinde bulunabilirler. Çiçekli bitkilerin farklı familyaları, onlara özgü infloresens (çiçek durumu) yapısına sahiptirler. Örneğin, infloresens havuçgiller familyasında bileşik şemsiye (**Şekil 29.10A**), yıldızçiçeğinde şapka (**Şekil 29.10B**) ve pekçok çimende başak şeklindedir (**Şekil 20.10C**).

## Çiçek yapısı zaman içerisinde evrilmiştir

Angiospermlerin en temel kladlarının çiçekleri büyük ve değişen sayıda tepallere (ya da sepallere ve petallere), karpellere ve stamenlere (**Şekil 29.11A**) sahiptir. Angiospermlerde de oluşan evrimsel değişiklikler bu ilk koşulun göze çarpan bazı modifikasyonlarından oluşur: her bir çiçek organının sayısının sabit bir sayıda indirgenmesi, sepallerden petallerin farklılaşması ve ışınsal simetriden (zambak ve manolyadaki gibi) bilateral simetriye (tatlı patates ya da orkideler gibi) geçiş bunlar arasındadır. Buna, çiçek kısımlarının yaygın olarak birleşmesi eşlik eder (**Şekil 29.11B**).

Bir kurama göre, ortaya ilk çıkan karpeller, kenarlarında sporangiyum bulunan, katlanmış ancak tamamen kapanmamış yapraklar şeklindeydi. Angiosperm evriminde, karpeller birleşmiş ve reseptakulum dokusuna gittikçe daha fazla gömülerek ovaryumu oluşturmuştur (**Şekil 29.12A**). Bazı çiçeklerde, diğer çiçek organları Şekil 29.5'te görülen çiçeğin kaidesi yerine, ovaryumun üst kısmına bağlanmıştır. En eski çiçeklerin stamenleri yapraksı görünümlü olup (**Şekil 29.12B**), Şekil 29.5'teki genel çiçek yapısı ile az bir benzerlik göstermekteydi.

Pekçok çiçek neden uzun stilüs ve uzun filamentlere sahiptir? Doğal seçilim bu yapıların her ikisinin de boyunun uzamasını sağlamıştır. Bunun nedeni olasılıkla, uzun oluşun, başarılı bir tozlaşma olasılığını artırmasıdır. Uzun filamentler, anterlerin böceklerin vücut kısımları ile temas kurmasını ya da rüzgarı yakalama şansını artırır. Bu durum, uzun stilüsler için de geçerlidir.

Tam bir çiçek farklı tiplerdeki çiçeklerin ortak halini temsil eder. Diğer yandan, tozlaştırıcı bir kuş ya da böceğin cezp edilmesinde, bitki, hem dişi hem de erkeklik işlevlerine tek

(A) *Aegopodium podagraria*




(B) *Helianthus annuus*




(C) *Pennisetum alopecuroides*




**29.10 İnfloresens** (A) Havuçgillere ait, gutotu isimli bu bitkinin çiçek durumu bileşik bir şemsiyedir. Her bir şemsiye çiçek saplarının üzerinde bulunur. Çiçek sapları ortak bir merkezden çıkar. (B) Ayçiçekleri yıldız çiçeğigiller familyasının bir üyesidir; çiçek durumları bir şapka şeklindedir. Her bir şapkada, her biri uzun, petal benzeri yapılar ışınsı bir çiçektir; şapkanın merkezi kısmı düzineler ya da yüzlerce disk şeklindeki çiçekten oluşmuştur. (C) Bu fıskiye çimeni gibi çimenler başaklar olarak isimlendirilen çiçeklere sahiptir.

(A) *Magnolia watsonii*

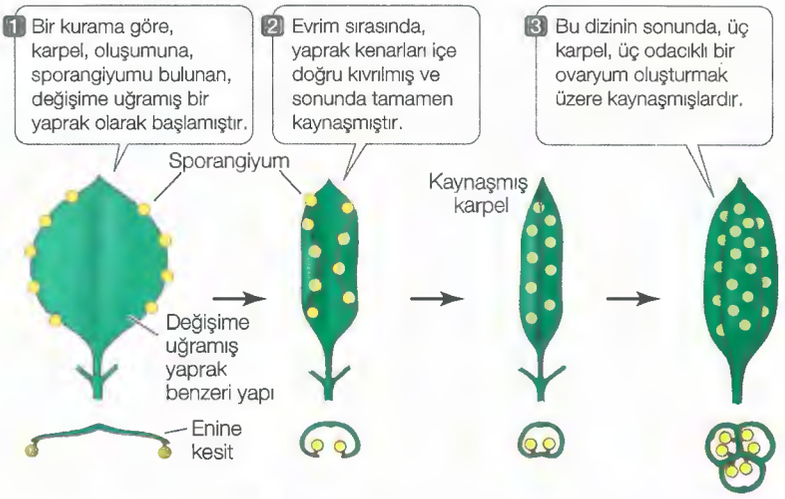


(B) *Paphiopedilum maudiae*

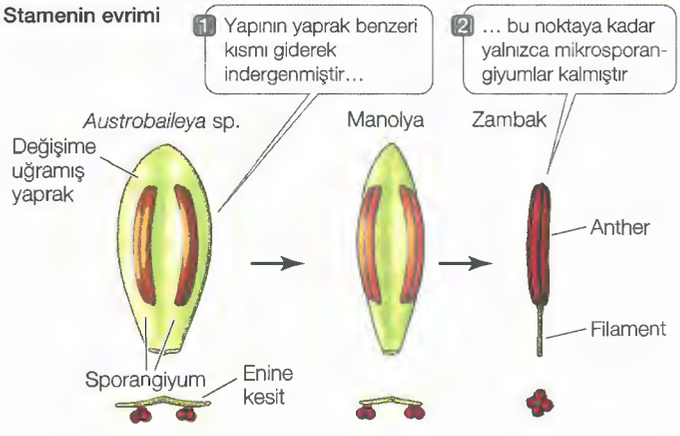


**29.11 Çiçek Yapısı ve Evrimi** (A) Bir manolya çiçeğinde ilk oluşan çiçeklerin başlıca özellikleri görülebilir: ışınsal simetrilidir, tek tek tepaller, karpeller ve stamenler birbirinden ayrıdır, bunlar çok sayıda olup kaidelerinden bağlanmışlardır. (B) Bayan terliği gibi orkideler çok daha sonra ortaya çıkmış olan bilateral simetriye sahiptirler.

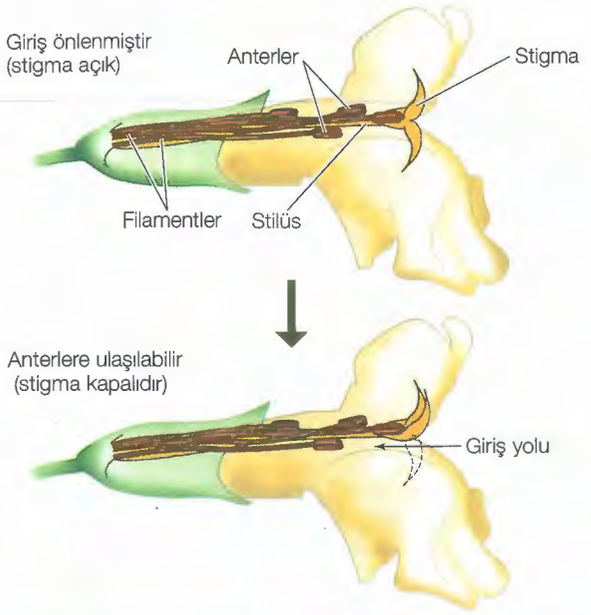
**(A) Karpelin evrimi**




**(B) Stamenin evrimi**




**29.12 Karpeller ve Stamenler Yaprak Benzeri Yapılardan Gelişmişlerdir** (A) Daha çok yaprağa benzeyen bir yapıdan bir karpelin evrimindeki olası evreler.(B) Günümüzde yaşayan üç bitkinin stamenleri o organın evrimindeki çeşitli evreleri gösterir. Bu evreler, bu türlerin birbirlerinden geliştikleri anlamına gelmez; onlar basitçe olası evreleri gösterir.




**29.13 Kendine Döllenmenin Önlenmesine Olağandışı Çözüm** Hem uzun stamenler ve hem de uzun stilüsler karşılıklı döllenmeye olanak sağlar. Ancak, eğer bu erkek ve dişi yapılar birbirlerine çok yakın iseler, kendine tozlaşma olasılığı (dezavantajlı) artar. *Mimulus aurantiacus*'ta başlangıçta stigma açık olup, anterlere ulaşımı engeller. Bir sinekkuşu stigma üzerinde birikmiş polenlere temas edince stigmanın bir lobunun geri çekilmesine neden olur. Böylece, anterlere yol açar ve polenin dağılmasını sağlar.

bir çiçek tipi ile katılır. Buna karşılık eksik çiçeklerin - her bir çiçek tipi için bir kez olmak üzere- bu çekiciliği iki kez oluşturması gerekir. Diğer taraftan, tam çiçekler kendine tozlaşmayı uygun a hele getirirler, ancak bu genellikle avantajlı değildir. Potansiyel diğer bir sorun, dişilik ve erkeklik işlevlerinin birbirini olumsuz etkileyebilmesidir- örneğin, stigmanın konumu tozlaştırıcıların ulaşmasını zorlaştırabilir. Böylece, polenin çiçeklere ulaşma potansiyeli azalır.

Bu sorunları çözmenin bir yolu olabilir mi? Çözümlerden biri çalı miskotunda (*Mimulus aurantiacus*) görülmektedir. Sinekkuşları ile tozlaşan bu bitkinin stigması başlangıçta anterleri gizleyen, bir perde olarak iş görür (**Şekil 29.13**). Sinekkuşu stigmaya dokununca, stigmanın iki lobundan biri katlanır. Böylelikle, sinekkuşunun önceden perdelenmiş anterlerden polen alması sağlanır. Sonuçta, ilk kuş diğer bitkinin polenini stigmaya taşıyarak döllenmeyi sağlar. Daha sonraki ziyaretçiler, artık, ulaşılabilen anterlerden polen toplayarak çiçeğin erkeklik işlevini yerine getirmesini sağlarlar. Şekil 29.14'te bu mekanizmanın işlevini ortaya koyan bir deney gösterilmiştir.

## Angiospermler hayvanlarla birlikte evrimleşmişlerdir

Gimnospermlerin çoğu rüzgarla tozlaşmalarına karşın, angiospermlerin çoğu hayvanlarla tozlaşırlar. Bitkiler ve hayvanlar arasında çok sayıda tozlaşma her iki taraf için yaşamsal önemdedir. Bu heyecan verici alan daha ayrıntılı olarak Bölüm 56'da anlatılmış olmakla birlikte, biz burada bazı yönlerine değineceğiz.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 29.14 *Mimulus* Çiçeklerinde Stigma Davranışı

Elizabth Fetscher'in denemeleri, maymun çiçeklerindeki stigmanın (bakınız Şekil 29.13) alışılmadık geri çekilme mekanizması, polenlerin anterlerden yayılmasını kuvvetlendirdiğini göstermiştir.

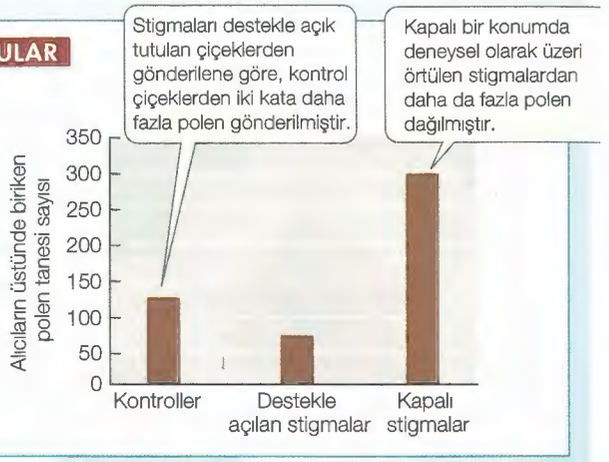
**HİPOTEZ**

***M. aurantiacus*'ta stigmanın verdiği yanıtlar, diğer bir bireyin poleninin stigma üzerinde birikmesi halinde bir bireyin polenin gönderilebilme olasılığını arttırır.**

**YÖNTEM**

1. Bir deney dizisi kurunuz. Bu dizlerden her biri sadece yalnızca bir çiçeğe ait polen verebilir. Kontrol dizilerinde, poleni veren stilüsler normal işlev görebilmektedirler. Diğer deneme setlerinde, verici stigmaların üzerleri kapatılır; üçüncü bir sette ise, verici stigmalar kalıcı olarak destekle açık tutulur.
2. Sinekkuşlarının dizileri ziyaret etmelerine izin verdikten sonra, bir sonra ziyaret edilen çiçek üzerinde her bir vericiden gelen polenleri sayınız.

**BULGULAR**




**SONUÇ**

**Dişilik işlevi gerçekleşince (polenin kabul edilmesi) stigmaların verdiği yanıtlar çiçeğin erkeklik işlevini (polenin dağılması) artırır.**

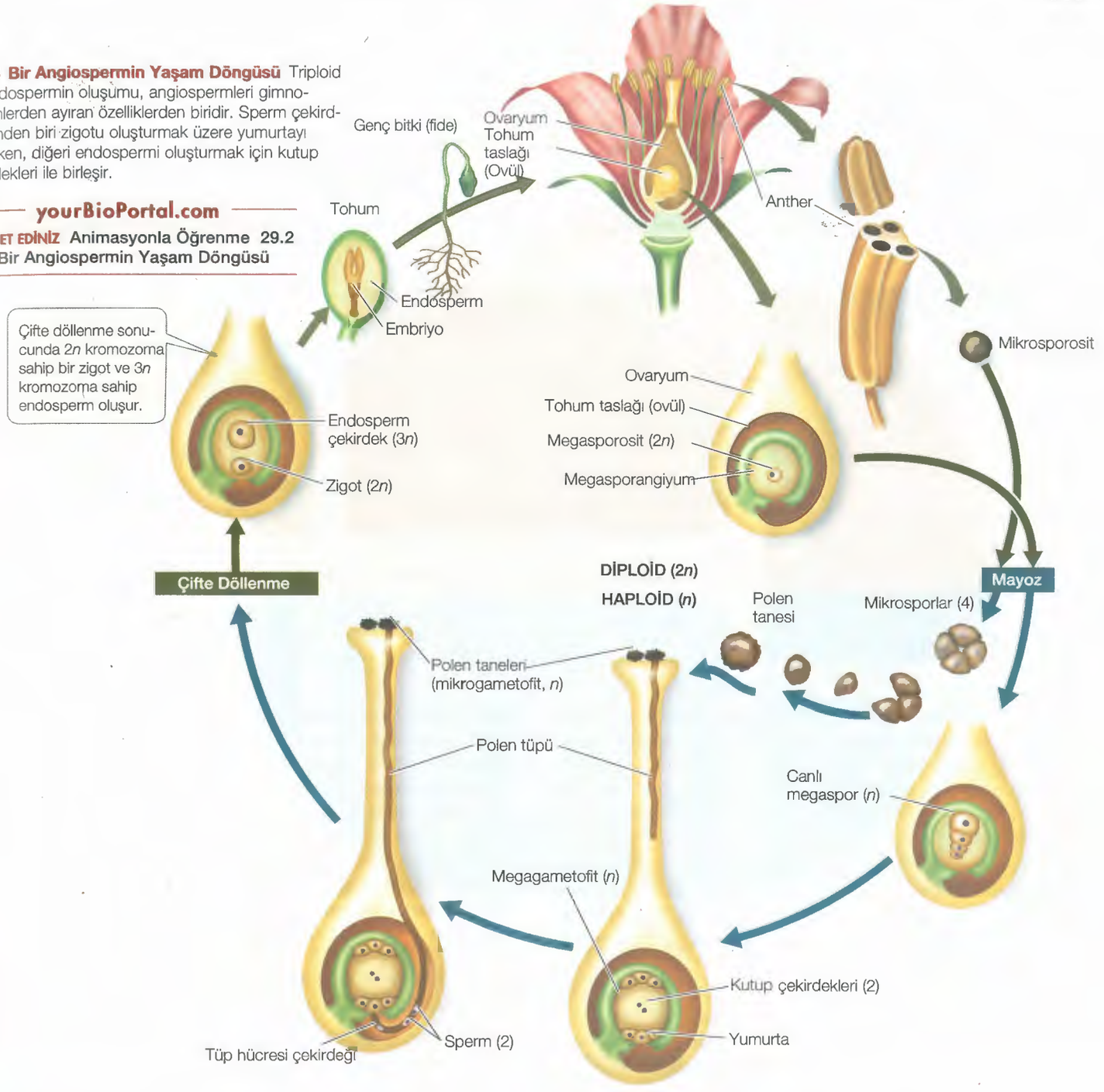
**EK ARAŞTIRMA :** Bu mekanizmanın çiçeğin kendine tozlaşma mekanizmasını nasıl etkileyebileceğini nasıl test edersiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Çok sayıda çiçek onları ziyaret eden hayvanları besinle ödüllendirerek baştan çıkarır. Bazı çiçekler nektar olarak isimlendirilen şekerli sıvı üretirler. Polen taneleri bazen hayvanlar için besin oluşturur. Nektar ve polen elde etmek için çiçekleri ziyarete etme sürecinde, hayvanlar bir çiçekten diğerine ya da bir bitkiden diğerine polen taşırlar. Böylece, hayvanlar besin ararken bitki populasyonlarının kalıtsal çeşitliliğine katkı yaparlar. Özellikle arılar olmak üzere, böcekler en önemli tozlaştırıcılardandır; kuşlar ve bazı yarasa türleri de başlıca tozlaştırıcılar arasında yer alırlar.

**29.15 Bir Angiospermin Yaşam Döngüsü** Triploid bir endospermin oluşumu, angiospermleri gimnospermlerden ayıran özelliklerden biridir. Sperm çekirdeklerinden biri zigotu oluşturmak üzere yumurtayı döllerken, diğeri endospermi oluşturmak için kutup çekirdekleri ile birleşir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 29.2
• Bir Angiospermin Yaşam Döngüsü




150 milyondan beri angiospermler ve tozlaştırıcı hayvanlar karasal ortamlarda birlikte evrilmişlerdir. Hayvanlar bitkilerin evrimini, bitkiler de hayvanların evrimini etkilemiştir. Çiçek yapısı bu seçilim baskısı altında inanılmaz derecede çeşitlenmiştir. Birlikte evrimin bazı ürünleri oldukça özgündür; örneğin, bazı yukka türleri yalnızca bir güve türü ile tozlaşırlar. Yalnızca bir ya da birkaç hayvan türü ile tozlaşmak, bir bitki türünün bir üyesinden diğer üyesine polen taşınmasında güvenilir bir mekanizmadır.

Bitki-tozlaştırıcı ilişkilerinin çoğu daha az özgündür; yani, çok sayıda hayvan türü aynı bitki türünü tozlaştırırken, aynı hayvan türü çok sayıda farklı bitki türünü tozlaştırır. Bununla birlikte, bu daha az özgün olan ilişkiler bile bazı özelleşmelerin ortaya çıkmasını sağlamıştır. Kuşla tozlaşan bitkiler sıklıkla kırmızı ve kokusuzdurlar. Böceklerle tozlaşan pekçok çiçek karakteristik bir kokuya sahiptir. Arılarla tozlaşan çiçekler ise çok belirgin işaretler ve *nektar kılavuzuna* sahiptir. Bu işaretler ve nektar kılavuzları spektrumun yalnızca ultraviyole bölgesinde görülebilir. Arılar kırmızı bölgeye göre, bu bölgeyi daha iyi görürler (bakınız Tablo 56.1 ve Şekil 56.10).

## Angiospermlerin yaşam döngüsünde çifte döllenme görülür

Angiospermlerin yaşam döngüsü Bölüm 38'de ayrıntılı ele alınmış olmakla birlikte, burada kısaca inceleyeceğiz. Bunun için Şekil 29.8'de gösterilen bir koniferin yaşam döngüsü ile **Şekil 29.15**'i karşılaştıracağız.




**29.16 Meyveler Çok Farklı Yapılarda Olabilir** (A-C) Basit meyveler. (A) Etsi erik meyvesinin tek tohumlu drupa tipi meyvesi, hayvanlarla yayılır. (B) Avustralya fındığının her meyvesi sert ve odunsu bir kabuğa sahiptir. Bu sert kabuk, meyvenin kurak ve diğer zorlu koşullarda yaşamasını sağlar. (C) Karahindibaların oldukça indirgenmiş meyveleri rüzgarla yayılır. (D) Bileşik bir meyve (ananas). (E) Bir agregat ya da küme meyve (böğürtlen). (F) Bir yalancı meyve (çilek)

Bütün tohumlu bitkiler gibi, angiospermler de heterosporludurlar. Görmüş olduğumuz gibi, angiosperm tohum taslakları, gimnospermlerin çoğunda olduğu gibi, pulların yüzeyinde açıkta bulunmayıp, bir karpelin içinde yer alır. Gimnospermlerde olduğu gibi polen taneleri erkek gametofitleri oluşturur.

Tohum taslakları, angiospermlere özgü olan çifte döllenmenin ürünlerini içeren bir tohum olarak gelişir: bir diploid zigot ve triploid bir endosperm. Endosperm gelişmekte olan embriyonun gereksinim duyacağı nişastayı ya da lipitleri, proteinleri ve diğer maddeleri içerir.

Zigot bir embriyo şeklinde gelişir. Embriyo bir embriyo ekseni (gövde ve kökü oluşturacak olan "omurga") ve bir ya da iki **kotiledon** ya da tohum yapraklarından oluşur. Kotiledonların değişik bitkilerde üç farklı akibeti vardır. Bitkilerin çoğunda kotiledonlar endospermi içine alan ve sindiren absorblayıcı organlar olarak iş görürler. Diğerlerinde ise, kotiledonlar tohum çimlenince genişler ve fotosentez yaparlar. Çoğunlukla her iki rolü de oynarlar.

### Angiospermler meyve üretirler

Bir çiçeğin ovaryumu (içerdiği tohum ile birlikte) döllenmeden sonra meyveyi oluşturur. Meyve, tohumları korur ve bir hayvana tutunarak ya da hayvan tarafından besin olarak tüketildiğinde, tohumların yayılmasını artırır. Diğer meyveler rüzgar ya da su ile taşınmaya uyum sağlamışlardır. Bir meyve, yalnızca olgun bir ovaryum ve tohumlardan oluşabilir ya da diğer çiçek kısımları ya da onunla birleşmiş yapıları içerebilir (**Şekil 29.16**). Erik gibi *basit bir meyve* tek karpelden ya da birleşmiş birkaç karpelden gelişir. Bir ahududu *agregat* (*kömeç*) meyveye -tek bir çiçekte birbirinden ayrı birkaç karpelden gelişmiş olan- bir örnektir. Ananas ve incirler, *bileşik* (*multiple*) *meyve* örneğidir. Bunlar bir çiçek kümesinden (infloresens) oluşurlar. Karpel ve tohumlara ilaveten, diğer kısımlardan kökenlenmiş meyveler *yalancı meyve* olarak isimlendirilir; elma, armut ve çilek yalancı meyvedir. Meyvelerin etsi olmaları gerekmez; sert ve odunsu ya da küçük olabilir ve tohumların rüzgarla yayılmasını sağlayan değişime uğramış yapılara sahip olabilirler. Meyvelerin gelişimi, olgunlaşması ve yayılması Bölüm 37 ve 38'de ele alınmıştır.

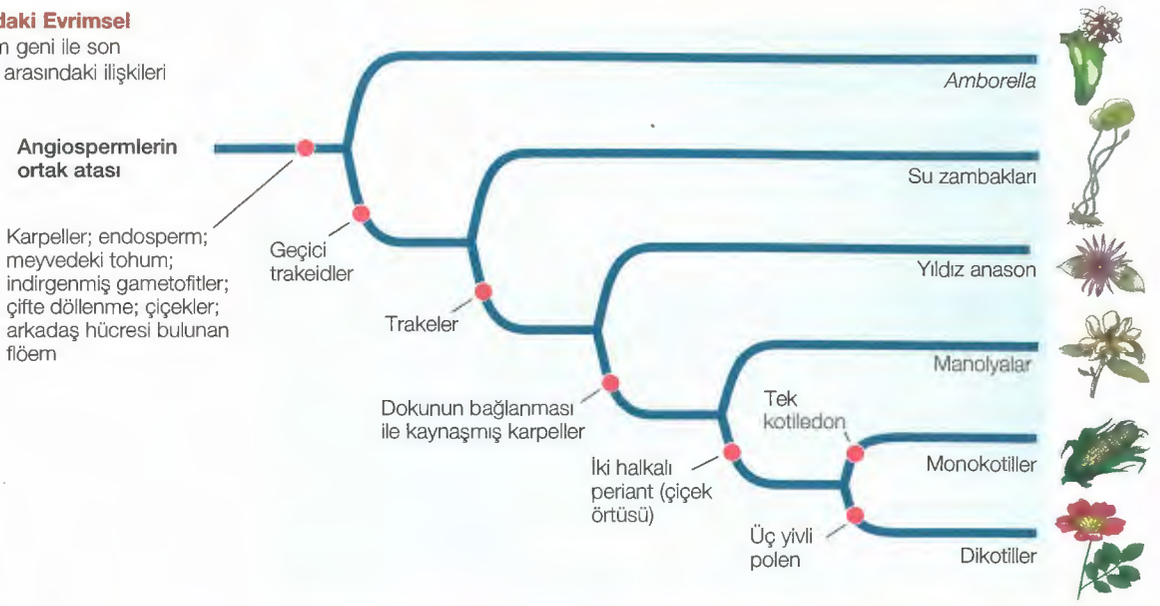
### Yakın zamanda yapılan analizler angiospermler arasında görülen en eski ayrılmayı ortaya koymuştur

**Şekil 29.17**'de angiospermlerin belli başlı kladları arasındaki ilişkiler gösterilmiştir. En büyük iki klad -**monokotiller** ve **dikotiller**- angiosperm türlerinin büyük bir kısmını içerir. Monokotiller tek bir embriyonik kotiledona sahip olduklarından bu isimle anılırlar; eudikotlar ise iki koleoptile sahiptirler (Bölüm 34'te bu iki grup arasındaki diğer farklılıklar açıklanmıştır.)

Su zambakları, yıldız anasonu ve akrabaları ve de manolyalar dahil, bildiğimiz bazı angiospermler, diğer kladlara aittirler (**Şekil 29.18**). Manolyaların sayısı monokotiller ve dikotillerden azdır. Ancak manolyaları, avokadoları, tarçın ve karabiber gibi bilinen ve yararlı olan çok sayıda bitkiyi içerirler.

Çiçekli bitkilerin evrimsel ağacının kökü, bir zamanlar büyük bir anlaşmazlık konusu olmuştur. Arta kalan angiospermler ile kardeş olan grubun tanımlanması, temel bir konu olmuştur. Bu konum için başı çeken aday manolyalar olmuştur. Bununla birlikte, Yirminci yüzyıla girmeden hemen önce, moleküler ve morfolojik kanıtlar, geri kalan çiçekli bitkilerin

**29.17 Angiospermler Arasındaki Evrimsel İlişkiler** Çok sayıda angiosperm geni ile son yapılan analizler, başlıca gruplar arasındaki ilişkileri aydınlatmıştır.






(A) *Amborella trichopoda*



(B) *Nymphaea* sp.



(C) *Illicium anisatum*



(D) *Piper nigrum*



(E) *Aristolochia macrophylla*



(F) *Persea americana*

**29.18 Günümüzde Angiospermlerden Yalnızca Monokotiller ve Dikotiller Yaşamamaktadır** (A) Bir çalı olan *Amborella* geride kalarak günümüzde yaşamını sürdüren angiospermlerin kardeşidir. Bir dişi çiçeğe ait bu fotoğrafta görülen yanlış anterler (erkek çiçek kısımları) ilginçtir. Olasılıkla polen araştıran böceklerin cezp edilmesinde iş görmektedir. (B) Su zambağı kladı *Amborella*'dan sonra ortaya çıkmış olan bir kladdır. (C) Yıldız anasonu ve akrabaları diğer bir temel klada aittir. (D-F) Monokotiller ve dikotiller dışında en büyük klad manolya kompleksidir. Manolya kompleksi burada (D) karabiber, (E) lohusa otu ve (F) avokado tarafından temsil edilmektedir. Şekil 29.11'deki manolya diğer bir manolyadır.

kardeş grubunun, günümüzdeki *Amborella* cinsinin tek bir türünden oluşan bir klad olduğunu göstermiştir (bakınız Şekil 29.18A). Bej renkli çiçekleri olan bu odunsu çalı, Güney Pasifik'teki bir ada olan New Caledonia'da yaşar. Sarmal düzenlenmiş 5-8 karpele sahip olup, 30-100 stameni vardır. *Amborella*'nın ksileminde trakeler bulunmaz. Trakeler, angiosperm evrim ağacında bu en derin ayrılma olayından sonra ortaya çıkmıştır.

## 29.3 ÖZET

**Çifte döllenme, endosperm (çoğu türde triploid), çiçekler, meyve, ksilem ve flöemdeki ayırt edici hücreler angiospermler tarafından paylaşılan türemiş karakterleridir (sinapomorfi). Monokotiller ve dikotiller angiospermlerin en büyük kladlarıdır.**

- Tozlaşma ve döllenme arasındaki farkı açıklayınız. **Bakınız ss. 615-616**
- Hayvanların angiospermlerin evrimini nasıl etkilediklerine ilişkin bazı örnekler veriniz. **Bakınız ss.618-619**
- Çifte döllenmede iki spermin rolü nedir? **Bakınız ss. 619-620 ve Şekil 29.15**
- Çiçekler, meyveler ve tohumların işlevlerindeki farklılıklar nelerdir?

Tohumlu bitkilerin göze çarpan büyük çeşitlilikleri, kısmen, bu bitkiler ve diğer bitkilerin içinde evrildikleri farklı ortamlar tarafından şekillendirilmiştir. Bunun gibi, karasal bitkiler de - özelde tohumlu bitkiler- içinde bulundukları ortamları etkilemiştir.

# 29.4 Bitkiler Dünyamızı Nasıl Desteklemektedir?

Yaşam karalara geçtikten sonra, çevreyi şekillendirenler bitkiler olmuştur. Günümüzdeki çevrede angiospermler baskındır. En büyük iki angiosperm kladının temsilcilerini her yerde görmek mümkündür. Monokotiller (**Şekil 29.19**) çimenleri, sukamışlarını, zambakları, orkideleri ve palmiyeleri, dikotiller (**Şekil 29.20**) ise otsu bitkilerin çoğunu (yani odunsu olmayan bitkiler), asmalar, ağaçlar ve çalılar dahil, bilenen bitkilerin çok büyük bir çoğunluğunu içerir. Meşeler, söğütler, fasulyeler, aslanağızları ve ayçiçekleri dikotillerin çok çeşitlilik gösteren bitkileri arasındadır.

Bitkiler ekosistem servislerine -çevrenin, insanların yararlandıkları kaynakları sürdürmesini sağlayan işlemler- çok belirgin etki yaparlar. Bitkilerin toprak, su, atmosfer ve iklim üzerindeki etkileri bu yararlar arasındadır. Bitkiler oksijen üretirler. Aynı zamanda atmosferden karbondioksiti uzaklaştırırlar. Ayrıca toprakların oluşumu ve verimlilikleri üzerinde önemli roller oynarlar. Bitki kökleri toprağı tutarak rüzgar ve su erozyonunu önler. Ayrıca nemi artırarak, gölge oluşturarak ve rüzgarı keserek çeşitli yollarla iklimi ılımanlaştırırlar.

### Tohumlu bitkiler başlıca besin kaynağımızdır

Bitkiler **primer üreticidir**; yani yaptıkları fotosentezle enerji ve karbonu yakalarlar. Böylece kaynakları yalnızca kendi gereksinimleri için değil, aynı zamanda onları yiyen herbivorlar ve omnivorlar, herbivorları yiyen karnivorlar ve omnivorlar ve besin zincirini tamamlayan prokaryotlar ve fungusların kullanılabileceği hale sokarlar. Güvenilir bir besin kaynağı elde etmek için angiospermlerin kültüre alınması insan uygarlığında en ilk basamak olmuştur.

Günümüzde, insan ırkı ve açlık arasında tohumlu on iki bitki türü yer almaktadır: çeltik, hindistancevizi, buğday, mısır, (aynı zamanda darı olarak da isimlendirilir), patates, tatlı



(A) *Phoenix dactylifera*



(B) *Triticum aestivum*



(C) *Hemerocallis* sp.

**29.19 Monokotiller** (A) Palmiyeler birkaç monokotil ağaçlar arasındadır. Hurmalar dünyanın bazı bölgelerinde başlıca besin kaynağıdır. (B) Bu kültür buğdayı ve Şekil 29.10 C'deki fiskiye çimeni gibi çimenler monokotildir. Monokotiller bu gün zambakları gibi bahçe çiçeklerini de içerir. Orkideler (Şekil 29.11B) oldukça beğenilen monokotil çiçekleridir.




**29.20 Dikotiller** (A) Kaktüs ailesi, dikotillerin büyük bir grubudur. Bu grubun Amerika'da 1.500 türü vardır. Bu büyük dantel kaktüsü yılın kısa bir döneminde büyük pembe çiçekler açar. (B) Bu nazik çalı, bir baklagildir ("fasulye ve bezelye familyası"). Baklagiller çok sayıda tür içeren ekonomik olarak önemli bir bitki grubudur. (C) Bu yeşil akdiken, küçük boylu dikotil bir ağaç olup gülleri içeren familyanın bir üyesidir.

patates, kasava (aynı zamanda tapioka ve maniok olarak da isimlendirilir), şekerkamışı, şeker pancarı, fasulye (*Phaeolus vulgaris*) ve muz. Yüzlerce diğer tohumlu bitki besin elde etmek için kültüre alınmaktadır. Fakat, hiçbiri bu on iki önemli bitki arasına girmemektedir.

Gerçekten, insan populasyonunun yarısından fazlası enerjisinin büyük bir kısmını tek bir bitkiden, yani pirinçten (*Oryza sativa*) alır. Pirinç Uzak Doğu'da özellikle önemlidir. Bu bölgede 8.000 yıldan beri kültürü yapılmaktadır. İnsanlar çeltiğin samanını aynı zamanda çatıları örtme, hayvanları besleme ve üstünde yatırmada ve de elbise yapımında kullanırlar. Çeltiğin dane kabukları da gübreden yakıta, pekçok kullanıma sahiptir.

Çok önemli diğer bir angiosperm Hindistan cevizidir (*Cocos nucifera*). Bu bitkinin tohumları bu bölümün başında çizimle gösterilmiştir. Kıyısal tropik bölgelerin bazı kültürlerinde, bu monokotil ağaç "yaşam ağacı" olarak bilinir. Bitkinin her bir toprak üstü kısmı -tohumları, gövdesi (odunu), yaprakları, tomurcukları ve hatta özsuyu- insanlar tarafından kullanılmakta olup değerlidir. Milyonlarca insan, gereksinim duyduğu proteinin büyük bir kısmını Hindistan cevizi tohumlarının "etinden" sağlamaktadır. Hindistan cevizinin "sütü" suyun kıt ya da içilemez olduğu yerlerde yaşamsal öneme sahiptir.

### Tohumlu bitkiler eski çağlardan beri ilaç kaynağı olmuşlardır

İnsanların en eski mesleklerinden biri hekimlik ya da şamanlık -tohumlu bitkilerden elde ettiği ilaçlarla diğerlerini tedavi eden biri- olmuştur. Milattan önce 2700'lerde yaşamış olan efsanevi bir Çin imparatorunun 365 adet tıbbi bitki bildiği söylenmektedir. Her ne kadar bizler de funguslar, likenler ve aktinobakterilerden kökenlenmiş ilaçları kullanıyorsak da, tohumlu bitkiler pekçok tedavinin kaynağıdır. Bunlardan bazıları **Tablo 29.1**'de gösterilmiştir. Sentetik ilaçlardaki aktif maddelerin kimyasal yapıları bile, çoğunlukla bitkilerden izole edilen biyokimyaya dayanır.

Bitki kökenli ilaçlar nasıl keşfedilmiştir? Günümüzde pekçok ilaç bütün dünyadan çok büyük sayıda bitkinin test edilmesiyle bulunmuştur. Bu işlem 1960'larda başlamıştır. Bunun bir örneği önemli bir kanser ilacı olan taksoldür. 1962'ye kadar test edilen sayısız bitki örneği arasında Pasifik porsukağacı (*Taxus brevifolia*) kemirgen tümörlerine karşı testlerde anti tümör aktivitesi göstermiştir. Taksolün aktif maddesi 1971'de izole edilmiş ve insan kanserlerine karşı 1977'de test edilmiştir. 16 yıl sonra, Birleşik Devletler Besin ve İlaç Kurumu insanlarda kullanımını onaylamıştır. Taksol, şu an diğer bazı kanser tiplerinin yanında akciğer ve rahim kanserlerinin tedavisinde yaygın olarak kullanılmaktadır.

## TABLO 29.1

### Bazı Tıbbi Bitkiler ve Ürünleri

| ÜRÜN | KAYNAK BİTKİ | TIBBİ UYGULAMA |
|---|---|---|
| Atropin | Dulavrat otu | Göz muayenesinde gözbebeği sulandırıcı |
| Bromelain | Ananas sapı | Doku iltihaplanmasını kontrol edici |
| Digitalin | Yüksükotu | Kalp kası kasılmasını güçlendirici |
| Efedrin | *Sütleğen* | Burun akmasını kolaylaştırıcı |
| Mentol | Japon nanesi | Öksürük iyileştirici |
| Morfin | Afyon | Ağrı kesici |
| Kinin | *Kinkona kabuğu* | Sıtmanın tedavisinde |
| Taksol | Pasifik porsuk ağacı | Rahim ve göğüs kanserlerinin tedavisinde |
| Tubokurarin | Kurare bitkisi | Ameliyatta kas gevşetici |
| Vinkristin | Cezayir menekşesi | Kan ve lif kanseri tedavisinde |

Bitki örneklerinin yaygın bir şekilde taranmasından sonra, sonunda kimyasal yaklaşım daha fazla benimsenmiştir. Otomasyon ve minyatürleştirme işlemlerini kullanan ilaç laboratuvarları taksol ve bitki kökenli diğer ilaçların araştırılması sırasında olduğu gibi, taranan çok sayıda bileşik üretmektedir. Bununla birlikte, şu an, bitkilerin taranmasına ilgi yeniden artmaktadır. Her iki yaklaşım, deneme ve yanılma yaklaşımına dayanmaktadır.

Tıbbi bitkilerin diğer bir önemli kaynağı *etnobotanikçiler* tarafından yapılan çalışmalardır. Etnobotanikçiler, insanların yerel çevrelerinde bitkileri nasıl kullandıkları ve onlara nasıl baktıklarını araştıran kimselerdir. Bu tür çalışmalar dünya genelinde sürmektedir. Sıtmanın tedavisinde kinin kullanılması eski bir örnektir. Onaltıncı yüzyılda, Peru'da, İspanyol rahipleri yerli nüfusun ateşi tedavi etmek için *Cinchona* ağaçlarını kabuklarını kullandıklarını görmüşlerdir. Rahipler sıtmayı tedavi etmek için başarılı bir şekilde kabuğu kullanmışlardır. Bu ilaçla ilgili bilgi Avrupa'ya yayılmış ve 1631'de Roma'da kullanılmıştır. *Cinchona* kabuğunun aktif maddesi -kinin- 1820'de tanımlanmış ve yirminci yüzyıla kadara standart sıtma tedavisinde iş görmüştür.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 29.1 Tohumlu Bitkiler Günümüzün Baskın Bitki Örtüsü Haline Nasıl Gelmişlerdir?

- Odunsu tohumlu eğreltilerin fosilleri iletim demetli tohumlu bitkilerin en ilk kanıtlarıdır. Tohumlu bitkilerin günümüzde **gimnospermler** ve **angiospermler** olmak üzer yaşayan iki grubu bulunmaktadır.
- Bütün tohumlu bitkiler heterosporiktirler ve gametofitleri sporofitlerinden çok daha küçüktür (ve ona bağımlıdır). İnceleyiniz Şekil 29.3
- Bir **tohum taslağı (ovül)** tohumlu bitki megagametofiti ve onu koruyan **integümentten** oluşur. Tohum taslağı bir **tohumu** oluşturur.
- Mikrogametofitlerin **polen taneleri** işlevlerini gerçekleştirmek için sıvı suya gereksinim duymaz. **Tozlaşmadan** sonra bir polen tanesinden bir **polen tüpü** oluşur. Bu tüp uzayarak gametleri megagametofite ulaştırır. İnceleyiniz Şekil 29.5 ve WEB AKTİVİTESİ 29.1
- Tohumlar iyi korunmuştur ve uzun süre dormanside kalabilir. Koşullar uygunlaşınca çimlenebilirler.

### 29.2 Gimnospermlerin Başlıca Grupları Hangileridir?

- Gimnospermler ovaryumlar tarafından korunmayan tohumlar üretirler.
- **Sikaslar**, **ginkgolar**, **gnetofitler** ve **koniferler** başlıca gimnosperm gruplarıdır. İnceleyiniz Şekil 29.2
- Koniferlerin megasporları **megastrobili** olarak isimlendirilen odunsu kozalaklarda, mikrosporlar ise **mikrostrobili** olarak isimlendirilen otsu kozalaklarda üretilir. Polen megagametofite **mikropilden** ulaşır. Mikropil tohum taslağına ait integümentte bulunan bir açıklıktır. İnceleyiniz Şekil 29.8, WEB AKTİVİTESİ 29.2, ANİMASYONLA ÖĞRENME 29.1

### 29.3 Angiospermlerin Başarılarına Hangi Özellikleri Katkı Yapmıştır?

- Yalnızca angiospermler çiçek ve **meyvelere** sahiptir
- Angiospermlerin tohum taslakları (ovüler) ve tohumları **karpeller** tarafından kuşatılmıştır ve korunmaktadır. İnceleyiniz Şekil 29.12.
- Angiospermlerde çifte **döllenme** görülür. Bunu sonucunda bir zigot ve **endosperm** (türlerin çoğunda triploiddir). İnceleyiniz Şekil 29.15, ANİMASYONLA ÖĞRENME 29.2
- Angiospermlerin ksilemi ve flöemi gimnospermlerinkinden daha gelişmiştir ve daha verimlidir. Angiospermlerin ksilemindeki **trakeler** su taşınmasında iş görür. Angiosperm ksilemindeki **lifler** ise yapısal destekte önemli roller oynar.
- Bir çiçeğin ucundan kaidesine doğru, **pistil**, **stamenler**, **petaller** ve **sepaller** gibi çiçek organları yer alır. Stamenler **anterlerdeki** mikrosporangiyumları taşırlar. Pistil (bir ya da daha fazla karpelden oluşmuş) **tohum taslaklarını** (ovül) içeren bir ovaryum içerirler. Stigma pistilin kabul edici yüzeyidir. Çiçek organları **reseptakulumun** üzerinde yer alır. İnceleyiniz Şekil 29.5
- Hem megasporangiyumları ve hem de mikrosporangiyumlara sahip olan bir çiçek **tam çiçek** olarak isimlendirilir; diğer bütün çiçekler **eksik çiçektir**. Çiçekler bir *infloresans* şeklinde grup halinde bulunabilirler. Çiçekler rüzgarla ya da hayvanlarla tozlaşabilirler.
- Bir **monoik** tür, aynı bitki üstünde megasporangiyumlara ve mikrosporangiyumlara sahiptir. Bir **dioik** türde ise megasporangiyumlar ve mikrosporangiyumlar farklı bitkilerin üstünde yer alır.
- Angiospermlerin türce en zengin kladları **monokotiller** ve **dikotillerdir**. Manolyalar monokotiller ve dikotillerin kardeş grubudur. İnceleyiniz Şekil 29.17
- Angiospermler arasındaki en eski ayrılma *Amborella* cinsinin tek bir türü ve çiçekli bitkilerin geri kalanları arasında görülür.

### 29.4 Bitkiler, Dünyamızı Nasıl Desteklemektedir?

- Bitkiler, toprağı, suyu, hava kalitesini ve iklimi, etkileyen **ekosistem hizmetleri** verirler.
- Bitkiler **primer** üreticidirler. Bu nedenle bütün besin zincirinin temelini oluştururlar.
- Bitkiler çok sayıda tıbbi ürün sağlarlar. İnceleyiniz Tablo 29.1

## DENEME TESTİ

1. Tohumlu bitkiler ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Tohumlar yalnızca çiçekli bitkiler (angiospermler) tarafından üretilirler.
   *b.* Sporofit jenerasyon, eğreltilere göre, tohumlu bitkiler daha fazla indirgenmiştir.
   *c.* Tohumlu bitkilerin gametofitleri sporofitten bağımsızdır.
   *d.* Bütün tohumlu bitkiler heterosporiktirler.
   *e.* Tohumlu bitkilerin zigotu gametofit oluşturmak için tekrarlı olarak bölünür.
2. Gimnospermler,
   *a.* günümüzde bütün karalarda baskındırlar
   *b.* kara kütlelerinde asla baskınlık oluşturmazlar
   *c.* sekonder büyüme gösterirler.
   *d.* hepsi trakelere sahiptir.
   *e.* sporangiyum bulunmaz.
3. Koniferler,
   *a.* mikrostrobililerde tohum taslaklarını, megastrobililerde ise polen üretirler.
   *b.* döllenme için sıvıya bağımlıdırlar.
   *c.* triploid bir endosperme sahiptirler.
   *d.* iki spermi serbest bırakan polen tüplerine sahiptirler.
   *e.* trakelere sahiptirler.
4. Angisopermlerin çoğu,
   *a.* bir karpelle kuşatılmış tohumlara sahiptirler.
   *b.* iki yumurta ve bir spermin birleşmesi ile triploid endosperm üretirler.
   *c.* sekonder büyüme göstermezler.
   *d.* iki tip kozalak taşırlar.
   *e.* çiçeksizdirler.
5. Çiçeklerle ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi *söylenemez*?
   *a.* Polen anterlerde üretilir.
   *b.* Poleni stigma kabul eder.
   *c.* Bir infloresens bir çiçek kümesidir.
   *d.* Aynı bitki üstünde dişi ve erkek çiçeklerin bulunduğu bir tür dioiktir.
   *e.* Hem megasproangiyumlar hem de mikrospsorangiyumlara sahip bir çiçek tam çiçek olarak isimlendirilir.
6. Meyvelerle ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi *söylenemez*?
   *a.* Ovaryumlardan gelişirler.
   *b.* Diğer çiçek kısımlarını içerebilirler.
   *c.* Agregat (multiple) bir meyve tek bir çiçeğin birkaç karpelinden oluşabilir.
   *d.* Yalnızca angiospermler tarafından üretilirler.
   *e.* Kiraz basit bit meyvedir.
7. Bir angiosperm poleni ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi *söylenemez*?
   *a.* Erkek gametofittir.
   *b.* Haploiddir.
   *c.* Uzun bir tüp oluşturur.
   *d.* Karpelle etkileşir.
   *e.* Mikrosporaniyumu oluşturur.
8. Karpellerle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *söylenemez*?
   *a.* Yapraklardan oluştukları düşünülmektedir.
   *b.* Megasporangiyumları taşırlar.
   *c.* Bir pistil oluşturmak için birleşebilirler.
   *d.* Çiçek organlarıdır.
   *e.* Tam çiçeklerde bulunmazlar.
9. *Amborella*,
   *a.* ilk çiçekli bitkidir.
   *b.* ilk gimnosperm kladına dahildir.
   *c.* diğer bütün canlı angiospermlerin kardeş gurubudur.
   *d.* bir dikotildir.
   *e.* ksileminde trakeler bulunur.
10. Dikotiller,
    *a.* çok sayıda otsu bitkiyi, asmaları, çalıları ve ağaçları içerirler.
    *b.* ve monokotiller yalnızca ortadan kalkmış angiosperm kaldlarıdır.
    *c.* bir klad değillerdir.
    *d.* manolyaları içerirler.
    *e.* orkideleri ve palmiyeleri içerirler.

## TARTIŞMA

1. Tohumlu bitki türlerinin çoğunda, megasporangiyumdaki mayoz ürünlerinden yalnızca biri yaşar. Bu ne tür bir avantaj sağlar?
2. Angisopermlerin karasal ortamlara yerleşmelerini sağlayan büyük başarının nedenini açıklayınız.
3. Pekçok yerde, büyük gimnospermler büyük angiospermlerden daha baskındırlar. Gimnospermler hangi koşullarda avantajlıdırlar, niçin?
4. Bütün çiçekler aşağıdaki çiçek organlarının hepsine sahip değildir: sepaller, petaller, stamenler ve karpeller. Hangi çiçek organı ya da organları, en küçük sayıda çiçek organı tipine sahip çiçeklerde bulunabilir? Hem tek bir çiçek hem de tek bir tür için olasılıkları tartışınız.
5. Angiospermlerin kökeni, ilk kez Charles Darwin'in de söylediği gibi, " kahreden bir gizem" olarak kalmıştır. En eski olduğu bilinen angiosperm fosili Jurasik sonlarına aittir. Ancak, angiospermlerin kardeş grubu olan gimnospermlere ait en eski fosillerin ise en erken Karboniferlerin sonuna (yaklaşık 150 milyon yıl önce) ait olduğu bilinmektedir. Bu iki kardeş grubun, tohumlu bitki ağacında tek bir ayrışma sonucu aynı anda oluştukları düşünüldüğünde, daha önce oluşan angiosperm fosillerinin bulunmayışını nasıl açıklarsınız?

## EK ARAŞTIRMA

Özel bir orkide türünün çiçekleri uzun ve tüpsü olup, tozlaştırıcı böcekler nektar almak için hortumlarını bu çiçeğin içine uzatırlar. Bu tüpsü çiçeklerin boyları farklı habitatlarda farklılık göstermektedir. Bu durum açık olarak, yerel tozlaştırıcıların hortum uzunluğu ile arasında bir ilişki olduğunu göstermektedir. Polenin çiçeğe taşınması açısından, bu ilişkinin üreme başarısını artırdığı yönündeki bir hipotezi nasıl test edersiniz?

# 30 Funguslar: Geri Dönüştürücüler, Patojenler, Parazitler ve Bitki Partnerleri

## Striga İle Savaşan Bir Mantar

Şu anda 25 ülkede 300 milyondan fazla Afrikalı sıkıntı çekmektedir. Çünkü bu insanların kültür bitkilerini *Striga* isimli parazitik bir çiçekli bitki istila etmiştir. *Striga*, Afrika'nın alt Sahrası'nda sorgum, mısır ve darıya saldırmıştır. Ürün kaybına bağlı yıllık kaybın 7 Milyar Dolar olduğu hesaplanmaktadır.

Kanadalı, bir grup bilim insanı, *Striga* sorununa biyolojik bir çözüm bulmuştur. Bu bilim insanları, birkaç üstün özelliği bulunan bir fungus ırkını- *Fusarium oxysproum* isimli bir küf- izole etmişlerdir. Bu özeliklerden ilki bu küf, *Striga*'nın üstünde büyümekte ve bu parazitik bitkiyi önemli bir oranda öldürmektedir. İkincisi, fungus *Striga*'nın paraziti olduğu kültür bitkisine saldırmamaktadır. Ve son olarak, *F. oxysporum* insanlara zehirli değildir. Bu bulgudan sonra alanda yapılan çalışmalarda, bilim insanları *F. oxysporum* türünü *Striga*'ya uygulanması için bir teknik geliştirmişlerdir. Bu fungusu kültür bitkilerine uygulayan çiftçiler, *Striga* kontrol altında tutulduğundan, verimlilikte artışla ödüllendirilmişlerdir.

*Striga* hikayesini çok farklı bir kapsamda -belirli tipteki çiçekli bir bitkinin ortadan kaldırılmasında- tekrarlamak mümkün olabilir. *F. oxysporum*'un farklı bir ırkı, tercihan bir kokain kaynağı olan koka bitkilerine saldırmaktadır. *F. oxysporum*'un Güney Amerika'nın And Bölgesi'nde ve dünyanın diğer yerlerinde kullanımı ile ilgili tartışmalı bir öneri getirilmiştir; bununla birlikte, fungusun yalnızca coca bitkisini enfekte edici özgünlüğü net değildir. Konukçuya özgünlüğün derecesinin bilinmesi yaşamsal önemdedir. Çünkü *F. oxysporum*'un doğada ortaya çıkan bazı ırkları dünyanın çeşitli kısımlarında önemli kültür bitkilerine saldırmaktadır. Bu bitki patojeninin geniş ölçekli yayılmasına neden olacak şekilde kullanılması hedef oluşturmayan pekçok bitki türü için beklenmedik sonuçlar doğurabilir.

Funguslar aynı zamanda hayvansal zararlılarla savaşta da kullanılabilir. Araştırma ekipleri 2005'te, *Beauveria bassiana* ve *Metarhizium anisoplia* isimli iki fungusun, sivrisinek ağlarına uygulandıklarında, sıtma taşıyan sivrisinekleri öldürdüklerini göstermişlerdir. Bazı funguslar, önceden termit ve yaprak biti gibi böcek zararlılarına karşı kullanılmaktadır. Şu ana kadar yürütülen araştırmada, funguslara karşı direnç gösteren böcek zararlısı bilinmemek-



**Patojenik Fungus, Parazitik Bitki**
*Fusarium oxysporum* isimli fungus, kültür bitkilerine saldıran parazitik bir bitki olan *Striga*'nın potansiyel bir patojenidir. Fungusun sporları mavi gösterilmiştir; fungusun filamentleri (iplikçikleri) ten rengindedir. Her iki renk, taramalı elektron mikroskobunda çekilmiş bu fotoğrafa eklenmiştir.



**Yabancı Bir Yemek** Üreme yapısı, sapın üzerinde büyüyen tropikal bir fungus. Bu sap, bir karıncanın sindirdiği bir spordan oluşmuş konukçunun içinde gelişmiş karıncanın cesedinden dışa çıkmıştır.

tedir (DDT ve diğer pestisitlere karşı yapabildikleri gibi).

Kuşkusuz, fungus, üzerinde yaşayabileceği organizma bulmak için insanların yardımına muhtaç değildir. Karıncalar gibi uygun hayvansal konukçular tarafından yutulan fungus sporları konukçunun bağırsağında çimlenebilir ve içsel bir parazite dönüşebilir. Fungusun varlığından habersiz olan konukçulundan besin maddelerini absorblayan bu funguslar sonuçta konukçuyu öldürebilir ve yeni konukçulara bulaşan yeni sporlar üretebilir.

Funguslar diğer organizmalarla çeşitli şekillerde etkileşebilir. Bunların bir kısmı diğer organizmalara yararlı, diğerleri zararsız olabilir. Çalışmamıza başlarken, fungusların bitkilere göre, hayvanlarla daha yakın akraba olduklarını hatırlayınız. Bu, küfler ve şapkalı mantarların, Bölüm 29'da tartışılan bitkilere göre, sizinle daha yakın akraba oldukları anlamına gelmektedir.

**BU BÖLÜMDE** Fungusların bazı çok ilginç yönlerle diğer ökaryotlardan ayrıldıklarını göreceğiz. Fungusların başlıca altı grubunda ortaya çıkmış vücut şekillerini, vücut yapılarını, üreme yapılarını ve yaşam döngülerini araştıracağız. Ayrıca, bazı fungusların diğer organizmalarla karşılıklı yararlı ilişkilerini de ele alacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI

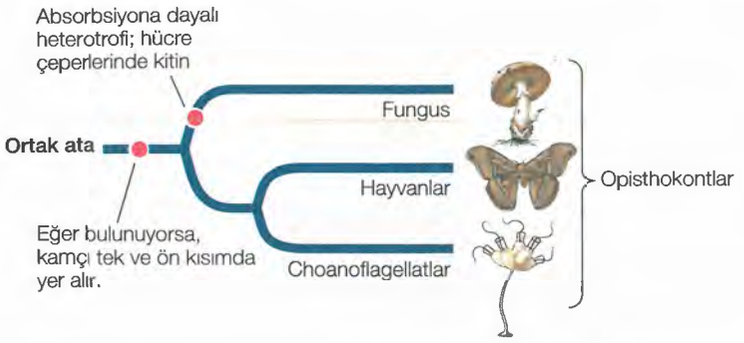

30.1 Fungus Nedir?
30.2 Funguslar Diğer Organizmalarla Nasıl Etkileşirler?
30.3 Fungusların Yaşam Döngüleri Arasında Ne Tür Çeşitlilikler Görülür?
30.4 Funguslar Nasıl Evrilmiş ve Çeşitlenmişlerdir?


# 30.1 Fungus Nedir?

Günümüz funguslarının, tek kamçılı ve bir hücreli bir protistden evrildiklerine inanılmaktadır. Hayvanların olası ortak atasının da kamçılı bir mikrobiyal ökaryot olması olasıdır. Bu kamçılı mikrobiyal ökaryotun günümüzde yaşayan yakalıkamçılılara benzediği düşünülmektedir (bakınız Şekil 27.27). Mevcut kanıtlar, günümüzde yaşayan yakalıkamçılıların, fungusların ve hayvanların, diğer ökaryotların paylaşmadıkları, ortak bir atayı paylaştıklarını göstermektedir. Bu nedenle, bu üç soy birlikte, çoğunlukla *opistokontlar* olarak gruplandırılmaktadır. Absorbsiyon yapabilen heterotrofi ve hücre çeperlerinde kitinin varlığı fungusları diğer *opisthokontlardan* ayıran sinapomorfik özelliklerdir (**Şekil 30.1**). Pekçok gene ait moleküler diziler de opisthokontlar arasındaki bu ilişkileri desteklemektedir. Dolayısıyla funguslar, çok hücreli organizmaların birbirinden bağımsız dört büyük (diğer üçü, bitkiler, kahverengi algler ve hayvanlardır) evrimsel kökeninden birini temsil etmektedir.

Funguslar **absorbsiyona dayalı heterotrofi** ile yaşar: bulundukları ortamdaki besin moleküllerini ayrıştırmak için vücutlarının dışına sindirim enzimleri salgılar ve daha sonra hücrelerinin plazma zarından parçalanma ürünlerini absorblarlar. Absorbsiyona dayalı heterotrofi hemen hemen uygun bütün ortamlarda başarılı olur. Çok sayıda fungus **saprofitik (çürükçül)** olup, ölü organik maddeden besin maddelerini absorblar. Diğerleri ise **parazitiktir**. Bunlar besin maddelerini canlı konukçularından absorblarlar (bu bölümün başında gösterilen karınca gibi). Diğerleri ise **mutualistik** olup, her iki ortağa da yarar sağlayan, diğer organizmalarla yakın birliktelikler oluştururlar.

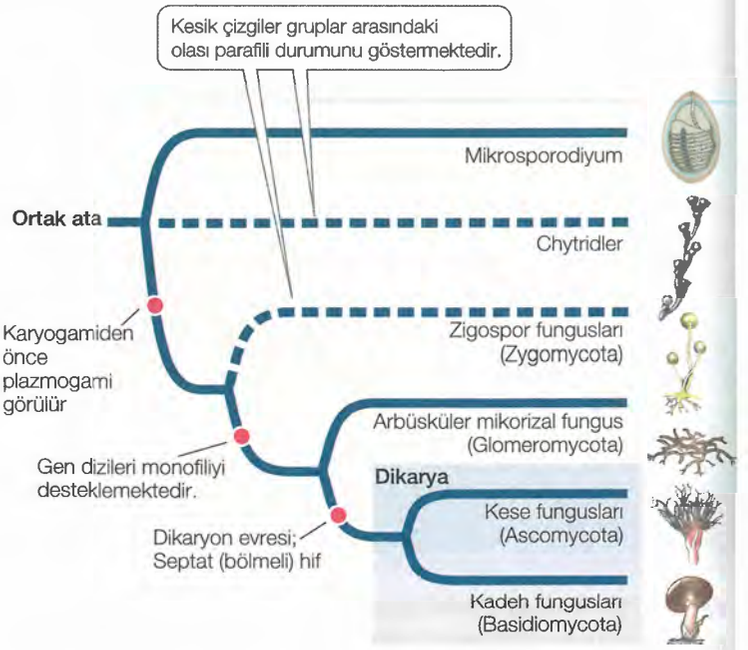
Başlıca altı fungus grubunu tartışacağız (**Tablo 30. 1**): mikrosprodiya, chytridler, zigospor fungusları (Zygomycota), arbüsküler funguslar (Glomeromycota), kese fungusları (Ascomycota) ve kadeh fungusları (Basidiomycota). Chytridler ve zigospor funguslarının monofiletik grupları temsil etmedikleri, bunun yerine birbirinden uzak birkaç akraba soydan oluştukları düşünülmektedir. Bu soylar atasal bazı özellikleri sürdürmektedir. Yine de, bu gruplandırma, fungusları genel olarak tanıtmaya uygun kategorileri temsil etmektedir. Bu iki parafiletik gruplandırmanın içinde monofiletik olduğu düşünülen kladlar Tablo 30.1'de verilmiştir. Başlangıçta, büyük fungus grupları eşeyli üreme şekli ve yapılarına, biraz da diğer morfolojik farklılıklara göre tanımlanmıştır. DNA analizlerine dayalı yeni kanıtlar mikrosporodiyumların fungusların arasında sayılmaları gerektiğini, chytridlerin ve zigospor funguslarının parafiletik, arbüsküler mikoriza funguslarının diğer fungus gruplarından bağımsız, kese fungusları ve kadeh funguslarının ise monofiletik olduklarını göstermektedir (**Şekil 30.2**). Chytridlerin hemen hepsi sucul, ancak diğer gruplar karasaldır.




**30.1 Evrimsel Açıdan Funguslar** Absorbsiyona dayalı heterotrofi ve hücre çeperlerinde kitin bulunuşu fungusları diğer opisthokontlardan ayırır.

## Birhücreli funguslar mayalar olarak bilinir

Fungusların çoğu çok hücrelidir, ancak fungus gruplarının çoğunda bir hücreli türler de bulunur. Zigospor fungusları, kese fungusları ve kadeh fungusları **mayalar** olarak isimlendirilir (Şekil 30.3). Maya evrelerine sahip bazı funguslar da ipliksi bir evre içerirler. Mayalar sıvı ya da nemli ortamlarda yaşar ve besin maddelerini hücre yüzeyleriyle doğrudan absorblarlar. "Maya" terimi organizmaların tek bir taksonomik grubunu değil, birden fazla süreçte ortaya çıkmış olan bir yaşam biçimini ifade eder. Yüksek büyüme hızları ile birlikte, çok sayıda türün kültüre alınabilme kolaylığı, laboratuvarda çalışmak için mayaları ideal organizmalar yapar. Laboratuvar çalışanlarına çok sayıdaki bakterinin sağladığı avantajların aynısını sağlarlar. Ancak, ökaryot olduklarından, genomları ve hücreleri insanlarınkine ve diğer ökaryotlarınkine çok daha fazla benzer.




**30.2 Fungusların Filogenisi** Mikrosporodiyumlar indirgenmiş, parazitik funguslardır. Funguslar arasındaki ilişkileri henüz bilinmemektedir. Diğer pekçok fungus grubunun kardeş grubu ya da chytridlerin ya da zigospor fungusların belli grupları ile daha yakın akraba olabilirler. Kesik çizgiler, chytridlerin ve zigospor funguslarının parafiletik olduklarının göstermektedir. Bu iki resmi olmayan grup içerisindeki ilişkiler (bakınız Tablo 30.1) henüz çözümlenememiştir. Kese fungusları ve kadeh fungusları birlikte Dikarya kladını oluştururlar.

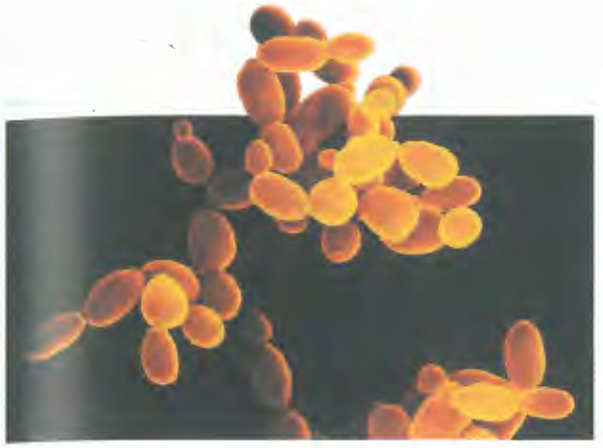
yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 30.1 • Fungusların Filogenisi

## TABLO 30.1

### Fungusların Sınıflandırılması

| GRUP | YAYGIN İSİM | ÖZELLİKLER |
|---|---|---|
| Mikrosporodiyumlar | Microsporidia | Hayvanlarda iç parazitler; bilinen ökaryotlar içinde çok indirgenmiş, en küçük olanlar; konukçuya bulaşmak için polar tüp kullanırlar. |
| Chytridler (parafiletik))[a]<br>Chytridiomycota<br>Neocallimastigomycota<br>Blastocladiomycota | Chytridler | Çoğunlukla sucul ve mikroskobik; zoosporlar kamçılı |
| Zygomycota (parafiletik)[a]<br>Entomophthoromycotina<br>Kickxellomycotina<br>Mucoromycotina<br>Zoopagomycotina | Zygospor fungusu | Üreme yapısı tek hücreli bir zygospor olup, bir zygosporangiyumun içerisinde çok sayıda diploid çekirdek bulunur. |
| Glomeromycota | Arbüsküler mikorizal fungus | Bitki köklerinde arbüsküler mikoriza oluşturur; yalnızca eşeysiz üredikleri bilinmektedir. |
| Ascomycota | Kese fungusu | Eşeyli üremeye yarayan kese benzeri yapı askus olarak bilinir. Askus haploid askosporlar içerir; delikli septumlar var; dikaryon |
| Basidiomycota | Kadeh fungusu | Eşeyli üremeye yarayan yapı bazidiyumdur: Bazidiyum haploid bazidiyosporları destekleyen özelleşmiş bir hifin ucundaki şişkin bir hücre şeklindedir. |

[a]Chytridler ve Zygomycota içinde resmi olarak isimlendirilen grupların her biri monofiletiktir, ancak birbirleri ( ve Microsporodia) ile olan akrabalıkları henüz çözümlenememiştir.



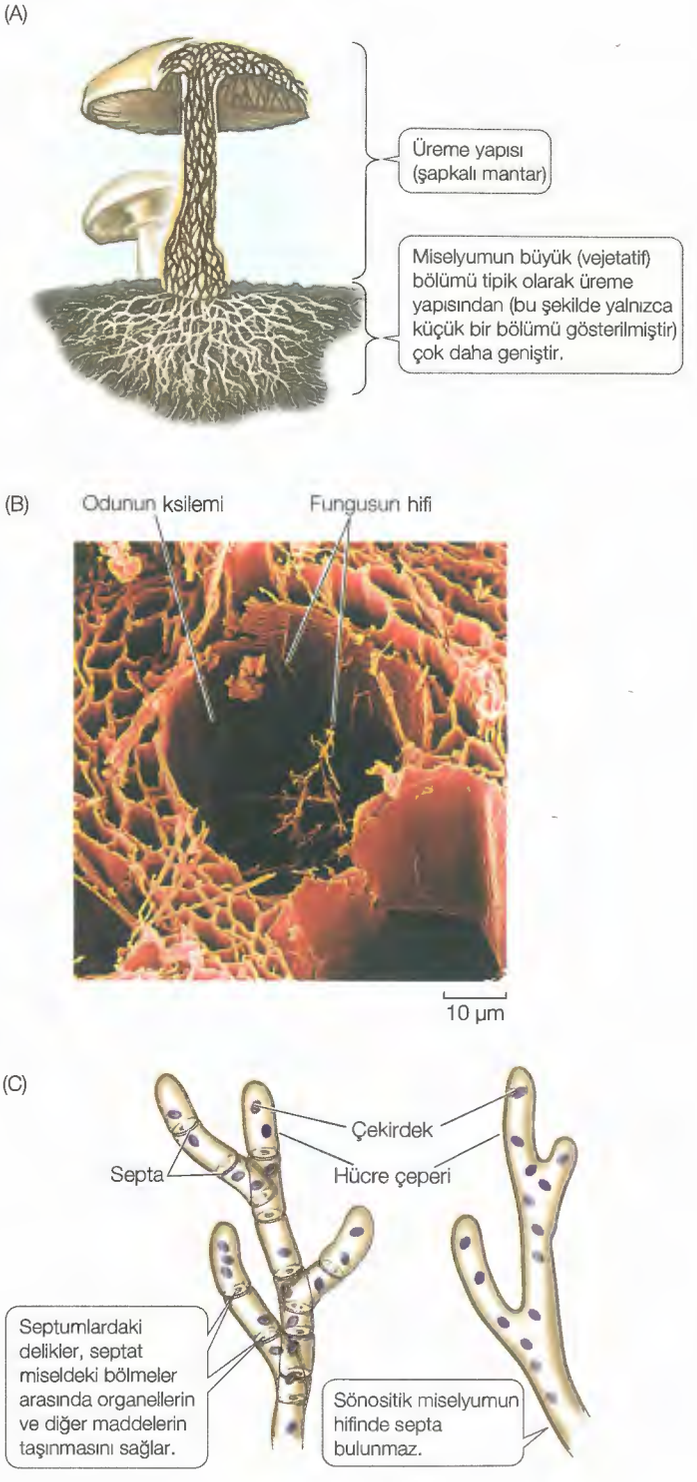

**30.3 Mayalar Birhücreli Funguslardır** Zygospor fungusu, kese fungusu ve kadeh fungusları mayalar olarak bilinir. Mayaların çoğu, bu fotoğrafta görülenler gibi tomurcuklanarak -mitozdan sonra asimetrik hücre bölünmesi- ürerler.

## Çok hücreli fungusun vücudu hiften oluşur

Çok hücreli bir fungusun vücudu **miselyum** (çoğulu *mycelia*) olarak isimlendirilir. Bir miselyum **hif** (çoğulu *hypha*, **Şekil 30.4A,B**) olarak isimlendirilen tüp şeklindeki filamentlerin oluşturduğu kitleden oluşur. Kitinden oluşan mikrofibriller hifin çeperlerini sağlamlaştırır. Kitin, azot içeren bir polisakkarittir. Bazı fungus türlerinde hifler, **septa** (tekili *septum*) olarak isimlendirilen *ve tam olamayan* çeperlerle hücre benzeri bölümlere bölünmüştür. Bu hifler **septat** olarak ifade edilirler. Septa hifteki bölümleri tamamen kapatmaz. Septada yer alan por adı verilen açıklıklar, bölümler arasında organellerin - bazen çekirdeğin- kontrollü bir şekilde hareket etmelerini sağlar (**Şekil 30.4C**). Diğer fungus türlerinde hif septa içermez, ancak yüzlerce çekirdek içerebilir; bu hifler **sönositik** olarak bilinirler. Sönositik durum, yüzlerce kez tekrarlanan çekirdek bölünmeleri sonucunda oluşur. Bu sırada sitokinez oluşmaz.

*Rhizoidler* olarak isimlendirilen, değişime uğramış bazı hifler, bazı fungusları ortamlarına (ölü organizma ya da üzerinde beslendikleri diğer maddeler) bağlar. Bu rhizoidler bitkilerin rhizoidleri ile homolog değildirler. Dolayısıyla su ve mineralleri absorblamak için özelleşmemişlerdir. Bununla birlikte, parazitik funguslar konukçularından besin maddelerini alan, değişime uğramış hifler içerebilirler.

Bir fungusun miselyumundaki toplam hifler (tek bir hifinki değil) günde 1 kilometreden fazla büyüyebilir! Hif besin maddelerini alabilmek için geniş alanlara yayılır ya da zengin bir besin maddesi kaynağını tüketmek için pamuk şeklinde bir araya kümelenir. Bazı fungus gruplarının bazı üyelerinde eşeyli sporlar üretildiğinde, miselyumun kısımları, bir şapkalı mantarınki gibi üreme yapıları şeklinde yeniden düzenlenir. Tek başına, miselyumun kütlesi şapkalı mantarınkinden genellikle çok daha büyüktür. Michigan'da tek bir fungusun miselyumunun yeraltında 15 hektarlık alanı kapladığı belirlenmiştir. Bu hifler bir mavi balinadan daha ağırdır. Bu birey,




**30.4 Miseller Hiflerden Yapılmıştır** (A) Bir kadeh fungusunun üreme yapısı geçicidir. Ancak, besin absorblayan miselyum uzun yaşayabilir ve geniş alanlara yayılabilir. (B) Fungusun hifinin çok küçük bireysel hifleri küçük boşluklara girebilir. Yapay boyanmış bu fotoğrafta, bir kuru kök fungusunun hifi (sarı yapılar) bir kütüğün ksilemindeki açıklıklara ve diğer odunsu dokulara girmektedir. (C) Septat fungal türün hifleri delikli septumlarla organel içeren bölmelere ayrılmıştır. Buna karşın, sönositik hiflerde septa bulunmaz.

yerin üstünde, küme oluşturmuş şapkalı mantar kümesi görünümündedir.

### Funguslar ortamları ile yakın temas kurmuşlardır

Bir fungusun ipliksi hifi, fiziksel rotam ile eşsiz bir temas sağlar. Çok hücreli büyük organizmalarla karşılaştırıldığında, fungusun miselyumun yüzey alanının hacmine göre oranı çok büyüktür. Bu oranın büyük oluşu absorbsiyona dayalı heterotrofi için mükemmel bir uyumdur. Miselyumun bütün yanlarında (üreme yapıları hariç), hifin tamamı ortamdaki besin kaynakları ile yakın temas halindedir.

Yüzey alanı –hacim oranının büyük oluşunun bir dezavantajı vardır. Fungus kurak bir ortamda suyu hızla kaybedebilir. Bu funguslar nemli ortamlarda çok yaygındırlar. Küflerin, şapkalı mantarların ve diğer fungusların nemli ortamlarda büyüme eğilimde olduklarını gözlemiş olmalısınız.

Bazı fungusların diğer bir özelliği, hipertonik ortamlara (çözünmüş madde derişimleri funguslardaki çözünmüş madde derişiminden daha yüksek olan ortamlar; bakınız Kısım 6.3) tolerans gösterebilmeleridir. Pekçok fungus, bakterilere göre, hipertonik ortamlarda daha yaygındır. Örneğin, buzdolabındaki marmelat bakterilerin yaşaması için uygun değildir. Çünkü marmelat, bakterilerin yaşaması için fazla hipertoniktir. Ancak, fungus kolonilerini barındırabilir. Buzdolabında fungusun varlığı, diğer pekçok fungusun diğer bir özelliğini de göstermektedir: ekstrem sıcaklıklara tolerans. Fungusların çoğu -6°C'lik sıcaklığa, diğer bazıları ise 50°C'ye dayanabilir.

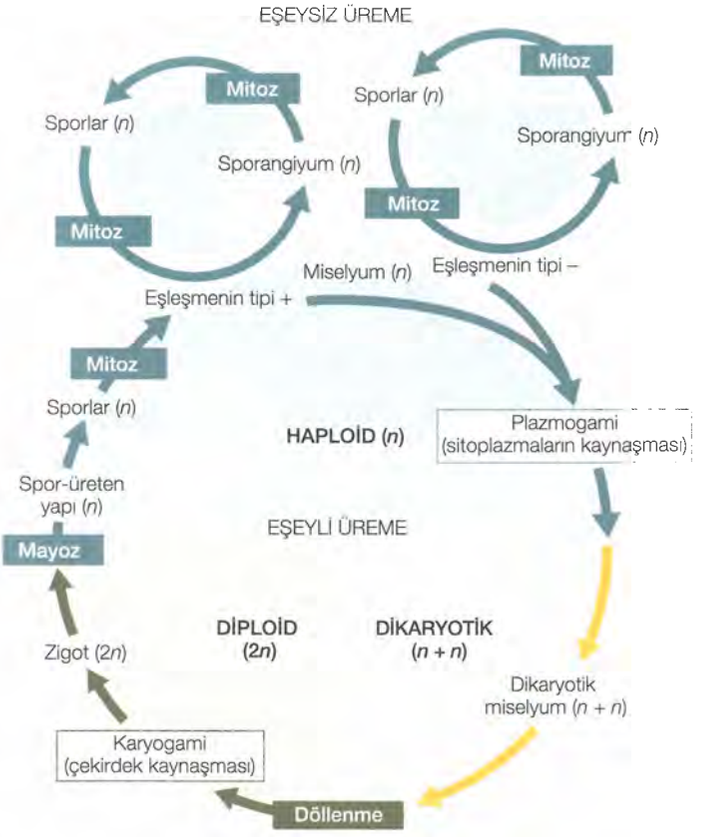
### Funguslar hem eşeyli hem de eşeysiz ürerler

Funguslarda hem eşeysiz hem de eşeyli üreme görülür (**Şekil 30.5**). Eşeysiz üremenin birkaç şekli vardır.

- Sporangiyum olarak isimlendirilen yapıların içinde haploid sporların (genellikle) üretimi.
- Hifin uçlarında haploid sporların üretimi (sporangiyumun içinde kuşatılmamış). Bu tür sporlar *konidiyum* olarak isimlendirilir (Yunanca konis, "*toz*" anlamındadır)
- Birhücreli algler tarafından hücre bölünmesi -ya bir hücrenin iki hücreye göreli eşit bölünmesi (*fizyon)* ya da asimetrik bir hücre bölünmesi. Bu asimetrik hücre bölünmesi sonucunda daha küçük bir kardeş hücre üretilir(*tomurcuklanma*).
- Miselyumun basitçe parçalanması

Funguslarda eşeysiz üreme, üretilen spor miktarı açısından olağanüstüdür. Penisilin antibiyotiğini üreten bir küf olan 2.5 santimetrelik bir penisilin kolonisi, 400 milyon konidiyum üretebilir. Soluduğumuz havada metre küpte 10.00 fungus sporu bulunabilir.

Eşeyli üreme bazı fungus gruplarında seyrektir (ya da hatta bilinmemektedir), ancak diğerlerinde yaygındır. Eşeyli üreme oluşmayabilir ya da biyologların hiçbir zaman gözleyemedikleri kadar seyrektir. Eşeyli üreme evresi bulunmayan türler önceleri ayrı bir taksonomik gruba yerleştirilmiştir. Çünkü eşeyli yaşam döngüsünün, fungusların sınıflandırılmasında önemli olduğu düşünülmüştür. Ancak, şimdi, bu türler diğer fungus türleri ile DNA dizilerinin analizine göre ilişkilendirilmektedirler.




**30.5 Bir Fungusun Yaşam Döngüsünde Eşeysiz ve Eşeyli Üreme** Herhangi bir anda hangi üremenin gerçekleşeceğini çevre koşulları belirleyebilir. Eşeyli evrede, pekçok fungus yalnızca erkek ve dişi bireylerle değil, aynı zamanda kalıtsal olarak birbirinden ayrı eşleşme tipleri (Şeklin üstü) tarafından da belirlenir.

Pekçok fungusta eşeyli üreme ilginç bir ani dönüş gösterir. Çoğunlukla dişi ve erkek yapılar ya da dişi ve erkek bireyler arasında morfolojik bir farklılık yoktur. Bunun yerine, iki ya da *daha fazla* çiftleşen tipler arasında kalıtsal farklılık görülür. Aynı çiftleşme tipinin bireyleri birbiri ile çiftleşemez, ancak aynı türe ait başka bir çiftleşme tipinin bireyleri ile çiftleşebilir. Böylece kendine dölleklik engellenmiş olur. Farklı çiftleşme tiplerinin bireyleri kalıtsal olarak farklıdır. Ancak çoğunlukla görsel ve davranışsal olarak birbirilerinden ayırt edilemezler. Birçok Protista üyesinde de çiftleşme tipi sistemi görülür.

Farklı çiftleşme tiplerinin hifleri (ya da, bir fungus grubunda hareketli hücreler) karşılaşıp kaynaşınca, fungus eşeysel olarak ürer. Çok sayıda fungusta eşeyli üreme ile oluşan zigotun çekirdeği yaşam döngüsündeki tek diploid çekirdektir. Bu çekirdek mayoz geçirerek haploid çekirdekler üretir. Bu haploid çekirdekler sporlara dönüşürler. Ya bu şekilde eşeyli üretilmiş ya da eşeysiz üretilmiş olsun, haploid fungus sporları çimlenir ve çekirdekleri haploid gametleri oluşturmak için mitoz bölünme geçirir.

Funguslarda üremeyi Kısım 30.3'te daha ayrıntılı inceleyeceğiz.

## 30.1 ÖZET

**Fungus hifinin hızlı büyümesi ve yüzey alanı-hacim oranının büyük oluşu, fungusun nemli ortamlarda absorblayıcı heterotrofi göstermesini sağlar. Funguslarda hem eşeysiz hem de eşeyli üreme görülür; eşeyli üreme farklı çiftleşme tipleri arasında gerçekleşir.**

- Fungusun yapısı ve absorblayıcı heterotrofluk arasındaki ilişkiyi açıklayınız. Bakınız s. 627
- Çiftleşen tipler kavramını açıklayınız. Bakınız s. 630

Funguslar sağlıklı ekosistemlerin önemli elemanlarıdır. Fungus diğer organizmalarla çeşitli şekillerde etkileşirler. Bunların bazısı diğer organizmalara zararlı, bazısı ise yararlıdır.

## 30.2 Funguslar Diğer Organizmalarla Nasıl Etkileşirler?

Funguslar olmasaydı, gezegenimiz çok farklı olurdu. Dünyayı, birkaç bodur bitki ve içi ölü organizmayla dolmuş sulu bir ortamlar olarak görüntüleyiniz. Dünya'daki çöplerin çoğu funguslar tarafından ayrıştırılır. Ölü organizmalardan besin maddelerini absorblayan organizmalar yalnızca karaları temizlemekle kalmayıp, aynı zamanda mineral besin elementlerinin çevrime sokulmasında da anahtar rol oynarlar. Ayrıca, karasal ortamlara yerleşim, kısmen funguslarının diğer organizmalarla birlikler oluşturmaları ile mümkün olmuştur.

### Çürükçül funguslar gezegenimizdeki karbon döngüsü için kritiktirler

Bakterilerle birlikte, saprofitik funguslar (cansız organik madde ile beslenen) Dünya'daki en büyük ayrıştırıcıdırlar. Dolayısıyla, ayrışmaya ve canlılar tarafından kullanılan elementlerin döngüsüne katkı yaparlar. Örneğin, bir ormanda fungusun hifi yere düşen ağaçlardan besin maddelerini absorblayarak bu ağaçların odunlarını ayrıştırır. Funguslar selüloz ve lignin'in başlıca ayrıştırıcısıdırlar. Selüloz ve lignin bitki hücre duvarlarının ana bileşenidir (bakterilerin çoğu bu maddeleri parçalayamaz). Diğer funguslar keratini ayrıştıran enzimler üreterek saç ve tırnak gibi hayvansal yapıları parçalarlar.

Eğer ayrıştırıcı funguslar olmasaydı, Dünya'daki karbon döngüsü bozulurdu: büyük miktarda karbon atomu orman tabanları ve başka yerlerde tutsak kalacaktı (bakınız Bölüm 58). Oysa, bu karbon atomları solunumla $CO_2$ formunda atmosfere döndürülerek bitkiler tarafından fotosentezde kullanılmaktadır.

Aslında, saprofitik fungus populasyonlarının önemli ölçüde azaldığı dönemler olmuştur. Karbonifer döneminde, tropiklerdeki geniş bataklıklardaki bitkiler ölmüşler ve turba oluşturmaya başlamışlardır (bakınız Kısım 28.4). Turba oluşumu bataklıkları asidikleştirmiştir; bu asitleşme ise fungus populasyonlarını önemli ölçüde azaltmıştır. Turbalar, ayrıştırıcıların büyük ölçüde yok olması sonucunda bataklığın tabanında büyük miktarlarda birikmiş ve zamanla kömüre dönüşmüştür.

Karbonifer'deki azalmanın aksine, funguslar 250 milyon yıl önce Permiyen'in sonunda çok başarılı olmuşlardır. Bu dönemde kıtaların birleşmesi volkanik patlamalara neden olmuş, bu patlamalar ise diğer pekçok organizmanın yok olmasını sonuçlandırmıştır (bakınız Bölüm 25). Fosil kayıtlar, bütün türlerin yüzde 96'sının ortadan kalkmasına karşın, funguslarının iyi geliştiklerini göstermektedir. Bu durum, funguslarının dirençlerini ve ölü bitki ve hayvanların vücutlarındaki elementleri çevrime sokmadaki rollerini göstermektedir.

Saprofitik funguslarının çoğu yapay ortamda büyütülebilir. Dolayısıyla, bu funguslarının tam besin maddesi gereksinimlerini belirlemek için deneme kurmak görece kolaydır. Şekerler saprofitik funguslar için favori karbon kaynağıdır. Funguslarının çoğu azotu, proteinler ya da proteinlerin parçalanma ürünlerinden elde eder. Çok sayıda fungus tek karbon kaynağı olarak nitrat ($NO_3^-$) ya da amonyumu ($NH_4^+$) kullanır. Hiçbir fungus, azotu, bazı bakterilerin ve bitki-bakteri birliklerinin yaptığı gibi doğrudan inorganik azot gazından alamaz. (yani, funguslar azot "fikse" edemezler; bakınız Bölüm 36.4). Beslenme ile ilgili çalışmalar, funguslarının çoğunun bazı vitaminleri sentezleyemediklerini ve bu nedenle yaşadıkları ortamlardan almaları gerektiğini göstermiştir. Bununla birlikte, funguslar hayvanların sentezleyemedikleri bazı vitaminleri sentezlerler. Diğer bütün organizmalar gibi, funguslar aynı zamanda bazı mineral besin elementlerine gereksinim duyarlar.

Bir fungus, kıt bir besin kaynağı ile karşılaşınca ne olur? Hızla ve bolca üremek yaygın bir stratejidir. Koşullar iyileşince, fungus büyük miktarda spor üretir, ancak spor üretim hızı genellikle besin kaynakları azalınca daha da artar. Bu sporlar, koşullar iyileşinceye kadar uyku halinde kalırlar, ya da besin kaynaklarının daha bol olduğu yerlere yayılırlar.

Fungus sporları, yalnızca sayıca bol olmayıp, aynı zamanda aşırı ölçüde küçük olup, rüzgar ya da su ile kolayca yayı-



*Lycoperdon pyriforme*

**30.6 Sporlar Çok Bol Kurtmantarları** (Kadeh funguslarının bir çeşidi) Büyük patlamalarla trilyonlarca sporu çevreye yayar. Ancak, bu sporların çok azı çok uzaklara gidebilir, yaklaşık yüzde 99'u ebevyn kurtmantarlarının 100 m yakınında dökülür.

lırlar (**Şekil 30.6**). Bunun sonucunda, bu sporları üreten bireyler çok uzaklara yayılabilen soylara sahip olurlar. Bu yüzden, fungusları her yerde gördüğümüzde meraklanmak gerekmez.

### Funguslar parazitizm ve avcı ilişkilerinde yer alabilirler

Saprofitik funguslar gereksinim duydukları enerjiyi, karbonu ve azotu doğrudan ölü organik maddeden almalarına karşın, diğer fungus türleri besinlerini parazitik -ve hatta avcılık- ilişkilerinden sağlarlar.

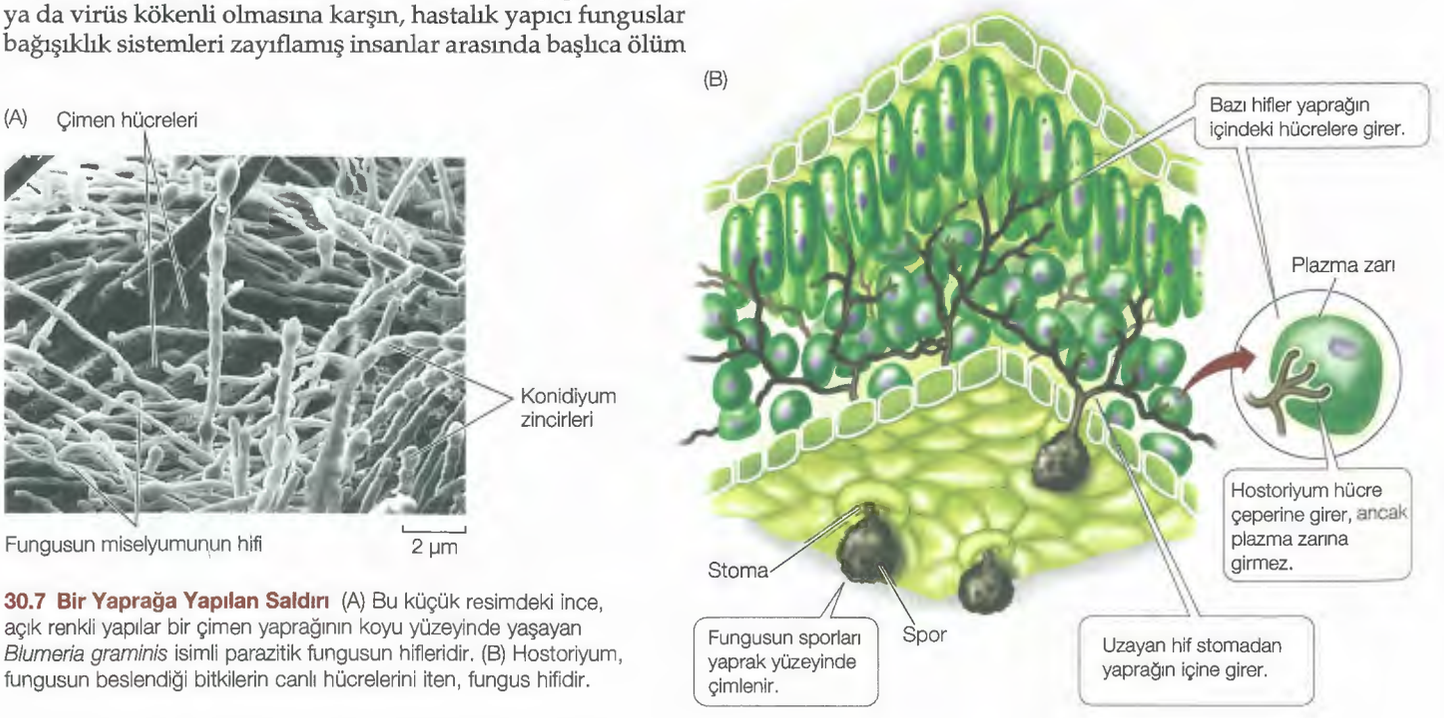
**PARAZİTİK FUNGUSLAR** Biyologlar, konukçu türe bağlı olarak, parazitik fungusları iki gruba ayırırlar. *Fakültatif parazitler* canlı organizmalara saldırabilir, ancak yapay besi yerleri dahil, kendi kendilerine de büyüyebilirler. *Zorunlu parazitler* ise, özellikle bitki türleri olmak üzere, yalnızca canlı konukçularının üzerinde büyüyebilirler. Büyümeleri canlı bir konukçuya bağlı olduğundan, zorunlu parazitlerin beslenme gereksinimleri özeldir.

Fungusun hifinin ipliksi yapıda oluşu, yaşamlarını bitkilerden besin maddelerinin absorbsiyonu için uygun hale getirir. Parazitik bir fungusun ince yapılı hifi bir bitkiye stomalardan, yaralardan ya da bazı durumlarda, doğrudan epidermis hücrelerinin çeperlerinden girebilir (**Şekil 30.7A**). Hif bitkinin içine girince, miselyumu genişletmek için dallanır. Bazı hifler **hostoriyum** (emeç) oluşturur. Hostoriyum hücre çeperini canlı bitki hücrelerine iterek bu hücrelerden besin maddelerini absorblayan uzantılar şeklindedir. Hostoriyumlar hücre çeperlerinin iç kısmındaki bitki hücresi plazma zarlarını parçalamazlar; basitçe zarların içine doğru biri girinti yaparlar. Bu sırada plazma zarları hostoriyumlar için bir eldiven şeklini alır (**Şekil 30.7B**). Bitkinin içinde ya da çoğunlukla bitki için öldürücü olmayan bir simbiyotik ilişkide, bitkinin yüzeyinde üreme yapıları oluşabilir. Bununla birlikte, bazı parazitik funguslar *patojendir*. Besin maddesi elde ettikleri konukçuyu hastalandırır ya da hatta öldürebilirler.

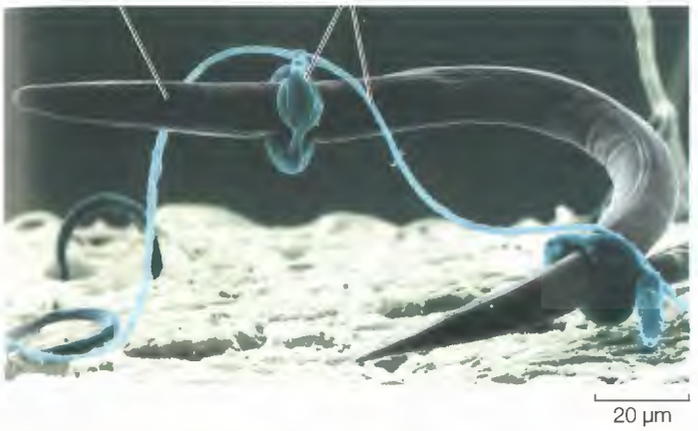
**PATOJEN FUNGUSLAR** İnsan hastalıklarının çoğu, bakteri ya da virüs kökenli olmasına karşın, hastalık yapıcı funguslar bağışıklık sistemleri zayıflamış insanlar arasında başlıca ölüm nedenidir. AIDS'li insanların çoğu fungal hastalıklardan ölür. *Pneumocytis jirovecii*'nin neden olduğu zatürree ya da diğer fungusların neden oldukları tedavi edilemeyen ishal bunlar arasındadır. *Candida albicans* ve diğer bazı mayalar da ciddi hastalıklara neden olur. AIDS'li ya da bağışıklık sistemini baskılayan ilaç alan bir bireydeki özofajitis (yutmayı engelleyen) bunlardandır. Fungusların neden olduğu hastalıklar, dinamik araştırmalara gereksinim gösteren ve giderek büyüyen uluslararası bir sağlık sorunu haline gelmiştir. Bu fungusların temel biyolojilerine ilişkin bilgilerimiz sınırlıdır. Bu durum, neden oldukları insan hastalıklarını tedavi etme yeteneğimizi kısıtlamaktadır. Başka funguslar, saçkıran ve atlet ayağı gibi daha az tehlikeli hastalıklara neden olmaktadırlar.

Amfibi türlerinin dünya genelinde azalmasının, bir chytrid fungusu olan, *Batrachochytrium dendrobatidis* ile ilgisinin bulunduğu saptanmıştır. Genetik analizler, Dünya genelinde amfibilere saldıran fungus populasyonlarının neredeyse genetiksel olarak aynı olduklarını göstermiştir. Bu, gezegenimizde yeni bir fungusun yayıldığını düşündürmektedir. Bu chytridin Güney Afrika'da endemik olduğu görülmektedir. Dünya genelinde yayılımının, Afrika tırnaklı kurbağasının (*Xenopus laevis*) ihracı ile 1930'larda başlamış olabileceği düşünülmektedir. Bu kurbağa türü, bir zamanlar yaygın olarak insanlarda gebelik testinde kullanılmıştır.

Funguslar, kültür bitkilerinde milyarlarca dolarlık kayba neden olan en önemli hastalık yapıcı patojenlerdir. Bakteriler ve virüslerin bitki patojenleri olarak önemleri daha azdır. Buğdayda kara gövde küfü, buğday, mısır ve yulaflardaki diğer hastalıklar fungusların neden oldukları başlıca hastalıklardır. Gövdede kara pas hastalığına *Puccinia graminis* neden olmaktadır. Bu fungus, iki bitki konukçusunu (buğday ve kadıntuzluğu) kapsayan, karmaşık bir yaşam döngüsüne sahiptir. *P. graminis*, Kanada ve Birleşik Devletlerde 1935'teki bir salgında, bütün buğday ürününün kaybının yaklaşık dörtte birinden sorumludur. Bununla birlikte, bu bölümün başında görmüş olduğumuz gibi, bazı yabani ot türlerini öldüren hastalık yapıcı funguslar tarım için yararlı da olabilir.




**30.7 Bir Yaprağa Yapılan Saldırı** (A) Bu küçük resimdeki ince, açık renkli yapılar bir çimen yaprağının koyu yüzeyinde yaşayan *Blumeria graminis* isimli parazitik fungusun hifleridir. (B) Hostoriyum, fungusun beslendiği bitkilerin canlı hücrelerini iten, fungus hifidir.




**30.8 Bazı Funguslar Avcıdır** Toprakta yaşayan *Arthrobotrys dactyloides* isimli fungusun hifleri bir nematodu yakalarken.

**AVCI FUNGUSLAR** Bazı funguslar, yakındaki mikroskobik birhücrelileri ya da hayvanları yakalarlar. Dolayısıyla, aktif avcılar olarak iş görmelerini sağlayan uyumlara sahiptirler. Hiflerden yapışkan bir madde salgılanması funguslarda görülen en yaygın avcılık stratejilerindendir. Böylece fungusun yanından geçen organizmalar onlara sıkıca yapışırlar. Daha sonra hif hızla avını kuşatır, avın içinde büyür ve dallanır, bütün vücuduna yayılır, besin maddelerini absorblar ve sonuçta onu öldürür.

Bazı *Arthrobotrys*, *Dactylaria* ve *Dactylella* türlerinin oluşturduğu boğma halkası ise daha dramatik bir avlanma şeklidir (**Şekil 30.8**). Bu fungusların hepsi toprakta yaşamaktadır. Nematodlar (yuvarlak solucanlar) toprakta bulunduklarında, bu funguslar bir nematodun çapına tam uygun üç hücreli halkalar oluştururlar. Bu halkalardan birinin içinden sürünerek geçen bir nematod, fungusu uyarır. Bunun sonucunda halkadaki hücreler şişer ve kurdu yakalar. Fungusun hifi, şanssız kurbanı hızla kuşatarak sindirir.

## Bazı funguslar her iki taraf için de yararlı olan ilişkilerde yer alırlar

Funguslar ve diğer organizmalar arasındaki belirgin bazı ilişkiler, her iki ortak için beslenme ile ilgili sonuçlar doğurur. Bu ilişkilerden ikisi oldukça özgün olup, **mutualistik** (her iki ortak için yararlı; bakınız Bölüm 56) olduğu kadar **simbiyotiktir** (iki ortak birbirinin yakınında yaşar ve birbiri ile temas halindedir).

**Likenler**, bir fungusun bir siyanobakteri, tek hücreli fotosentez yapan bir alg ya da her ikisi ile birlikte oluşturduğu birliklerdir. **Mikorizalar** (tekili mikoriza) fungus ve bitki köklerinin oluşturduğu birliklerdir. Bu birliklerde, fungus, fotosentez yapan ortağından organik bileşikleri elde ederken, ona mineral ve su sağlar. Böylece ortağının daha fazla beslenmesini sağlar. Aslında, pekçok bitki bir fungus ortağı olmadığında yetersiz büyür.

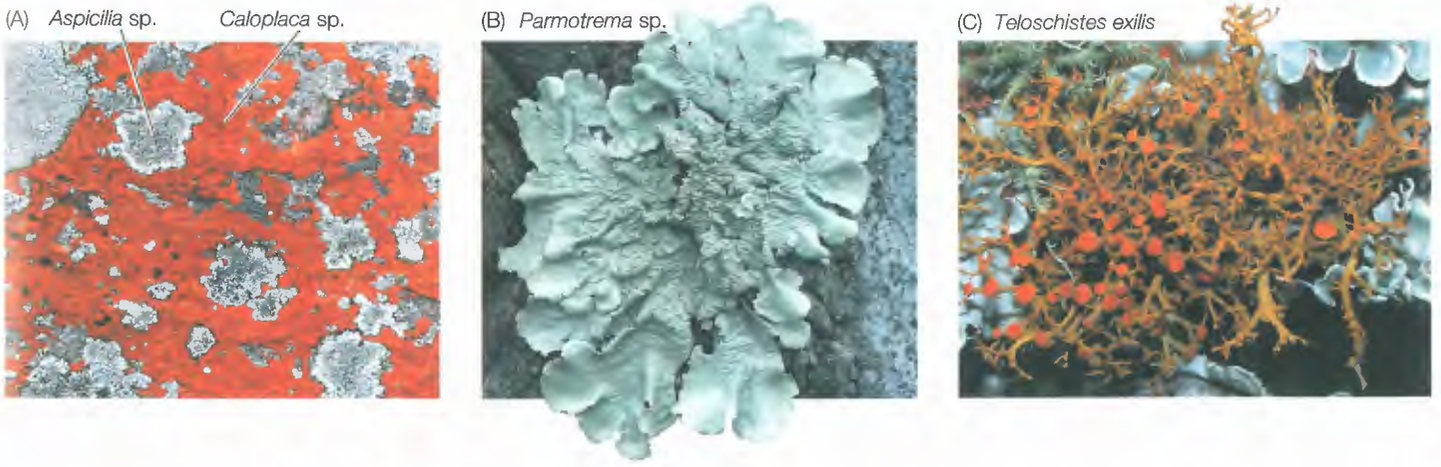
**LİKENLER** Bir liken, tek bir organizmadan oluşmaz. Birbirinden tamamıyla farklı iki organizmanın oluşturduğu bir ağdır: bir fungus ve fotosentez yapan bir mikroorganizma. Bir likeni oluşturan bu organizmalar, birlikte, Dünya'daki en zorlu ortamlarda yaşayabilirler. Örneğin, Antarktika'nın biyotasında, bitkilerinkine göre, yüzlerce kat daha fazla liken türü bulunmaktadır.

Dirençli oluşlarına karşın, likenler hava kirlenmesine çok duyarlıdırlar. Çünkü absorbladıkları herhangi bir zehirli maddeyi dışarıya atamazlar. Bu duyarlılık, likenlerin hava kirlenmesinin iyi indikatörleri olmalarını sağlar. Likenlerin fazla sanayileşmiş bölgelerde ve büyük şehirlerde bulunmamalarının nedeni bu duyarlılıktır.

Likenlerindeki fungus elemanları kese mantarlarıdır (Ascomycota). Ayrıca, kadeh mantarları, mayalar ve bölümün başında değinilen *Fusarium* gibi küfler bu elemanlardandır. Bir likenin fotosentez yapan elemanı genellikle tek hücreli bir alg olmasına karşın, bu bir siyanobakteri de ya da her ikisi de olabilir. Yavaş büyüdüklerinden .- tipik olarak yılda 1 santimden daha az- likenler üzerinde görece daha az çalışılmıştır. Tanımlanmış, yaklaşık 30.000 liken "türü" bulunmaktadır. Bunların her biri, içerdiği fungus elemanına göre isimlendirilir. Bu fungus elemanları bütün fungus türlerinin yüzde 20'sini oluşturabilir. Bu funguslarn bazısı, fotosentez yapan ortağı olmaksızın bağımsız büyüyebilir. Ancak çoğu, bir liken birliğinin dışında gözlenmemiştir.

Likenler bütün açık alanlarda bulunabilir: ağaç kabukları, üstü açık toprak ve çıplak bir kaya. Rengeyiği karayosunu (aslında bir karayosunu değil, bir liken olan *Cladonia subtenius*) Arktik, sub-Arktik ve boreal bölgelerde geniş alanları kaplar. Bu bölgelerde rengeyikleri ve diğer büyük memelilerin beslenmelerinin önemli bir parçasını oluştururlar. Likenler çeşitli şekil ve renklerde olabilirler. *Krustoz* (kabuk benzeri) likenler, yaşadıkları substratların üzerinde renkli toz gibi gözükürler (**Şekil 30.9A**); *folioz* (yapraksı) ve *frutikoz* (çalımsı) likenler gelişmiş yapılı olabilirler (**Şekil 30.9B, C**).

**30.9 Likenlerin Vücut Şekilleri** Likenler dış görünüşlerine göre başlıca üç sınıfa ayrılırlar. (A) Üstü açık bir kayanın sütünde iki krustoz liken büyümektedir. (B) Folioz likenler yapraksı görünümdedirler. (C) "Çalımsı" görünümlü frutikoz likenler kahverengi ya da turuncudurlar.



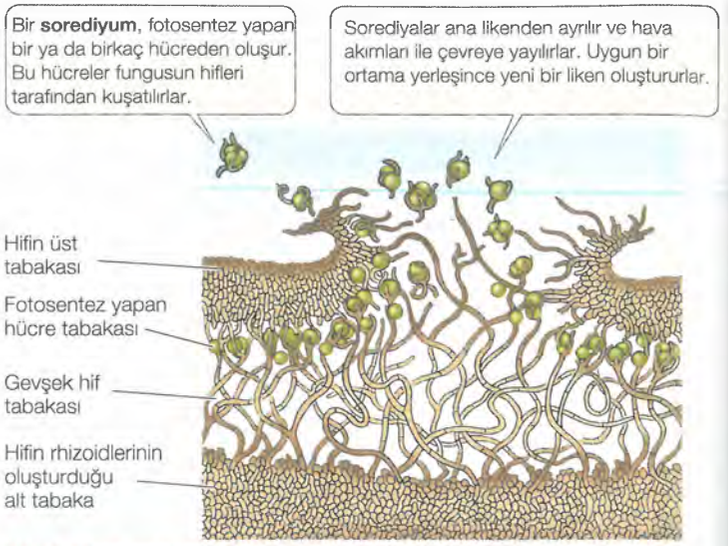
Liken oluşturan organizmalar arası ilişki için en yaygın kabul edilen yorum, bunun, her iki taraf için de yararlı bir simbiyoz (*mutualizm*) olduğudur. Fungusun miselyumunun hifi alg ya da siyanobakteri hücreleri karşısında sıkıca baskılanmış ve hatta bazen plazma zarına girmeden (bitkilerde hastalık yapıcı funguslarda hostoriyum için daha önce tanımlandığı gibi; bakınız Şekil 30.7) onları kuşatmıştır. Bakteri ya da alg hücreleri, bu onur kırıcı koşul altında yaşamakla kalmayıp, büyür ve fotosentez yaparlar. Aslında, bir likendeki alg hücreleri, kendi başına büyüyen benzer hücreler göre, fotosentez ürünlerini daha büyük bir hızda "sızdırır". Likenin fotosentez yapan hücreleri, bir fungus ile birlikte olduğunda, kendi kendilerine daha hızlı büyürler. Bu açıdan bakıldığında, bir likenin fungusunu, fotosentez yapan ortağının bir paraziti olarak görebiliriz. Ancak, likenlerin yaşadıkları pekçok yerde, fotosentez yapan hücreler kendi kendilerine büyüyemezler.

Likenler basit bir şekilde vejetatif yapının (*tallus*) parçalara ayrılması ya da *soredia* (tekili *soredium*) olarak isimlendirilen özelleşmiş yapılarla üreyebilirler. Sorediyum, fungusun hifinin bağlandığı bir ya da birkaç fotosentez yapan hücreden oluşur. Likenden ayrılmış olan sorediyum, hava akımlarıyla saçılabilir ve uygun bir yere ulaştığında, yeni bir liken tallusunu oluşturabilir. Bunun yerine, fungus eşeyli üreme ile haploid sporlar üretebilir. Ancak, bu sporlar tek başlarına saçılırlar ve fotosentez yapan ortağı bunlara eşlik etmez.

Tipik bir folioz likenden alınan bir enine kesitte, fungusun hifinden oluşan sıkılaşmış bir üst bölge, fotosentez yapan bir siyanobakteri ya da alg tabakası, daha gevşek yapılı bir hif tabakası ve son olarak, bütün yapının substrata tutunmasını sağlayan hifin rhizoidi görülür (**Şekil 30.10**). Fungusun hifinin oluşturduğu ağ, fotosentez yapan hücrelerin gereksinim duyduğu bazı besin maddelerini alır ve suyu tutarak bu hücreler için sulu bir ortam sağlar. Fungus ise, alg ya da siyanobakteri hücrelerinin fotosentez ürünlerinden fikse edilmiş karbonu alır.

Likenler çıplak kayalardaki yeni alanların genellikle ilk yerleşimcileridir. Gereksinim duydukları besin maddelerini çoğunu havadan ve tozlardan mineralleri absorblamış olan yağmur suyundan alırlar. Bir liken kurumaya başlarken bir yağmurdan kısa bir süre sonra tekrar büyümeye başlar. Liken büyüdükçe, içinde yaşadığı ortamı hafifçe asidikleştirir ve bu asitlik kayaçların yavaşça parçalanmasına katkı yapar. Bu, toprak oluşumunda ilk basamaktır. Liken daha fazla kuruyunca, fotosentez durur. Bir Likendeki suyun içeriği kuru ağırlığının yüzde 10'undan daha az olabilir. Liken bu noktada aşırı sıcaklıklara karşı çok duyarlı hale gelir.

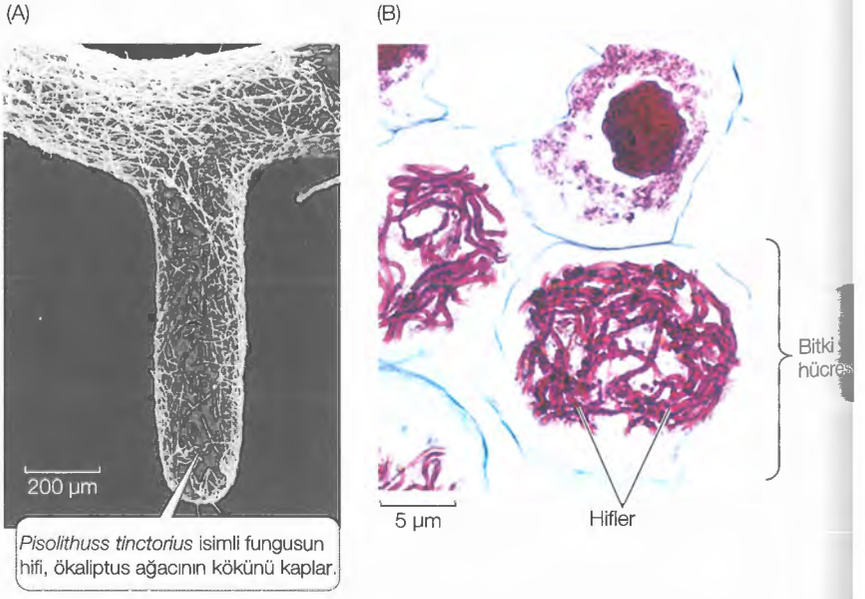
**MİKORİZA** İletim demetli bitkilerin çoğu, funguslarla oluşturdukları simbiyotik birliklere bağımlıdırlar. Bu tür bitkilerin kök tüyleri, yardım olmaksızın, büyümeyi desteklemek için yeterince su ve mineral madde alamazlar. Ancak, bu bitkilerin kökleri genellikle funguslar tarafından enfekte edilir. Bunun sonucunda mikoriza olarak isimlendirilen bir birlik oluşur. Fungusun hifinin bitki hücresinin çeperlerine girip girmemesine bağlı olarak iki tip mikoriza oluşur.




**30.10 Liken anatomisi** Bir folioz likenin tabakalarını gösteren enine bir kesit ve sorediyaların serbest bırakılması.

*Ektomikoriza*'da, fungus köke sarılır ve fungusun kütlesi kökün kütlesi kadar olabilir (**Şekil 30.11A**). Fungusun hifi, kökteki tek tek hücreleri sarar; ancak hücre çeperlerine girmez. Hifler kök çevresindeki bölgede geniş bir ağ oluşturarak yayılırlar. Böylece, toprak hacminin yüzde 25'ine kadarını bu hifler oluşturabilir. Köke tutunan hif, su ve mineraller için absorbsiyon için yüzey alanını artırır. Topraktaki mikoriza kütlesi, kökün yakınındaki suyu bir sünger gibi çeker. Enfekte olmuş kökler karakteristik olarak kısa, şişkinleşmiş ve kadeh şeklindedir. Ayrıca kök tüyleri bulunmaz.

*Arbüsküler mikorizanın* fungal hifleri köke girer ve kök hücrelerinin çeperinin içine geçer. Böylece hücre çeperinin iç kısmında, ancak plazma zarının dış kısmında, arbüsküler (ağaç benzeri) yapılar oluşturur. Bu yapılar, parazitik fungusların




**30.11 Mikorizal Birlikler** (A) Ektomikoriza fungusu bir bitkinin köküne sarılarak, su ve mineral absorbsiyonu için yüzey alanını artırır. (B) Arbüsküler mikorizanın hifi, köke içten bulaşır ve kök hücrelerinin çeperlerine girer, hücre içinde dallanır ve ağaçsı (arbüsküller) yapılar oluşturur. Bu arbüsküller bitkiye besin maddesi sağlar. Hif, hücrenin çekirdeği dışında kalan kısmını doldurur ve plazma zarını parçalamadan içine doğru girer.

hostoriyumları ve likenlerdeki fungusların ve alg hücrelerinin temas noktaları gibi, bitki ve fungus arasındaki başlıca alışveriş bölgeleridir (Şekil 30.11B). Ektomikorizadaki gibi, fungus yaygın bir hif oluşturarak kökün yüzeyinden toprağa yönelir.

Mikoriza birlikleri her iki ortak için de önemlidir. Fungus bitkiden şekerler ve amino asitler formunda, bitkinin gereksinim duyduğu organik bileşikleri elde eder. Buna karşın, fungus, yüzey alanının hacmine göre büyük oluşu ve kılcal köklerin toprağın ince yapısına girebilme yeteneğinde olması nedeniyle, bitkinin su ve mineralleri (özellikle de fosfor) absorblama yeteneğini büyük ölçüde artırır. Fungus aynı zamanda bitkiye bazı bitki hormonlarını sağlar ve onu hastalık yapıcı organizmaların saldırılarına karşı koruyabilir. Aktif arbüsküler mikorizaya sahip bitkiler, tipik olarak az mikoriza geliştirenlere göre, daha yeşil gözükürler. Ayrıca kuraklık ve sıcaklık gibi aşırı ortam koşullarına daha fazla direnç gösterebilirler. Bazı bitki türlerini yeni alanlara sokma çabaları, bu bitkilerin doğal ortamlarından bir parça toprak (olasılıkla mikoriza oluşturmak için gerekli fungusları içeren) konuncaya kadar başarısızlıkla sonuçlanmıştır. Ektomikorizasız ağaçlar bol miktarda besin maddeleri ve su yokluğunda iyi büyüyemezler. Bu nedenle, ormanların sağlığı ektomikoriza oluşturan fungusların varlığına bağlıdır.

Bitki ve fungus arasındaki ortaklık, bitkinin karasal ortamdaki yaşama daha iyi uyum göstermesini sağlar. Mikorizanın evriminin, canlıların karasal ortamlara yerleşmesinde, en önemli tek basamak olduğu düşünülmektedir. Mikorizanın yapısına ait 460 milyon yıllık fosiller bulunmuştur. Karasal bitkilerin en eski soylarını temsil eden bazı ciğerotları (bakınız Kısım 28.4), funguslarla mikoriza ilişkileri oluşturmaktadır.

Kızılcıklar ve orkideler gibi azotça zengin ortamlarda yaşayan bazı bitkiler kaçınılmaz olarak mikorizaya sahiptir. Orkide tohumları, mikoriza oluşturan funguslar onlara bulaşıncaya kadar çimlenmezler. Klorofilsiz bitkiler her zaman mikorizaya sahiptirler. Bu mikorizalar, yeşil, fotosentez yapan bitkilerin köklerini paylaşırlar. Aslında, bu klorofilsiz bitkiler, fungusu bir köprü olarak kullanarak komşu yeşil bitkilerin üstünde beslenirler.

Biyologlar uzun bir süreden beri, köklerin kimyasal bir sinyal salgıladıklarından kuşkulanmışlardır. Bu sinyalin, fungusun mikoriza oluşturmak için bu bitkileri bulmalarını ve kuşatmalarını sağladığı düşünülmüştür. Bu düşünce, 2005 yılında doğrulanmıştır. Araştırıcılar, bir sinyal oluşturan bileşiğini izole etmeyi başarmışlardır. Aynı bileşik, parazitik bitkilerin konukçularına saldırmak için kullandıkları bileşik ile aynı olabilir mi? Bu gerçekten doğrudur. Bu bölümün başında tartışılan *Striga*'nın bu sinyali tam olarak kullanan parazitik bitkilerden biri olduğu gözlenmiştir. Böylece, bir bitki ona yardımcı olan fungusu cezp ederken, zararlı bir paraziti de cezp edebilir. *Striga* ile ilgili hikaye Bölüm 36'nın sonunda sürecektir.

### Endofitik funguslar, bazı bitkileri patojenlere, herbivorlara ve strese karşı korurlar

Bir tropik yağmur ormanında, günde tek bir yaprağa 10.000 daha fazla fungus sporu konar. Bunların bazısı hastalık yapıcıyken, diğerleri bitkiye hiç saldırmaz. Bazıları ise bitkiye yarar sağlamak için onu kuşatır. Bir zarar belirtisine neden olmadan, bitkilerin toprak üstü kısımlarının içerisinde yaşayan funguslar **endofitik funguslar** olarak isimlendirilirler. Son yapılan araştırmalar, endofitik fungusların, bütün karasal ortamlarda bitkilerde bol olarak bulunduklarını göstermiştir.

Endofitik fungus içeren çimenler, içermeyenlere göre, patojenlere, böceklere ve memeli herbivorlara karşı daha dirençlidirler. Bu funguslar, hayvanlara toksik olan alkoloidler (azot içeren bileşikler) üretirler. Bu alkoloidler konukçu bitkiye zarar vermez; aslında, bazı bitkilerin kendileri alkoloid (nikotin gibi) üretir. Fungusların ürettiği bu alkoloidler de konukçu bitkinin, kuraklık ( su kıtlığı) ve tuzluluk gibi stresler dahil, çeşitli tipteki streslere direnme yeteneğini artırır. Bu direnç, tarımda kullanışlıdır.

Bununla birlikte, eğer varsa, endofitik fungusların geniş yapraklı bitkiler için rolü bilinmemektedir. Patojenlere karşı koruma sağlayabilirler ya da basitçe yaprakların içindeki boşluklara yerleşebilirler. Bu süreçte ne bir yarar sağlarla ne de zarar verirler. Aslında, bütün yarar fungus için olabilir.

## 30.2 ÖZET

**Funguslar, zararlı ve yararlı olmak üzere, diğer organizmalarla çeşitli şekillerde etkileşirler. Likenler, bir fungusun bir alg ya da bir siyanobakteri ile oluşturduğu birliklerdir. Mikoriza, fungusların ve bitki köklerinin oluşturduğu birliklerdir; bunlar çok sayıda bitki türünün yaşamlarını sürdürmeleri için zorunludurlar.**

- Dünya'daki karbon döngüsünde fungusların rolü nedir? **Bakınız s. 631**
- Liken birliklerinin yapılarını ve yararlarını açıklayınız. **Bakınız ss. 633-635**
- Bitkiler mikorizanın varlığında neden daha iyi büyürler? **Bakınız s. 635**

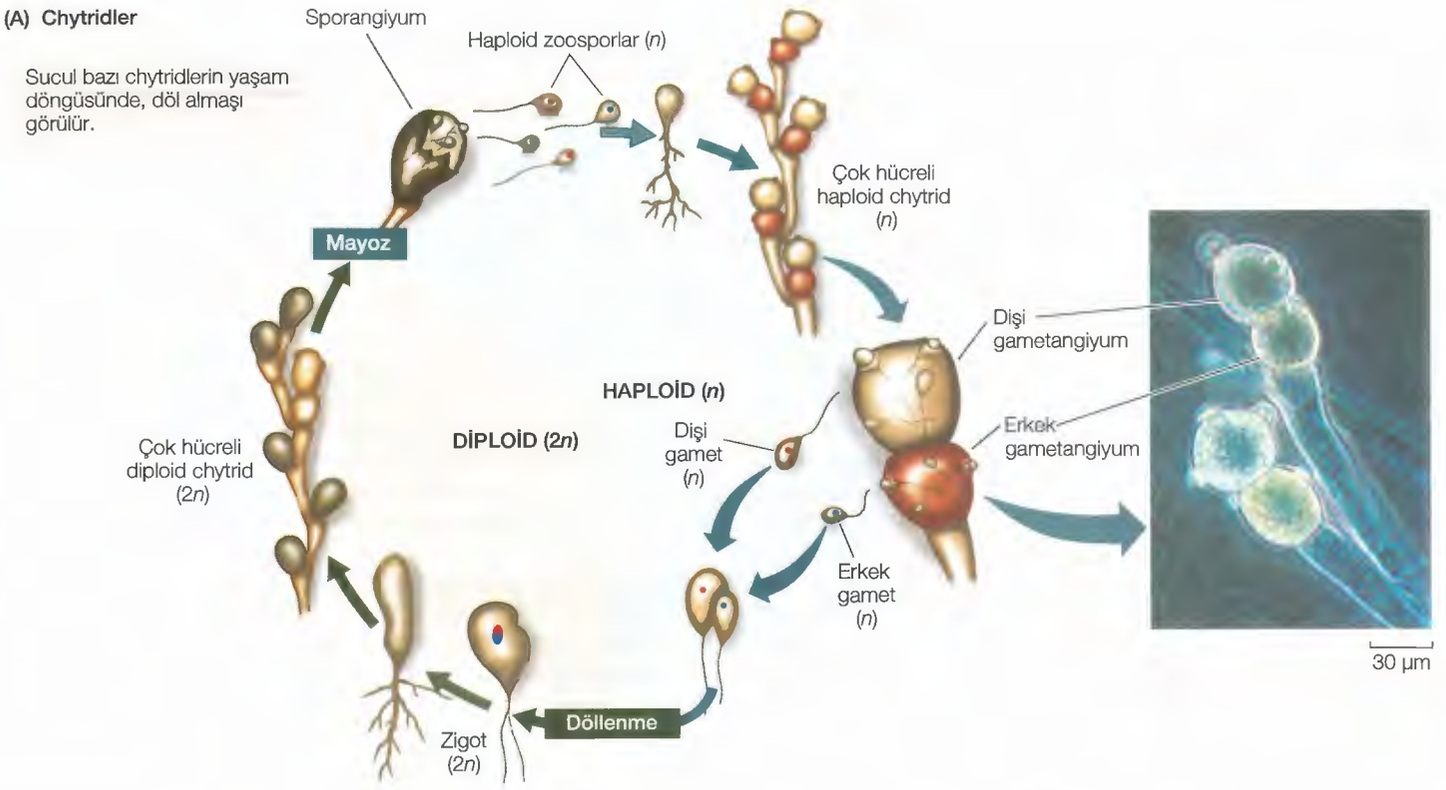
Funguslar arasındaki filogenetik ilişkiler, moleküler tekniklerle gösterilmeden önce, funguslar taksonomik olarak yaşam döngülerine göre gruplandırılmışlardır.

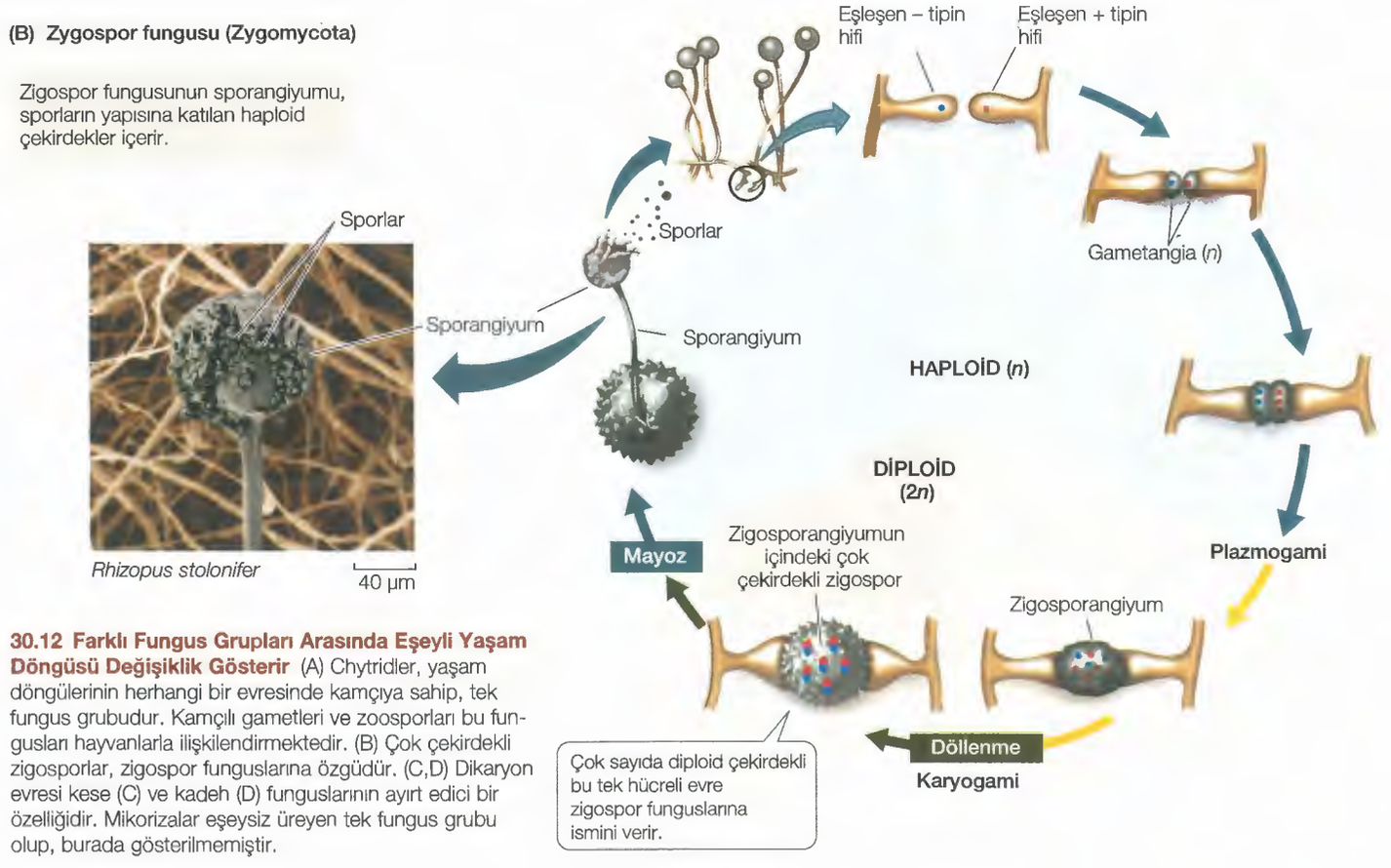
## 30.3 Fungusların Yaşam Döngüleri Arasında Ne Tür Çeşitlilikler Görülür?

Çeşitli fungus gruplarının yaşam döngüleri farklılık gösterir. Bazı chytridler, bütün bitkilerde ve bazı Protista üyelerinde görülen döl almaşlarına sahiptirler. Kese ve kadeh fungusların yaşam döngüleri ise özgündür. Bu özellik *dikaryon* olarak isimlendirilir. Dikaryonda, tek bir hif kalıtsal olarak birbirinden farklı iki çekirdeğe sahiptir. Bu kısımda, ana fungus gruplarının değişik yaşam döngülerini inceleyeceğiz.

### Sucul bazı chytridler arasında döl almaşı görülür

Bitkiler ve birhücrelilerin (bakınız Kısım 28.2) bazı gruplarında ortaya çıkan haploid ($n$) ve çokhücreli diploid ($2n$) döller arasındaki döl almaşı bazı chytrdilerde de görülür (Şekil 30.12A). Döl almaşları diğer fungus grupları için olağan değil-



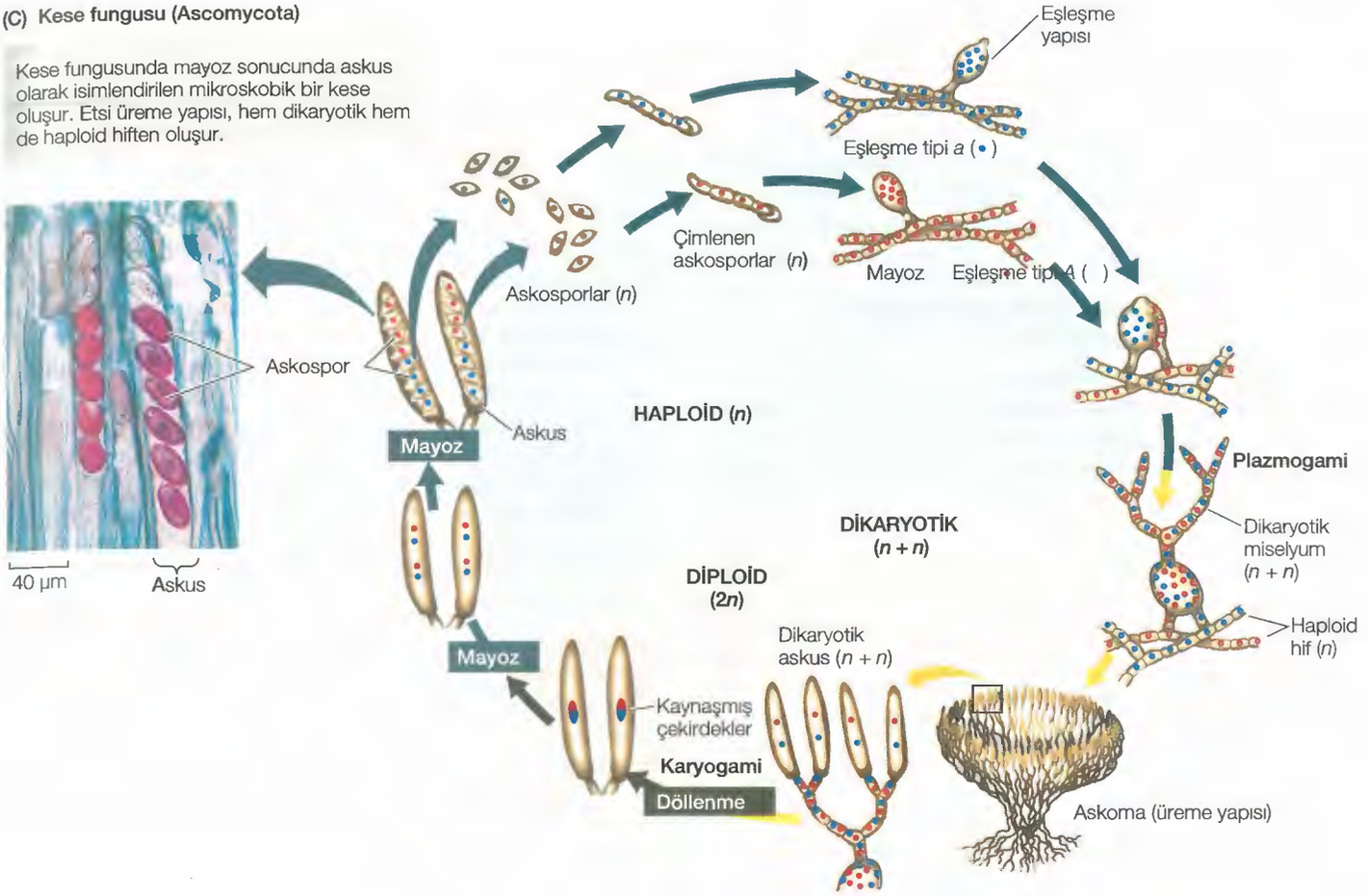




**30.12 Farklı Fungus Grupları Arasında Eşeyli Yaşam Döngüsü Değişiklik Gösterir** (A) Chytridler, yaşam döngülerinin herhangi bir evresinde kamçıya sahip, tek fungus grubudur. Kamçılı gametleri ve zoosporları bu funguslar hayvanlarla ilişkilendirmektedir. (B) Çok çekirdekli zigosporlar, zigospor funguslarına özgüdür. (C,D) Dikaryon evresi kese (C) ve kadeh (D) funguslarının ayırt edici bir özelliğidir. Mikorizalar eşeysiz üreyen tek fungus grubu olup, burada gösterilmemiştir.

**(C) Kese fungusu (Ascomycota)**

Kese fungusunda mayoz sonucunda askus olarak isimlendirilen mikroskobik bir kese oluşur. Etsi üreme yapısı, hem dikaryotik hem de haploid hiften oluşur.

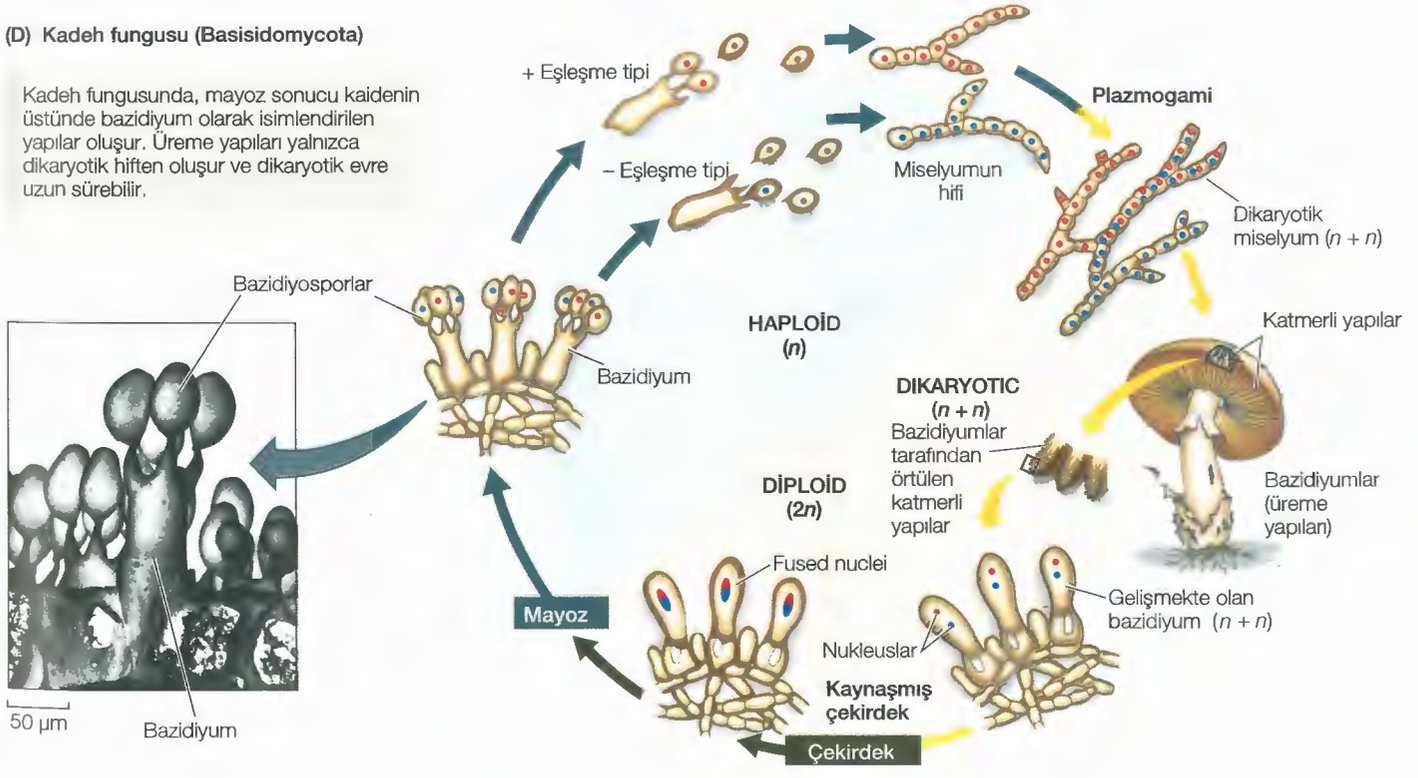



**(D) Kadeh fungusu (Basisidomycota)**

Kadeh fungusunda, mayoz sonucu kaidenin üstünde bazidiyum olarak isimlendirilen yapılar oluşur. Üreme yapıları yalnızca dikaryotik hiften oluşur ve dikaryotik evre uzun sürebilir.



dir. Sucul olan bazal chytridler kamçılı gametlere ve sporlara sahiptir. Karasal funguslarda kamçı bulunmaz.

Chytridlerde döl almaşları ne tür sonuçlar doğurur? Çok hücreli haploid organizmalar, zararlı mutasyonlar için "süzücü" olarak iş görebilirler. Bu tür bir mutasyona sahip bir haploid organizma, ölebilecek ve mutant allel diğer nesillere geçirilmeyecektir. Döl almaşları görülen chytridlerde, çok hücreli diploid evre donma ya da kurumaya karşı dirençli bir yapı içerir.

### Karasal funguslarda sitoplazma ve çekirdekler birbirilerinden ayrı kaynaşırlar

Karasal funguslar nemli yerlerde büyümelerine karşın, bunların gamet halindeki çekirdekleri harekeli değildir ve çevreye salınmazlar. Bunun yerine, farklı eşleşme tiplerine ait iki bireyin sitoplazması, bunların çekirdekleri kaynaşmadan (**karyogami**) önce kaynaşırlar (**plazmogami**). Bu nedenle, döllenme için sıvı haldeki su gerekmez.

Zigospor fungusları, eşeyli olarak ürerler. Bunun için, farklı eşleşme tipine sahip iki bireyin birbirlerine komşu hifleri feromonlar yayar. Feromonlar iki hifin birbirine yakınlaşmasını sağlar. Bu hifler gametangiyumları üretirler. Gametangiyumlar bir zigospor oluşturmak için birleşirler (Şekil 30.12B). Belli bir süre sonra, zigosporangiyumun içinde bulunan gamet halindeki çekirdek, tek hücreli ve çok çekirdekli bir zigospor oluşturmak için kaynaşır. Zigospor fungusları isimlerini, bu **zigospordan** alır. Zigosporangiyum, zigosporu koruyan kalın ve çok tabakalı çeper oluşturur. Çok dirençli zigospor, içerdiği çekirdek mayoz geçirmeden ve bir sporangiyum taşıyan sporangiyoforu oluşturmadan önce, aylarca uyku halinde kalabilir. Sporangiyum mayoz ürünlerini içerir: spor şeklinde birleşmiş haploid çekirdek. Bu sporlar çevreye saçılır ve yeni bir haploid hif oluşturmak için çimlenirler.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 30.1 • Dikaryotik bir Fungusun Yaşam Döngüsü

### Dikaryotik koşul kese fungusu ve kadeh fungusunun sinapomorfik bir özelliğidir

Karasal kese ve kadeh funguslarının bazı hifleri, bilinen haploid ve diploid evrelerinkinden farklı bir çekirdek düzenine sahiptir (Şekil 30.12C,D). Bu funguslarda, eşeyli üreme birbirinden farklı iki basamakta başlar: karyogami (çekirdeklerin kaynaşması) plazmogamiden (sitoplazmanın kaynaşması) sonra oluşur. Böylece *kalıtsal olarak birbirinden farklı iki haploid* çekirdek *birlikte bulunur ve aynı hifin içersinde bölünür*. Bu tür bir hif **dikaryon** ("iki çekirdek") olarak isimlendirilir. İki çekirdek birbirinden kalıtsal olarak farklı olduğundan, *heterokaryon* ("farklı çekirdekli") olarak da bilinirler ve *n+n* olarak gösterilirler. Bu dikaryon, birlikte, Dikarya kladına yerleştirilen bu iki grubun bir sinapomorfisidir.

Sonuçta, birbirine kalıtsal olarak benzemeyen bir çift çekirdeğin içinde- her biri birer ebeveynden gelen- özelleşmiş üreme yapıları oluşur ve orijinal "eşleşmeden" uzun bir süre sonra birleşerek zigotu oluştururlar. Diploid zigot çekirdek, mayoz geçirerek dört adet haploid çekirdek oluşturur. Bu çekirdeklerin mitoz bölünme ile oluşan yeni nesilleri sporları oluşturur. Bu sporlar bir sonraki nesli – genellikle bir hif şeklinde- oluşturmak için çimlenirler

Bir dikaryon evreli yaşam döngüsünün alışagelmedik bazı özellikleri vardır. Bunlardan birincisi, gamet *hücreleri* bulunmayıp yalnızca gamet çekirdek*leri* vardır. İkincisi, her ne kadar, her iki ebeveynin genleri dikaryonda bulunur ve ifade edilebilirse de, tek gerçek diploid yapı zigottur. Aslında, hif ne diploid (*2n*) ne de haploittir(*n*); bunun yerine, *dikaryotiktir* (*n+n*). Çekirdeklerden birinde oluşan çekinik, zararlı bir mutasyonu diğer çekirdekteki aynı kromozom üzerindeki normal bir allel telafi eder ve dikaryotik hif çoğunlukla *n* ya da *2n* ürünlerinden farklı özelliklere sahiptir. Dikaryotik koşul fungusların belki de en ayırt edici kalıtsal özelliğidir.

Dikaryotik koşul kese funguslarının çoğunda kısa ömürlü olmakla birlikte, kadeh funguslarında aylarca hatta yıllarca sürebilir. Kadeh fungusları mükemmel bir mekanizmaya sahiptir. Bu mekanizma dikaryotik koşulun yeni hücreler oluşuncaya kadar sürmesini sağlar. Dikaryotik koşulu sürdürmenin sonuçlarında biri, üreme yapıları oluşmadan önce, iki farklı eşleşme tipine ait hiflerin kaynaşma fırsatını artırmasıdır.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 30.2 • Dikaryotik bir Fungusun Yaşam Döngüsü

## 30.3 ÖZET

**Bazı chytrid funguslarında, haploid ve diploid çok hücreli evreler arasında döl almaşları görülür. Zygospor funguslarının yaşam döngüsü çok sayıda diploid çekirdekli dirençli bir spor evresini içerir. Kese ve kadeh fungusları, türemiş bir dikaryotik koşulu paylaşırlar. Bu koşulda kalıtsal olarak farklı iki haploid çekirdek aynı hücrede bulunur.**

- Zigospor funguslarının yaşam döngülerinde zigosporun rolü nedir? Bakınız s. 638
- Plazmogami ve karyogami açısından dikaryozis olayını açıklayınız. Bakınız s. 638

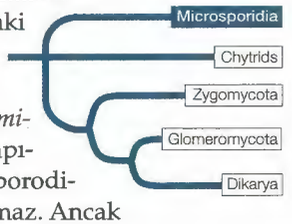
## 30.4 Funguslar Nasıl Evrilmiş ve Çeşitlenmişlerdir?

Bu kısımda, fungusların her bir başlıca grubunu temsil eden örnekleri inceleyeceğiz (bakınız Tablo 30.1). Chytridler ve zigosporlar olarak isimlendirilen, resmi olmayan grupların klad olmadıklarını hatırlayınız, ancak Tablo 30.1'de gösterilen resmi olmayan bu gruplar içerisindeki çeşitli hatların her birinin monofiletik olduğu düşünülmektedir. Ayrıca, Microsporodia, Glomeromycota (arbüsküler mikoriza oluşturan fungus), Ascomycota (kese fungusları) ve Basidiomycota'nın (kadeh fungusları) hepsi kladdır. Son iki grup, Dikarya olarak isimlendirilen monofiletik bir grup oluşturur.

### Mikrosporodiyumlar oldukça indirgenmiş parazitik funguslardır

Mikrosporodiyumlar, kitin içeren çepere sahip tek hücreli funguslardır. Bu funguslar bilinen en küçük ökaryotlar ara-

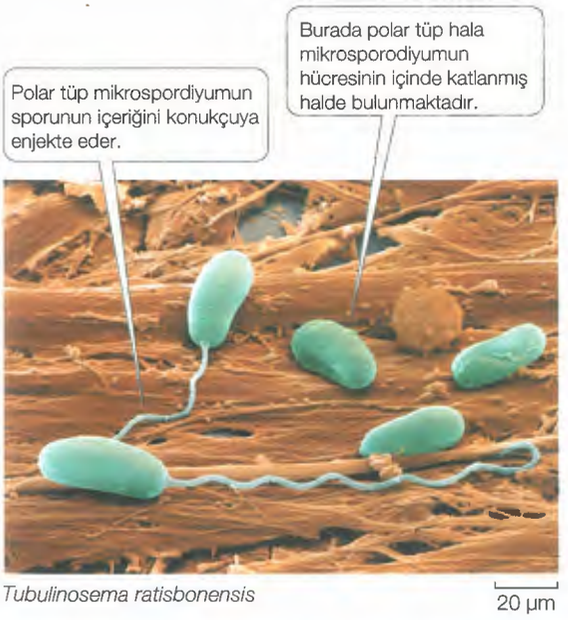
sındadır. Bulaşabilme yeteneğindeki sporları, yalnızca 1-40 um büyüklüğündedir. Yaklaşık 1.500 türü tanımlanmıştır. Ancak pekçok türü olduğu sanılmaktadır.




Bu fungusların ökaryotlar arasındaki ilişkileri uzun yıllar biyologlar için bir bilmece olmuştur.

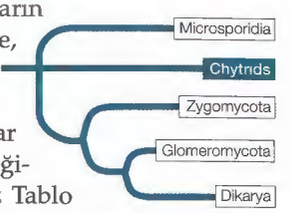
Mitokondrilerden köken almış *mitozom* olarak bilinen indirgenmiş yapılara sahip olmalarına karşın, mikrosporodiyumlarda gerçek mitokondri bulunmaz. Ancak mitokondrinin aksine mitozomlar, DNA içermezler. Mikrosporodiyumlarda mitokondri bulunmadığından, biyologlar başlangıçta bunların, mitokondrinin evrildiği endosimbiyont olayından önce dallanmış ilk ökaryot hat olduklarından kuşkulanmışlardır. Ancak, mitozomun varlığı, bunun doğru olmadığını göstermektedir. Her ne kadar, fungus hatları arasında mikrosporodiyumların tam olarak nereye yerleştirilecekleri hala araştırılmakta ise de, DNA dizi analizleri, mikrosporodiyumların oldukça indirgenmiş, parazitik funguslar olduklarını doğrulamıştır.

Mikrosporodiyumlar, özellikle böcekler, kabuklular ve balıklar olmak üzere, hayvanlarda hücre içi parazitidirler. Bazı türlerinin, insanlar dahil, memelilere de bulaştığı bilinmektedir. Mikrosporodiyum enfeksiyonlarının çoğu konukçularda kronik hastalıklara neden olur. Kilo kaybı, döllenmenin azalması ve yaşam süresinin kısalması bunlar arasındadır. Mikrosporodiyumun sporunun *polar bir tüpü* konukçu hücrenin içine girer ve sporun içerdiği madde konukçu hücreye boşaltılır (**Şekil 30.13**). Daha sonra sporoplazma konukçu hücrede çoğalır ve yeni bulaşıcı sporlar oluşturur. Bazı türlerin yaşam döngüleri karmaşık olup, birden fazla konukçu içerir. Buna karşılık diğer türler tek bir konukçuya bulaşırlar. Bazı böceklerde, parazitik mikrosporodiyumlar dikey taşınırlar (yani, ebeveynden yavrulara).




**30.13 Mikrosporodiyumun Sporları Konukçu Hücrenin Hücrelerine Enjekte Edilir** Mikropsorodiyumun sporlarının polar tüpleri içerdikleri maddeleri konukçunun hücrelerine aktarırlar. Bu tür, insanlar dahil, pekçok hayvana bulaşır.

## Chytridler, kamçıya sahip tek fungus grubudur

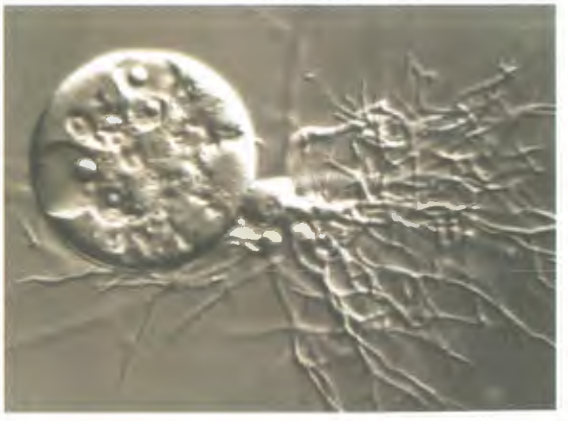



**Chytridler**, bir zamanlar birhücreliler ile birlikte sınıflandırılmış olan sucul mikroorganizmaların bazı hatlarını içerir. Bununla birlikte, morfolojik (başlıca kitinden oluşan hücre çeperleri) ve moleküler kanıtlar, chytridlerin temel funguslar olarak sınıflandırılmaları gerektiğini desteklemektedir. Bu kitapta, biz Tablo 30.1'de chytridler olarak gösterilen ve resmi olarak isimlendirilmiş kladların üçünü de "chytrid" olarak ifade edeceğiz. Ancak bazı mikologlar bu terimi Chytridiomycota olarak isimlendirilen belli bir kladı ifade etmede kullanırlar. Chytridlerin üç taksonomik grubu arasında tanımlanmış 1.000'den fazla tür bulunmaktadır.

Hayvanlar gibi (ve diğer pekçok ökaryotlar gibi), chytridlerin çoğu kamçılı gametlere sahiptir. Bu özelliğe sahip oluşları, fungusun ilk evrildiği sucul ortamı yansıtmaktadır. Chytridler, yaşam döngüsünün herhangi bir evresinde kamçıya sahip olan tek fungustur.

Chytridler parazitik (algler, sivrisinek larvaları, ve nematodlar gibi organizmalarda) ya da saprofitik olabilir. Bazıları, sığır ve geyik gibi geviş getiren hayvanların midelerindeki bileşiklerle karmaşık bir mutualistik ilişkiler kurar. Chytridlerin çoğu tatlısu ortamlarında ya da nemli topraklarda, ancak bazıları ise denizlerde yaşar. Bazı chytrdiler tek hücreli, diğerleri rhizoidlidir (**Şekil 30.14**) ve diğer bazıları ise sönositik hiflidir. Chytridler hem eşeyli hem de eşeysiz ürerler, ancak dikaryon bir evre görülmez.

Chyritdlerin iyi çalışılmış bir cinsi olan *Allomyces*, döl almaşı gösteren chytrid grubunun (**Blastocladiomycota**; bakınız Tablo 30.1) bir üyesidir. Hem erkek hem de dişi gametler kamçılıdır. Hareketli dişi gamet, bir feromon üretir. Feromon yüzen gameti cezbeden bir kimyasaldır. Önce iki gamet kaynaşır. Daha sonra ise diploid bir zigot oluşturmak üzere, bu iki gametin çekirdekleri kaynaşırlar. Bu diploid bir nesildir.

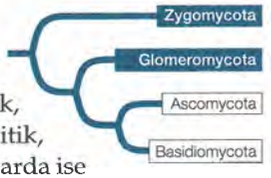



**30.14 Bir Chytrid** Dallanmış rhizoidler olgun bir chytridin sporangiyumundan çıkar.

Zigotta oluşan mitoz ve sitokinez sonucunda küçük, çok hücreli diploid bir organizma oluşur. Bu diploid organizma çok sayıda kamçılı zoospor oluşturur. Bu diploid sporlar saçılır ve daha fazla diploid organizma oluşturmak üzere çimlenirler. Sonuçta, diploid organizmalar ikinci tip bir zoosporangiyum oluştururlar. Bu, kalın çeperli, dinlenen bir zoosporangiyumdur. Bu zoosporangiyum kuru ya da dondurucu havalarda yaşayabilir. Bu uyku halindeki zoosporangiyumun çekirdeği mayoz geçirerek haploid zoosporlar oluşturur. Bu haploid zoosporlar suda serbest bırakılır ve yaşam döngüsünde haploid evre başlar.

Haploid miselyum diploid miselyuma benzer, ancak dişi ve erkek gametangiyumlar oluşturmak için olgunlaşırlar (gamet durumları; bakınız Şekil 30.12A). Mayozun, diploid neslin ilk evrelerinde oluştuğunu ve hayvanlardaki gibi, gamet oluşumundan hemen önce oluşmadığına dikkat ediniz. Spor oluşumunda mayozlu yaşam döngüsü bitkilerde görülen döl almaşları ile benzerlik göstermektedir.

## Zigosporlar; karasal, saprofitik, parazitik ve mutualistik funguslardır

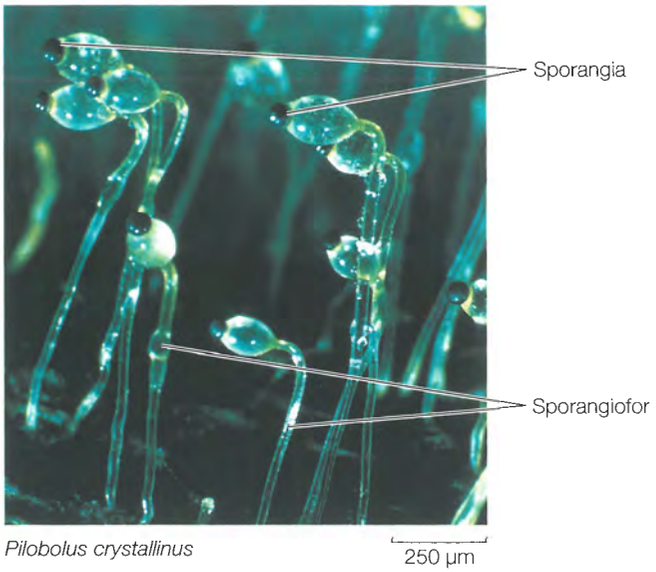



Zigospor funguslari (Zygomycota) karasal funguslarin başlıca dört hattını içerir. Bunlar toprakta saprofitik, böceklerde ve örümceklerde parazitik, diğer funguslar ve omurgasız hayvanlarda ise mutualistik olarak yaşarlar. Kamçılı hücre üretmezler. Yaşam döngülerinde yalnızca bir diploid hücre -zigot- görülür. Hifleri sönozitiktir. Miselyum substratın üzerinde yayılır ve vejetatif hif ile ileriye doğru büyür. Türlerin çoğu etsi bir üreme yapısı oluşturmaz. Bunun yerine hifler rastgele yayılır ve arasıra **sporangiyofor** olarak isimlendirilen saplarla havaya ulaşırlar (**Şekil 30.15**). Bu üreme yapıları bir ya da çok sayıda sporangiyum taşıyabilir.

Zigospor funguslarının binden fazla türü tanımlanmıştır. Görmüş olduğunuz türlerden biri, kara pas adı verilen *Rhizopus stolonifer* türüdür. *Rhizopus* dallanmış, pekçok sporangiyofor oluşturur. Bunların her biri yüzlerce küçük spor içeren tek bir sporangiyum taşır (bakınız Şekil 30.12B). İpliksi diğer alglerde olduğu gibi, spor oluşturan yapılar hifin diğer kısımlarından bir çeperle ayrılırlar.

## Arbüskül oluşturan mikoriza fungusları bitkilerle simbiyoz oluşturur

**Arbüskül oluşturan funguslar** (Glomeromycota) karasal funguslardır. Bunlar bitki kökleri ile yakın simbiyotik ilişkiler kurarlar (bakınız Şekil 30.11B). Bu bölümde daha önce belirtildiği gibi, bu birlikler pekçok bitki türü için önemlidirler. Çünkü bu şekilde fungusun geniş yüzeyi ile su ve mineralleri absorblayarak yarar sağlarlar. Topraklarda bulunan fungusların çoğu arbüskül oluşturan funguslardır. 200'den az tür tanımlanmış olmakla birlikte, bütün bitkilerin yüzde 80 ila 90'ı bu funguslarla birlikler oluşturmaktadır. Her ne kadar bu konum hala tartışmalı ise de, moleküler çalışmalar arbüskül oluşturan fungusların Dikarya'nın (kese ve kadeh fungusları) kardeş bir grubu olduğunu göstermiştir.

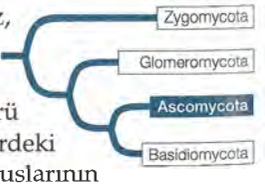



**30.15 Zigospor Fungusları Sporangiyofor Üretir** Bu şeffaf yapılar ayrışmış hayvan dışkısı üzerinde büyüyen sporangiyoforlardır (spor taşıyan hifler). Sporangiyoforlar ışığa doğru büyürler ve minik sporangiyumlarda son bulurlar. İpliksi sporangiyumlar 2 metreye kadar uzayabilir. Hayvanlar çimenlerin üzerindeki bu sporangiyumları sindirir ve dışkılarıyla sporları yayarlar.

Arbüsküler mikoriza oluşturan funguslar sönositiktir. Bu funguslar, başlıca enerji kaynağı olarak, ortaklarından elde ettikleri glukozu kullanırlar. Glukozu diğer, funguslara özgü şekerlere dönüştürürler ve böylece bu şekerler bir daha bitkiye geri dönemezler. Arbüsküler mikoriza fungusları eşeysiz ürerler; eşeyli ürediklerine ilişkin henüz doğrudan bir kanıt bulunamamıştır.

Bundan sonra tartışacağımız iki fungus kladını oluşturan kese ve kadeh fungusları pekçok benzerliğe sahip akraba gruplardır. Dikaryon bir evre ve septat hif (birbirinden ayrılmış hif) bu özelliklerdendir. İki klad, eşeyli üreme yapıları açısından da farklılık gösterir; kese funguslarında eşeyli sporlar bir kesenin içinde, kadeh funguslarında ise bir sapın kaidenin üstünde taşınırlar.

## Askus, kese funguslarının eşeyli üreme yapısıdır




Kese fungusları (Ascomycota) deniz, tatlısu ve karasal habitatlarda bulunan büyük ve çeşitli bir fungus grubudur. Bilinen yaklaşık 64.000 türü vardır. Bunların yaklaşık yarısı likenlerdeki fungus ortağını oluşturur. Kese funguslarının hifleri az ya da çok düzenli yerleşmiş septumlarla bölünür. Her bir septumdaki delik bir segmentten diğerine sitoplazma ve organellerin (çekirdek dahil) geçmesini sağlar.

Kese fungusları, **askuslar** (tekili *ascus*) olarak isimlendirilen keselerin üretmeleriyle ayırt edilebilirler. Askuslar mayoz ve sitoplazmik ayrılmadan sonra eşeyli olarak üreyen haploid *askosporları* içerirler (bakınız Şekil 30.12C). Askus kese funguslarına özgü eşeyli üreme yapısıdır. Kese fungusu çok çeşitli gruplar içerir. Geçmişte askusların **askoma** (çoğulu *ascomata*)

olarak bilinen, özelleşmiş bir üreme yapısının içerisinde bulunup bulunmadıklarına ve bu üreme yapısının morfolojisine göre sınıflandırılmışlardır. Ancak, DNA dizi analizleri bu geleneksel gruplandırmanın tekrardan incelenmesine neden olmuştur.

Kese funguslarının bazı türleri tek hücreleri mayalardır. Bu gruptaki mayaların yaklaşık 800 türü arasında belki de en iyi bilineni fırıncı ya da bira mayasıdır (*Saccharomyces cerevisiae*; bakınız Şekil 30.3). Bu mayalar evcilleştirilmiş fungusların en önemlileri arasındadır. *S. cerevisiae* yaşadığı ortamdan elde ettiği glukozu fermentasyonla etanole ve karbondioksite metabolize eder. Ekmek hamurundaki karbon dioksit kabarcıklarını oluşturur ve pişmiş ekmeğe hafif dokusunu kazandırır. Ekmek yapımında bu funguslar pişerek ortadan kalkmasına karşın (fırından çıkmış ekmeğin hoş kokusunu verir), bu maya tahıl danesini biraya fermente ettiğinde, etanol ve karbondioksit korunur. Diğer funguslar, incir ve üzüm gibi meyvelerin üzerinde yaşar ve şarap yapımında önemli bir rol oynarlar. Diğer çok sayıda maya, böceklerle birlikte bulunur; mayalar bazı böceklerin midesinde, özellikle selüloz olmak üzere, dayanıklı maddelerin ayrıştırılması için enzim sağlar.

Kese fungusu mayaları, tomurcuklanma ile eşeysiz olarak ürer. Eşeyli üreme, birbirine zıt tiplerin komşu haploid hücreleri kaynaşınca gerçekleşir. Bazı türlerde, oluşan zigot diploid bir hücre populasyonu oluşturmak için tomurcuklanır. Diğerlerinde, zigotun çekirdeği hemen mayoz geçirir; bu gerçekleşince, bütün hücre bir askusa dönüşür. Bir mayasının askusu, mayoz ürünlerinin daha sonra mitoz geçirip geçirmemesine bağlı olarak, ya sekiz ya da dört askospor içerir. Askosporlar haploid hücreleri oluşturmak için çimlenirler. Kese fungusu mayalarında dikaryon evre görülmez.

Kese funguslarının çoğu, kadeh fungusları gibi ipliksidir (**Şekil 30.16**). Kadeh funguslarında askomatalar kadeh şeklinde olup, birkaç santimetre boylanabilir (her ne kadar çoğu daha küçük ise de). Üzerleri, özelleşmiş hif ve askusun bir karışımı ile kaplanmış olan kadehlerin iç yüzeyleri, dev sayıda spor üretir. Kuzu mantarı ve yer mantarı dahil, bazı türlerin yenilebilen askomatası gurmelerin nefis bir yiyeceği olarak kabul edilmektedir (ve altından daha pahalı satılabilmektedir). Yermantarının (domuz ağırşağı) yeraltındaki askomataları kuvvetli bir kokuya sahip olup, domuz gibi memelileri cezp eder. Domuzlar bunları yediğinde, fungusun yayılmasını sağlarlar.

Kese fungusları aynı zamanda küfler olarak bilinen çok sayıda ipliksi fungus içerir. Bu türlerin çoğu, çiçekli bitkilerin parazitidir. Kestane yanığı ve Hollanda karaağaç hastalığının her ikisine de ipliksi küfler neden olur. Kestane yanığı fungusunun 1890'larda ve 1940 arasında Birleşik Devletlere girmesi sonucu kestanenin Amerika'daki ticari türlerini yok etmiştir. Bu tür, yanıktan önce, Birleşik Devletlerin doğusundaki ormanlardaki ağaçların yarısından fazlasının yok olmasından sorumludur. Amerikan karaağacı, bilinen diğer bir hikayedir. 1930'lardan belli bir süre önce, Hollanda karaağaç hastalığı fungusu (ilk olarak Holllanda'da keşfedilmiş olmakla birlikte, Asya'ya özgüdür) Avrupa'dan gelen hastalık bulaşmış kerestelerle Birleşik Devletlere girmiştir. Hızla yayılan fungus -bazen birbiri ile bağlantılı kök sistemi ile- büyük sayılarda Amerikan karaağacını yok etmiştir.

Diğer pekçok bitkinin yanı sıra, tahılları, leylakları ve güllere hastalık bulaştıran mildiyöler hastalık yapıcı diğer kese fungusları arasındadırlar. Mildiyöler çiftçiler ve bahçıvanlar için ciddi bir sorun oluşturabilir. Bu tarımsal zararlıyı denetlemek için çok sayıda araştırma yapılmıştır.

*Aspergillus* cinsinin kahverengi küfleri, bazı insan diyetlerinde önemlidir. *A. tamarii* soya sosu üretiminde soya fasulyesi üzerinde etkilidir. *A. oryzae* bir Japon alkolü olan sakenin mayalanmasında kullanılır. Tahılların ve yerfıstığı ve pekan cevizlerinin üstünde büyüyen bazı *Aspergillus* türleri *afla toksinler* olarak isimlendirilen aşırı karsinojenik bir madde üretir. Birleşik Devletler ve sanayileşmiş diğer ülkelerde *Aspergillus* bulaşmış küflü tahıllar çöpe atılır. Besin kıtlığı olan Afrika'da küflü ya da küfsüz tahıllar tüketilir ve ciddi sağlık sorunlarına neden olur. Yüksek düzeydeki bazı kanser türleri bunlar arasındadır.

*Penicillum* yeşil küflerin bir cinsidir. Bu cinsten bir antibiyotik olan penisilin üretilir. Penisilin, bakterilere karşı savunma amaçlı kullanılır. *P. camembertii* ve *P. roquefortii* sırasıyla, Camembert ve rokfor peynirlerine özgü kokularını verir.

İpliksi kese fungusları konidiyum ile eşeysiz olarak ürer. Bunu, özelleşmiş hiflerin uçlarında oluşan konidiyumlar aracılığıyla yapar (**Şekil 30.17**). Küçük konidiyum zincirlerinin milyonlarcası üretilir. Bunlar doğada birkaç hafta canlı kalabilirler. Küfler, özgün renklerini konidiyumlardan alırlar. Bu bölümün başında sözü edilen bitki patojeni, *Fusarium oxysporum*, bilinen bir eşeyli evresi bulunmayan ipliksi bir kese fungusudur. Bu fungus bol miktarda konidiyum üretir.

Her ne kadar, kadeh funguslarınınki ile karşılaştırıldığında bu evre kısa ise de, ipliksi kese funguslarının eşeyli üreme döngüsü bir dikaryon oluşumunu içerir. Pekçok ipliksi alg farklı iki eşleşme tipine ait eşleşme yapısı oluşturur (A ve a tipleri; bakınız Şekil 30.12C). Bir tip a'nın üzerindeki eşleşme yapılarının (özelleşmiş hif)

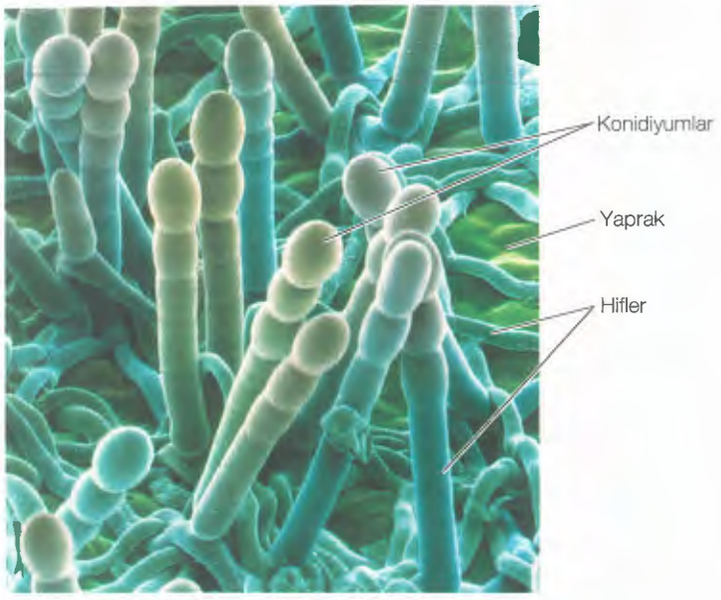
(A) *Sarcoscypha coccinea*



(B) *Morchella* sp.



**30.16 Kadeh Fungusu** (A) Bu parlak kırmızı kadehler bir kadeh fungusunun askomatalarıdır. (B) Süngerimsi bir askoma ve gizli kokuya sahip bir kuzumantarları insanlar için bir mutfak lezzetidir.



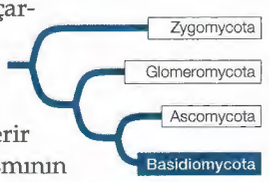

*Erysiphe* sp.

**30.17 Konidiyumlar** Konidiyum zincirleri bir yaprağın üstünde büyüyen bu küllemeden çıkan özel hiflerin ucunda gelişiyor.

birine ait çekirdek tip A'nın hifine girer (ya da bunun tersi olur.) Oluşan dikaryotik hiften Ascogen (askus oluşturan) hif gelişir. Eşleşme tipleri a ve A'nın çekirdekleri konukçunun çekirdeği ile eş zamanlı bölünür ve sonuçta askogen hifin ucunda askuslar oluşur. Çekirdeklerin askuslar olarak tanımlanan hücrenin içinde kaynaşmaları yalnızca askusların oluşması sonunda mümkün olur. Hem çekirdek kaynaşması ve hem de bundan sonra haploid askosporları oluşturmak için gerçekleşen mayoz, askusların içinde oluşur. Mayoz sonucunda oluşan ürünler askosporlara katılır. Askosporlar yeni haploid nesli başlatmak için sonuçta askuslar tarafından serbest bırakılır (bazen kuvvetlice çevreye fırlatılır).

### Bazidiyum, kadeh fungusların eşeyli üreme yapısıdır

**Kadeh fungusları** (Basidiomycota), funguslar arasında herhangi bir yerde bulunabilen en göze çarpan üreme yapılarından bazılarını oluşturur. **Bazidiyomota** (tekili, bazidiyoma) olarak isimlendirilen bu üreme yapıları kurtmantarlarını içerir (bakınız Şekil 30.6). Bunların bir kısmının büyüklüğü yarım metreden fazla olabilir. Bütün şapkalı mantarlara ve dilimli mantara, ağaçlarda ve nemli ormanlarda kütükler üzerinde rastlamak mümkündür. Yaklaşık 30.000 şapkalı mantar türü tanımlanmıştır. Bunların 4.000 tanesini şapkalı mantarlar oluşturur. Yediğiniz pizzadan bildiğiniz *Agaricus bisporus* ve *Amanita* cinsinin bazı zehirli üyeleri şapkalı mantarlardandır (**Şekil 30.18A**). Dilimli fungus (**Şekil 30.18B**) kesilmiş kereste ve odun istiflerine büyük zarar verir; aynı zamanda karbonun karbon döngüsüne girmesinde rol




oynarlar. Kadeh funguslarının bazıları önemli bitki patojenleridir. Tahıl danelerinin paraziti olan pas ve sürme fungusları bunlardandır. Bunu aksine, diğer kadeh fungusları birlikte oluşturdukları ektomikorizalarda bitkinin yaşamını sürdürmesine katkı yaparlar.

Kadeh funguslarının hifi özgün olarak küçük ve belirgin delikleri olan septumlara (bölme) sahiptir. Özelleşmiş bir hifin ucundaki şişkin bir hücre olan **bazidiyum** (çoğulu *basidia*) kadeh fungusların özgün, eşeyli üreme yapılarıdır. Şapka oluşturan kadeh fungusların da, bazidiyumlar solungaç benzeri yapılar ya da porlar olarak isimlendirilen özelleşmiş yapıların üstünde oluşurlar. Çekirdeklerin kaynaşması ve mayoz bazidiyumda gerçekleşir. Böylece bazidiyum, askusun kese funguslarında oynadığı, zigosporangiyumun ise zigospor funguslarında oynadığı rolün benzerini kadeh funguslarında oynar.

Şekil 30.12D'de görüldüğü gibi, çekirdeklerin bazidiyumda kaynaşmalarından sonra oluşan diploid çekirdek mayoz geçirir. Oluşan dört haploid çekirdek haploid bazidiyosporlara dönüşür. Bu haploid bazidiyosporlar bazidiyumun dış kısmındaki saplar üzerinde oluşurlar. Bilinen dilimli fungus olan *Ganoderma applanatum'un* tek bir bazidiyumu, bir büyüme mevsiminde 4.5 trilyon bazidiyospor üretebilir. Bazidiyosporlar tipik olarak bazidiyumlardan fırlatılır ve daha sonra çimlenerek haploid çekirdekli hifleri oluştururlar. Hif büyüdükçe, farklı eşleşme tiplerinin haploit hifleri karşılaşır ve kaynaşırlar. Böylece dikaryotik hif oluşur. Bunların her bir hücresi, her bir ebeveynden olmak üzere, iki çekirdek içerir. Dikaryotik miselyum büyür ve sonuçta, yağmur ya da diğer çevresel uyarılarla tetiklendiğinde, bir bazidiyoma oluşturur. Dikaryon evre yıllarca sürebilir -bazı kadeh fungusları on yıllar hatta yüzyıllarca yaşayabilirler. Bu özellik kese funguslarının yaşam döngüsüyle çelişir. Kese funguslarında dikaryon evre yalnızca askusların oluşumuna götüren evrelerde bulunur.

## 30.4 ÖZET

**Bütün fungusların atası olasılıkla chytrid benzeri ve sucul idi. Ancak funguslar çeşitlenerek karasal ekosistemlerin önemli bileşenleri haline geldiler. Kese ve kadeh fungusları (birlikte, Dikarya kladını oluştururlar) en büyük tür sayısına sahiptir.**

- Mikrosproiyumlar, hayvan konukçularının hücrelerin nasıl enfekte eder?. **Bakınız s. 639 ve Şekil 30.13**
- Chytridlerin hangi özellikleri fungusların atasını sucul olduğuna işaret eder? **Bakınız s. 639**
- Kese funguslarının üreme yapıları, kadeh funguslarındakinden ne tür bir farklılık gösterir? **Bakınız ss.640-642 ve Şekil 30.12C,D**

Kendi kendilerine ya da simbiyotik yaşasınlar, funguslar ataları olan bir birhücreliden bu yana Dünya üzerinde başarılı bir şekilde yayılmışlardır. O ata, aynı zamanda yakalıkamçılıları ve hayvanları da oluşturmuştur. Bu ikisini Bölüm 31'de göreceğiz.

(A) *Amanita muscaria*



(B) *Laetiporus sulphureus*



**30.18 Kadeh Fungusların Üreme Yapıları** Kadeh fungusların bazidiyomataları bütün fungus yapılarının içinde en bilinenleridir. (A) Bu çok zehirli şapkalı mantarlar *Amanita* cinsine ait bir fungus tarafından üretilir. *Amanita* cinsinin üyeleri ağaçlarla mikorizal ilişkiler kurarlar. (B) Bu yenilebilir dilimli şapkalı mantar ölü bir odunu parçalayan bir ajan olarak iş görür.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 30.1 Fungus Nedir?

- Funguslar **absorbsiyon yapan heterotrofiye** ve hücre çeperlerinde kitine sahip opisthokontlardır. Funguslar çeşitli şekillerde beslenirler: bazıları **saprofitik**, diğerleri **parazitik** ve diğer bazıları ise **mutualistiktir**. Mayalar tek hücreli funguslardır. **BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 30.1**
- Çok hücreli bir fungusun vücudu bir miselyumdur- **septat** (**septaya** sahip) ya da **sönositik** olabilen bir **hif ağı**. **İnceleyiniz Şekil 30.4**
- Funguslar hipertonik ortamlara toleranslıdırlar. Çoğu düşük ya da yüksek sıcaklığa da tolerans gösterir.
- Pekçok fungus türü eşeyli ve eşeysiz ürer. Eşeyli üreme **farklı eşleşme tiplerine** sahip bireyler arasında görülür.

### 30.2 Funguslar Diğer Organizmalarla Nasıl Etkileşirler?

- Ayrıştırıcılar olarak saprofitik funguslar özellikle karbon olmak üzere, elementlerin döngüsüne önemli katkı yaparlar. Bazı funguslar diğer organizmalarla hem **simbiyotik** hem de **mutualistik** ilişki kurarlar.
- Pekçok fungus parazitik bitki patojenidir. Gereksinim duydukları besin maddelerini **hostoriyumları** (emeç) aracılığıyla konukçu bitkiden elde ederler. **İnceleyiniz Şekil 30.7**
- Bazı funguslar **likenleri** oluşturmak için siyanobakteri ve/ya da yeşil alglerle birleşirler. Likenler çıplak kayalar, ağaçlar ve toprakta yaşarlar. **İnceleyiniz Şekil 30.10**
- **Mikoriza** oluşturan funguslarının bitki kökleriyle kurdukları mutualistik birliklerdir. **İnceleyiniz Şekil 30.11**
- **Endofitik funguslar** bitkilerin içinde yaşar ve konukçularını herbivorlara karşı korurlar.

### 30.3 Fungusların Yaşam Döngüleri Arasında Ne Tür Çeşitlilikler Görülür?

- Bazı chytridler döl almaşlarını içeren bir yaşam döngüsüne sahiptirler. **İnceleyiniz Şekil 30.12A**
- Karasal fungusların eşeyli üremesinde, hif kaynaşarak, "gamet" çekirdeklerinin taşınmasını sağlar. **Plazmogami** (sitoplazmaların kaynaşması) **karyogamiden** (çekirdeklerin kaynaşması) önce gelir.
- Zigospor fungusu, **zigospor** olarak bilinen çok sayıda diploid çekirdeğe sahip dirençli bir spor evresidir. **İnceleyiniz Şekil 30.12B ANİMASYONLA ÖĞRENME 30.1**
- Kese ve kadeh fungusların da, bir **dikaryon** oluşur. Dikaryotik (*n+n*) koşul fungusa özgüdür. **İnceleyiniz Şekil 30.12C, D, WEB AKTİVİTESİ 30.2**

### 30.4 Funguslar Nasıl Evrilmiş ve Çeşitlenmişlerdir?

- Mikrosporidiyumlar, chytridler ve zigospor fungusların aralarındaki ilişkiler tam olarak aydınlatılamamıştır, ancak bu gruplar fungusların evriminin başlarında ortaya çıkmışlardır. Mikoriza oluşturan funguslar, kese fungusları ve kadeh fungusları monofiletik bir grup oluştururlar. Son iki grup Dikarya kladını oluşturur. **İnceleyiniz Şekil 30.2 ve Tablo 30.1**
- **Mikrosporodia,** fungusların hücre içi parazitik türleridir. Bunlar böcekler, kabuklular ve balıklar olmak üzere bazı hayvan gruplarını enfekte ederler.
- **Chytridlerin** üç ayrı grubu kamçılı gametlere sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 30.12A**
- **Zigospor fungusların** dört ayrı hattı sönositik hiflere ve yaşam döngülerinde bir zigospora sahiptir. Bu fungusların üreme yapıları basit saplı **sporangiyoforlardır**. **İnceleyiniz Şekil 30.12B**
- **Arbüskül oluşturan funguslar** bitki kökleri ile simbiyotik birlikler oluştururlar. Bu mikorizalar bitkilerde su ve minerallerin alınımını artırır ve fungusa karbon sağlarlar. Yalnızca eşeysiz üredikleri bilinmektedir. Hifleri sönositiktir.
- **Kese fungusları** septat hiflere sahiptir; eşeyli üreme yapıları **askuslardır**. Pekçok kese fungusu likenler ve endofitik birliklerde eş oluştururlar. İpliksi kese fungusları **askomata** olarak isimlendirilen etsi üreme yapıları oluştururlar. Kese fungusların yaşam döngüsünde dikaryon evresi görece kısa sürer. **İnceleyiniz Şekil 30.12C**
- **Kadeh fungusları** septat hiflere sahiptir. Her ne kadar, şapka oluşturan türler pekçok insan tarafından daha iyi bilinirse de, pekçok tür bitki patojenidir. Bu fungusların üreme yapıları **bazidiyomota** olarak isimlendirilir. Bunların eşeyli üreme yapıları ise **bazidiyumlardır**. Dikaryon evre, yıllarca sürebilir. **İnceleyiniz Şekil 30.12D**

## DENEME TESTİ

1. Funguslarla ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
   *a.* Çok hücreli bir fungus miselyum olarak isimlendirilen bir yapıya sahiptir.
   *b.* Hifler bireysel miselyumlardan oluşurlar.
   *c.* Pekçok fungus çok hipertonik ortamlara dayanabilir.
   *d.* Pekçok fungus düşük sıcaklıklara karşı dayanabilir.
   *e.* Bazı funguslar rhizoidleri ile bağlı bulunduğu substrat tutunur.
2. Funguslarda absorbsiyona dayalı heterotrofiye aşağıdakilerden hangisi yardım eder?
   *a.* Dikaryon oluşumu
   *b.* Spor oluşumu
   *c.* Bunların hepsinin parazitik oluşu gerçeği
   *d.* Yüzey alanlarının hacimlerine oranlarının büyük oluşu
   *e.* Kloroplastlı oluşları
3. Fungusların beslenmesi ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi *yanlıştır*?
   *a.* Bazı funguslar aktif avcılardır.
   *b.* Bazı funguslar diğer organizmalarla mutualistik birlikler oluştururlar.
   *c.* Bütün funguslar mineral besin maddelerine gereksinim duyarlar.
   *d.* Funguslar, hayvanlar için vitamin olan bileşiklerin bazısını yapabilirler.
   *e.* Fakültatif parazitler yalnızca özel konukçularının üzerinde büyürler.
4. Dikaryozis ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
   *a.* İki hücrenin sitoplazmaları, çekirdeklerinin kaynaşmasında önce kaynaşır.
   *b.* İki haploid çekirdek kalıtsal olarak birbirinden farklıdır.
   *c.* İki çekirdek aynı eşleşme tipine aittir.
   *d.* Dikaryon evre, iki çekirdek birleşince sona erer.
   *e.* Bütün funguslarda dikaryon evre görülmez.
6. Zigospor funguslarının üyeleri,
   *a.* düzenli oluşan septasız hiflere sahiptirler.
   *b.* hareketli gametler oluştururlar.
   *c.* etsi üreme yapıları oluştururlar.
   *d.* bütün yaşam döngüsü boyunca haploittirler.
   *e.* kese funguslarınkine benzeyen eşeyli üreme yapılarına sahiptirler.
7. Kese fungusları ile ilgili aşağıdaki yapılardan hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Bazı türleri mayaları oluşturur.
   *b.* Askuslar olarak isimlendirilen üreme yapıları oluştururlar.
   *c.* Hifleri septalarla birbirinden ayrılmıştır.
   *d.* Pekçok türü dikaryotik bir evreye sahiptir.
   *e.* Hepsi askomata olarak isimlendirilen üreme yapılarına sahiptir.
8. Kadeh fungusları,
   *a.* çoğunlukla etsi üreme yapılarına sahiptirler.
   *b.* hifleri septasızdır.
   *c.* eşeyli üreme evresi görülmez.
   *d.* bazidiyosporların içinde bazidiyumlar üretirler.
   *e.* diploid bazidiyosporlar oluştururlar.
9. Mikrosporodiyumlar,
   *a.* gerçek mitokondri içermezler.
   *b.* hayvanlarda parazittirler.
   *c.* mitozom içermezler.
   *d.* biline en küçük ökaryotlar arasındadırlar.
   *e.* yukarıdakilerin hepsi doğrudur.
10. Likenler hakkında aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
    *a.* Vejetatif yapıların parçalara ayrılmasıyla çoğalırlar.
    *b.* Yeni bir alanın ilk koloni oluşturucularıdırlar.
    *c.* Bulundukları ortamları bazidikleştirirler (daha alkali)
    *d.* Toprak oluşumuna katkı yaparlar.
    *e.* Ağırlıklarının yüzde 10'undan daha az su içerebilirler.

## TARTIŞMA

1. Mat yeşil bir şapkalı mantara yapay olarak benzeyen bir nesne gördünüz. Bu nesnenin bir bitki ya da fungusun bir parçası olduğunu söyleyebilmenizi sağlayacak en az üç kriter (anatomik ve kimyasal özellikler) tanımlayınız.
2. Birbiri ile ilişkili aşağıdaki terimlerin üyeleri arasında ayrım yapınız:
   *a.* hif/ miselyum
   *b.* askus/bazidiyum
   *c.* ektomikoriza/arbüsküler mikoriza
3. Aşağıda listelenen her bir tip organizma için, bu organizmaları birbirinden ayırmada kullanılabilen tek bir özellik veriniz. Birbiri ile akraba organizmalar parantez içinde verilmiştir.
   *a.* zigospor fungusu (kese fungusu)
   *b.* kese fungusu (kadeh fungusu)
   *c.* fırıncı mayası (*Penicillum*)
4. Pekçok fungus yaşam döngüsünün belirli bir döneminde dikaryotiktir. Dikaryonlar neden $2n$ değil de $n+n$ olarak gösterilir?
5. Dünyadaki bütün funguslar aniden ölseydi, diğer organizmalar bundan nasıl etkilenirlerdi?
6. İlk mikoriza nasıl oluşmuş olabilir?
7. Likenlerin çok aşırı soğuk Antarktika'ya karşı koyabilmesini sağlayan nedir? Yanıtlayınız.
8. Fungusların tarımdaki zararlılarla başa çıkmada kullanılmasında hangi faktörler dikkate alınmalıdır?

## EK ARAŞTIRMA

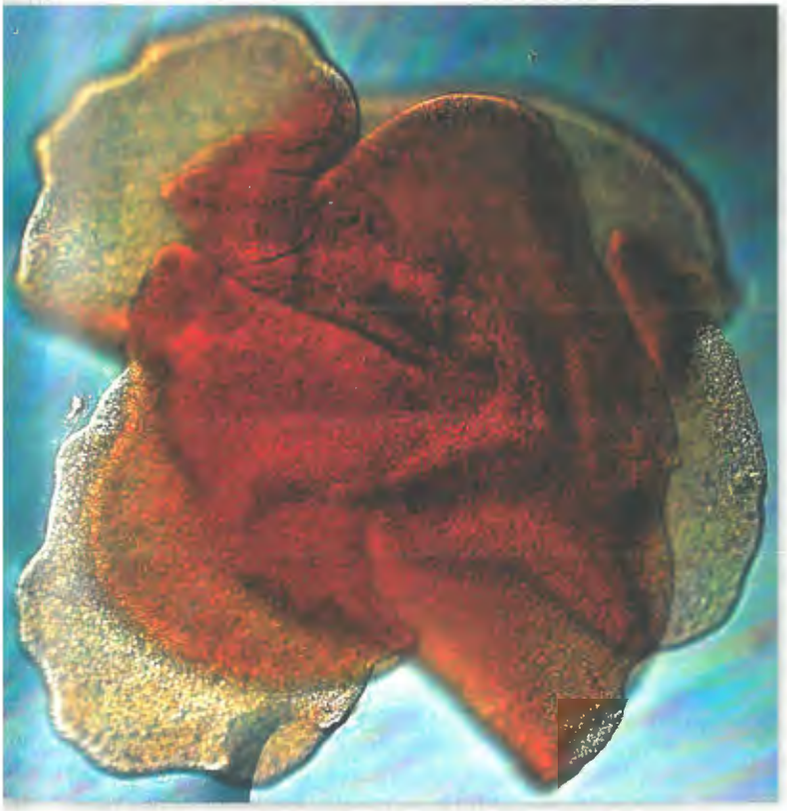
Likenlerin hava kirlenmesine karşı çok duyarlı olduklarını belirtmiştik. Hava kalitesini ölçmede liken çeşitliliğini ve bolluğunu nasıl kullanırsınız? Liken çeşitliliğinin büyük kentlerden uzaklaştıkça nasıl değişmesini beklersiniz? Rüzgar yönünün bu açıdan bir faktör olmasını bekler misiniz?

# 31 Hayvanların Kökenleri ve Vücut Planlarının Evrimi

## Köklerimize kadar geriye gitmek

Bir zoolog olan Franz Schulze, 1883 yılında, kendisinin Avusturya'daki laboratuvarında alışılmadık bir şeyleri fark etti: şeffaf ve yassı vücutlu organizmalar, onun tuzlu su akvaryumunun yan taraflarında sürünüyorlardı. Süngerler ile birlikte tesadüfen toplanmış olan ve Schulze'nin birincil ilgi alanı haline gelen bu organizmalar, daha önce tanımlanmış olan hiçbir hayvana benzerlik göstermiyordu – çünkü bu organizmalar, hareket ettiklerinde sürekli olarak biçim değiştiriyordu.

Schulze'nin bu yeni organizmaları incelemesi, onların hayvan olduğunu ortaya koydu. Fakat bu organizmalar, onun ya da başka birilerinin o zamana kadar gözlemlememiş olduğu, yapısal olarak en basit hayvanlar arasındaydılar ve sadece dört çeşit hücreye sahiptiler. Schulze, bu yeni türü "yapışkan kıllı plaka" anlamına gelen *Trichoplax adhaerens* şeklinde isimlendirdi; ve bu yeni türün bilinen belli başlı hayvan gruplarından hiçbirisine akraba olmadığını iddia etti. Ancak, çoğu biyolog, yıllarca Schulze'nin bulgularını reddederek bu şeffaf organizmaların, çok iyi bilinen diğer hayvanların larval formu olduğu konusunda ısrar ettiler.



Yeni ve daha ayrıntılı çalışmalar, 1960'lı yıllarda, Schulze'nin bulgularını doğruladı ve *Trichoplax*'ın ayırt edeci özelliklerini ortaya koydu. Bütün bunlara rağmen, bu tuhaf hayvan, nerdeyse sadece akvaryumlardan bilinmeye devam etti. Sadece son on yılda biyologlar, *Trichoplax adhaerens* türünün doğadaki populasyonlarının yerini tespit edebildiler ve üzerinde çalıştılar. Yakından akraba birkaç ilave tür keşfedildi ve bu türler topluca Placozoa (Yunanca, "yassı hayvanlar" demek) olarak bilinmektedir.

*Trichoplax* denen bu ilginç hayvan ortaya çıktıktan sonra, daha fazla sayıda biyolog onun üzerinde çalışmıştır. *Trichoplax*, şimdiye dek çalışılmış olan herhangi bir hayvanın en küçük genomuna sahiptir. Olgun evrelerinde vücut simetrisinden yoksundur; ve ağız, sindirim kanalı ya da sinir sistemine sahip değildir. *Trichoplax*, hayvanların evriminde erken dönemde ortaya çıkmış bir hayvan grubunun relikt temsilcisi midir? Gerçektende, yakın zamanda gerçekleştirilen bazı filogenetik analizler *Trichoplax*'ın, hayvanların en fazla dallanan grubunun bir temsilcisi olma olasılığını desteklemektedir.

Biyologlar, bu organizma grubunun, hayvan olduğu konusunda görüş birliğinde olmalarına karşın, hayvan soyağacının kökü, tartışmalı olup önemli ölçüde araştırılması gereken bir konudur. Geleneksel olarak, ilk ayrılmanın süngerler ve diğer tüm hayvanlar arasında olduğu düşünülür; ve pek çok kanıt, halen bu görüşü destekler. Bununla birlikte, bazı gen sekans analizleri, süngerlerin belli başlı gruplarının birbirlerinin en yakın akrabalar olmadığını ileri sürmekte; ve cam süngerlerinin geride kalan diğer tüm hayvanlardan (diğer süngerler dahil) ayrılarak yalnız başına hayvanların soy ağacının kaidesinde yer

**Placozoa, Hayvan Filogenisinin Kaidesinde mi Yer Almaktadır?** Placozoa mensuplarının basitliği, bir atasal özellik midir, ya da bu organizmalar daha kompleks vücut planına sahip atalardan mı türemiştir? Bu soruları cevaplamak, hayvan filogenisini anlamayı gerektirir.



**Alternatif Adaylar** Bazı çalışmalar, Placozoa'dan daha çok, süngerleri (solda) ya da taraklı hayvanları (en üstte sağda) diğer çok hücreli hayvanların kardeş grubu olarak yerleştirir. Çoğu kanıt, süngerlerin en fazla açılım gösteren hayvan grubu olduğunu desteklemektedir.

aldığını belirtmektedir. Diğer genomik araştırmalar, taraklı hayvanlar olarak bilinen Ctenophora şubesinin, diğer tüm hayvanların kardeş grubu olabileceğini ileri sürmüştür. Taraklı hayvanlar, yapışkan tentakülleriyle avlarını yakalayan oldukça güzel, şeffaf vücutlu organizmalardır.

Hayvan genomlarının nasıl yapılandırılmış olduğuna ilişkin yeni görüşler, belli başlı hayvan grupları arasındaki akrabalık ilişkilerini anlamada giderek daha önemli bir rol oynamıştır. Bu bölümde, hayvanların soy ağacındaki en erken dallanmaları incelenerek birkaç temel "vücut planının", bu ve bundan sonraki iki bölümde tanımlanmış olan ve belirgin şekilde değişiklik gösteren hayvan formlarını meydana getirmek üzere, nasıl değişikliğe uğramış olduğu anlatılmaktadır.

**BU BÖLÜMDE** Biyologları hayvanların monofiletik olduğu sonucuna götüren kanıtları gözden geçireceğiz; ve günümüzde hayvan filogenisini en iyi şekilde destekleyen hipotezi inceleyeceğiz. Çeşitlilik gösteren hayvan formlarının, az sayıdaki vücut planlarından nasıl türediğini açıklayacağız. Yiyecekleri elde etmek için çeşitli hayvan stratejilerini tartışacağız ve hayvanların büyük çeşitlilik gösteren yaşam döngülerini tanımlayacağız. Yani onların nasıl doğduklarını, büyüdüklerini, yayıldıklarını ve üretiklerini inceleyeceğiz. Son olarak, hayvanların soy ağacının kaidesindeki birkaç kladın üyelerini tanımlayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


31.1 Hayvanları Hangi Özellikler Ayırt Ettirir?
31.2 Hayvan Vücut Planlarının Özellikleri nelerdir?
31.3 Hayvanlar Yiyeceklerini Nasıl Elde Eder?
31.4 Yaşam Döngüleri Hayvanlar Arasında Nasıl Farklılık Gösterir?
31.5 Belli Başlı Hayvan Grupları Nelerdir?


# 31.1 Hayvanları Hangi Özellikler Ayırt Ettirir?

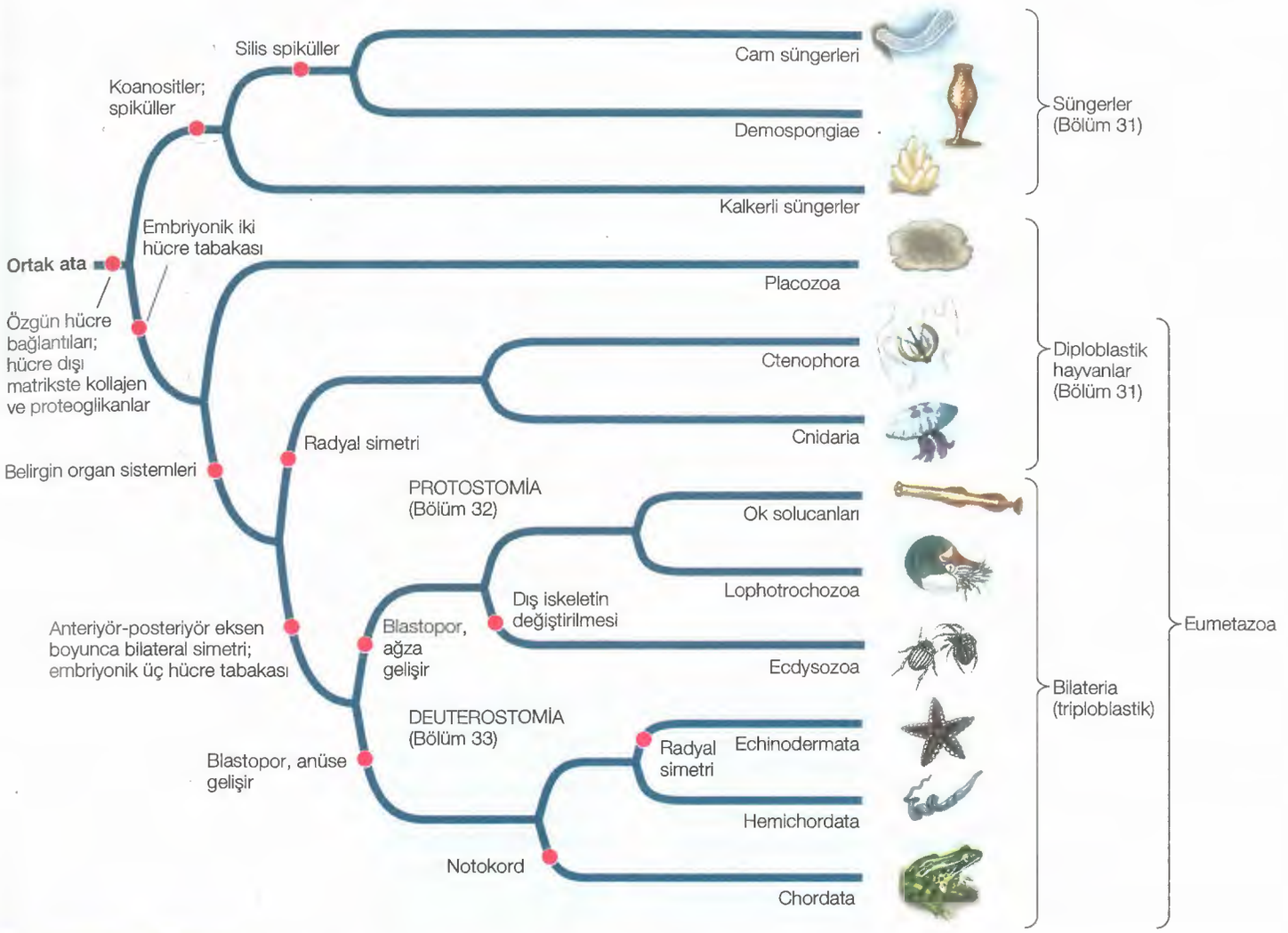
Bir canlının hayvan olduğunun nasıl farkına varırız? Bu, bildik birçok hayvan için oldukça belirgin bir durumdur; fakat bir zamanlar bitki oldukları düşünülmüş olan süngerler gibi gruplar için daha az belirgindir. Hayvanların sahip olduğu bazı genel özellikleri şu şekilde sıralayabiliriz:

- *Çok hücrelilik.* Bacteria, Archaea ve çoğu Protista türüne karşı (bakınız Bölüm 26 ve 27), hayvanların hepsi çok hücrelidir. Hayvan yaşam döngüleri, bir hücreli zigottan çok hücreli bir ergine giden karmaşık gelişim modelleri sergilerler.
- *Heterotrof metabolizma.* Çoğu bitkiye karşı (bakınız Bölüm 28 ve 29), hayvanların hepsi heterotroftur. Hayvanlar, inorganik kimyasal maddelerden çok az sayıda organik molekülü sentezleyebilir; onun için onlar, besin maddelerini çevrelerinden almak zorundadırlar (ya kendi eylemleri sayesinde, ya da bazı durumlarda olduğu gibi simbiyotik türlerin yardımıyla).
- *Vücut içerisinde sindirim.* Mantarlar da heterotrof olmalarına karşın (bakınız Bölüm 30), hayvanlar yiyeceklerini farklı şekilde sindirirler. Mantarlar, vücut dışında gerçekleştirdikleri sindirime güvenirken, çoğu hayvan çevrelerinden aldıkları maddeleri gereksinim duydukları organik moleküllere yıkma olayında vücut içerisindeki süreçleri kullanır. Çoğu hayvan, yiyecekleri yemek suretiyle vücut içerisindeki sindirim kanalına alır; bağlantısı dış ortamla devam eden bu sindirim kanalında sindirim olayı gerçekleşir.
- *Hareket.* Bitki ve mantarların büyük çoğunluğunun aksine, çoğu hayvan hareket edebilir. Hayvanlar, yiyecek bulmak ya da yiyecekleri kendilerine sağlamak için hareket etmek zorundadır. Kas dokusu, hayvanlara özgüdür; ve çoğu hayvanın vücut yapı planı, hareket için özelleşmiştir.

Bu genel özellikler hayvanları ayırt etmemize yardım etmesine karşın, bunların hiçbirisi tüm hayvanlar için ayırt ettirici (diyagnostik) karakter değildir. Bazı hayvanlar, en azından belirli yaşam evreleri sırasında hareket etmez; bazı bitkiler ve mantarlar ise sınırlı düzeyde harekete sahiptir. Bazı hayvanların sindirim kanalları yoktur. Birçok çok hücreli canlı ise hayvan değildir. Öyleyse tüm hayvanların bir grup olarak tek bir klad içerisinde yer almasının kanıtı nedir?

### Hayvanların monofiletik olduğu gen sekansları ve morfoloji tarafından desteklenir

Hayvan olduğu düşünülen tüm canlılar için en inandırıcı kanıt, onların gen sekanslarının filogenetik analizlerinden elde edilenlere göre ortak bir atayı paylaşıyor olmalarıdır. Elimizde tamamlanmış olan nispeten az sayıda hayvan genomu olmakla birlikte, her yıl daha fazla sayıda genomun sekansı çıkartılmaktadır. Birçok bireysel gen sekansının yanı sıra bu genomların analizleri, tüm hayvanların gerçekten *monofiletik* olduğunu göstermiştir; günümüzde hayvanların iyi bir şekilde desteklenen soy ağacı, **Şekil 31.1**'de gösterilmiştir.




**31.1 Hayvanların Filogenisi** Bu ağaç, hayvanların belli başlı grupları arasındaki evrimsel akrabalık ilişkileri hakkında günümüzde en iyi desteklenen hipotezdir. Kırmızı dairelerle vurgulanmış olan özellikler, bu bölümü okurken açıklanacaktır; okumanızı tamamladıktan sonra bu şekli daha yakından incelemeniz iyi olacaktır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 31.1 • Sünger ve Diploblast Sınıflandırma**

Gen sekanslarının elde edilmesi mümkün hale gelmeden önce, hayvanların tek bir klada ait olduğu düşünülmesine karşın, sürpriz bir şekilde az sayıda morfolojik özellik tüm hayvan türleri arasında paylaşılmaktadır. Bu morfolojik *sinapomorfiler*, aşağıda verilenleri içermektedir:

- Hücreleri arasında, özgün bağlantı tiplerinin olması (sıkı bağlantılar, desmozomlar ve neksuslar; bakınız Şekil 6.7).
- Kollajeni ve proteoglikanları içeren hücre dışı matriks moleküllerinden oluşmuş ortak bir molekül takımı (bakınız Şekil 5.25).

Birkaç grupta yer alan bazı hayvanlar, bu özelliklerin birinden ya da diğerinden yoksun olmasına karşın, tüm hayvanların atasının bu özellikleri paylaştığına ve bu özelliklerin daha sonra bazı gruplarda kaybedildiğine inanılmaktadır. Hox genlerinin ve gelişimle ilgili diğer genlerin (bakınız Bölüm 20) organizasyonu ve işlevindeki benzerlikler, ortak hayvan ata tarafından paylaşılan gelişimle ilgili mekanizmalara ilave kanıt sağlar. Hox genleri, vücut biçimini ve eksen oluşumunu belirlemek suretiyle hayvanlar arasında gelişimsel benzerliklerin olmasına yol açar.

Hayvanların ortak atası, muhtemelen, günümüzde koloni şeklinde yaşayan yakalıkamçılılara benzerlik gösteren kamçılı ve koloni oluşturan bir Protista üyesiydi (bakınız Şekil 27.27). Günümüzdeki en mantıklı senaryo, yakalıkamçılı soy hattında, kolonideki bazı hücrelerin hareket için, bazılarının beslenme işi için ve diğerlerinin de üreme için özelleşmeye başlamış olmalarıdır. Bu *işlevsel özelleşme* başlar başlamaz, hücreler farklılaşmaya devam etmiştir. Hücre grupları arasındaki koordinasyon, özgül düzenleyiciler ve sinyal molekülleri aracılığıyla gelişmiş olabilir; bu moleküller, gelişmekte olan embriyodaki hücrelerin farklılaşmasına ve göçüne rehberlik etmektedir. Hücrelerin bu şekilde koordine olmuş grupları, nihayetinde, bizim hayvan olarak isimlendirdiğimiz daha büyük ve daha kompleks organizmalara evrimsel olarak gelişmiştir.

Yaşayan bir milyondan daha fazla sayıda hayvan türü, tanımlanmış ve isimlendirilmiştir; ve milyonlarca ilave hayvan türü keşfedilmeyi beklemektedir. Hayvan grupları arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerine ilişkin ipuçları, fosillerde, embriyonik gelişim tarzında, hayvan proteinlerinin yapısında ve

gen sekanslarında yer alır. Daha yüksek düzeyde akrabalık ilişkileriyle ilgili çalışmaların artışı, genomik sekans karşılaştırmalarına dayanmaktadır; zira genomlar, sonuçta, kalıtılan özelliklerle ilgili tüm bilgilerin kaynağıdır.

### Birkaç temel gelişim modeli, ana hayvan gruplarını birbirinden ayırt eder

Embriyonik gelişim tarzındaki farklılıklar, yakın zamanlara kadar, hayvanların filogenilerine ilişkin en önemli ipuçlarını sağlamıştır. Ancak, gen sekansı analizleri, şimdi, gelişimle ilgili bazı modellerin daha önce düşünüldüğünden evrimsel olarak daha değişken olduğunu göstermiştir. Biz burada, belli başlı hayvan kladları arasında değişiklik gösteren temel gelişim modellerini tanımlayacağız.

Bir zigotun ilk birkaç hücre bölünmesi **segmentasyon** olarak bilinmektedir. Genelinde, embriyodaki hücrelerin sayısı her segmentasyon olayında iki katına çıkar. Kısım 44.1'de tanımlandığı gibi, hayvanlar arasında birkaç farklı **segmentasyon tarzı** mevcuttur.

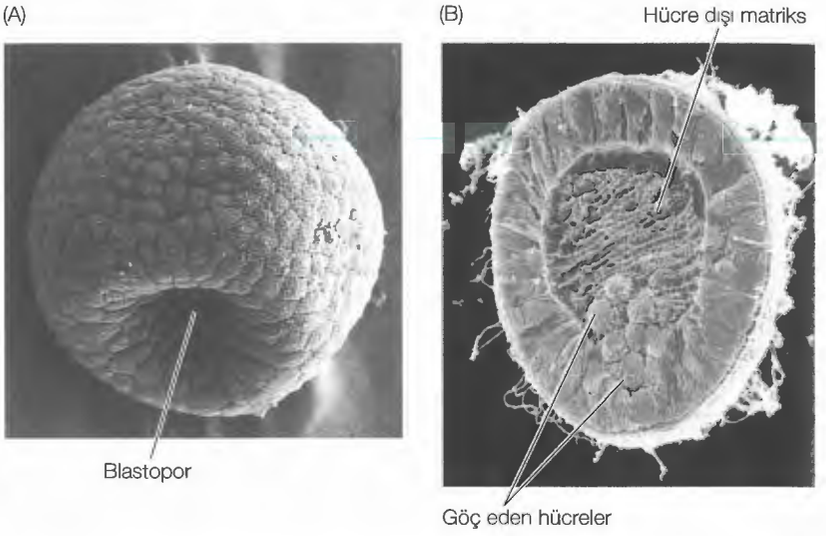
Segmentasyon biçimleri, büyümekte olan embriyoyu besleyen besleyici bir madde olan *vitellüs*ün düzenlenme biçimi tarafından etkilenir. Örneğin, sürüngenlerde, döllenmiş yumurta içerisinde bol miktarda vitellüsün bulunması, *tam olmayan* segmentasyonun ortaya çıkmasına neden olur; bu olayda, hücreler bölünerek vitellüs kitlesinin üstünde bir embriyo meydana getirir (bakınız Şekil 44.3B). Denizkestaneleri gibi *derisidikenlilerde* sınırlı miktardaki vitellüs yumurtanın sitoplazmasına düzgün bir şekilde dağılmıştır; böylece segmentasyon *tam* olup döllenmiş yumurtanın geçirmiş olduğu eşit şekilde bölünme tipi, **radyal segmentasyon** olarak bilinir. Radyal segmentasyon, süngerlerden başka hayvanlar için atasal durum olduğu düşünülür; ve diğer ana soy hatlarına genişçe bir şekilde yayıldığı varsayılır. Radyal segmentasyonun daha karmaşık bir şekli olan **spiral segmentasyon**, toprak solucanlarının ve midyelerin de yer aldığı pek çok *Lophotrochozoa* üyesi arasında görülür. Böylece spiral segmentasyona sahip olan Lophotrochozoa üyeleri, bazen *Spiralia* olarak bilinirler. Çoğu Ecdysozoa üyesi, ne radiyal ne de spiral organizasyonda olan kendine özgü bir segmentasyon tarzına sahip olmasına karşın *Ecdysozoa*'nın (böcekler ve yuvarlak solucanlar gibi deri değiştiren hayvanlar) erken dalları, radyal segmentasyona sahiptir (bakınız Şekil 44.3C).

Çoğu hayvanın erken gelişimi süresince, ayrı hücre tabakaları meydana gelir. Bu hücre tabakaları, gelişim devam ettiğinde özgül organlara ve organ sistemlerine farklılaşır. **Diploblastik** hayvanların embriyoları, iki hücre tabakasına sahiptir: dışta *ektoderm* ve içte *endoderm*. **Triploblastik** hayvanların embriyoları, ektoderm ve endoderme ilave olarak bu iki tabakanın arasında yer alan üçüncü bir tabaka olan *mezoderme* sahiptir. Embriyolarda üç hücre tabakasının varlığı, triploblastik hayvanlar için paylaşılan türemiş bir karakterdir (sinapomorfi); oysa diploblastik hayvanlar (Placozoa, Ctenophora ve Cnidaria), atasal durumu sergilemektedir. Bazı biyologlar, süngerlerin diploblastik olduğunu düşünür; fakat onlar, açıkça farklılaşmış doku tiplerine sahip olmadıklarından ya da embriyonik hücre tabakalarından yoksun olduklarından, bu terim onlar için ekseriyetle uygulanmaz.

Birçok hayvanda erken gelişim süresince, *gastrulasyon* adı verilen bir işlemde, bir hücre kalınlığındaki içi boş top şeklideki yapı, içeriye doğru çökerek kase şeklinde bir yapıyı oluşturur. İçeriye doğru oluşan girinti tarafından şekillendirilen boşluğun dışarıya açılan açıklığına *blastopor* adı verilir (Şekil 31.2). Gastrulasyon süreci, Kısım 44.2'de ayrıntılı olarak anlatılmıştır; burada hatırlanması gereken nokta, blastopor oluşmasından hemen sonra gastrulasyonun *genel tarzının* triploblastik hayvanları iki ana gruba böldüğüdür:

- **Protostomia** (Yunancada, "ilk ağızlı") grubunda, ağız blastopordan oluşur ve anüs daha sonra oluşur.
- **Deuterostomia** ("ikincil ağızlı") grubunda, blastopor anüsü oluşturur ve ağız daha sonra oluşur.

Hayvanların gelişim tarzları, bu basit ikili dallanmanın öne sürdüğünden daha çeşitli olmasına karşın, sekans belirleme çalışmalarından elde edilen veriler, Protostomia ve Deuterostomia gruplarının belirgin olarak birbirinden ayrı hayvan kladlarını temsil ettiklerine işaret etmektedir. Bu iki grup birlikte, **Bilateria** (isimlerini, genel bilateral simetrilerinden almışlardır) olarak bilinir; ve hayvan türlerinin büyük çoğunluğu Bilateria içerisinde yer alır.




**31.2 Gastrulasyon Evrimsel Akrabalık İlişkilerine Işık Tutar** (A) Bu deni kestanesinin gastrulasının taramalı elektron mikroskobu fotoğrafında blastopc belirgin olarak görülmektedir. Denizkestaneleri (derisidikenli), deuterostomdur bu blastopor, sonunda, hayvanın sindirim kanalının anal ucunda yer alacaktır. (B) Denizkestanesinin daha sonraki aşamasında alınmış olan bu enine kesitte hücreler, diğerlerinden farklı görünmeye başlıyorlar. Hücre dışı matriksin mole külleri, hücre hareketlerine rehberlik eder.

## 31.1 ÖZET

**Hayvanlar, özellikleri gen sekansları arasındakiler olmak üzere bazı türemiş özellikleri paylaştıklarından monofiletik oldukları düşünülür. Bu özelliklerin evrimsel geçmişini gösteren gen sekanslarının filogenetik analizleri, bir zamanlar düşünülenden daha kompleks olmasına karşın gelişimle ilgili belli başlı farklılıklar, aynı zamanda, evrimsel ilişkiler için kanıtlar sağlar.**

- Hayvanların hangi genel özellikleri, bu grubu diğer canlılardan ayırt ettirir? Bakınız s. 646
- Diploblastik ve triploblastik embriyolar arasındaki; ve Protostomia ile Deuterostomia arasındaki farklılığı tanımlayınız. Bakınız ss. 648

Bölüm 32'yi Protostomia grubuna ve Bölüm 33'ü Deuterostomia grubuna ayırdık. Bu bölümde daha sonra, bilateral simetrili hayvanların ortaya çıkmasından daha önce dallanmış olan birkaç hayvan grubunu inceleyeceğiz. Hayvan çeşitliliğini incelememize, hayvan vücut planının genel özelliklerini tartışarak başlayacağız.

## 31.2 Hayvan Vücut Planlarının Özellikleri Nelerdir?

Bir hayvanın genel yapısı, onun organ sistemlerinin düzenlenmesi ve kısımlarının birbirleriyle bütünlenmiş olan işlevleri, onun **vücut planı** olarak kabul edilir. Bölüm 20'de tanımlandığı gibi, vücut simetrisi, vücut boşlukları, segmentasyon ve üyelerin gelişimini kontrol eden düzenleme ve haberleşme genleri, farklı hayvan grupları arasında yaygın biçimde paylaşılır. Böylece, hayvanların vücut planlarını paylaşmalarını bekleyebiliriz. Hayvan vücut planları, son derece değişmesine karşın, onların dört anahtar özellik üzerinde varyasyonlara sahip olduğu görülebilir:

- Vücut *simetrisi*
- *Vücut boşluğunun* yapısı
- Vücudun *segmentasyonu*
- Hissetmede, çiğnemede, harekette, çiftleşmede ve diğer işlevlerde kullanılan *dış üyeler*

Bu özelliklerin her biri, bir hayvanın nasıl hareket edeceğini ve çevresiyle nasıl etkileşeceğini etkiler.

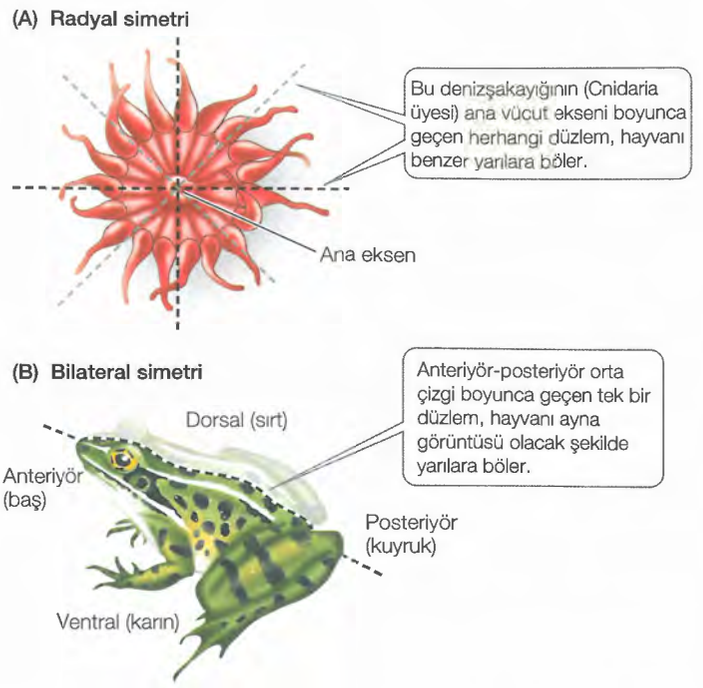
### Çoğu hayvan simetriktir

Bir hayvanın genel biçimi, onun **simetrisi** olarak tanımlanabilir. Bir hayvan, eğer en azından bir düzlemle benzer yarılara bölünebiliyorsa, *simetrik* olduğu söylenir. Herhangi bir simetri düzlemine sahip olmayan hayvanlar için *asimetriktir* denir. Placozoa üyeleri ve çoğu sünger, asimetriktir; fakat diğer hayvanların çoğu, gelişimleri süresince düzenleyici genlerin ifade edilmesiyle kontrol edilen bir simetri çeşidine sahiptir.

Simetrinin en basit formu, **küresel simetridir**; bu simetri tipinde, vücut kısımları merkezi bir noktadan dışarıya doğru ışınsal olarak konumlanır. Bu merkezi noktadan geçen sınırsız sayıda düzlem, küresel simetri gösteren organizmaları benzer yarılara böler. Küresel simetriye, yaygın olarak birhücreliler arasında rastlanır; fakat çoğu hayvan, diğer simetri tiplerine sahiptir.

**Işınsal simetrili** organizmalarda vücut kısımları, vücudun merkezinden geçen bir ana eksen etrafında dizilmiştir (Şekil 31.3A). *Taraklı hayvanlar*, çoğu *Cnidaria* üyesi ve *derisidikenliler* gibi ışınsal simetriktir. Mükemmel olarak ışınsal simetrik olan hayvanlar, ana eksenden geçen herhangi bir düzlemle benzer yarılara bölünebilir. Ancak, ışınsal simetrik birçok hayvan –denizyıldızları ve kum dolarları gibi derisidikenlilerin erginleri- biraz değişime uğramıştır; onun için onları, daha az sayıda düzlem özdeş yarılara bölebilir. Işınsal simetrik bazı hayvanlar, zemine bağlı yaşar ya da su akıntılarıyla sürüklenir. Diğerleri yavaş hareket eder; fakat herhangi bir yönde eşit derecede iyi hareket edebilir.

**Bilateral simetri**, belirgin bir ön uca sahip olan hayvanlar için karakteristiktir; bu uç kısmı, hayvan hareket ettiğinde vücudun diğer kısımlarından tipik olarak ileride gider. Bilateral




**31.3 Vücut Simetrisi** Çoğu hayvan, ya radyal ya da bilateral simetriktir.

simetrik bir hayvan, vücudunun orta çizgisini kateden tek bir düzlemle ayna görüntüsüne (sol ve sağ yarılar) bölünebilir (Şekil 31.3B). Bu düzlem, vücudun ön ya da **anteriyör** ucundan vücudun arka ya da **posteriyör** ucuna uzanır.

Vücudun orta çizgisini dik açıda kesen bir düzlem, vücudu birbirine benzemeyen iki bölüme böler. Bilateral simetrik bir hayvanın sırtı, onun **dorsal** yüzeyidir; alt tarafı ise **ventral** yüzeyidir.

Bilateral simetri, **baş oluşumuyla** (**sefalizasyon**) çok yakından ilişkilidir; baş oluşumu, duyu organlarının ve sinir dokusunun, hayvanın ön ucu olan baş kısmında yoğunlaşması olayıdır. Baş oluşumu, evrimsel süreçte tercih edilerek korunmuştur; çünkü bilateral simetrik bir hayvanın, yeni bir ortamla ilk olarak karşılaşacak kısmı, tipik olarak onun ön ucudur.

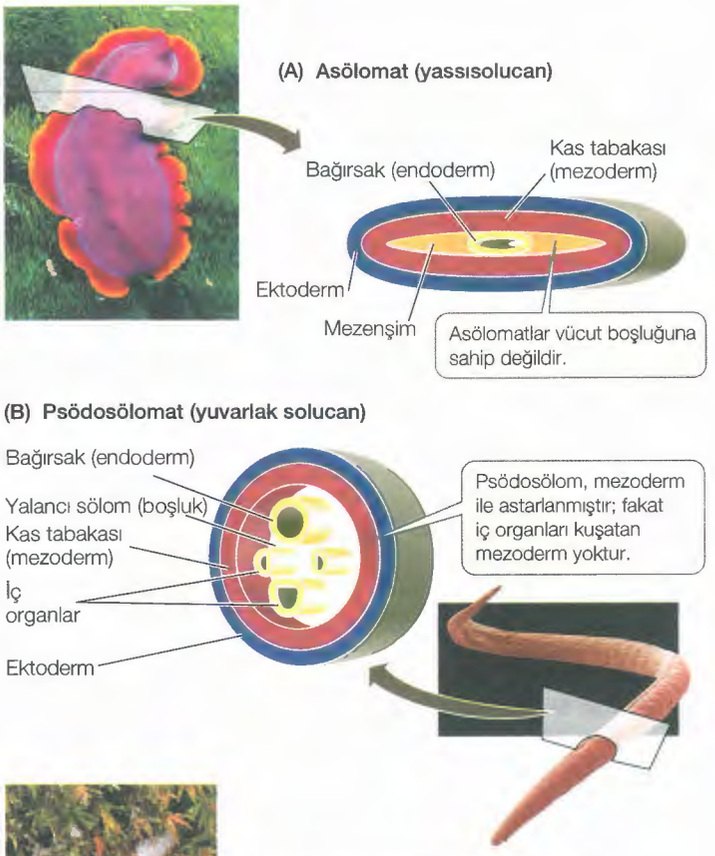
### Vücut boşluğunun yapısı hareketi etkiler

Hayvanlar, vücut içerisinde içerisi sıvı dolu bir **vücut boşluğunun** varlığına ve yapısına dayanarak, üç tipe ayrılabilir: *Asölomat*, *psödosölomat* ve *sölomat*. Bir hayvanın vücut boşluğunun yapısı, onun hangi şekilde hareket edebileceğini büyük ölçüde etkiler.

Yassı solucanlar gibi **asölomat** hayvanlar, içerisi sıvı dolu vücut boşluğundan yoksundur. Bunun yerine, sindirim kanalı (endodermden köken almıştır) ve kaslı vücut duvarı (mezodermden köken almıştır) arasındaki alan, *mezenşim* adı verilen hücre kitlesiyle doldurulmuştur (Şekil 31.4A). Bu hayvanlar, tipik olarak, sillerin çırpılmasıyla hareket ederler.

Vücut boşlukları iki tiptir. Bazıları, mezoderm ve endoderm arasında uzanır; diğerleri ise tamamıyla mezodermle çevrelenmiştir.

- **Pseudosölomlu** hayvanlar, *psödosölom* adı verilen bir vücut boşluğuna sahiptir; içerisi sıvı dolu olan bu alan




**31.4 Hayvan Vücut Boşlukları** (A) Asölomatlar, vücut boşluklarına sahip değildir. (B) Psödosölomatlar, endoderm ve mezodermle çevrelenmiş bir vücut boşluğuna sahiptir. (C) Sölomatlar, peritona sahiptir, periton, mezodermle çevrelenmiş bir bölge içerisinde yer alan organları kuşatır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 31.2 • Hayvan Vücut Boşlukları**

içerisinde iç organların birçoğu askıya alınmış durumdadır. Psödosölom, sadece dış taraftan kaslarla (mezoderm) kuşatılmıştır; iç organları çevreleyen içte bir mezoderm tabakası mevcut değildir (**Şekil 31.4B**).

- **Sölomlu** hayvanlar, mezoderm içerisinde gelişen bir vücut boşluğu olan *sölom*a sahiptir. Sölom boşluğu, aynı zamanda iç organları da saran ve *periton* adı verilen kas dokusu tabakasıyla astarlanmıştır (**Şekil 31.4C**). Sölomlu bir hayvan, vücut boşluğu içerisindeki sıvının hareketinin kontrolünü, psödosölomlu bir hayvanın yaptığından daha iyi yapar.

Birçok hayvanın vücut boşluğu, **hidrostatik iskelet** olarak işlev görür. Sıvılar, onları çevreleyen kaslar kasıldıklarında nispeten sıkıştırılamaz olduklarından, boşluğun diğer kısımlarına kayar. Eğer boşluğu çevreleyen vücut dokuları esnek olursa, bir bölgeye sıkıştırılan sıvılar, diğer bazı bölgelerin genişlemesine neden olabilir. Hareket eden sıvılar, böylece, belirli vücut kısımlarını hareket ettirebilir. (Bir hidrostatik iskeletin nasıl çalıştığını, kabuğundan çıkan bir salyangozu izleyerek görebilirsiniz.) Hem *dairesel kaslara* (vücut boşluğunun etrafına dairesel olarak saran) ve hem de *uzunlamasına kaslara* (vücudun uzunluğu boyunca uzanan) sahip olan bir hayvan, kendi hareketi üzerinde daha büyük bir kontrole sahiptir.

Karasal ortamlarda, sıvı dolu vücut boşluklarının hidrostatik fonksiyonu, büyük ölçüde, görece küçük ve yumuşak vücutlu organizmalar için uygundur. Daha büyük vücutlu hayvanlar (daha küçük vücutlu olan birçok hayvanın yanı sıra), hareketi kolaylaştıran ve koruma sağlayan sert iskelete sahiptir. Kaslar, vücudun iç kısmında ya da hayvanın dış yüzeyi üzerinde yer alan bu dayanıklı yapılara (kabuk ya da kütiküla şeklinde olabilir) bağlanır.

### Segmentasyon hareketin kontrolünü artırır

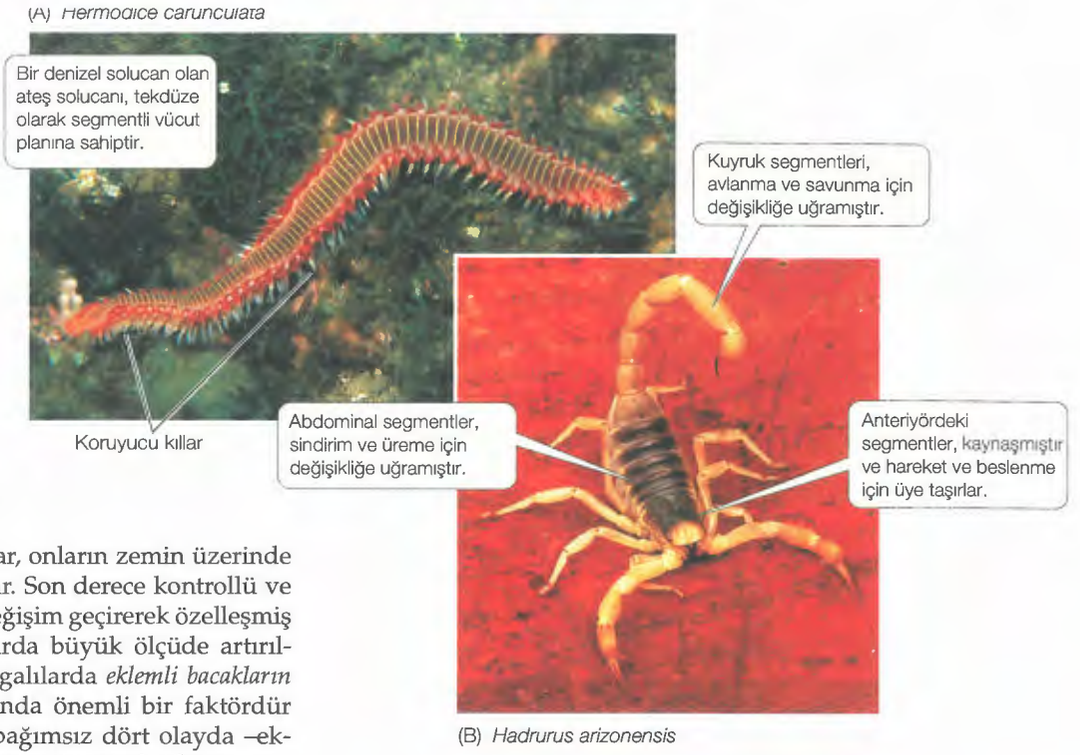
Birçok hayvanın vücudu, segmentlere bölünmüştür. **Segmentasyon**, farklı vücut bölgelerinin özelleşmesini kolaylaştırır. Segmentasyon, aynı zamanda, hayvanın vücut biçiminin oldukça karmaşık şekillerde değiştirilmesine ve hayvanın hareketlerinin çok hassas bir şekilde kontrol edilmesine izin verir. Eğer bir hayvanın vücudu segmentliyse, her bir bireysel segmentte yer alan kaslar, segmentin biçimini diğer segmentlerden bağımsız olarak değiştirebilir. Sadece birkaç segmenti olan hayvanlarda, vücut boşluğu ayrı kompartımanlara ayrılmıştır; fakat kısmen kompartımanlara ayrılmış olmak bile hareketin daha iyi kontrol edilmesine imkan verir. Bölüm 32 ve 33'de göreceğimiz gibi, segmentasyon olayı, Protostomia ve Deuterostomia'nın birkaç grubunda meydana gelir.

Bazı hayvanlardaki segmentler, dışarıdan bakılınca görünmez (omurgalı hayvanların segmentli olan omurgalarında olduğu gibi.) Halkalı solucanlar gibi diğer hayvanlarda ise benzer vücut segmentleri art arda birçok kez tekrarlanmıştır (**Şekil 31.5B**). Bölüm 32'de tanımlandığı gibi, eklembacaklıların (böcekler, örümcekler, kırkayaklar ve kabukluların yer aldığı) çok çarpıcı biçimde evrimsel açılım sergilemeleri, segmentli vücut planındaki değişikliklere dayanmaktadır; bu vücut yapı planında, kaslar dış iskeletin iç yüzeyine tutunmaktadır ve dışarıya doğru uzanan çeşitli tipteki vücut üyeleri sayesinde hayvanlar hareket etmektedir.

### Üyeler birçok şekilde kullanılabilir

Kendi güçleri sayesinde dolaşmak, birçok hayvan için önemlidir. Bu olay, hayvanların yiyeceklerini elde etmesine, avcılarından kaçınmasına ve eşlerini bulmasına izin verir. Hatta bir yerde kalarak yaşayan, denizşakayıkları gibi bazı hayvanlar, sillerini kullanarak yüzen larval evrelere sahiptir; böylece hayvanın uygun bir habitat bulma şansı artmaktadır.

Vücuttan dışarıya doğru uzanan üyeler, hayvanın çevrede hareket etme yeteneğini büyük ölçüde artırır. Denizkestanelerini ve denizyıldızlarını içeren çoğu derisidikenli, çok sayı-




**31.5 Segmentasyon** Çoğu hayvanın vücut boşlukları, segmentlere bölünmüştür. (A) Bir halkalı solucan bu denizel ateş solucanının segmentlerinin tümü, birbirine benzerdir. Bu solucanın üyelerinin uçları kıllı (setalı) olup bu setalar hem harekette ve hem de (bu tür de) korumada kullanılır –setalar, zararlı toksinler içerir. (B) Segmentasyon, segmentler arasında farklılığın ortaya çıkmasına olanak sağlar. Bir eklembacaklı olan bu akrebin segmentlerinin taşıdığı üyeler, yapısal ve işlevsel olarak farklılıklara sahiptirler.

da *tüp ayağa* sahiptir; bu tüp ayaklar, onların zemin üzerinde yavaş yavaş hareket etmesini sağlar. Son derece kontrollü ve hızlı gerçekleşen hareket, üyeleri değişim geçirerek özelleşmiş *uzuvlara* dönüşmüş olan hayvanlarda büyük ölçüde artırılmıştır. Eklembacaklılarda ve omurgalılarda *eklemli bacakların* varlığı, onların evrimsel başarılarında önemli bir faktördür (bakınız Şekil 31.5B). Birbirinden bağımsız dört olayda –eklembacaklı olan böcekler arasında ve omurgalı olan pterosaurlar, kuşlar ve yarasalar arasında- üyeleri kanat şeklinde değişikliğe uğramış olan vücut planları ortaya çıkmıştır; bu üyeler, bu hayvanların havalanmalarına izin verir.

Üyeler, aynı zamanda, hareket için kullanılmayan birçok yapıyı da içerir. Pek çok hayvan, ortamı hissetmede kullanılan özelleşmiş üyeler olan antenlere sahiptir. Diğer üyeler (çoğu eklembacaklının tırnakları ve ağız parçaları gibi), avı yakalamak ya da yiyecekleri çiğnemek için uyum sağlamıştır. Bazı türlerdeki üyeler, sperm nakletme ya da yavru çıkıncaya kadar yumurtaları taşıma gibi üreme amaçlı olarak kullanılır.

## 31.2 ÖZET

**Hayvanların vücut planları, simetri tarzı, vücut boşlukları, segmentasyon ve üyelerdeki varyasyonlara dayanır. Bunların dördü de hayvanın yaşam şekli bakımından oldukça önemli olan hareketi etkileyebilir.**

- Hayvanlarda rastlanan belli başlı simetri tiplerini tanımlayınız. Bir hayvanın simetrisi, onun hareket şeklini nasıl etkileyebilir? **Bakınız s. 649 ve Şekil 31.3**
- Vücut boşluklarının ve segmentasyonun hareket kontrolünü artırma şekillerini açıklayınız. **Bakınız ss.649-650**

Hayvan vücut planlarıyla ilgili değişikliklerin pek çoğu, yiyecek bulma, yiyeceği yakalama ve yiyeceği işleme şekillerini etkiler. Simetride, vücut boşluklarında, üyelerde ve segmentasyonda yer alan evrimsel değişiklikler, hayvanın bulunduğu çevreden yiyeceklerini elde etme yeteneği konusunda anahtar roller oynadığı gibi, onların diğer hayvanlara yem olmadan kaçınmalarına da yardım eder.

# 31.3 Hayvanlar Yiyeceklerini Nasıl Elde Eder?

Kısım 31.1'de not edildiği gibi, hayvanlar heterotroftur ya da "diğerlerini yiyicilerdir". Birçok hayvan, beslenmek için fotosentetik endosimbiyontlara güvenmelerine karşın (bakınız Şekil 5. 14C ve 27.8), çoğu hayvan besin olarak yiyeceklerini dışarıdaki kaynaklardan aktif olarak elde etmek zorundadır. Yiyeceklerin yerini belirleme ihtiyacı, hem hayvanlara çevreleri hakkında ayrıntılı bilgi sağlayan duyu alımıyla ilgili yapıların evrimini hem de bilgiyi alan, işleyen ve koordine eden sinir sistemlerinin evrimini desteklemiştir.

Yiyeceklerini elde etmek için, çoğu hayvan ya yiyeceklerin bulunduğu çevreye gitmek için ya da çevreye gitmek ve o çevrenin içerdiği besin maddelerini elde etmek için, enerji harcamalıdır. Bir yerden diğerine gidebilen hayvanlar **hareketlidir**; bir yerde kalarak yaşamını sürdüren hayvanlar **sesildir**.

Hayvanların kullandığı temel beslenme stratejileri, aşağıdaki beş genel kategori içerisine düşer:

- *Süzerek beslenenler*, çevreleri tarafından kendilerine getirilen küçük organizmaları yakalarlar.
- *Otçullar* (*herbivorlar*), bitkileri ya da bitki kısımlarını yerler.
- *Avcılar* (*predatörler*), tipik olarak görece daha büyük olan diğer hayvanları yakalar ve yer.
- *Parazitler*, genellikle kendilerinden daha büyük olan diğer organizmaların içinde ya da üzerinde yaşayarak enerjilerinin ve besin maddelerini o organizmalardan elde ederler.
- *Detritusla beslenenler*, aktif olarak ölü organik maddeler üzerinde beslenirler.

Bu beslenme stratejilerinin her biri, farklı hayvan gruplarının her birinde bulunur; ve onların hiçbirisi, tek bir grupla sınırlı

değildir. Ayrıca, bazı türlerin bireyleri, bir beslenme stratejisinden daha fazlasını kullanabilir ve bazıları yaşam döngülerinin farklı noktalarında farklı beslenme stratejilerini kullanır. Değişmeyen ve devam eden yiyecek elde etme ihtiyacı, herhangi bir çevrede mevcut olan besin kaynaklarının çeşitliliği ve yiyecek elde etmek için diğer hayvanlar ile rekabet etme zorunluluğu, beslenme stratejilerinde çeşitliliğin belli başlı tüm hayvan grupları arasında bulunabilmesine işaret etmektedir.

### Süzerek beslenenler küçük avları yakalarlar

Hava ve su, sıklıkla, hayvanlar için potansiyele olarak yiyecek olan küçük organizmaları ve organik molekülleri içerir. Hareket eden hava ve su, kendi pozisyonu bu besin maddeleri için iyi konumda olan bir hayvana onları taşıyabilir. **Süzerek beslenici** olanlar, böylece, çevrelerinden gelen yiyecek maddelerini süzen çeşitli ayıklama cihazlarını kullanırlar. Sucul olan birçok sesil hayvan, avları kendilerine getiren su akıntılarına güvenirler (**Şekil 31.6A**).

(A) *Spirobranchus* sp.



(B) *Phoenicopterus ruber*

Hareketli olup süzerek beslenici olanlar, besin içeren ortamı kendilerine getirirler. Örneğin flamingolar, çamurlu karışım içerisindeki küçük organizmaları süzerek almada, kenarları tırtıklı olan gagalarını kullanırlar ve sığ sulardaki çamur içerisinde yürüyerek onları toplarlar (**Şekil 31.6B**). Mavi balinalar – günümüzde yaşayan en büyük vücutlu hayvanlar- yüzdükleri su sütunu içerisinden küçük kabukluları süzerek alan süzerek beslenici hayvanlardır.

Sesil olan bazı süzerek besleniciler, yiyeceklerini yakalayan aygıtlardan suyu geçirmek için enerji harcarlar. Örneğin, süngerler, **koanosit** adı verilen beslenmek için özelleşmiş hücrelerinin kamçılarını çırpmak suretiyle, suyu vücutlarının içerisine getirirler (**Şekil 31.7**). Süngerlerin beslenmeyle ilgili olan bu yakalı kamçılı hücreleri yapısal olarak, yakalıkamçılılar olarak bilinen birhücrelilere benzerlik gösterir; bu durum, yakalıkamçılıların (Choanoflagellata) hayvanlarla olan yakın akrabalık ilişkisi konusunda kanıt sağlamaktadır (bakınız Kısım 27.5).

### Herbivorlar bitki yerler

Bitki yiyen hayvanlar, **otçul** (**herbivor**) olarak isimlendirilir. Bir bitki, hayvanların tüketebildiği çok farklı yapılara –yapraklar, odun, özsu, çiçek, meyve, nektar ve tohum-sahiptir. O zaman, otçulların pek çok farklı çeşidinin, farklı bir bitki türüyle beslenebileceğini, bitkinin farklı kısımlarını tüketebileceğini ya da aynı bitki kısımlarını farklı şekillerde yiyeceğini görmek sürpriz olmayacaktır. Bir avcı hayvan tarafından yakalanan hayvan, büyük olasılıkla öldürülür; fakat otçullar, bitkiler üzerinden beslenirken genellikle bitkileri öldürmezler.

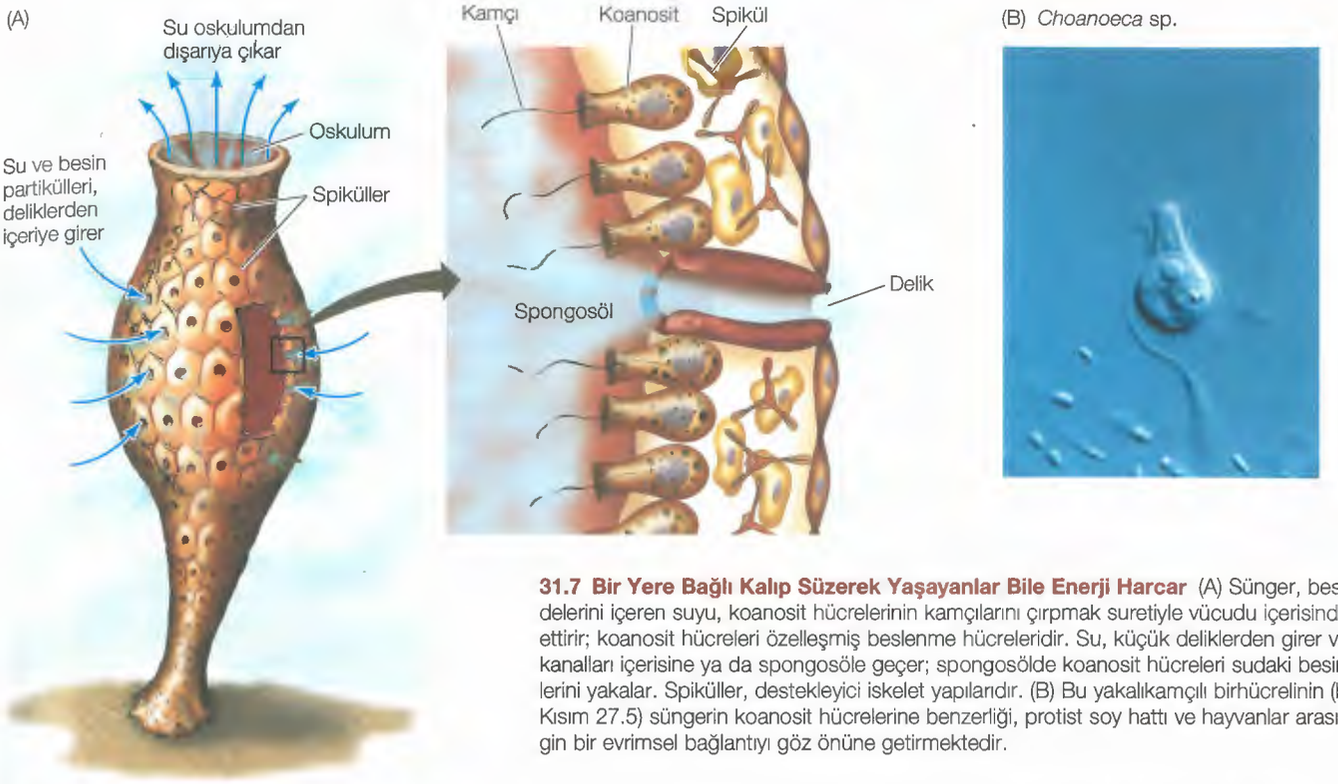
Hayvanlar, bitkileri zapt etmek ve öldürmek için enerji harcaması gerekmez. Ancak, hayvanların onları sindirmesi gerekir; ve hayvanlar, bitkilerde bulunan savunma amaçlı toksik kimyasalları etkisiz kılmak için enerji harcamak zorundadır. Karasal ortamda baskın olarak yer alan bitkiler, birçok çeşit dokuya sahip olma eğiliminde olduğundan ve bu dokuların da çoğu sert ya da lifli olması nedeniyle, sindirim, karasal herbivorlar için sorunlar oluşturabilir. Otçul hayvanlar, bitkileri sindirme olayının üstesinden gelmek için, tipik olarak uzun ve kompleks sindirim kanalına sahiptirler (bakınız Kısım 51.2).

### Avcılar daha büyük avları yakalar ve kontrol altına alır

**Avcılar** (**predatörler**), görece daha büyük olan hayvanları (onların **avları** olarak adlandırılır) yakalama ve kontrol altına alma yeteneği veren özelliklere sahiptirler. Omurgalı birçok avcı tür, kendilerine avın yerini tespit etme yeteneği veren duyu organlarına; ve daha büyük olan avın yakalanmasına ve kontrol altına alınmasına izin veren sivri dişlere ya da pençelere sahiptir (**Şekil 31.8**). Avcılar, avlarına sessizce yaklaşabilir ve onları takip edebilirler; ya da avlarının kendilerine gelmeleri için beklerler (çoğunlukla kamufle olmuş durumda).

Avcıların (aynı zamanda avların da) bir başka silahı, zehirlerdir. Hepimiz, bir zehirli yılanın zehriyle karşı karşıya kaldığımızda tehlikeyi fark ederiz. Toksinler, sıklıkla, hem savunmada hem avı yakalamada ve bazen de avın sindirilmesinde iş görür. Cnidaria üyeleri (denizanaları ve onların akrabaları), avı yakalamada ve kendi kontrolü altına almada toksinlerini

**31.6 Süzerek Beslenme Stratejileri** Denizlerde zemine bağlı yaşayan ve besinlerini süzerek elde eden bir poliket olan "Yılbaşı ağacı solucanına", besinlerini –plankton-okyanus akıntıları getirir. (B) Güney Amerika'nın büyük flamingosu, hareketli olan ve süzerek beslenici olan bir hayvandır; okyanus lagünlerinin ve tuzlu göllerin çamurlu zemininde hareket ederek bacaklarıyla çamuru karıştırır. Bu kuşlar daha sonra, çamur karışımından küçük organizmaları ayıklamak için gagalarını (kapalı durumda) kullanırlar.




**31.7 Bir Yere Bağlı Kalıp Süzerek Yaşayanlar Bile Enerji Harcar** (A) Sünger, besin maddelerini içeren suyu, koanosit hücrelerinin kamçılarını çırpmak suretiyle vücudu içerisinde hareket ettirir; koanosit hücreleri özelleşmiş beslenme hücreleridir. Su, küçük deliklerden girer ve su kanalları içerisine ya da spongosöle geçer; spongosölde koanosit hücreleri sudaki besin partiküllerini yakalar. Spiküller, destekleyici iskelet yapılarıdır. (B) Bu yakalıkamçılı birhücrelinin (bakınız Kısım 27.5) süngerin koanosit hücrelerine benzerliği, protist soy hattı ve hayvanlar arasında belirgin bir evrimsel bağlantıyı göz önüne getirmektedir.

kullanan pek çok hayvan grubundan biridir. Cnidaria üyelerinin tentakülleri, **nematosist** adı verilen iğneleyici organelleri içeren özelleşmiş hücrelerle kaplıdır; nematosistler, avın içerisine toksin enjekte eder (**Şekil 31.9**).

Rakunlar ve insanlar gibi **omnivor** olan canlılar, hem bitkilerle ve hem de başka hayvanlarla beslenirler. Bazı omnivorların diyetleri, yaşam döngülerinin farklı evrelerinde farklılık gösterir; örneğin erginler, meyve ya da tohumla beslenirken onların genç bireyleri böcekle beslenebilir.

**31.8 Dişler ve Pençeler** (A) Avcı olan boz kurdun dişleri, avını öldürmeye ve eti parçalamaya uyum sağlamıştır. (B) Kel kartalın üyeleri (bacakları ve kanatları), güçlü gagasıyla birlikte, avcı yaşam tarzına uyum sağlamıştır.

(A) *Canis lupus*

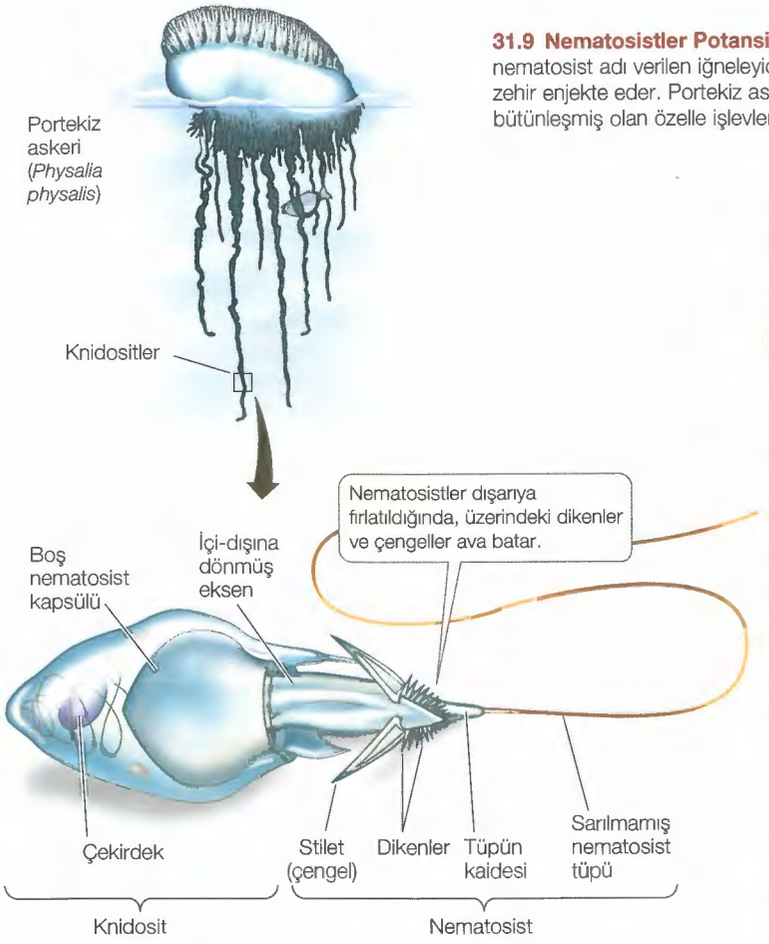


## Parazitler diğer organizmaların içinde ya da üzerinde yaşarlar

**Parazitler**, *konak* adı verilen başka bir organizmanın içinde ya da üzerinde yaşayarak besin maddelerini konaktan elde ederler. Bazı parazitler, konağın bizzat kendi kısımlarını tüketir (vücut sıvılarını emen keneler gibi); diğerleri ise konağın tüketeceği besin maddelerini gasp eder (bağırsaklarımızda yaşayabilen şerit solucanlar gibi). Parazit olan hayvanların çoğu, konaklarından daha küçüktür; ve birçok parazit, konaklarını öldürmeksizin onun kısımlarını tüketebilir. Parazit, konağın içerisine yerleştiğinde, ilk olarak konağın savunma sistemine karşı galip gelmek zorundadır. Parazitler, çoğunlukla, çok sayıda konağın yer aldığı karmaşık yaşam döngülerine sahiptirler; bunu Kısım 31.4'de ayrıntısıyla göreceğiz.

(B) *Haliaeetus leucocephalus*






**31.9 Nematosistler Potansiyel Silahtır** Bir Cnidaria üyesi olan Portekiz askerinin tentakülleri, nematosist adı verilen iğneleyici organelleri içeren özelleşmiş hücrelerle doludur; nematosistler, ava zehir enjekte eder. Portekiz askeri, koloni oluşturan bir hayvandır; koloni, fizyolojik olarak birbirleriyle bütünleşmiş olan özelle işlevlere sahip çok sayıda bireyden oluşmuştur.

Konaklarının içerisinde yaşayan parazitler, *endoparazit* (*iç parazit*) olarak isimlendirilirler; onlar, genellikle morfolojik olarak çok basittirler. İç parazitler, sıklıkla, sindirim sistemi olmaksızın işlev yaparlar; çünkü onlar, besinlerini doğrudan konağın sindirim kanalından ya da vücut dokularından alırlar. Birçok yassı solucan, Bölüm 32'de açıklandığı gibi, insanların ve diğer memelilerin iç parazitidir.

Konaklarının dış kısmında yaşayan parazitler, *ektoparazit* (*dış parazit*) olarak isimlendirilirler; onlar, endoparazitlerden morfolojik olarak genellikle daha komplekstirler. Dış parazitler, sindirim kanallarına ve konağın dokularını delmeğe ya da onların vücut sıvılarını emmeye yarayan ağız parçalarına sahiptirler. Pireler ve keneler, yaygın olarak bilinen ektoparazitik eklembacaklılardır; birçok insanın, ne yazık ki bu parazitlerle ilgili deneyimi olmuştur.

### Detritusla beslenenler diğer organizmaların kalıntıları üzerinden geçinirler

**Detritus yiyiciler**, ayrışmakta olan organik maddelerle yani *detritus* ile beslenirler. Bu organizmalar, böyle yapmak suretiyle, besin maddelerini diğer canlılar tarafından kullanılabilen forma dönüştürüp ekosisteme tekrar geri vererek önemli bir işlevi yerine getirir. Detritus yiyiciler, okyanus tabanının yanı sıra organik madde içeriği yüksek olan herhangi bir toprak içerisinde yaygındırlar. Çok iyi bilinen detritus yiyiciler arasında toprak solucanları ve diğer halkalı solucanlar, kırkayaklar, birçok böcek ve kabuklu türü yer alır.

Toprak solucanlarının yaptığı işlerle büyülenmiş olan Charles Darwin, *Solucanların Faaliyetiyle Bitkisel Gübre Oluşumu* isimli bir kitap yazdı. O, toprak solucanlarının toprak oluşumunda sergiledikleri önemi role hayran kalmıştı. Darwin, toprak solucanlarının organik maddeleri nasıl hızlı bir şekilde yıktığını ve zengin topraklar oluşturduğunu belirlemek için, birçok ilginç deney yürüttü.

## 31.3 ÖZET

**Hayvanlar yiyeceklerini çeşitli yollarla elde ederler. Süzerek beslenenler, besin partiküllerini sudan ya da havadan ayıklarlar. Otçullar, kendilerinin bitkileri yemesine izin veren sindirimle ilgili adaptasyonlara sahiptirler; oysa avcı olanlar, diğer hayvanları (avları) yakalama, onları kontrolleri altına alma ve yemek için fiziksel uyum sağlamışlardır. Parazitler, besin maddelerini konak olan organizmadan elde ederler. Detritus yiyiciler, ayrışmakta olan organik maddeleri tüketirler ve önemli besin maddelerini, diğer organizmaların kullanımına hazırlarlar.**

- Bitki yiyen hayvanlar için hangi adaptasyonlar gereklidir? Avcı olarak yaşam sürmek için hangi adaptasyonlar gereklidir? **Bakınız ss. 652-653**
- Burada sunulmuş olan hayvanların çeşitlilik gösteren beslenme biçimlerine kısaca göz atın ve farklı hayvanlar hakkında bildiklerinizi de kullanarak, beslenme davranışının hayvanları filogenetik kategoriler içerisinde gruplamada bir kriter olmasının ne kadar yararlı olacağını düşünürsünüz?

Bir hayvan, tek bir yumurtadan daha büyük ve daha kompleks ergine geliştiğinde, onun vücut yapısı, diyeti ve içerisinde yaşadığı çevre tamamıyla değişebilir. Gelecek kısımda, bazı hayvanların yaşam döngülerini tanımlayacağız ve onların niçin böylesine çok değiştiğini tartışacağız.

## 31.4 Yaşam Döngüleri Hayvanlar Arasında Nasıl Farklılık Gösterir?

Bir hayvanın **yaşam döngüsü**, onun embriyonik gelişimini, doğumunu, büyüyerek olgunluğa erişmesini, üremesini ve ölümünü kapsar. Bir hayvan, yaşamı süresince, yiyecekleri yer, büyür, aynı türün ve başka türlerin diğer bireyleriyle etkileşir ve ürer.

Hayvanların bazı gruplarında yeni doğmuş olan yavrular, erginlere birçok benzerlikler taşır (buna, *doğrudan gelişme* şekli denir). Ancak, birçok türün yeni doğmuş bireyleri, erginlerden belirgin olarak farklıdır. Örneğin bir **larvayı** (çoğulu, *larvae*) göz önüne getirecek olursak, bu evre bazı organizmaların ergin formu almadan önce yaşam döngülerinin daha erken dönemindeki olgunlaşmamış evredir. Yaşam döngüsündeki en çarpıcı değişikliklerin bazıları, kınkanatlılar, sinekler, güveler, kelebekler ve arılar gibi böcekler arasında görülür; bu böcekler, larva ve ergin evreleri arasında köklü değişiklikler (*başkalaşım* adı verilir) geçirirler (**Şekil 31.10**). Bu hayvanlardaki bir evre, beslenme için ve diğer bir evre üreme için özelleşmiş olabilir. Örneğin çoğu güve kelebeği türünün erginleri, beslenmez. Bazı hayvan türlerindeki bireyler, tüm yaşam ev-




**31.10 Metamorfozlu Yaşam Döngüsü** (A) Bu kral kelebeğin (*Danaus plexippus*) larval evresi (tırtıl), beslenme için özelleşmiştir. (B) Pupa, ergine dönüşümün gerçekleştirildiği evredir. (C) Ergin kelebek, yayılma ve üreme için özelleşmiştir.

releri boyunca beslenirler; fakat yedikleri yiyecekler evrelere göre değişir. Örneğin, *tırtıl* olarak bilinen kelebek larvaları, bitki yapraklarını ve çiçeklerini yerler; oysa çoğu ergin kelebek, sadece nektar ile beslenir. Farklı aktiviteler için özelleşmiş olan farklı yaşam evrelerine sahip olmak, bir hayvanın belirli işleri yerine getirmedeki etkinliliğini artırabilir.

### Çoğu hayvanın yaşam döngüsü en azından bir tane yayılma evresine sahiptir

Bir hayvan, yaşam döngüsünün bazı dönemleri boyunca hareket eder ya da hareket ettirilir; onun için çok az sayıda hayvan, tamı tamına doğmuş olduğu yerde ölür. Bir ebeveyn organizmadan gelen organizmaların ya da mevcut bir populasyondan gelen organizmaların hareketine, **dispersal** adı verilir.

Ergin evrede bir yere bağlı olarak yaşayan hayvanlar, tipik olarak, yumurtalarla ya da larvalar sayesinde yayılış (dispersal) yaparlar. Denizlerde bir yere bağlı olarak yaşayan çoğu hayvan, küçük yumurtalarını ve spermlerini döllenmenin gerçekleştiği yer olan suya bırakırlar. Bir süre sonra larva yumurtadan çıkar ve planktonların içerisinde serbest olarak yüzer ve suyu süzerek içerisindeki küçük avları toplar.

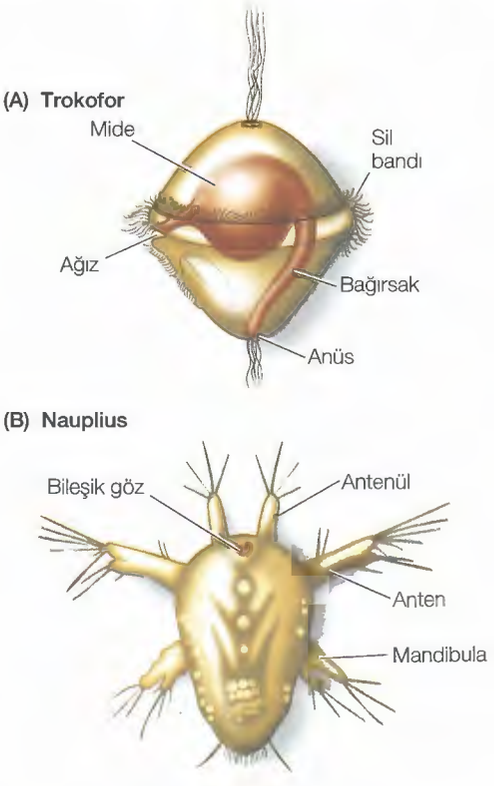
Aralarında poliket solucanların ve yumuşakçaların yer aldığı deniz tabanında yaşayan birçok hayvan, **trokofor** (**Şekil 31.11A**) olarak bilinen ışınsal simetrili larvaya sahiptir; kabuklular gibi diğer hayvanlar **nauplius** adı verilen bilateral simetrik larvaya sahiplerdir (**Şekil 31.11B**). Bu larvaların her iki tipi de zemine yerleşip değişerek ergin bireylere dönüşmeden önce bir süre plankton içerisinde beslenirler.

Çoğu hayvanın esas yayılma evresi, yaşam döngüsünün erken döneminde ortaya çıkmasına karşın, ergin evrede hareketli olan bazı türler, erginleştiklerinde yayılış yaparlar. Örneğin bir tırtıl, tüm larval evresini üzerinde beslendiği tek bir bitkide üzerinde geçirebilir; fakat başkalaşım geçirip uçabilen bir ergin kelebeğe dönüştükten sonra, uçabilir ve tırtıl dönemini geçirdiği ağaçtan daha uzaklarda yer alan bitkiler üzerine yumurtaları bırakabilir. Bazı türlerdeki bireyler, birkaç farklı yaşam evresi boyunca yayılışlarını gerçekleştirir.

### Hiçbir yaşam döngüsü tüm faydaları en üst düzeye çıkaramaz

"Hiç kimsenin on parmağında on marifet yoktur" şeklindeki yaygın ifade, yaşam döngülerinin evrimi üzerindeki niçin kısıtlamaların olduğunu akla getirmektedir. Bir hayvanın herhangi bir yaşam döngüsü evresindeki sahip olduğu özellikler, onun bir aktivitedeki performansını artırabilir; fakat başka birindeki performansını azaltabilir –bu durum, bir şeyi kazanmak için başka bir şeyden *fedakarlık etme* olarak bilinir. Örneğin, sudan küçük besin partiküllerini süzmede iyi olan bir hayvan, muhtemelen daha büyük avları yakalayamaz. Benzer şekilde, kabuklar gibi koruyucu yapıları oluşturmak için ayrılmış olan enerji, büyüme için kullanılamaz.

Hayvan üremesinde bazı büyük ödünler görülebilir. Bazı hayvanlar, her biri az miktarda enerji depolamış olan çok fazla sayıda küçük yumurta üretirler (**Şekil 31.12A**). Diğer hay-




**31.11 Denizel Hayvanların Planktonik Larval Formları** (A) Trokofor ("tekerlek taşıyan") larvası, başta çoğu poliket solucan ve yumuşakçalar olmak üzere spiral segmentasyon geçiren birçok denizel hayvan kladında bulunan belirgin olarak farklı bir larva formudur. (B) Bu nauplius larvası, segmentli vücuda ve eklemli üyelere sahip olan ergin bir kabukluya gelişecektir.

(A) *Rana sylvatica*



(B) *Pygoscelis papua*



**31.12 Çok Sayıda Küçük ya da Az Sayıda Büyük Yumurta** Enerjinin yumurtalara paylaştırılması, bazı şeylerden ödün verilmesini ister. (A) Bu ağaç kurbağası, üreme enerjisini, çok sayıda küçük yumurta arasında paylaştırır. (B) Bu penguen, üreme enerjisini tamamıyla tek bir büyük yumurtaya yatırır.

vanlar, her biri fazla miktarda enerji depolamış olan az sayıda büyük yumurta üretirler (**Şekil 31.12B**). Bir dişi hayvan, sabit miktardaki mevcut enerjiyle, çok sayıda küçük yumurta ya da daha az sayıda büyük yumurtalar üretebilir; fakat bu dişi birey, çok sayıda büyük yumurta üretemez. Böylece, üretilen yavruların sayısı ile her bir yavrunun anasından alacağı enerji kaynağı arasında bir ödün verme vardır.

Bir yumurta içerisinde daha fazla miktarda enerjinin depolanması, yavrunun kendi besinini bulmadan önce ya da ebeveyni tarafından beslenmeden önce gelişimini daha uzun süre destekler. Tüm kuş türleri, görece az sayıda ve oransal olarak daha büyük yumurtalar koyarlar; fakat bunların kuluçka süreleri değişir. Bazı türlerde, genç bireyler yumurtadan çıktıklarında yardıma muhtaçtırlar (**Şekil 31.13A**). Böyle *geç olgunlaşan* genç bireyler, besinlerini kendileri sağlayıncaya kadar beslenmek ve bakılmak zorundadırlar; ebeveynler, bu tipteki sadece az sayıda yavruya besin sağlayabilir ve bakabilir. Buna zıt olarak, bazı kuş türleri, yumurtalarını daha uzun süre kuluçka döneminde tutar; ve kuluçkadan çıkanlar, yumurtadan çıkar çıkmaz kendilerine yetecek bir noktaya gelinceye kadar gelişirler (**Şekil 31.13B**). Böyle türlerin genç bireyleri, *erken olgunlaşanlar* olarak isimlendirilir.

## Parazitlerin yaşam döngüleri, yayılmayı kolaylaştırmak ve konağın savunmalarının üstesinden gelmek üzere evrim geçirmiştir

İç parazit olarak yaşayan hayvanlar, konaklarının besleyici dokuları içerisine ya da konağın sindirim kanalını dolduran sindirilmiş yiyecekler içerisine gömülmüş durumdadır. Böylece onlar, yiyecek elde etmek için fazla enerji harcamalarına gerek yoktur; fakat yaşamlarını sürdürmek için konağın savunmasının üstesinden gelmek zorundadır. Ayrıca, ya parazitlerin ya da onların yavrularını, konak henüz yaşamını sürdürürken yeni konaklara yayılması gerekir; çünkü onların konağı öldüğü zaman kendileri de ölür.

Bazı parazitlerin döllenmiş yumurtaları, konağın dışkısıyla dış ortama verilir ve bunlar, ondan sonra, konak olan diğer bireyler tarafından doğrudan yenir. Bununla birlikte, parazit olan birçok tür, bir ya da daha fazla sayıda ara konağın yer aldığı ve birkaç larval evrenin bulunduğu karmaşık yaşam döngülerine sahiptir (**Şekil 31.14**). Bazı ara konaklar, bireysel parazitleri diğer konaklar arasında doğrudan nakleder. Diğer ara konaklar, başka bir konak paraziti yiyinceye kadar parazite ev sahipliği yapar ve onu destekler. Böylece, karmaşık yaşam döngüleri, konaklar arasında bireysel parazitlerin nakledilmesini kolaylaştırabilir.

## Koloni oluşturan organizmalar, genetik olarak birbirleriyle özdeş ve fizyolojik olarak bütünleşmiş olan bireylerden oluşmuştur

Çoğu insan, bireyler ve populasyonlar arasındaki ayırımı kesin olarak görme eğilimindedir. Ancak, hayvanların birçok grubunda, ayrılma olmaksızın gerçekleşen eşeysiz üreme, birbir-

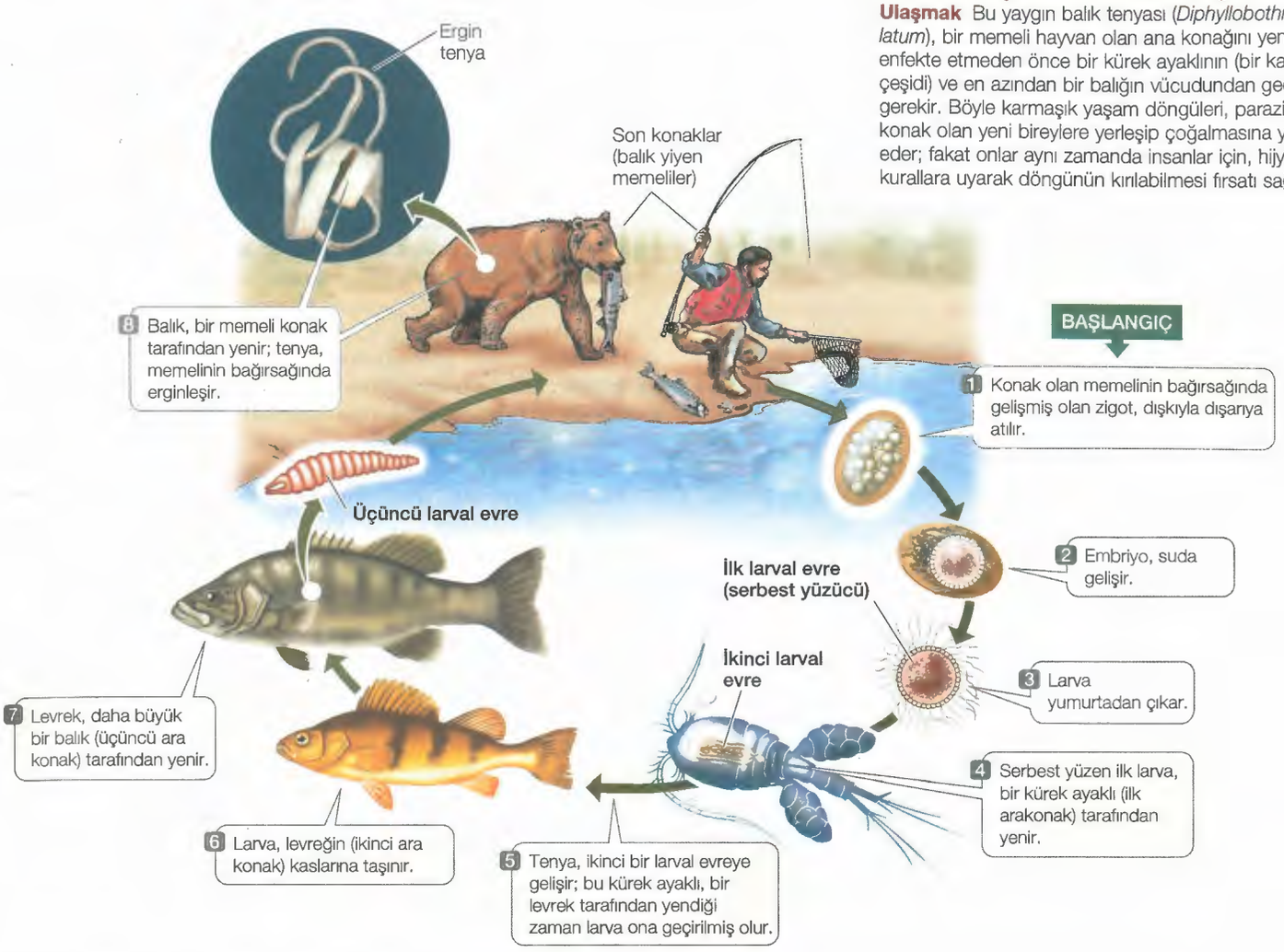
(A) *Parus caeruleus*



(B) *Branta canadensis*



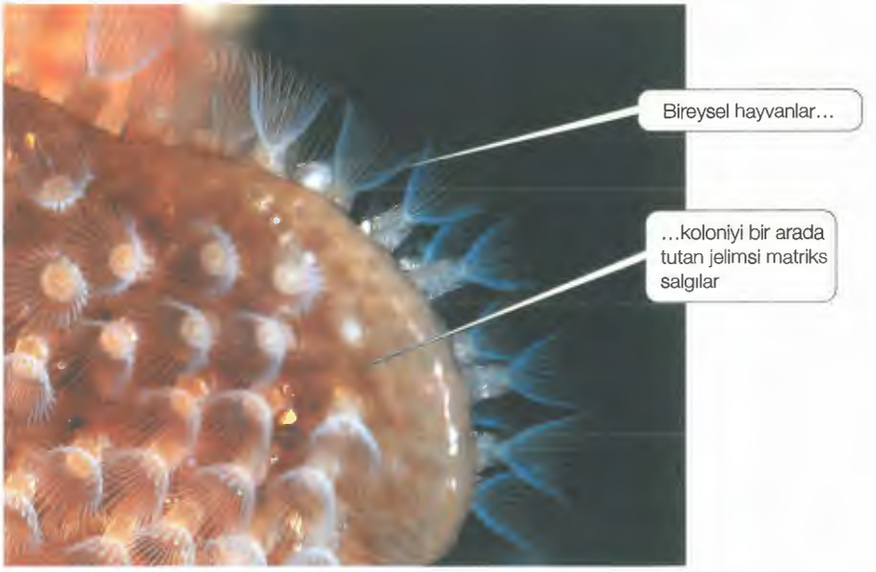
**31.13 Yardımsız ya da Bağımsız** (A) Mavi baştankaranın geç erginleşen genç bireyleri, yumurtadan çıktıklarında aslında çaresizdirler. Onların ebeveynleri, birkaç hafta onlara bakar ve besler. (B) Kanada kazı yavruları, erken gelişirler; yumurtadan çıktıklarında yüzmeye ve bağımsız olarak beslenmeye hazırdırlar.




**31.14 Karmaşık Bir Yolla Yeni Konağa Ulaşmak** Bu yaygın balık tenyası (*Diphyllobothrium latum*), bir memeli hayvan olan ana konağını yeniden enfekte etmeden önce bir kürek ayaklının (bir kabuklu çeşidi) ve en azından bir balığın vücudundan geçmesi gerekir. Böyle karmaşık yaşam döngüleri, parazitin konak olan yeni bireylere yerleşip çoğalmasına yardım eder; fakat onlar aynı zamanda insanlar için, hijyenik kurallara uyarak döngünün kırılabilmesi fırsatı sağlar.

leriyle fizyolojik olarak bütünleşmiş olan çok sayıda bireyden oluşmuş organizma kolonilerinin meydana gelmesine yol açabilir; bu bireyler, ilk bakışta tek bir bütünleşmiş organizma gibi görünebilir. Bir kolonideki bireyler, bir diğerinin klonal kopyalarıdır; onun için onlar, genetik açıdan homojendirler. Koloni oluşturma olayı, hayvan grupları arasında birkaç kez ortaya çıkmıştır; ve bireyler arasındaki özelleşme ve birbirlerine bağımlılık durumu büyük ölçüde değişmektedir. Bazı türlerdeki koloniler, birbirleriyle gevşek bir şekilde bağlanmış olan fakat, hepsi aynı işi yapan bireylerden oluşmuştur (**Şekil 31.15**). Koloni oluşturan diğer türlerdeki bireyler, çok hücreli organizmalardaki farklı hücre tiplerinin farklı işlevlere sahip olması gibi, farklı işlevler için özelleşmiş olabilir. Portekiz askeri (bakınız Şekil 31.9), böyle bir koloni oluşturan hayvandır; bu hayvanın kolonisi, özelleşmiş olan dört tane farklı vücut formuna sahip, çok sayıda bireyden oluşmuştur ve bireylerin tümü bir araya gelerek birlikte işlev yapmaktadır. Ancak, çok hücreli tek bir organizmanın hücrelerinin aksine, kolonideki bireylerin kendileri çok hücrelidir.

*Diaperoecia californica*




**31.15 Koloni Oluşturan Hayvanlar** Bu kolonial Bryozoa üyesi, eşeysiz üreyen, genetik olarak homojen olan ve fizyolojik olarak bütünleşmiş çok sayıda bireyden meydana gelmiştir. Koloni, birçok kısma sahip olan tek bir bireyi andırır; fakat asılında bu koloni, birlikte davranan çok sayıda bireyden oluşmuştur.

## 31.4 ÖZET

**Çoğu hayvan, morfolojik olarak erginden belirgin olarak farklı olan bir larval evreye sahiptir. Bazı hayvanlardaki larval form, yayılmanın gerçekleştiği evredir; diğer türlerde ise larvalardan ziyade ergin bireyler, yayılmayı sağlar. Organizmaların birçok grubunda, ayrılma olmadan eşeysiz üremenin gerçekleşmesi, koloni oluşumuna yol açar.**

- Ödün verme durumu, yaşam döngülerinin evrimini nasıl sınırlar? **Bakınız ss. 655-656**
- Çok hücreli bir organizma ile koloni oluşumu arasındaki farkı kavradınız mı? **Bakınız s. 657 ve Şekil 31.15**

# 31.5 Belli Başlı Hayvan Grupları Nelerdir?

Vücut simetrisinde, vücut boşluğu yapısında, yaşam döngülerinde, gelişim tarzlarında ve yaşamı sürdürme stratejilerindeki varyasyonlar, milyonlarca hayvan türünü birbirinden farklı kılar. Bu bölümün ger kalan kısmında, Bölüm 32 ve 33'de belli başlı hayvan grupları hakkında bilgi edineceğiz ve bu bölümde tanımlanan genel özelliklerin onların her birine nasıl uygulandığını öğreneceğiz.

**Tablo 31.1**, belli başlı hayvan gruplarının yaşayan üyelerini özetlemektedir. **Bilateria**, en geniş monofiletik grup olup, süngerler, Placozoa üyeleri, taraklı hayvanlar ve Cnidaria üyeleri dışında kalan tüm hayvanları kapsar. Bilateria üyelerinin monofiletik olduğunu destekleyen belli başlı bazı özellikler (genomik analizlere ilave olarak), embriyoda belirgin olarak ayrı üç hücre tabakasının varlığı (triploblastik olma) ve en azından yedi tane Hox geninin bulunmasıdır (bakınız Bölüm 19 ve 20). Bilateral simetriye, çoğunlukla Bilateria grubunun bir sinapomorfik özelliği (ve gruba kendi ismini veren özellik) olarak bakılmasına karşın, Cnidaria şubesinin bazı grupları da bilateral simetri göstermektedir. Son zamanlarda yapılan çalışmalar, bilateral simetrinin genetik temelinin, Bilateria grubunda ve bilateral simetriye sahip olan Cnidaria üyelerinde aynı olduğunu göstermiştir; onun için bu özellik, büyük olasılıkla bu iki grubun atasında mevcuttu.

Bilateral simetrili hayvanlar, bu bölümde daha önce bahsedilmiş olan oldukça büyük iki grubu, yani Protostomia ve Deuterostomia gruplarını kapsar (bakınız Şekil 31.1). Bu iki grup, 500 milyon yıldan daha fazla bir süre içerisinde – yani erken Kambriyen ya da geç Prekambriyen'den beri- birbirinden ayrı olarak evrimleşmiştir. Protostomia grubunu, Bölüm 32'de ve Deuterostomia grubunu Bölüm 33'de inceleyeceğiz.

Bu bölümün geri kalan kısmında, bilateral simetrili olamayan hayvan gruplarını inceleyeceğiz. En basit hayvanlar olan süngerler, hiçbir doku çeşidine sahip değildir. Placozoa üyeleri, dört çeşit hücreye ve çok zayıf olarak farklılaşmış doku tabakalarına sahiptir. Bilateria içerisinde yer alan diğer tüm hayvan grupları, **Eumetazoa** olarak bilinir. Eumetazoa üyeleri, belirgin olarak vücut simetrisine, sindirim kanalına, sinir sistemine ve ayrı organlar içerisinde organize olmuş dokulara sahiptirler. (Bazı Eumetazoa üyelerinde bu yapıların bazıları ikincil olarak kaybedilmiş olabilir.) Süngerler ve Placozoa üyeleri, bu özelliklerden tamamen yoksundur.

### Süngerler gevşek bir şekilde organize olmuş hayvanlardır




**Süngerler**, en basit hayvanlardır. Süngerler, bazı özelleşmiş hücrelere sahip olmalarına karşın, belirgin embriyonik hücre tabakaları ve gerçek organları mevcut değildir. Erken doğa bilimcileri, süngerler bir yere bağlı olarak yaşadığından ve simetriden yoksun oldukları için bu organizmaların bitki olduklarını düşünmüştür.

Süngerler, **spikül** adı verilen sert iskelet elemanlarına sahiptirler; bu spiküller, küçük ve basit ya da büyük ve kompleks olabilir. Süngerlerin üç büyük grubu vardır; süngerler ve geri kalan diğer hayvanlar arasındaki ayrılma olayı gerçekleştikten sonra bu gruplar, birbirinden ayrılırlar. İki grubun üyeleri (*Hexactinellida* ve *Demospongiae*), silisyum dioksitten meydana gelmiş silis spiküllerden oluşan iskeletlere sahiptirler (**Şekil 31.16A,B**). Bu spiküller, aynı uzunluktaki sentetik cam çubuklardan belirgin olarak daha esnek ve daha dayanıklıdır. *Kalkerli süngerler* adı verilen üçüncü grubun üyeleri,

(A) *Xestospongia testudinaria*



(B) *Euplectella aspergillum*



(C) *Leucilla nuttingi*



**31.16 Süngerlerdeki Çeşitlilik** (A) Sünger türlerinin büyük çoğunluluğu, bu Pasifik fıçı süngerleri gibi Demospongiae grubuna aittir. Sünger vücut yapı planı için tipik olan deliklerden ve su kanallarından oluşan sistem, açıkça görülmektedir. (B) Demosongiae ve cam süngerlerinin her ikisinin destekleyici yapıları, silis spiküllerdir; burada bir cam süngerinin spikülleri görülmektedir. (C) Kalkerli süngerlerin iskeletleri, kalsiyum karbonattan yapılmıştır.

## TABLO 31.1

### Belli Başlı Hayvan Gruplarının Yaşayan Üyelerinin Özeti

| | TANIMLANMIŞ YAŞAYAN TÜR SAYISI | BÜYÜK GRUPLAR |
|---|---|---|
| Süngerler | 9,000 | Demospongiae, cam süngerleri, kalkerli süngerler |
| Placozoa | 2 | |
| Ctenophora | 150 | |
| Cnidaria | 11,000 | Anthozoa: Mercanlar, denizşakayıkları |
| | | Hydrozoa: Hidralar ve hidra benzeri olanlar. |
| | | Scyphozoa: Denizanaları |
| **PROTOSTOMİA** | | |
| Ok solucanları | 100 | |
| **Lophotrochozoa** | | |
| Bryozoa | 4,500 | |
| Yassısolucanlar | 25,000 | Serbest yaşayan yassısolucanlar; karaciğer kelebekleri ve şeritler (hepsi parazit); Monogenea üyeleri (balıkların dış paraziti) |
| Rotiferler | 1,800 | |
| Kurdele solucanları | 1,000 | |
| Phoronida | 20 | |
| Brachiopoda | 335 | |
| Annelida | 16,500 | Poliketler (hepsi denizel) |
| | | Clitellata: toprak solucanları, tatlısu solucanları, sülükler |
| Yumuşakçalar | 100,000 | Monoplacophora |
| | | Kitonlar |
| | | Bivalvia: Midyeler, istiridyeler |
| | | Gastropoda: Salyangozlar, sümüklüböcekler, denizminaresi |
| | | Cephalopoda: Mürekkepbalığı, ahtapot, nautilus |
| **Ecdysozoans** | | |
| Kinorhyncha | 150 | |
| Loricifera | 100 | |
| Priapulida | 16 | |
| Nematomorpha | 320 | |
| Nematoda | 25,000 | |
| Onychophora | 150 | |
| Tardigrada | 800 | |
| Arthropoda: | | |
| Crustacea | 52,000 | Yengeçler, karidesler, ıstakozlar, kazboyunlu midyeler, kopepodlar |
| Hexapoda | 1,000,000 | Böcekler ve akrabaları |
| Myriapoda | 14,000 | Kırkayaklar, çiyanlar |
| Chelicerata | 98,000 | Atnalıyengeçleri, örümcek giller (akrepler, örümcekler, akarlar, keneler) |
| **DEUTEROSTOMİA** | | |
| Echinodermata | 7,000 | Crinoidea (deniz laleleri ve tüy yıldızlar); yılan yıldızları; denizyıldızları; deniz papatyaları; deniz kestaneleri; deniz hıyarları |
| Hemichordata | 100 | Palamut solucanları ve Pterobranchia |
| Urochordata | 3,000 | Ascidiacea (deniz fıçıları) |
| Cephalochordata | 30 | Batraklar |
| Vertebrata | 62,000 | Myxini; Petromyzontiformes |
| | | Kıkırdaklı balıklar |
| | | Işın yüzgeçli balıklar |
| | | Lob yüzgeçli balıklar; akciğerli balıklar |
| | | Amfibiler |
| | | Sürüngenler (kuşlar dahil) |
| | | Memeliler |

isimlerini kalsiyum karbonat iskeletlerinden almıştır (**Şekil 31.16C**). Süngerlerin monofiletik olup olmadıkları konusunda bazı sorular vardır. Bazı genlerin sekans analizleri, süngerlerin diğer gruplarına göre kalkerli süngerlerin, Eumetazoa üyeleriyle daha yakından ilişkili olduğunu ileri sürmektedir. Bununla birlikte, birçok genden elde edilen bilgileri birleştiren genomik analizler, süngerlerin monofiletik olduklarını desteklemektedir.

Bu üç gruba ait süngerlerin tümünün vücut planı –hatta uzunlukları bir metreden daha uzun olabilen iri olanlar bile– bir su kanal sistemi etrafında yer alan hücre yığını şeklindedir. Su, içermiş olduğu besin partikülleriyle birlikte, süngerin içerisine küçük deliklerden girer ve su kanallarına ya da merkezi boşluğa geçer; bu merkezi boşlukta koanosit hücreleri besin partiküllerini yakalar (bakınız Şekil 31.7).

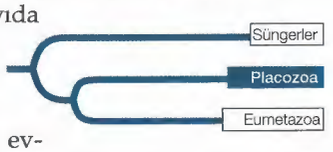
Basit ya da dallanmış spiküllerden oluşmuş bir iskelet ve genellikle elastik liflerden oluşmuş karmaşık bir ağ, çoğu süngerin vücudunu destekler. Süngerler, aynı zamanda, hücre dışı matrikse sahiptir, hücre dışı matriks, kollajenden, yapışkan glikoproteinlerden ve hücreleri bir arada tutan diğer moleküllerden oluşmuştur. Çoğu sünger, süzerek beslenicidir; az sayıda tür ise, kanca şeklindeki spiküllerini vücut yüzeyinden çıkararak avlarını yakalayan karnivor organizmalardır.

Yaklaşık 9.000 kadar sünger türünün çoğunluğu, denizel hayvanlardır; sadece 50 kadar tür tatlısularda yaşar. Süngerler, biçim ve büyüklük olarak sergiledikleri büyük çeşitlilikle suyun farklı hareket tarzlarına uyum sağlamıştır. Kuvvetli dalgalara maruz kalan gelgitler arası alanda ve sığ gelgit altı ortamlarında yaşayan süngerler, kendilerini zemine sıkıca tuttururlar. Yavaş akan sularda yaşayan çoğu sünger, yassılaşmıştır ve su akış yönüne dik açı oluşturacak şekilde yönlendirilmiştir. Onlar, suyu keserler ve su içerisindeki avları yakalarlar.

Süngerler, eşeyli ve eşeysiz olmak üzere her iki şekilde de çoğalırlar. Çoğu türde, tek bir birey hem yumurta ve hem de sperm üretir; fakat bireyler kendi kendilerini döllemezler. Su akıntıları, spermleri bir bireyden diğerine taşır. Eşeysiz üreme, tomurcuklanmayla ve parçalara bölünmeyle gerçekleşir.

### Placozoa üyeleri boldur fakat nadiren görülürler

Bu bölümün açılış kısmında tartıştığımız gibi, **Placozoa** üyeleri, sahip oldukları çok az sayıda özelleşmiş hücre tipleriyle yapısal olarak çok basit hayvanlardır (sayfa 645'deki fotoğrafa bakınız). Olgun, asimetrik yaşam evresindeki bireylerin, genellikle yüzeylere (ilk keşfedildikleri yer olan akvaryumların camları gibi ya da doğadaki taşlar ve sert cisimlerin yüzeyleri gibi) tutundukları gözlenir. Onların yapısal olarak basit olmaları –onların ağzı, sindirim kanalı ya da sinir sistemleri yoktur-, bu organizmaların diğer tüm hayvanların kardeş grubu olabileceği konusunda başlangıçta biyologları kuşkulandırmıştır. Ancak, filogenetik analizlerin çoğu, bu hipotezi desteklememiştir; Placozoa üyelerinin yapısal olarak basit olmalarının bazı yönleri, ikincil olarak türemiş olabilir. Onlar, genellikle, bir diploblastik vücut planına sahip olduğu düşünülür; bu vücut planında üstte ve altta yer alan epitel tabakaları, kasılgan lif hücrelerinden oluşmuş bir tabakayı aralarına almış durumdadır.



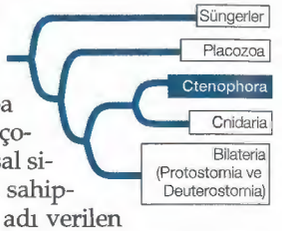

Yakın zamanda yapılmış olan çalışmalar, Placozoa üyelerinin yüzme yeteneğine sahip bir pelajik (açık-okyanus) evreye sahip olduklarını ortaya koymuştur (**Şekil 31.17**); fakat bu hayvanların yaşam öyküleri tam anlamıyla bilinmemektedir. Çoğu çalışmalar, genellikle akvaryumlarda bulunan, daha iri olan yapışkan evre üzerine odaklanmıştır; onların diğer denizel organizmalarla birlikte kazara toplandıkları görülmektedir. Placozoa üyelerinin şeffaf ve küçük vücutlu olmaları, onların doğada gözlemlenmesini çok zor hale getirmektedir. Bu



**31.17 Bir Placozoa Üyesinin Yaşamındaki Yüzücü Evre** Placozoa üyeleri oldukça küçük ve şeffaf olduğundan doğada gözlenmeleri zordur. Yakın zamanda yapılan çalışmalar, sıcak tropik ve subtropik denizlerin birçoğunda, Placozoa üyelerinin küçük ve zayıf yüzücü olan pelajik formlarının bol miktarda bulunduğunu göstermiştir.

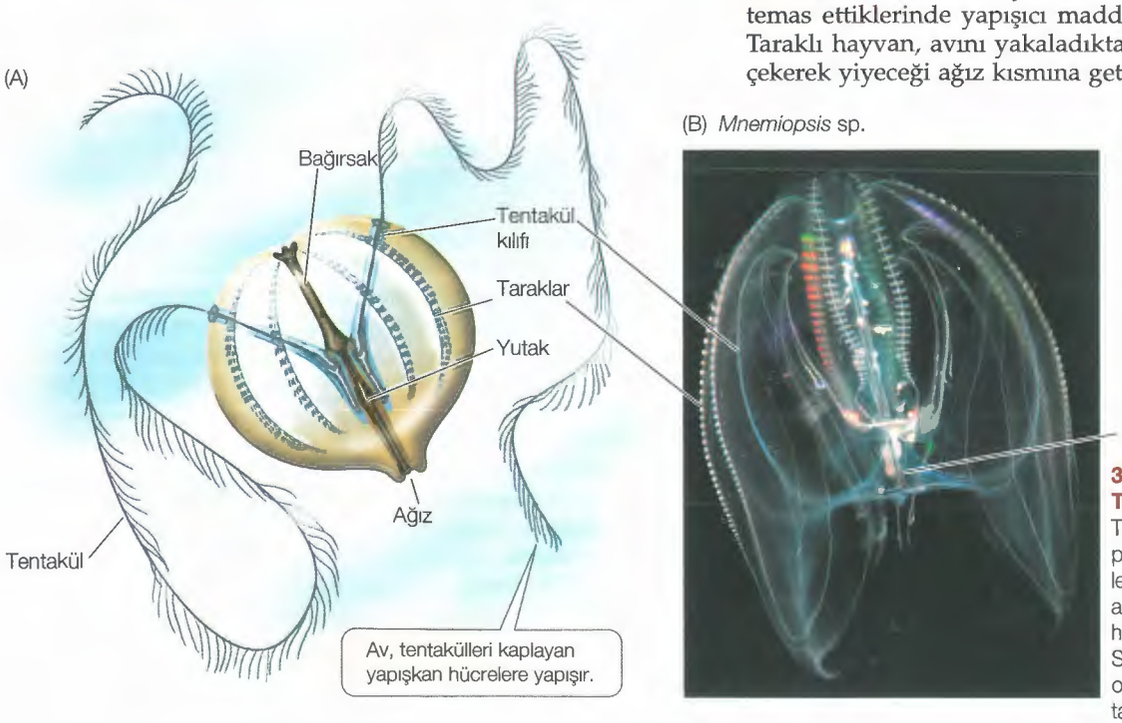
hayvanların eşeyli üremelerinin ayrıntıları çok fazla bilinmemesine karşın, eşeyli ve eşeysiz çoğalabildikleri bilinmektedir. Placozoa üyelerinin yüzücü evrelerinin dünyadaki sıcak denizlerde bol miktarlarda bulunduğu şimdi bilinmesine karşın, açılış kısmında not ettiğimiz gibi, bu hayvanlar büyük ölçüde akvaryumlarda çalışılmıştır.

### Ctenophora üyeleri ışınsal simetriktir ve diploblastiktir

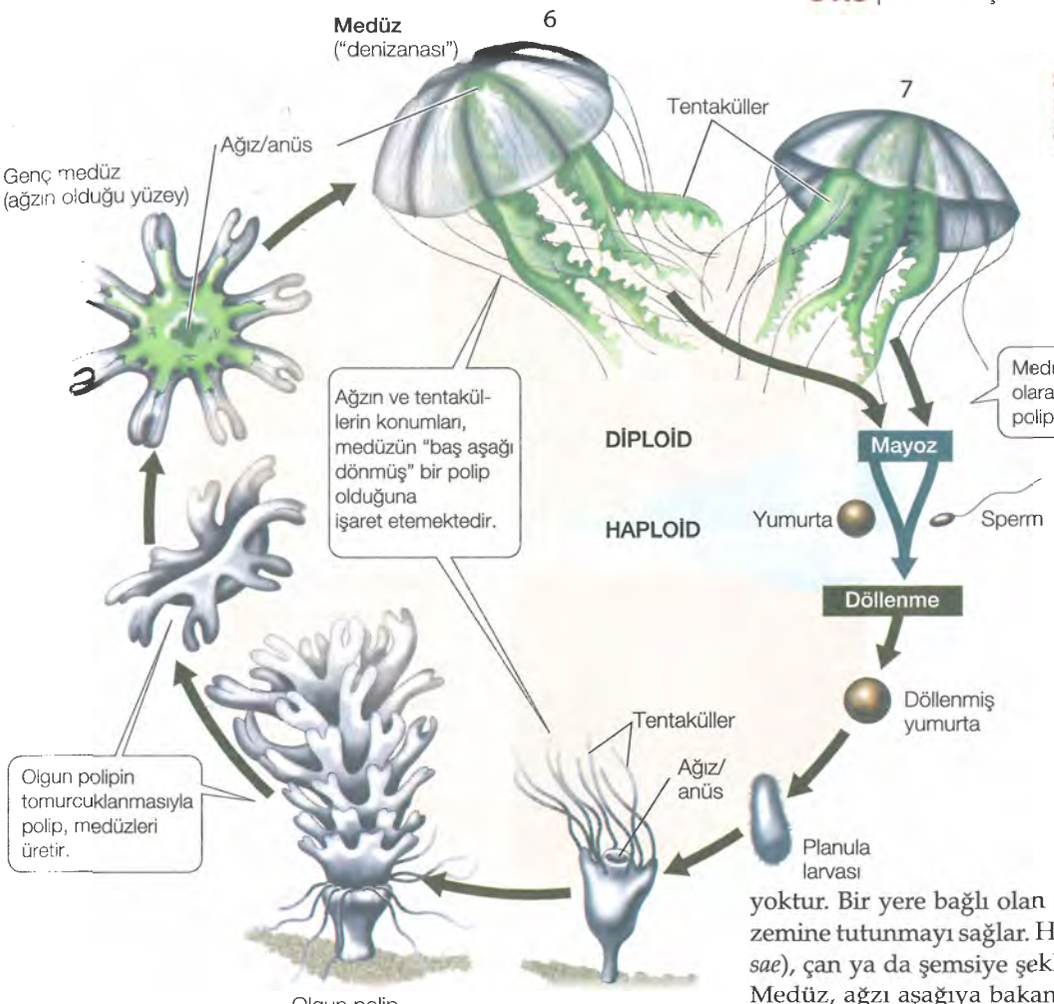



*Taraklı hayvanlar* olarak bilinen **Ctenophora üyeleri**, diğer tüm Eumetazoa üyelerinde bulunan Hox genlerinin çoğundan yoksundur. Bu hayvanlar, ışınsal simetriktir ve diploblastik vücut planına sahiptirler. Bu iki hücre tabakası, **mezoglea** adı verilen jelimsi bir hücre dışı matriks tarafından birbirinden ayrılmıştır. Ctenophora üyeleri, *tam sindirim kanalına* sahiptir: yiyecekler ağızdan girer ve atıklar iki anal delikten dışarıya atılır.

Taraklı hayvanlar, kas kasılmasından daha çok sillerin çırpılmasıyla hareket ederler. Bilinen 150 türün çoğunda, sil taşıyan plakalar vücut üzerinde sekiz sıra şeklinde dizilmiş olup tarağı andırmaktadır; bu yapılara **tarak** adı verilmektedir (**Şekil 31.18**). Taraklı hayvanların beslenme tentakülleri, avla temas ettiklerinde yapışıcı madde salan hücrelerle kaplıdır. Taraklı hayvan, avını yakaladıktan sonra, tentakküllerini geri çekerek yiyeceği ağız kısmına getirir. Bazı türlerde, vücudun




**31.18 Taraklı Hayvanlar Tentakülleriyle Beslenirler** (A) Tipik bir taraklı hayvanın vücut planı. Uzun ve yapışkan tentakküller, küçük avları toplama etkinliğini artırmak için suyu içerisinde hareket ettirilir. (B) Avustralya'daki Sidney Limanında fotoğraflanmış olan bu taraklı hayvan, kısa tentakküllere sahiptir.

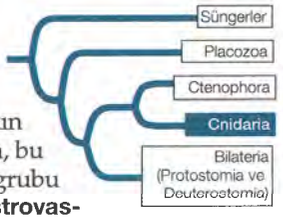



**31.19 Cnidaria Üyelerinin Yaşam Döngüsü Tipik Olarak İki Evreye Sahiptir** Scyphozoa üyelerinin (denizanaları) yaşam döngüsü, tipik bir Cnidaria vücut formlarını örneklemektedir: zemine bağlı yaşayan, eşeysiz polip; ve hareketli olan, eşeyli medüz. Cnidaria üyelerinin bazı türleri, polip ya da medüz evrelerinden yoksun yaşam döngülerine sahiptir.

tüm yüzeyi avı yakalayan yapışkan mukus ile kaplıdır. Taraklı hayvanların bazıları diğer taraklı hayvanları yemesine karşın, çoğunluğu küçük planktonik hayvanlarla beslenirler. Onlar, açık denizlerde yaygındırlar ve korunmuş su kütlelerinde bol olarak bulunabilirler; sularda taraklı hayvanların büyük populasyonlar halinde olduklarında, lokal ekosistemlere zarar verebilirler.

Taraklı hayvanların yaşam döngüleri, karmaşık değildir. Vücut boşluğuna salınan gametler, ağızdan ya da anal porlardan dışarıya verilir. Döllenme, açık deniz sularında gerçekleşir. Hemen hemen türlerin tümünde döllenmiş olan yumurta, doğrudan minyatür bir taraklı hayvana gelişir; bu da yavaş yavaş büyüyerek ergine dönüşür.

## Cnidaria üyeleri özelleşmiş olan karnivorlardır




Bazı biyologlar, **Cnidaria** üyelerinin (denizanaları, denizşakayıkları ve hidralar) Bilateria grubuna daha yakın akraba olduğunu düşünmesine karşın, bu hayvanlar taraklı hayvanların kardeş grubu olabilir. Cnidaria üyelerinin ağzı, **gastrovasküler boşluk** adı verilen bir kör keseye bağlanır (böylece bu hayvanların sindirim kanalı tam değildir). Gastrovasküler boşluk, sindirim, boşaltım ve gaz alışverişinde işlev gördüğü gibi hidrostatik iskelet olarak da hizmet eder. Tek bir açıklık, hem ağız ve hem de anüs olarak iş görür.

Çoğu Cnidaria üyesinin yaşam döngüsü, birisi sesil diğeri hareketli olan belirgin olarak iki ayrı evreye sahiptir (**Şekil 31.19**); ancak, bazı gruplarda bu evrelerden birisi ya da diğeri yoktur. Bir yere bağlı olan **polip** evresinde, silindirik bir sap, zemine tutunmayı sağlar. Hareketli olan **medüz** (çoğulu *medusae*), çan ya da şemsiye şeklinde olan serbest yüzücü evredir. Medüz, ağzı aşağıya bakan ve beslenme tentakülleri aşağıya doğru uzanan, su içerisinde batmadan kalan yüzücü formdur. Olgun polipler, eşeysiz olarak tomurcuklanmak suretiyle medüzleri üretirler. Daha sonra medüzler, eşeyli olarak üreyerek mayoz bölünmeyle yumurta ve spermleri üretir ve onları suya salarlar. Döllenmiş olan yumurta, serbest yüzücü silli **planula** larvasına gelişir; planula larvası, sonunda, zemine oturur ve bir polipe gelişir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 31.1 • Bir Cnidaria Üyesinin Yaşam Döngüsü**

Cnidaria üyeleri, kas lifleri olan epitel hücrelerine sahiptir; bu hücrelerin sahip olduğu liflerinin kasılması hayvana hareket yeteneği verir; ayrıca basit *sinir ağları*, onların vücut aktivitelerini entegre eder. Bu hayvanlar, aynı zamanda, özelleşmiş yapısal moleküllere (kollajen, aktin ve miyozin) sahiptir. Cnidaria üyeleri, görece büyük ve kompleks olan avları yakalamada nematosistlerindeki toksini kullanan özelleşmiş karnivorlardır (bakınız Şekil 31.9). Aralarında birçok deniz mercanının ve denizşakayığının yer aldığı bazı Cnidaria üyeleri, dokularının içerisinde yaşayan fotosentetik endosimbiyotlardan ilave besin elde ederler. Taraklı hayvanlar gibi Cnidaria üyeleri de hareketsiz mezoglea tabakasına sahiptirler. Bu hayvanların metabolik hızları düşüktür ve avlarıyla seyrek olarak karşılaştıkları ortamlarda yaşamlarını sürdürebilirler.

Cnidaria şubesi, yaklaşık olarak, 11.000 civarında yaşayan türe sahiptir; bunların birkaçı dışında kalanların hemen hemen hepsi okyanuslarda yaşar (**Şekil 31.20**). En küçük Cni-

(A) *Anthopleura elegantissima*



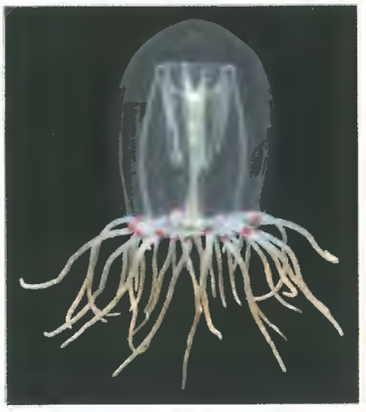
(B) *Pteroeides* sp.



**31.20 Cnidaria Üyeleri Arasındaki Çeşitlilik** (A) İngiliz Kolombiya'sında yaşayan bu denizşakayığının nematosist yüklü tentakülleri, su hareketleriyle taşınan hayvanları zehirleyerek yakalar. (B) Deniz kalemi, yumuşak zeminler içerisinde yaşayan koloni oluşturan bir Cnidaria üyesidir; polipler zeminden yukarıya doğru uzanır. (C) Bu denizanası, bir Scyphozoa medüzünün komplekslığini göstermektedir. (D) Burada Kuzey Atlantik'te yaşayan bir koloni oluşturan Hydrozoa üyesinin medüzü, görülmektedir.



(C) *Gonionemus vertens*



(D) *Polyorchis penicillatus*

daria üyeleri, mikroskop olmaksızın güçlükle görülebilir. Bilinen en büyük denizanası türünün çapı 2.5 metredir; ve koloni oluşturan bazı Siphonophora üyelerinin (Portekiz askerlerinin yer aldığı; bakınız Şekil 31.9) uzunluğu 30 metreyi aşabilir. Biz burada, Cnidaria şubesinin çok sayıda türe sahip olan üç kladını, yani Anthozoa, Scyphozoa ve Hydrozoa gruplarını inceleyeceğiz.

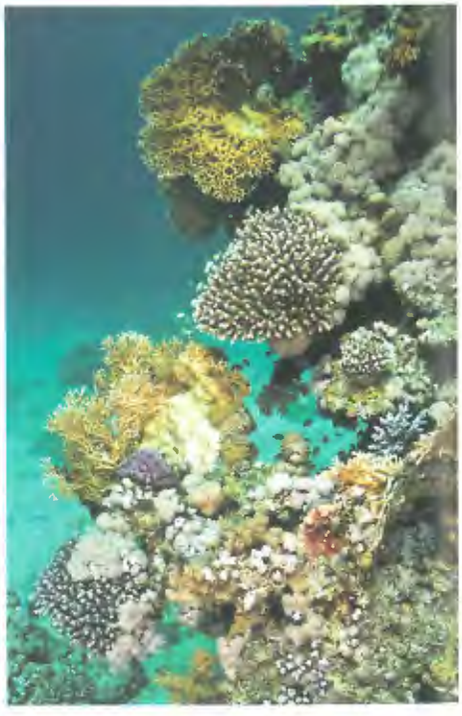
**ANTHOZOA** **Anthozoa** kladının üyeleri, denizşakayıklarını, deniz kalemlerini ve mercanları içerir. Tümü bireysel yaşayan hayvanlar olan denizşakayıkları (bakınız Şekil 31.20A), sıcak ve soğuk okyanus sularının her ikisinde de yaygın olarak yayılmışlardır. Buna zıt olarak deniz kalemi (bakınız Şekil 31.20B), koloni oluşturur. Her bir koloni, iki ya da daha fazla çeşitte farklı polipten oluşur. Ana polip, zemindeki sedimente bağlanmış olan aşağıda kalan kısımdır; ve dallanmış olan daha üstteki kısım substratan yukarıya doğru uzanır. Üstteki kısım boyunca ana polip, tomurcuklanarak daha küçük olan ikincil polipleri üretir. Bu ikincil polipların bazıları, beslenme poliplerine farklılaşır; bazı türlerdeki diğer ikincil polipler ise kolonide su dolaşımını sağlamak için farklılaşır.

Mercan gruplarının genel isimleri –beyin mercanları, geyik boynuzu mercanları, boru mercanları gibi- çoğunlukla onların görünümlerini tanımlar (**Şekil 31.21A**). Mercanlar, bir yere bağlı olarak yaşarlar ve koloni oluştururlar. Çoğu türün polipleri, kendilerinin biriktirdikleri kalsiyum karbonat üzerine organik moleküllerden oluşan bir matriks salgılayarak bir iskelet oluştururlar; biriktirilen

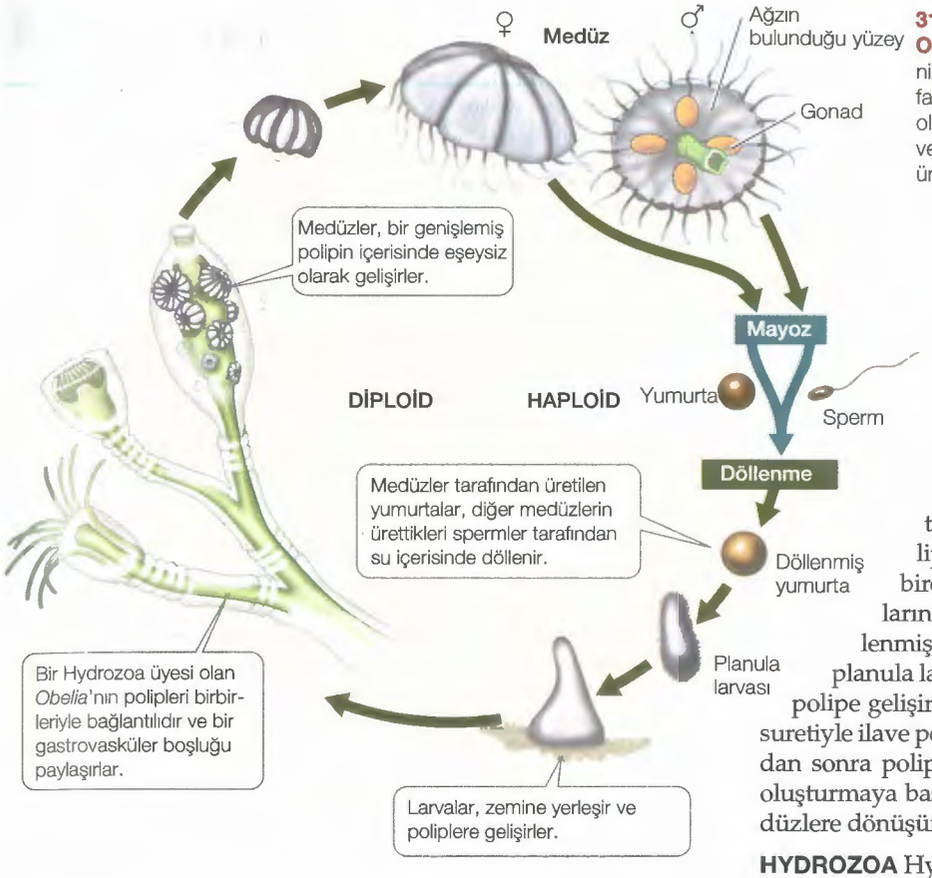
(A) *Diploria labyrinthiformis*



(B)



**31.21 Mercanlar** (A) Bu Karayip mercanının tanımlayıcı yaygın ismi, "beyin mercanıdır". (B) Mısır ve Arap Yarımadası arasında ye alan Kızıldeniz'deki bu resifte, birçok farklı mercan türü yaşamaktadır.




**31.22 Hydrozoa Üyeleri Çoğunlukla Koloni Oluşturan Poliplere Sahiptirler** Hydrozoa kolonisindeki polipler, özel işleri yerine getirmek özere farklılaşmış olabilir. Yaşam döngüsü burada şematik olarak-gösterilmiş olan bu türde medüz, gonad adı verilen organlarında yumurta ve spermleri üreten eşeyli üreme evresidir.

kalsiyum karbonat, mercan kolonisinin nihai iskeletini meydana getirir. Koloni büyüdükçe eski polipler ölür; fakat onların kalsiyum karbonat iskeletleri kalır. Yaşayan mercanlar, iskelet kalıntılarının büyüyen yığınının en üstünde bir tabaka oluşturur; böylelikle sonunda, ada zincirleri ve resifler meydana gelir (**Şekil 31.21B**). Avustralya'nın kuzeydoğu kıyısı boyunca uzanan Büyük Bariyer Resifi, 2.000 kilometreden daha uzun olan –yaklaşık olarak New York City ve St. Luis arasındaki mesafe kadar- bir mercan formasyon sistemidir. Kızıl Denizdeki tek bir mercan resifinin, Kuzey Amerika'nın belli başlı şehirlerindeki tüm binaların toplam olarak içerdiğinden daha fazla miktarda madde içerdiği hesaplanmıştır.

Mercanlar, besin maddeleri bakımından fakir, temiz tropikal sularda gelişir. Onlar böyle ortamlarda iyi gelişirler; çünkü onların hücrelerinin içerisinde birhücreli fotosentetik dinoflagellatlar endosimbiyotik olarak yaşarlar. Bu dinoflagellatlar, mercana fotosentez ürünlerini sağlarlar; mercanlar ise dinoflagellatlara yaşayacak yer ve nütrientleri temin eder. Bu endosimbiyotik ilişki, resif oluşturan mercanların niçin temiz sularla sınırlı olduğunu; ve niçin ışık düzeylerinin fotosentezi desteklemeye yetecek kadar yükseklikte olduğu yerlerde yaşadıklarını açıklar.

Dünyanın her tarafındaki mercan resifleri, hem sığ tropik okyanus sularının sıcaklığını yükselten küresel ısınma nedeniyle ve hem de sahillere komşu olan alanlardaki gelişimlerden kaynaklanan kirlilik nedeniyle tehlike altındadır. Isınma, mercanların endosimbiyontlarının kaybına yol açabilir (*mercan ağarması*; bakınız Şekil 27.8A); ve sisteme giren azotun aşırı bolluğu, algler için bir avantaj sağlar. Algler aşırı olarak gelişir ve sonunda mercanı öldürür.

**SCYPHOZOA** Birkaç yüz kadar türü olan Scyphozoa grubunun türlerinin hepsi denizlerde yaşarlar. Bu hayvanların medüzlerinin mezogleası kalın ve sıkı olup onlara genel ismini –denizanaları ya da medüzler- vermektedir. Denizanalarının yaşam döngüsünde polipten çok medüz formu baskın durumdadır. Bir bireysel medüz, ya erkek ya da dişi olup yumurtalarını ya da spermlerini deniz sularına bırakır. Döllenmiş yumurtalar, küçük bir planula larvasına gelişir; planula larvaları kısa sürede zemine yerleşir ve küçük bir polipe gelişir. Bu polip, beslenir ve büyür; tomurcuklanmak suretiyle ilave poliplerin meydana getirebilir. Büyüme periyodundan sonra polip, tomurcuklanmak suretiyle küçük medüzleri oluşturmaya başlar; bu medüzler beslenir, büyür ve ergin medüzlere dönüşürler (bakınız Şekil 31.19 ve 31.20C).

**HYDROZOA** Hydrozoa üyeleri, çeşitlilik gösteren yaşam döngülerine sahiptir. Yaşam döngüsünde polip, tipik olarak baskın formdur; fakat bazı türler, sadece medüz formuna ve bazıları da sadece polip formuna sahiptir. Bu hayvanların çoğu, koloni oluşturur (bakınız Şekil 31.20D). Tek bir planula larvası, sonunda, çok sayıda polipten oluşmuş bir koloni meydana getirir; bu kolonideki poliplerin tümü birbiriyle bağlantılıdır ve devamlılık gösteren bir gastrovaskuler boşluğu paylaşırlar (**Şekil 31.22**). Böyle bir koloni içerisindeki bazı polipler, üzerlerinde çok sayıda nematosist bulunan tentaküllere sahiptirler; bu polipler, koloni için avları yakalarlar. Tentaküllerden yoksun olan diğer bazı bireyler, beslenme işini yapamazlar; fakat medüzlerin eşeysiz olarak üretimi için özelleşmişlerdir. Bazı bireyler ise parmak şeklindedirler ve nematosistleriyle koloniyi savunurlar.

## 31.5 ÖZET

**Bilateria grubuna ait hayvanlar, Protostomia ya da Deuterostomia şeklindeki iki ana kladın birisinde yer alırlar. Bilateral simetrili olmayan hayvanlar –süngerler, Placozoa üyeleri, taraklı hayvanlar ve Cnidaria üyeleri- çeşitlilik gösteren yaşam döngülerine, beslenme stratejilerine ve büyüme biçimlerine sahiptir.**

- Süngerler diğer çoğu hayvan grubunda bulunan kompleks vücut yapılarından yoksun olmasına karşın, niçin hayvan olarak düşünülürler? **Bakınız ss. 658-659 ve Şekil 31.7**
- Aşağıdaki grupların bazı temel özelliklerini tanımlayınız: süngerler, Placozoa, Ctenophora ve Cnidaria. **Bakınız ss. 658-663 ve Şekil 31.16-31.19**

# BÖLÜM ÖZETİ

## 31.1 Hayvanları Hangi Özellikler Ayırt Ettirir?

- Hayvanlar, diğer canlı gruplarında bulunmayan bir dizi türemiş karakteri paylaşmaktadır. Bu özellikler, onların birçok geninin sekansındaki benzerlikleri, hücre bağlantılarının yapısındaki benzerlikleri ve onların hücre dışı matriksinin elemanlarındaki benzerlikleri içerir.
- Embriyonik gelişim modelleri, hayvanlar arasındaki evrimsel akrabalık ilişkileri için ipuçları sağlarlar. **Diploblastik** hayvanlar, iki embriyonik hücre tabakası geliştirirler; **triploblastik** hayvanlar ise üç embriyonik hücre tabakası geliştirir.
- Onların erken gelişim tarzlarındaki farklılıklar, triploblastik hayvanların iki büyük kladı olan **Protostomia** ve **Deuterostomia** gruplarını karakterize eder

## 31.2 Hayvan Vücut Planlarının Özellikleri nelerdir?

- Hayvan **vücut planları**, **simetri, vücut boşluğu** yapısı, **segmentasyon** ve üyelerin tipi bakımından tanımlanabilir.
- Az sayıda hayvan, simetriye sahip değildir; fakat çoğu hayvan, ya **ışınsal simetriye** ya da **bilateral simetriye** sahipir. İnceleyiniz Şekil 31.3
- Işınsal simetrili çoğu hayvan, ya yavaş hareket eder ya da hareket etmez; oysa bilateral simetrili olan çoğu hayvan, daha hızlı hareket edebilir. Bilateral simetrik olan çoğu hayvanda **baş oluşumu (sefalizasyon)** görülür; bu hayvanlarda duyu alımıyla ilgili yapılar ve sinir doku, ön kısımda yer alan başta yoğunlaşmıştır.
- Vücut boşluğu yapısı esas alınacak olursa, hayvanlar, **asölomat, psödosölomat** ve **sölomat** olarak tanımlanabilir. İnceleyiniz Şekil 31.4
- Birçok formu olan segmentasyon, özellikle eğer hayvan üyelere de sahipse, hareketin kontrolünü geliştirir.

## 31.3 Hayvanlar Yiyeceklerini Nasıl Elde Eder?

- **Hareket eden** hayvanlar, yiyecek bulmak için hareket edebilir; **sesil** hayvanlar, bir yerde kalır ve süzmek suretiyle yiyeceklerini yakalarlar ya da endosimbiyontlarla etkileşerek besin elde ederler.
- **Süzerek beslenenler**, bulundukları ortamdan küçük organizmaları ve organik molekülleri ayıklarlar.
- **Avcılar**, hayvan olan **avı** yakalamak ve kontrolü altına almak için sivri dişler, gagalar ve pençeler gibi morfolojik özelliklere sahiptirler.
- **Otçullar**, bitkileri tüketirler ve genellikle onları öldürmezler.
- **Parazitler**, başka organizmaların içinde ya da üzerinde yaşarlar ve besinlerini bu konak olan bireylerden elde ederler.
- **Detritus yiyiciler**, ayrışmakta olan organik maddeleri tüketirler ve besin maddelerini ekosisteme geri döndürürler.

## 31.4 Yaşam Döngüleri Hayvanlar Arasında Nasıl Farklılık Gösterir?

- Bir hayvanın **yaşam döngüsünün** evreleri, farklı aktiviteler için özelleşmiş olabilir. Olgun olmayan evre, ergin evreden çok çarpıcı şekilde farklı olabilir ve **larva** adını alır.
- Çoğu hayvanın yaşam döngüsü, en azından bir tane **yayılma** evresine sahiptir; bu sayede hayvan, doğmuş olduğu aynı yerde ölmez. Bir yere bağlı yaşayan denizel birçok hayvan, yayılışını sağladığı larva evresinin belirgin olarak birbirinden farklı olan **trokofor** ve **nauplius** larva evrelerinden hangisine sahip olduğuna bakılarak gruplandırılabilir.
- Parazitler, bir ya da daha fazla sayıda konak ve birkaç larva evresinin yer alabildiği karmaşık yaşam döngülerine sahiptirler. İnceleyiniz Şekil 31.14
- Bir hayvanın belirgin bir özelliği ya da yaşam döngüsü evresi, o hayvanın bir aktivitedeki performansını artırabilir; fakat başka bir aktivitedeki performansını azaltabilir. Bu durum, bir şeylerden ödün verme olarak bilinir.
- Koloni oluşturan organizmalar, klonlama yoluyla çoğalan ve birbirinden ayrılmayan genetik olarak homojen olan bireylerin oluşturdukları gruptan oluşurlar.

## 31.5 Belli Başlı Hayvan Grupları Nelerdir?

- Süngerler, Placozoa, Ctenophora ve Cnidaria dışında kalan diğer tüm hayvanlar, **Bilateria** adı verilen büyük bir monofiletik gruba aittirler. Dokuları ayrı organlar içerisinde organize olmuş olan **Eumetazoa** üyeleri, süngerler ve Placozoa dışında kalan tüm hayvanları kapsar.
- **Süngerler**, farklılaşmış doku tabakaları ve gerçek organları olmayan basit hayvanlardır. Süngerler, silis ya da kalker **spikküllerden** yapılmış iskeletlere sahiptirler. Süngerler, su akıntısı yaratırlar ve beslenmeyle görevli koanosit adı verilen kamçılı hücreleriyle yiyecekleri yakalarlar. Koanositler, hayvanlar ve Choanoflagellata grubuna ait birhücreliler arasındaki bir evrimsel bağlantıdır. İnceleyiniz Şekil 31.7
- **Placozoa üyeleri**, sadece birkaç çeşit hücreye sahiptir ve gerçek organlardan yoksundur; ancak onların böyle basit yapılı oluşu, ikincil olarak türemiş olabilir. Bu hayvanlar, sıcak denizlerde bol olarak bulunurlar; fakat, küçük vücutlu ve şeffaf olmaları nedeniyle gözlemlenmeleri zordur.
- **Ctenophora üyeleri** ve çoğu **Cnidaria** türleri, ışınsal simetriktir; fakat bazı Cnidaria türleri bilateral simetriktir. Placozoa bireylerinin ergin yapışkan evreleri, asimetriktir.
- Ctenophora üyelerinin iki hücre tabakası, **mezoglea** adı verilen hareketsiz bir hücre dışı matriks tarafından birbirinden ayrılır.
- Ctenophora üyeleri, **tarak** adı verilen sil taşıyan kaynaşmış plakalardaki sillerin çırpılmasıyla hareket eder. İnceleyiniz Şekil 31.18
- Çoğu Cnidaria üyesinin yaşam döngüsü, iki belirgin evreye sahiptir: zemine bağlı olan **polip** evresi ve hareketli olan **medüz** evresi. Döllenmiş yumurta, serbest yüzen **planula** larvasına gelişir; planula larvası, zemine yerleşir ve polipe gelişir. İnceleyiniz Şekil 31.19 ve 31.22, ANİMASYONLA ÖĞRENME 31.1 Bu bölümün kavram incelenmesi için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 31.1 ve 31.2.

# DENEME TESTİ

1. Bir hayvanın vücut planı, aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Onun genel yapısı.
   *b.* Onun kısımlarının bir bütün halinde işlev görmesi.
   *c.* Onun genel yapısı ve onun kısımlarının bir bütün halinde işlev görmesi.
   *d.* Onun genel yapısı ve evrimsel tarihi.
   *e.* Onun kısımlarının bir bütün halinde işlev görmesi ve onun evrimsel tarihi.

2. Bilateral simetriye sahip olan bir hayvan, aşağıdakilerden hangisiyle ayna görüntüsüne bölünebilir?
   *a.* Vücudunun orta çizgisi boyunca geçen herhangi düzlem.
   *b.* Onun anteriyör ve posteriyör ucundan geçen herhangi düzlem.
   *c.* Onun dorsal ve ventral yüzeyinden geçen herhangi düzlem.
   *d.* Vücudunun orta çizgisi boyunca anteriyör ve posteriyör ucundan geçen herhangi düzlem.

*e.* Vücudunun orta çizgisi boyunca dorsal ve ventral yüzeyinden geçen tek bir düzlem.

3. Protostomia grubu üyeleri arasında, döllenmiş olan yumurtanın segmentasyonu,
   *a.* yumurta olgunlaşmasını sürdürene kadar ertelenir.
   *b.* daima radyaldır.
   *c.* spiral, radyal ya da kendine özeldir.
   *d.* triploblastiktir.
   *e.* diploblastiktir.
4. Çoğu parazitte kompleks yaşam döngüsü evrimleşmiştir. Çünkü,
   *a.* onlar, kolayca yayılmayı sağlayacak kadar çok basittirler.
   *b.* onlar, yeni konakları tanımada iyi değildirler.
   *c.* onlar, konağın savunması tarafından yönetilirler.
   *d.* kompleks yaşam döngüleri, parazitin yeni bir konağa aktarılma olasılığını artırır.
   *e.* onların ataları kompleks yaşam döngülerine sahipti ve onlar da bu özelliği korumuşlardır.
5. Bilateral simetri,
   *a.* sadece Bilateria üyeleri arasında bulunur.
   *b.* tüm süngerlerin özelliğidir.
   *c.* tüm taraklı hayvanların özelliğidir.
   *d.* tüm Cnidaria üyelerinin özelliğidir.
   *e.* yukarıdakilerin hiçbiri.
6. Protostomia ve Deuterostomia üyelerinin ortak atalarındaki erken segmentasyon tarzı aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Spiral.
   *b.* Radyal.
   *c.* Biradyal.
   *d.* Deterministik
   *e.* Gelişigüzel.
7. İçerisi sıvı dolu olan bir boşluk, hidrostatik iskelet olarak işlev görebilir. Çünkü,
   *a.* sıvılar orta derecede sıkıştırılabilir.
   *b.* sıvılar büyük ölçüde sıkıştırılabilir.
   *c.* sıvılar, fizyolojik olarak yaratılan baskıyla sıkıştırılamaz.
   *d.* sıvılar, vücut dokularıyla aynı yoğunluğa sahiptir.
   *e.* sıvılar, sillerin eylemleriyle hareket ettirilebilir.
8. Aşağıdakilerden hangisi, büyük bir avı yakalama yeteneğine sahip olan bazı hayvanların bir özelliği *değildir*?
   *a.* Sivri dişler.
   *b.* Pençeler.
   *c.* Zehirler.
   *d.* Süzme aygıtı.
   *e.* İğneleyici hücreleri olan tentaküller.
9. Bir süngerin vücut planı, aşağıdakilerden hangisiyle karakterize edilir?
   *a.* Ağız ve sindirim boşluğu var; fakat kas ya da sinirler yok.
   *b.* Kas ve sinirler var; fakat ağız ya da sindirim boşluğu yok.
   *c.* Ağız, sindirim boşluğu ve spiküller.
   *d.* Kas ve spiküller var; fakat sindirim boşluğu ya da sinirler yok.
   *e.* Ağız, sindirim boşluğu, kaslar ve sinirlerin hiç birisinin olmaması.
10. Birçok mercanın bünyesinde endosimbiyotik olarak bulunan dinoflagellatlar,
    *a.* mercanlara fotosentez ürünlerini verirler.
    *b.* besince fakir ve temiz olan tropikal sularda, mercanların hızlı büyümelerine izin verirler.
    *c.* çevre koşulları değiştiği zaman kaybedilebilirler.
    *d.* yukarıdakilerin hepsi.
    *e.* yukarıdakilerin hiçbiri.

## TARTIŞMA

1. Aşağıdaki birbiriyle ilişkili terim setlerinin her birinin üyeleri arasındaki farklıkları açıklayınız:
   *a.* Radyal simetri/bilateral simetri
   *b.* Protostomia/Deuterostomia
   *c.* Diploblastik/triploblastik
   *d.* Sölomat/psödosölomat/ asölomat
2. Bu bölümde, tüm hayvanlar tarafından paylaşılan özelliklerin bazılarını listeledik. Bu özellikler, çoğu biyologu, tüm hayvanların tek bir ortak soy hattının torunları olduğuna inandırmaktadır. Size göre, bu özelliklerden hangisi, hayvanların monofiletik olduğuna en ikna edici delil sağlar? Eğer morfolojik ve moleküler veriler, birbiriyle uyuşmazsa, kanıtların bir tipine daha büyük ağırlık verilmeli midir? Eğer yanıtınız evetse, hangisine ağırlık verilmelidir?
3. Hayvanların, kendilerinden daha büyük ve daha kompleks avları yakalamasına izin veren bazı özellikleri tanımlayınız.
4. Niçin bilateral simetri, ön taraftaki baş kısmında duyu organlarının yoğunlaşması olayı olan baş oluşumuyla yakından ilişkilidir?
5. Yavaş bir metabolik hız, bir hayvanın verimsiz bir ortamda yaşamasına nasıl olanak tanır?

## EK ARAŞTIRMA

Placozoa üyelerinin pelajik (açık denizde yüzücü) evrelerine, sıcak denizlerde daha bol rastlanması ve ergin evrelerinin düz yüzeyler üzerine yerleşmeleri, bu organizmaların nasıl toplanabileceği ve incelenebilecekleri konusunda bilgi vermektedir. Placozoa üyelerinin belirli bir kıyı boyunca bulunup bulunmadığını keşfetmek için hangi örnekleme işlemlerini kullanabilirsiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com SİTESİNİ ZİYARET EDİNİZ)

**Hayvan Filogenisini Yeniden Yapılandırmak** Bu egzersizde, bazı büyük hayvan gruplarının evrimsel akrabalık ilişkileri hakkında kanıt sağlayan protein sekanslarının bir altkümesini analiz edeceksiniz. Bölüm 22'de tanımlanmış olan parsimoni yöntemini kullanarak, Şekil 31.1'de resmedilmiş olan belli başlı bazı hayvan soy hatlarının bir filogenetik ağacını oluşturacaksınız..

# 32 İlkin Ağızlı Hayvanlar

## Küçük parazitler zihin kontrolünü uygularlar

Çoğu insan, şerit kanatlı böcekleri hiç duymamıştır ve hatta duymuş olsalar bile, büyük olasılıkla, onlardan hiçbirisini görmemiştir. Onlar, ne kaybettiklerini bilmezler! Bu minik böcekler –yaklaşık 600 türü vardır- aralarında arıların, yaban arılarının, karıncaların, çekirgelerin ve hamamböceklerinin yer aldığı yüzlerce böceğin parazitidir. Çoğu şerit kanatlı türünün erkek ve dişileri, aynı konak türün parazitleridir; ancak bir kladda yer alan erkek bireyler karıncaları parazitlerken, dişiler çekirgeler üzerinde parazittirler.

Şerit kanatlıların erkek ve dişileri, çoğunlukla, öylesine farklıdırlar ki onların aynı türün üyeleri olduklarını belirlemek için DNA analizi yapmak gerekir. Onlar, aynı zamanda, hayvanlar arasında en tuhaf yaşam döngüsüne sahiptir. Konaklarının içerisinde büyüyüp olgunlaştıkları zaman (konağın iç organlarını tüketirler), çoğu türün erkekleri, "tipik" bir böcek görünümünde ortaya çıkar. Dişiler de konağı içerden tüketir; fakat onlar ekseriyetle konağın içerisinde kalır. Bir ergin dişi, başını ve vücudunun kısımlarını konaktan dışarıya doğru çıkartır. Dışarıya çıkartılan vücut kısmı, erkek bireyden spermleri kabul edecek bir açıklık içerir. Çok daha sonra, bu açıklık, şerit kanatlı larvalarının dışarıya çıkacağı bir çıkış deliği haline gelir. Konak böcekler, ölür ya da şiddetli biçimde zarar görerek yavru meydana getiremezler.

Şerit kanatlılar, konaklarının davranışlarını, konağının üremesinin zararına da olsa kendi yaşam döngülerini tamamlamaya yardım edecek tarzda çarpıcı biçimde değişikliğe uğratır. Örneğin, yaban arıları –tipik bir konak- bir şerit kanatlıyla parazitlendiğinde, parazitler, yaban arılarının yuvalarını terk edip çiftleşmek için bir araya toplanması için sinyaller üretir. Bununla birlikte, bu toplanma, arılara değil şerit kanatlılara hizmet etmektedir. Yaban arıları bir araya toplandıkları zaman, erkek şerit kanatlılar konaklarından çıkarak dişileri arar ve dişi şerit kanatlılarla çiftleşirler; bu sırada, şerit kanatlı dişilerinin baş kısımları yaban aralarının vücutlarından dışarıya doğru uzanmaktadır.

Şerit kanatlıların ergin erkekleri, sadece birkaç saat yaşar; onlar, bu süre içerisinde bir dişi bulup çiftleşmesi gerekir. Bir dişinin vücudu, dışarıya doğru çıktığı için çıplak gözle görülebilir, erkekler, alışılmadık derecede büyük gözlere sahiptirler ve onların beyin hücrelerinin yaklaşık




**Aynı Parazit, Farklı Yaşam Tarzları** Şerit kanatlılar, konak olan böceklerin içerisinde büyüyerek erginleşen parazitik böceklerdir. Çoğu şerit kanatlıların erkek bireyleri, erginleştiklerinde konaklarından ayrılıp çiftleşmek için çok farklı görünüme sahip dişi şerit kanatlıyı bulduğu zaman, görünüm olarak diğer böceklere benzer. Dişiler, konaklarının içerisinde kalır.



**Konak Böcek** Şerit kanatlılar, birçok farklı böcek türünü parazitler; *Polistes* (kağıt yaban arısı) cinsine ait yaban arıları, yaygın konaklardır. Şerit kanatlıya ait üç tane dişi birey (oklar), bu *P. dorsalis* türüne ait bireyin üzerinde görülmektedir..

yüzde 75'i görmeye ayrılmıştır. Bu çok gelişmiş duyu sistemleri, evrimsel süreçte, erkeğin dişiyi bulmasına yardım eden bir adaptasyon olarak gelişmiştir.

Şerit kanatlılar ve onların konaklarının tümü böcektir; ve Dünyadaki tanımlanmış türlerin yarısından daha fazlası böceklere aittir. Yumuşakçalar, yuvarlak solucanlar, yengeçler, örümcekler ve keneler gibi diğer ilkin ağızlı grupları da türce zengindir. İlkin ağızlılara ait pek çok tür parazittir. Parazitler, sıklıkla, konaklarının içerisinde yaşar ve besin maddelerini kendi vücut duvarlarından emerler. Aralarında şerit kanatlılarında yer aldığı bazı parazitler, *parazitoid* adı altında daha teknik olarak tanımlanabilirler. Parazitoidler, konağın üzerine ya da içerisine koydukları yumurtadan gelişirken konağın dokularını tüketen ve sonunda konağın ölümüne yol açan organizmalardır.

**BU BÖLÜMDE** İlkin ağızlıların genel özelliklerini tanımlayacağız; Lophotrochozoa ve Ecdysozoa olmak üzere Protostomia grubunun iki büyük kladının üyelerini inceleyeceğiz. Biz, sert iskelete ve eklemli üyelere sahip olup Ecdysozoa'nın türce zengin grubu olan eklembacaklılara özel önem vereceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


32.1 Bir İlkin Ağızlı Nedir?

32.2 Lophotrochozoa'nın Ana Gruplarını Birbirinden Ayırt Ettiren Özellikler Nelerdir?

32.3 Ecdysozoa'nın Ana Gruplarını Birbirinden Ayırt Ettiren Özellikler Nelerdir?

32.4 Eklembacaklılar Niçin Çok Çeşitlilik Göstermektedir?


# 32.1 Bir İlkin Ağızlı Nedir?

Diploblastik hayvanların embriyolarının dışta ektoderm ve içte endoderm olmak üzere iki hücre tabaksına sahip olduğunu Bölüm 32'den hatırlayabilirsiniz (bakınız Kısım 31.1). Diploblastik hayvanların (Placozoa, Ctenophora ve Cnidaria) ortaya çıkmasından bir süre sonra, ektoderm ve endoderm arasında uzanan üçüncü bir embriyonik germ tabakası olan mezoderm ortaya çıkmıştır. Mezoderm, iki büyük triploblastik hayvan kladı olan Protostomia ve Deuterostomia gruplarında bulunur. Eğer biz sadece sayıyı esas alıp karar verecek olursak, Protostomia grubu hem tür ve hem de birey sayısı bakımından, bu iki grubun çok daha başarılı olanı olduğu ortaya çıkmaktadır.

Bölüm 31'de not edildiği gibi, *protostom* demek "ilkin ağızlı" demektir. Protostomia grubunda hayvanların sahip oldukları embriyonik blastopor, hayvan geliştiğinde ağız haline gelecektir. Buna zıt olarak Deuterostomia grubunda ("ikincil ağızlı") embriyonik blastopor, sindirim kanalının anal açıklığına gelişecektir (bakınız Şekil 31.2). Protostomia grubu, büyük ölçüde DNA sekans analizleri esas alınarak iki ana klada –*Lophotrochozoa* ve *Ecdysozoa*- bölünebilir (**Şekil 32.1**).

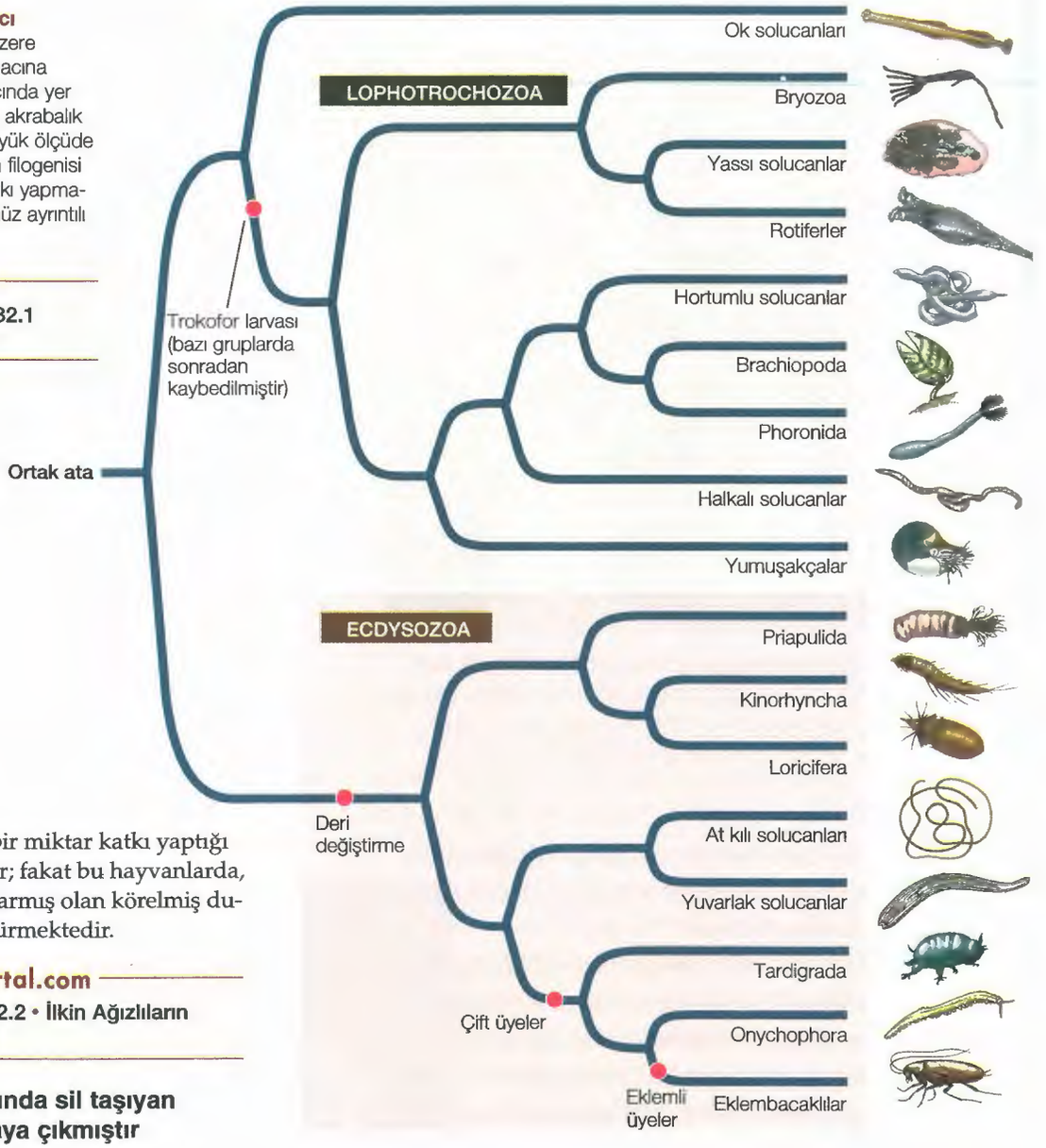
Protostomia grubu, son derece fazla çeşitlilik gösterir; fakat bu hayvanların tümü bilateral simetriktir ve türemiş iki ana özelliğe sahiptirler:

- Anteriyörde yer alan bir *beyin*, sindirim kanalının girişinin etrafını çevreler.
- Çift ya da kaynaşmış uzunlamasına sinir kordonlarından oluşmuş olan bir ventral *sinir sistemi*

İlkin ağızlıların vücut organizasyonunun diğer yönleri, gruptan gruba büyük farklılıklar gösterir (**Tablo 32.1**). İlkin ağızlıların ortak atası *sölom* boşluğuna sahip olmasına karşın, sölomda daha sonra ortaya çıkan değişiklikler, birçok ilkin ağızlı soy hattını ayırt ettirmektedir. En azından bir ilkin ağızlı soy hattında (yassısolucanlar), sölom kaybedilmiştir (yani, yassısolucanlar *asölomat* duruma geri dönmüşlerdir). Bazı soy hatları, *psödosölom* ile karakterize edilmektedir; mezodermle astarlanmış bu boşluk içerisinde iç organların askıda olduklarını hatırlayabilirsiniz (bakınız Şekil 31.4). En önemli ilkin ağızlı kladlarının ikisinde, sölom büyük ölçüde değişikliğe uğramıştır:

- *Eklembacaklılar*, sölomun atasal durumunu evrimsel süreçte kaybetmiştir. Onların iç vücut boşlukları, *hemosöl* ya da "kan odacığı" haline gelmiştir, açık dolaşımdan gelen hemosöl içerisindeki sıvı, kan damarlarının içerisine dönmeden önce iç organları yıkar.

**32.1 İlkin Ağızlıların Filogenetik Ağacı**
Lophotrochozoa ve Ecdysozoa olmak üzere iki büyük soy hattı, ilkin ağızlıların soy ağacına hakimdir. Bazı küçük gruplara, soy ağacında yer verilmemiştir. Burada görülen filogenetik akrabalık ilişkileri, genomik sekans verilerinden büyük ölçüde desteklenir. Genomik çalışmalar, hayvan filogenisi konusundaki bilgimize büyük ölçüde katkı yapmasına karşın, ilkin ağızlıların çoğu türü henüz ayrıntılı olarak çalışılmamıştır.




yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 32.1
İlkin Ağızlıların Özellikleri

- Çoğu *yumuşakça*, hemosölün bir miktar katkı yaptığı açık dolaşım sistemine sahiptir; fakat bu hayvanlarda, belli başlı organların etrafını sarmış olan körelmiş durumdaki sölom varlığını sürdürmektedir.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 32.2 • İlkin Ağızlıların Özellikleri

## Lophotrochozoa üyeleri arasında sil taşıyan lofoforlar ve trochoforlar ortaya çıkmıştır

**Lophotrochozoa** grubu ismini, yapısında sillerin bulunduğu iki farklı özellikten almıştır: *lofofor* olarak bilinen beslenme yapısı ve *trokofor* olarak bilinen serbest yüzücü larva. Ancak, ne lofofor ve ne de trokofor, tüm Lophotrochozoa üyeleri için genel özellik değildir.

Lophotrochozoa üyelerinin uzaktan akraba birkaç grubu (bunlar arasında Bryozoa, Brachiopoda ve Phoronida yer alır), **lofofora** sahiptir; lofofor, ağzın etrafını çevreleyen silli içi boş tentaküllerden oluşmuş dairesel ya da U harfi şeklinde bir halkadır (**Şekil 32.2**). Bu kompleks yapı, hem yiyecek toplamada ve hem de gaz alışverişinde işlev gören bir organdır. Biyologlar, bir zamanlar, lofofora sahip olan taksonları, *lofoforatlar* olarak gruplandırdı; fakat şimdi, onların yakın akraba olmadıkları açıktır. Lofoforun, birbirinden bağımsız olarak birkaç kez ortaya çıkmış olduğu görülmektedir; ya da lofofor, Lophotrochozoa üyelerinin atasal özelliğidir ve birçok grupta bu özellik kaybedilmiştir. Lofoforlu hayvanların hemen hemen hepsi, ergin dönemlerinde bir yere bağlı olarak yaşarlar. Onlar, lofoforun tentaküllerini ve sillerini su içerisinde yüzmekte olan küçük organizmaları yakalamada kullanırlar. Bir yere bağlı olarak yaşayan diğer Lophotrochozoa üyeleri, aynı amaç için, daha az gelişmiş tentakülleri kullanırlar.

Bazı Lophotrochozoa üyeleri, özellikle larval formlarında, hareket için silleri kullanır. **Trokofor** olarak bilinen larval form, bir bant oluşturmuş silleri çırpmak suretiyle hareket eder (bakınız Şekil 31.11A). Sillerin bu hareketi, aynı zamanda, planktonik organizmaları larvaya yaklaştırır ve plankton yakalanarak yenir (işlev olarak lofoforun sillerine benzerlik gösterir). Trokofor larvaları, Lophotrochozoa'nın birçok büyük grubu arasında bulunur; bu gruplar arasında yumuşakçalar, halkalı solucanlar, hortumlu solucanlar ve Bryozoa üyeleri yer alır. Bu larva şekli, büyük olasılıkla, Lophotrochozoa üyelerinin ortak atasında mevcuttu; fakat daha sonra birkaç soy hattında kaybedilmiştir.

Bölüm 31'de tartışıldığı gibi bazı Lophotrochozoa üyeleri (yassı solucanlar, hortumlu solucanlar, halkalı solucanlar ve yumuşakçalar), erken gelişim evrelerinde *spiral segmentasyon* olarak bilinen segmentasyon tipini sergilerler. Gen sekanslarının filogenetik analizleri, spiral segmentasyon geçiren türlerin monofiletik olduğunu desteklememesine karşın, bazı biyolog-

## TABLO 32.1

### Protostomia'nın Bazı Büyük Gruplarının Anatomik Özellikleri[a]

| GRUP | VÜCUT BOŞLUĞU | SİNDİRİM KANALI | DOLAŞIM SİSTEMİ |
|---|---|---|---|
| Ok solucanları | Sölom | Tam | Yok |
| **LOPHOTROCHOZOA** | | | |
| Yassısolucanlar | Yok | Ölü uçlu kese | Yok |
| Rotiferler | Psödosölom | Tam | Yok |
| Bryozoa | Sölom | Tam | Yok |
| Brachiopoda | Sölom | Çoğunda tam | Açık |
| Phoronida | Sölom | Tam | Kapalı |
| Hortumlu solucanlar | Sölom | Tam | Kapalı |
| Halkalı solucanlar | Sölom | Tam | Kapalı ya da açık |
| Yumuşakçalar | İndirgenmiş sölom | Tam | Cephalopoda dışında açık |
| **ECDYSOZOA** | | | |
| At kılı solucanlar | Psödosölom | Büyük ölçüde indirgenmiş | Yok |
| Yuvarlak solucanlar | Psödosölom | Tam | Yok |
| Eklembacaklılar | Hemosöl | Tam | Açık |

[a]İlkin ağızlıların hepsinin bilateral simetriğe sahip olduğunu not ediniz.




**32.2 Bryozoa Üyeleri, Beslenmek İçin Lofoforlarını Kullanırlar** Uzatılmış durumdaki lofofor, koloni oluşturmuş olan Bryozoa mensuplarının anatomisine hakim durumdadır. Çoğu Bryozoa türü, denizlerde yaşamasına karşın, bu tür tatlısularda yaşamaktadır. Bu hayvanların kolonileri, bir milyondan daha fazla sayıda birey içerecek kadar büyüyebilir; bu bireyler, koloninin kurucu bireylerinden eşeysiz üremeyle oluşmaktadır.

lar, bu taksonları birlikte *spiralia* grubu adı altında gruplamaktadır. Yine de spiral segmentasyon, daha sonradan birkaç kez kaybedilmiş olmasıyla birlikte Lophotrochozoa atada mevcut olabilir.

Lophotrochozoa üyelerinin birçoğu, bilateral simetrik olan, bacaksız ve yumuşak vücutlu *solucan benzeri* hayvanlardır; uzunlukları genişliklerinin en azından birkaç katı kadardır. Solucan benzeri vücut şekli, bu hayvanlara etkin bir şekilde denizel sedimentleri ya da toprağı delme yeteneği verir. Bununla birlikte, bu bölümde daha sonra anlatacağımız *yumuşakçalar* – çoğu insanın yakından tanıdığı Lophotrochozoa üyeleri- çok farklı vücut organizasyonuna sahiptir.

## Ecdysozoa üyeleri kutikülalarını değiştirmelidirler

**Ecdysozoa** üyeleri, **kutiküla** adı verilen bir dış örtüye sahiptir; kutiküla, altta yer alan *epidermis* (en dıştaki hücre tabakası) tarafından salgılanır. Kutiküla, bu hayvanlar hem koruma hem de destek sağlar. Bununla birlikte, kutiküla oluştuğunda, büyüyemez. O zaman, Ecdysozoa üyeleri nasıl büyüyebilir? Onlar, bunu yapabilmek için kutikülayı atarak, yani **deri değiştirerek**, yerine daha büyük olanı sentezlerler. Bu deri değiştirme işlemi, klada ismini verir (Yunanca *ecdysis*, "-den dışarı çıkmak").

Kambriyen dönemine ait yumuşak vücutlu bir eklembacaklının yakın zamanda keşfedilmiş olan deri değiştirme sürecindeyken korunmuş fosili, deri değiştirme olayının 500 milyon yıldan daha önce ortaya çıkmış olduğunu göstermektedir (**Şekil 32.3A**). Bir takım Hox genin tüm Ecdysozoa üyeleri tarafından paylaşılmasının da dahil olduğu moleküler ve genetik kanıtların giderek artması, tek bir ortak atanın olduğu izlenimini uyandırmaktadır. Böylece, kutikülanın değiştirilmesi, hayvanların evrimi süresince sadece bir kez ortaya çıkmış bir özellik olabilir.

Ecdysozoa üyeleri deri değiştirmeden önce, yeni kütikül eski olanın altında önceden oluşturulur. Eski kütikül atıldığı zaman, yeni olan genişler ve sertleşir. Ancak hayvan, kutiküla sertleşinceye kadar, düşmanlarına karşı savunmasızdır; çünkü hem hayvanın dış yüzeyi kolayca geçirgendir ve hem de yumuşak kutikülalı hayvan ya yavaş hareket eder ya da hiç hareket edemez (**Şekil 32.3B**).

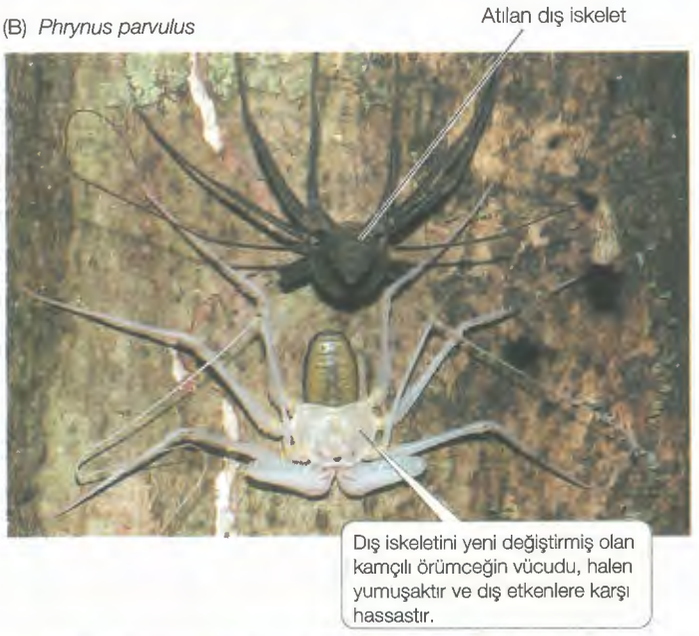
Solucan benzeri vücuda sahip olan birçok Ecdysozoa üyesinin kutikülası nispeten ince ve esnektir; kutiküla, hayvana biraz koruma sağlar fakat vücuda sadece orta düzeyde destek sağlar. İnce kutiküla, gaz alışverişine, minerallere ve vücut yüzeyinden su geçişine izin verir; fakat hayvanı, nemli habitatlara sınırlar. Ecdysozoa grubuna ait ince kutikülalı birçok tür, deniz sedimentleri içerisinde yaşar; bu türler, oradan avlarını elde ederler, sedimentleri yiyerek içerisinden organik maddeleri alırlar ya da dişli *yutaklarını* (sindirim kanalının ön ucunda yer alan kaslı organ) kullanarak daha büyük avları yakalarlar. Bazı tatlısu türleri, parazitik türlerin içerisinde yaşadığı konaklarından besin absorblamasına benzer şekilde, besin maddelerini doğrudan ince kutikülalarından absorblarlar. Solucan benzeri birçok Ecdysozoa üyesi, protistleri ve küçük hayvanları avlayan avcı türlerdir.

Başta eklembacaklılar olmak üzere diğer Ecdysozoa üyelerinin kutikülası, dış iskelet ya da **ekzoiskelet** olarak işlev görür. Bu dış iskeletler, protein ve **kitin** adı verilen suya geçirimsiz, kuvvetli polisakkarit tabakalarıyla kalınlaştırılmıştır. Sert ve kitinle kuvvetlendirilmiş bir dış iskelete sahip olan hayvan, ne solucan benzeri hareket edebilir ne de hareket için silleri kulla-

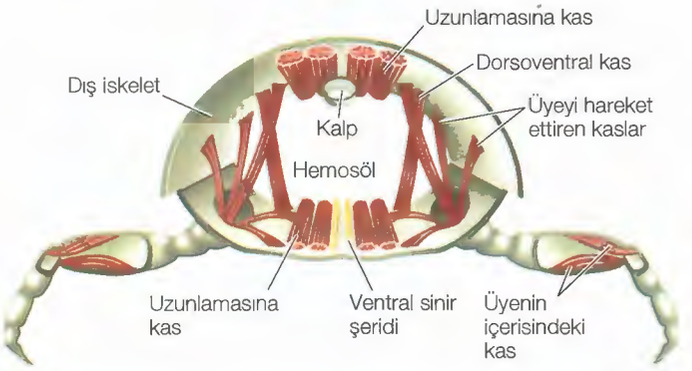
(A)




(B) *Phrynus parvulus*




**32.3 Deri Değiştirme: Geçmişte ve Günümüzde** (A) Kambriyen dönemine ait olan 500 milyon yıl yaşındaki bu fosil, uzun süre önce ortadan kalkmış olan bir eklembacaklı türüne ait olup deri değiştirme işlemi sırasında görülmektedir; bu, deri değiştirme işleminin evrimsel olarak eski bir özellik olduğuna işaret etmektedir. (B) Bu kamçılı örümcek, atmış olduğu dış iskeletten henüz yeni çıkmıştır; onun için, yeni kutikülası sertleşinceye kadar çevresel etkilere karşı oldukça hassastır.




**32.4 Eklembacaklı İskeletleri Sert ve Eklemlidir** Genel bir eklembacaklı göğüs segmentinin bu enine kesiti, eklemli üyelerin yer aldığı sert dış iskeletle karakterize olan eklembacaklı vücut planını göstermektedir.

nabilir. Sert iskelet, aynı zamanda, oksijenin ve besin maddelerinin hayvana geçmesini engeller; böylece, büyümeyi engellemenin yanı sıra diğer alanlarda yeni sorunlar meydana getirir. Sert iskelete sahip olan bu Ecdysozoa üyelerinde, hareket ve gaz alışverişi için yeni mekanizmalar evrimleşmiştir.

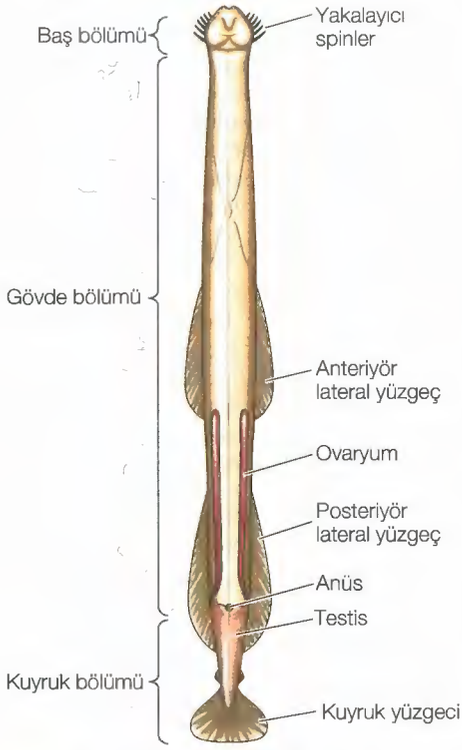
Sert iskelete sahip olan bir hayvanın, hızlı hareket etmek için, kaslar tarafından idare edilebilen vücut uzantılarına sahip olması gerekir. Bu tipte *üyeler*, evrimsel süreçte geç Prekambriyen döneminde ortaya çıkmış ve **eklembacaklı** ("bacakları eklemli") kladı gelişmiştir. Eklembacaklı üyeleri, çok çeşitli şekillerde olabilir. Bu üyeler, yürüme, yüzme, gaz alış verişi, yiyecekleri yakalama ve idare etme, çiftleşme ve duyu alınması gibi çeşitli işlevlere hizmet eder. Eklembacaklılar, ağızlarıyla ve ağızla bağlantılı üyeleriyle yiyecekleri yakalar ve onları sindirim kanalı içerisinde sindirir. Onların kasları, dış iskeletin iç tarafına bağlanır. Her vücut segmenti, hem kendisini ve hem de kendisine bağlanmış olan üyeleri idare eden kaslara sahiptir (**Şekil 32.4**).

Eklembacaklıların dış iskeleti, bu hayvanların evriminde derin bir etkiye sahip olmuştur. Sert bir vücut örtüsü içerisine hapsedilmiş olma, karada yürümek için destek sağlar; kitin tarafından sağlanmış olan suya geçirimsizlik ise hayvanın kuru havada su kaybetmesini önler. Kısacası, sucul eklembacaklılar, karasal ortamlara geçmek için mükemmel adaylardı. Daha sonra göreceğimiz gibi, onlar bunu birkaç kez yaptı.

## Ok solucanları, gelişimle ilgili bazı atasal özellikleri korumaktadır

Nerdeyse triploblastik hayvan gruplarının tümü, ya ilkin ağızlı ya da ikincil ağızlı olarak kolayca sınıflandırılabilir; fakat **ok solucanları** adı verilen küçük bir grubun evrimsel akrabalık ilişkileri, yıllardır tartışmalıdır. Ok solucanlarının erken gelişim evreleri, Deuterostomia üyelerininkine benzerlik göstermesine karşın, şimdi, bu solucanların, sadece genelinde triploblastik hayvanlar için atasal olan gelişim özelliklerini koruduğu bilinmektedir. Yakın zamanda yapılan gen sekansı çalışmaları, ok solucanlarının Protostomia grubuna ait olduğunu açıkça ortaya koymuştur. Ancak halen daha, ok solucanlarının, Lophotrochozoa'nın en yakın akrabaları olup olmadığı (Şekil 32.1'de görüldüğü gibi) ya da diğer tüm Protostomia üyelerinin kardeş grubu olma olasılığı konusunda bazı sorular vardır.

Ok solucanlarının vücudu, üç bölüme bölünmüştür: baş, gövde ve kuyruk (**Şekil 32.5**). Vücut, saydam ya da yarısaydamdır. Ok solucanlarının çoğu, açık denizde yüzer. Az sayıda türü ise denizin zemini üzerinde yaşar. Onların fosil olarak bolluk durumları, 500 milyon yıl öncesinde yaygın olduklarına işaret etmektedir. Ok solucanlarının 100 kadar canlı türü, vücut yüzeyinden difüzyonla gaz alış verişini ve atık atma gereksinimini karşılamaya yetecek kadar küçük vücuda sahiptir –uzunlukları 3 milimetreden 12 santimetreye kadar değişir. Bu hayvanlar, dolaşım sisteminden yoksundur; atıklar ve besin maddeleri, sölom sıvısı içerisinde vücutta dolaştırılır; sölom sıvısı, sölomu astarlayan hücrelerin silleri tarafından itilmek suretiyle hareket ettirilir. Belirgin bir larva evresi yoktur. İki hermafrodit bireyin (her ok solucanı, hem erkek ve hem de dişi gamet üretir)




**32.5 Ok Solucanı** Ok solucanları, üç kısımdan oluşmuş vücuda sahiptir. Bu hayvanların yüzgeçleri ve yakalayıcı spinleri, avcılıkla yaşam tarzına uyumdur. Bireyler hermafrodit olup hem yumurta ve hem de sperm üretirler (ovaryum ve testis).

ayrıntılı kur davranışının ardından vücut içerisinde döllenen yumurtalardan, doğrudan minyatür erginler çıkar.

Ok solucanları, bir ya da iki çift lateral yüzgeç ve bir kuyruk yüzgeci sayesinde su içerisinde dengede kalır. Onlar, açık okyanuslarda yaşayan ve boyutları küçük protistlerden ok solucanlarının kendi büyüklükleri kadar büyüklüğe sahip olan genç balıklara kadar değişen planktonik organizmaların ana avcılarıdır. Bir ok solucanı, tipik olarak, avın yaklaştığına işaret eden su hareket sinyalleri kendisine ulaşıncaya kadar su içerisinde hareketsiz kalır. Ok solucanı, daha sonra, öne doğru fırlar ve ağzının çevresindeki sert spinleri, avını sıkıca tutmada kullanır.

## 32.1 ÖZET

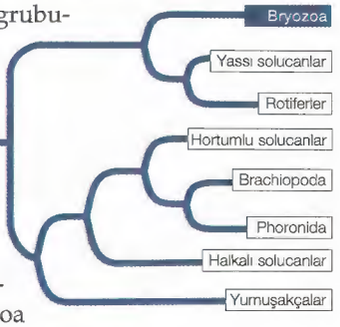
**İlkin ağızlıların paylaşılan türemiş özellikleri, ağza gelişen blastoporun yanı sıra anteriyördeki beyin ve ventral sinir sistemidir. Birkaç Lophotrochozoa grubu, lofofor olarak bilinen süzücü beslenme aygıtı ve/veya trokofor olarak bilinen sil taşıyan larvanın bulunmasıyla karakterizedir. Kutiküla olarak bilinen vücut örtüsüne sahip olan Ecdysozoa üyeleri, büyümek için periyodik olarak deri değiştirmek zorundadır.**

- Bir hayvanın vücut örtüsü, onun nefes alıp vermesini, beslenmesini ve hareketlerini nasıl etkiler? **Bakınız ss. 669-670**
- Eklembacaklıların hangi özellikleri, onların karasal ortamlara iyi bir şekilde uyum yapmalarını sağlayarak kolonize olmalarını sağlamıştır? **Bakınız s. 670**

# 32.2 Lophotrochozoa'nın Ana Gruplarını Birbirinden Ayırt Ettiren Özellikler Nelerdir?

Çeşitli büyüklüklere ve biçimlere sahip olan Lophotrochozoa üyeleri, bir kör bağırsağı (yani, sadece tek bir açıklığa sahip olan bağırsak) olmakla birlikte iç taşıma sisteminden yoksun olan görece basit hayvanlardan tam bir sindirim kanalına (giriş ve çıkış için ayrı açıklıkları olan) ve kompleks bir iç taşıma sistemine sahip olanlara kadar çeşitlilik arz eden hayvanları içerir. Bu hayvanlar, yassısolucanlar, halkalı solucanlar ve yumuşakçalar gibi tür bakımından zengin grupları içerir. Bu grupların birçoğu, solucan benzeri vücuda sahiptir; fakat Lophotrochozoa üyeleri, morfolojik olarak geniş bir çeşitlilik sergiler ve bu grup içerisinde yer alan birkaç grup dış kabuğa sahiptir. Bazı Lophotrochozoa grupları, biyologlar tarafından ancak son zamanlarda keşfedilmiştir.

## Bryozoa üyeleri koloni halinde yaşarlar




**Bryozoa** ("yosun hayvanları") grubuna ait olan 4.500 civarında tür, dış vücut duvarı tarafından salgılanan maddelerden yapılmış olan "evcikler" içerisinde yaşayan koloni oluşturan hayvanlardır. Az sayıda tür tatlısularda ya da acı sularda bulunmasına karşın bu hayvanların hemen hemen hepsi denizlerde yaşamaktadır. Bir Bryozoa kolonisi, birbirleriyle doku iplikleriyle bağlanmış olan birçok küçük (1-2 mm) bireyden oluşmuştur; bağlantıyı sağlayan doku iplikleri boyunca besin maddeleri hareket ettirilebilir (**Şekil 32.6**). Koloni, kurucu üyelerin eşeysiz çoğalması sayesinde meydana getirilir ve tek bir koloni, 2 milyon kadar birey içerebilir. Dünyanın pek çok yerinde kıyı bölgelerinde yer alan kayalar, çok iyi bir şekilde büyüyen Bryozoa üyeleriyle kaplanır. Bazı Bryozoa üyeleri, sığ sularda minyatür resifler yaratırlar. Bazı türlerdeki bireysel koloni üyeleri, beslenme, üreme, savunma ya da destekleme işlevleri için ayrı ayrı özelleşmiştir.

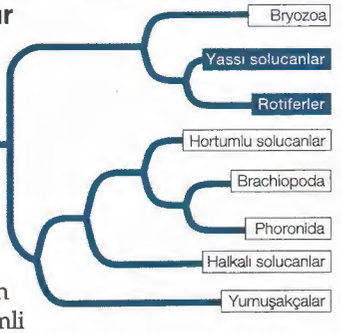
*Sertella septentrionalis*



**32.6 Bir Bryozoa Kolonisi** Bu Bryozoa kolonisinin turuncu renkli sert dokusu, kolonide yer alan binlerce bireyi birbirine bağlar ve besin sağlar (bakınız Şekil 32.2).

Kolonideki Bryozoa bireyleri, avla teması artırmak için lofoforlarını sallayabilirler. Bu bireyler, aynı zamanda, lofoforu "evciklerinin" içerisine geri çekebilir (bakınız Şekil 32.2). Bryozoa üyeleri, spermi diğer bireylere taşıyan su içerisine sperm salarak eşeyli olarak üreyebilir. Yumurtalar, vücut içerisinde döllenir; gelişen embriyolar larva olarak dışarıya verilmeden önce kuluçka odacığında bekletilir; larvalar dışarıya çıktıktan sonra zemine tutunmak için uygun yerler ararlar.

### Yassı solucanlar ve rotiferler yapısal olarak farklılık gösteren akrabalardır




Yassı solucanlar ve rotiferler, yapısal olarak farklılık gösteren bir grubu oluşturur; ve onların birbiriyle akrabalık ilişkileri olduğu, ancak yakın zamanda varsayılmıştır. Biyologlar, filogenetik analizler için gen sekansları elde mevcut olmadan önce, vücut boşluğunun yapısının hayvan sınıflandırmasında önemli bir özellik olduğunu düşündü. Ancak eğer yakın zamanlardaki genomik çalışmalar doğruyu ispatlayacak olursa, bu monofiletik hayvan grubu, hem asölomat alt grubu (yani, yassı solucanları) ve hem de psödosölomat alt grubu (yani, rotiferleri) içerecektir; henüz bu iki grubun en yakın akrabaları – Bryozoa- sölomatdır. Böylece günümüzdeki sistematikçiler, vücut boşluğu şekillerinin hayvanların evrimleşme sürecinde önemli ölçüde konvergens geçirmiş olduğu sonucuna varmıştır (bakınız Tablo 32.1).

**Yassı solucanlar**, oksijeni vücut içerisindeki dokulara taşımak için özelleşmiş organlardan yoksundur. Bir gaz taşıma siteminin olmayışı, her bir hücrenin vücut yüzeyine yakın olmasını zorunlu hale getirmiştir; bu gereksinim, dorsoventral olarak yassılaşmış vücut şekliyle karşılanmıştır. Bir yassı solucanın sindirim kanalı, bir kör kese içerisine açılan ağızdan meydana gelmiştir. Bu kese, çoğunlukla, fazla miktarda dallanmış olup, oluşturulan bu karmaşık dallı yapı, besin maddelerinin emilimi için yüzey alanını artırır. Serbest olarak yaşayan bazı küçük yassı solucanlarda baş oluşumu görülür; baş, kemoreseptör organları, iki tane basit gözü ve uzunlamasına sinir şeritlerinin anteriyör uçlarının kalınlaşmasıyla oluşmuş olan küçük bir beyni taşır. Serbest yaşayan yassı solucanlar, zemin üzerinde kayarak hareket eder ve bu hareket, geniş sil bantları tarafından desteklenir (**Şekil 32.7A**).

Birçok yassı solucan serbest yaşamasına karşın, yassı solucan türlerinin çoğu parazittir. Parazit olan türlerin çoğu, vücut içi parazitidir. Aynı zamanda, hayvanların dokuları (canlı ya da ölü) üzerinde dış parazit olarak beslenen ve bitkiler üzerinde beslenen yassı solucanlar da vardır. Ölmüş organizmalar üzerinde beslenme biçiminden ölmüş konakların vücut yüzeyi üzerinde beslenmeye ve sağlıklı konakların içerisine girerek onların kısımlarını tüketmeye başlamak, olası bir evrimsel geçiştir.

Yaşayan yassı solucanların 25.000'den daha fazla türü, *bağırsak şeritlerine* ve *parazitik kelebeklere* aittir; bu iki grubun üyeleri, özellikle omurgalıların iç parazitleridir (**Şekil 32.7B**). Bu hayvanlar, konaklarının sindirim kanalından sindirilmiş besinleri absorbladıklarından parazitik yassı solucanların çoğu, kendi sindirim kanallarını kaybetmiştir. Bazı türleri, Asya, Afrika ve Güney Amerika'da yaygın olan şistosomiyazis gibi ciddi insan hastalıklarına yol açar. Bu tahrip edici hastalığa neden olan tür, konak olarak hem tatlısu salyangozlarının ve hem de memelilerin yer aldığı karmaşık bir yaşam döngüsüne sahiptir. Yassı solucanların bir diğer grubu olan *Monogenea*, balıkların ve diğer sucul omurgalıların dış parazitleridir. *Turbellaria* grubu, serbest yaşayan türlerin çoğunu içerir.

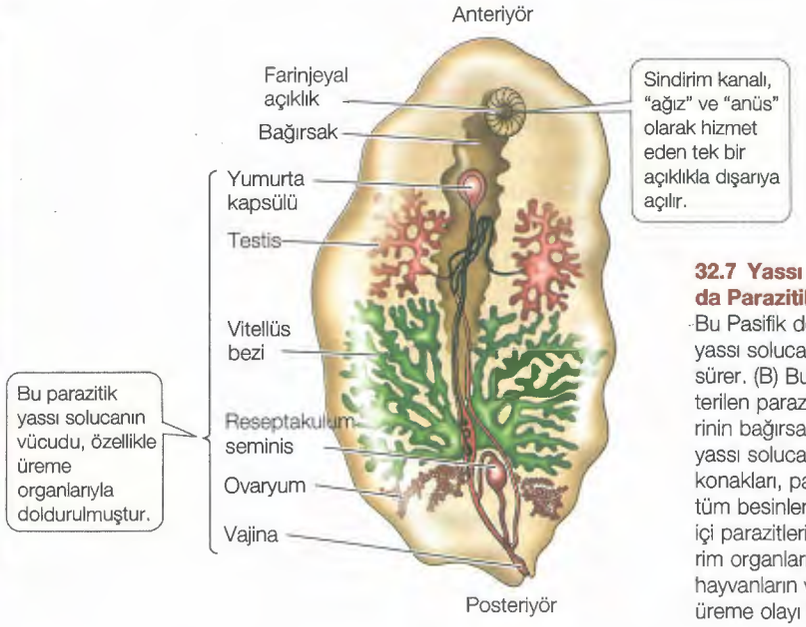
Çoğu **rotifer**, çok küçüktür (50-500 µm uzunlukta) –sillilere ait bazı birhücrelilerden daha küçük- fakat, özelleşmiş iç organlara sahiptirler (**Şekil 32.8**). Tam bir sindirim kanalı, önde yer alan ağızdan posteriyörde yer alan anüse uzanır; vücut boşluğu psödosölom şeklinde olup hidrostatik iskelet olarak işlev görür. Rotiferler, kasların kasılmasından daha ziyade, tipik olarak hızlı çırpılan siller sayesinde kendilerini su içerisinde iterek hareket ederler.

Rotiferlerin en belirgin ayırt ettirici organı, *korona* adı verilen silli organdır; korona, birçok türün baş kısmının üzerinde yer

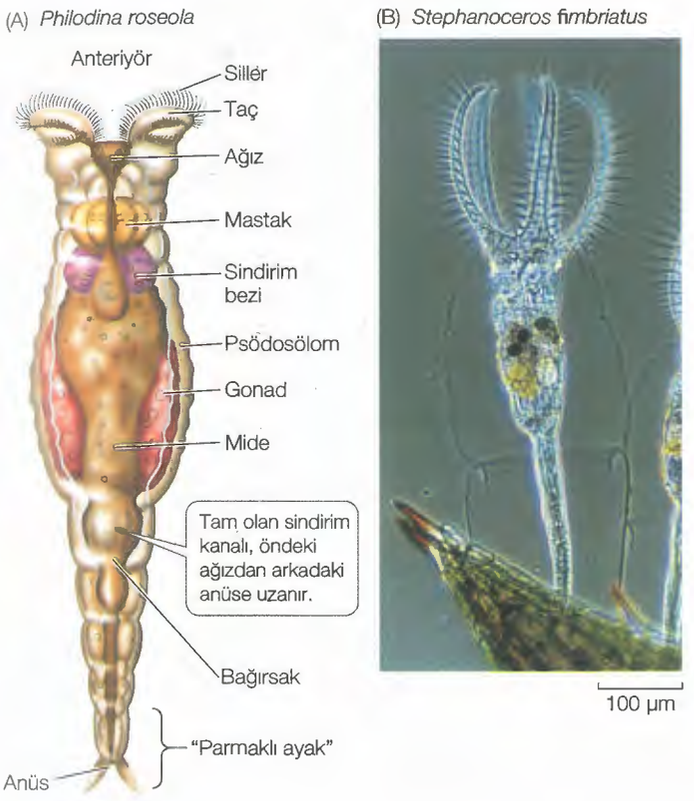
(A) Serbest yaşayan bir yassı solucan olan *Eurylepta californica*



(B) Tipik bir parazitik yassı solucanın çizim resmi




**32.7 Yassı Solucanlar Serbest ya da Parazitik Olarak Yaşayabilir** (A) Bu Pasifik deniz yassı solucanı gibi bazı yassı solucan türleri, serbest yaşam sürer. (B) Buradaki çizim resimde gösterilen parazit kelebek, denizkestanelerinin bağırsaklarında yaşar ve parazitik yassı solucanların temsilcisidir. Onların konakları, parazitin gereksinim duyduğu tüm besinleri sağladığından, bu vücut içi parazitleri, ayrıntılı beslenme ve sindirim organlarına gereksinim duymaz; bu hayvanların vücutlarının büyük bölümü üreme olayı için ayrılmıştır.



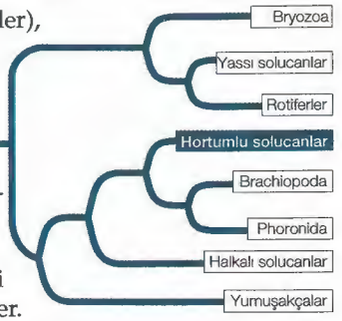

**32.8 Rotiferler** (A) Burada sunulmuş olan çizim resmi, birçok rotiferin genel yapısını yansıtmaktadır. (B) Bu mikrograf, fotosentez yapan birhücrelileri yemiş olan bir rotiferin vücut içi kompleksliğini ortaya koymaktadır. Rotiferlerin en irilerinden birisi olan bu tür, Kuzey Amerika'daki Büyük Göllerde (Great Lakes) bulunmuştur.

almaktadır. Sillerin koordineli çırpılması, su içerisindeki organik madde partiküllerini hayvanın ağzına ve daha aşağıda yer alan karmaşık bir yapı olan *mastaks* içerisine süpürür: Yiyecekler, mastaks içerisinde küçük parçalara öğütülür. Birhücrelileri ve küçük hayvanları avlayan bazı rotifer türleri, psödosölom çevresindeki kasları kasmak suretiyle, mastaksı ağızdan dışarıya uzatabilir ve küçük cisimleri onunla yakalayabilir.

Bilinen 1.800 civarındaki rotifer türünün çoğu, tatlısularda yaşar. Bazı türler, yosunların ya da likenlerin yüzeyinde suyunu kaybetmiş halde, yağmur yağıncaya kadar inaktif durumda beklerler. Bunlar, yağmur yağdığında suyu absorblayarak hareketli hale geçerler ve bitkilerin üzerini geçici olarak kaplamış olan su filmi içerisinde beslenirler. Çoğu rotifer, birkaç haftadan fazla yaşamaz.

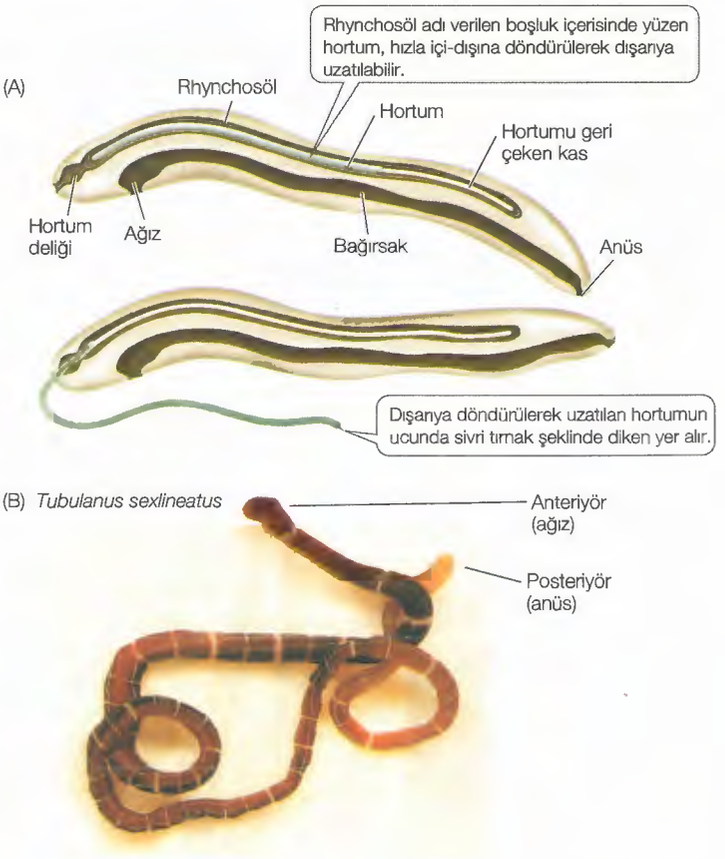
Rotiferlerin bazı türlerinde hem erkek ve hem de dişi bireyler bulunur; fakat *bdelloid rotiferler* (*bdelloid* terimindeki *b*, sessizdir) arasında sadece dişi bireyler mevcuttur. Biyologlar, bdelloid rotiferlerin düzenli eşeyli üreme olmaksızın onlarca milyon yıldan beri varlıklarını sürdürmüş olabilecekleri sonucuna varmıştır. Genel olarak, genetik rekombinasyonun olmaması, zararlı mutasyonların çoğalmasına yol açar; onun için uzun süreli eşeysiz üreme, tipik olarak, neslin tükenmesine yol açar (bakınız Kısım 21.4). Bununla birlikte, yakın zamanda yapılmış olan çalışmalar, bdelloid rotiferlerin, kuruma ve tekrar su alma döngüleri süresinde çevrelerinden gen parçacıklarını toplamak suretiyle bu problemden sakınabildiklerine işaret etmektedir; bu olay, doğrudan seksüel alışveriş olmadığında bireyler arasında genetik rekombinasyonun olmasına izin verir.

## Hortumlu solucanlar, dışarıya doğru çıkartılabilen uzun bir beslenme organına sahiptir




**Hortumlu solucanlar** (nemertinler), yassı solucanlarınkine benzerlik gösteren basit bir sinir sistemine ve boşaltım sistemine sahiptir. Ancak, yassı solucanların aksine bu hayvanlar, bir uçta ağzın ve diğer uçta anüsün olduğu tam bir sindirim kanalına sahiptir. Küçük olan hortumlu solucanlar, sillerini çırparak yavaşça hareket ederler. Daha büyük olanlar ise, sedimentler üzerinde hareket etmek ya da delik açmak için, kasların kasılma dalgalarını kullanırlar.

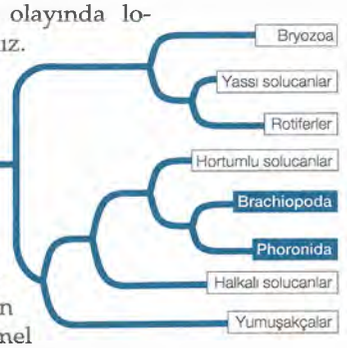
Hortumlu solucanlara ait olan 1.000 civarında türün hemen hemen hepsinin vücudu içerisinde, *rhynchosöl* adı verilen içerisi sıvı bir boşluk mevcuttur; bu boşluk içerisinde içerisi boş olan kaslı *hortum* uzanır. Solucanın beslenme organı olan hortum, vücut uzunluğundan daha fazla uzanabilir. Rhynchosölü çevreleyen kasların kasılması, hortumun içi dışına dönmek suretiyle ön uçta yer alan delikten dışarıya doğru çıkmasına neden olur (**Şekil 32.9A**). Hortum, avı delerek yaralayan ve yara içerisine verildiğinde felce neden olan toksinler boşaltan sivri dikenlerle donatılmış olabilir.




**32.9 Hortumlu Solucanlar** (A) Hortum, hortumlu solucanların beslenme organıdır. (B) Bu büyük deniz nemertini, Kuzey Amerika'nın Pasifik Kıyıları boyunca körfezlerde ve limanlarda bulunur. Bu hayvanın hortumu, bu fotoğrafta tersine döndürülmemiştir.

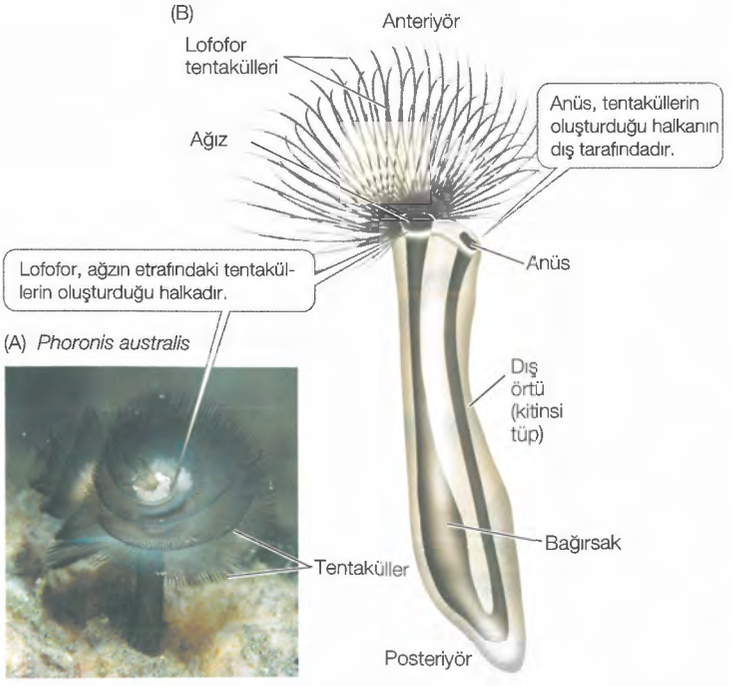
Tatlısularda ya da karasal ortamda yaşayan bazı türleri olmasına karşın, hortumlu solucanlar büyük ölçüde denizlerde yaşamaktadır. Çoğu tür, 20 santimden daha kısadır; fakat bazı türlerin bireylerinin uzunlukları 20 *metre* ya da daha fazla olabilir. Bazı cinsler, çok belirgin ve parlak renkli türlerle karakterizedir (**Şekil 32.9B**). Yakın zamanda yapılan moleküler analizler, hortumlu solucanların Phoronida ve Brachiopoda gruplarına en yakından ilişkili olabileceğini göstermektedir.

### Phoronida ve Brachiopoda üyeleri, su içerisinden yiyecekleri elde etmek için lofoforu kullanırlar



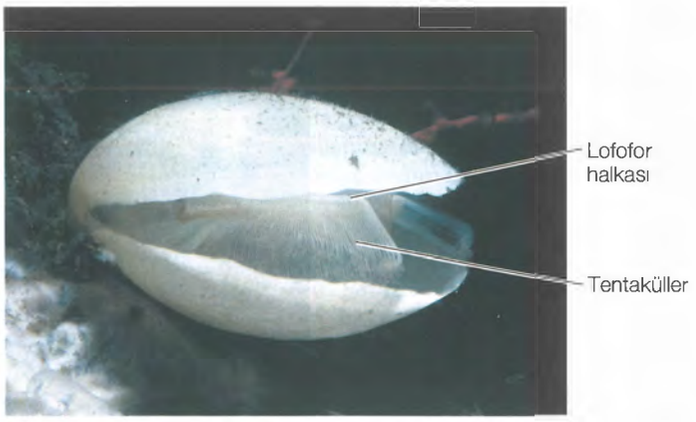

Bryozoa üyelerinin beslenme olayında lofoforu kullandığını hatırlayınız. Phoronida ve Brachiopoda üyeleri de beslenme için lofoforu kullanırlar; fakat bu yapı, bu gruplardan birden fazla kez ortaya çıkmış olabilir. Ne Phoronida ve ne de Brachiopoda üyeleri, yaşayan çok sayıda türle temsil edilmemelerine karşın, Brachiopoda üyelerinin (kabuğa sahiptirler ve mükemmel fosil kayıtlar bırakmışlardır) Paleozoik ve Mezozoik devirleri boyunca çok daha bol oldukları bilinmektedir.

**Phoronida**'nın bilinen 20 türü, küçük (5-25 cm uzunlukta) sesil solucanlar olup çamur içerisinde, kumlu sedimentler içerisinde ya da kayalık zeminlere tutunmuş olarak yaşarlar. Phoronida üyeleri, deniz suları içerisinde intertidal zondan 400 metre derinliklere kadar bulunurlar. Bu hayvanlar, salgıladıkları kitinden oluşturdukları tüplerin içerisinde yaşarlar (**Şekil 32.10**).




**32.10 Phoronida Üyeleri** (A) Bu Phoronida üyesinin lofoforunun tentakülleri, bir spiral oluşturur. (B) Bu hayvanın bağırsağı, bu genel çizim şeklinde görüldüğü gibi U harfi şeklindedir.

*Laqueus* sp.




**32.11 Bir Brachiopod Lofoforu** Bu Kuzey Pasifik Brachiopoda üyesinin lofoforu, onun kabuk kapakçıkları arasında görülebilir.

Onların silleri, suyu lofoforun üstüne sevk eder; ve su, tentakküller arasındaki dar aralıklardan geçerek dışarıya çıkar. Askıdaki yiyecek partikülleri, yakalanır ve siller sayesinde ağza taşınır. Bazı türler, yumurtalarını döllenmenin gerçekleştiği suya salarlar. Fakat diğer türler, döllenmenin içeride gerçekleşeceği çok sayıda yumurta üretirler; bu yumurtalar, yavrular yumurtadan çıkıncaya kadar annenin vücudu içerisinde alıkonurlar.

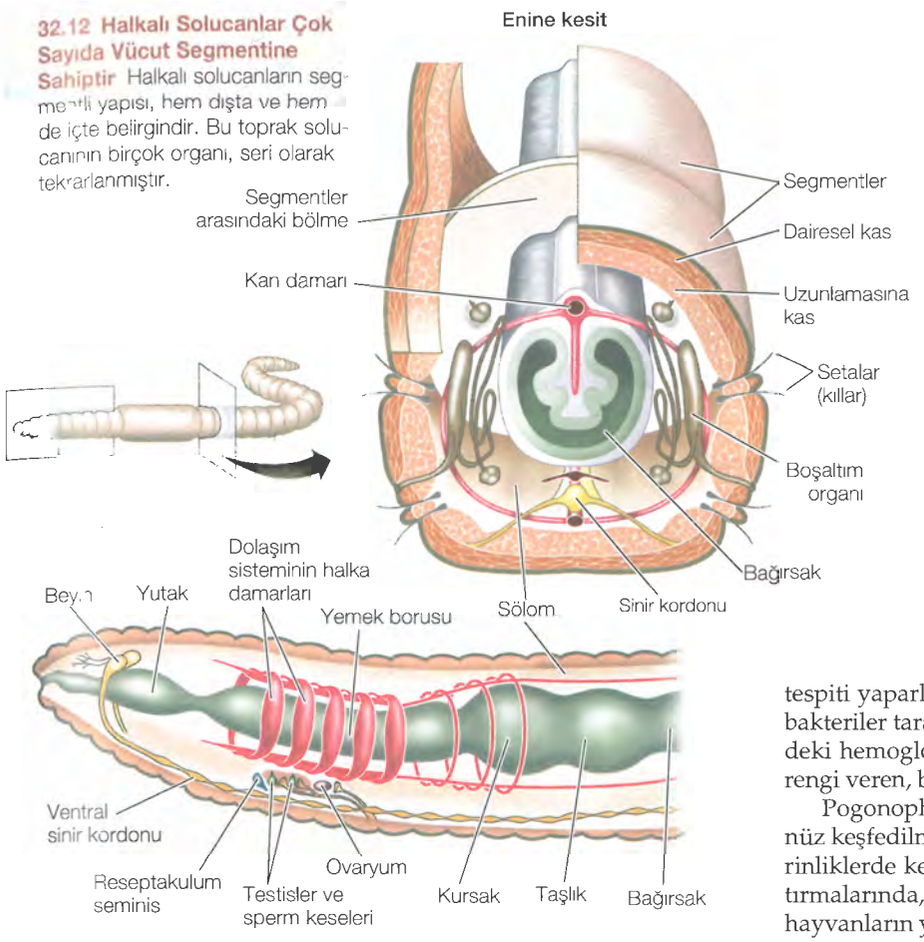
**Brachiopoda** üyeleri, bireysel yaşayan denizel hayvanlardır. Bu hayvanlar, birbirine ligamentlerle bağlanmış olan iki kısma bölünmüş sert bir kabuğa sahiptirler (**Şekil 32.11**). Kabuğun bu iki yarısı, yumuşak vücudunu korumak üzere çekilerek kabuk kapatılabilir. Brachiopoda üyeleri, yüzeysel olarak, midyelere benzerlik gösterir; fakat bu gruplardaki kabuklar birbirlerinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır. Brachiopoda üyelerinin kabuklarının iki yarısı, dorsal ve ventral konumdadır; oysa midyelerdekiler lateralde yer alır. Bu hayvanların lofoforu, kabuk içerisine yerleşmiştir. Lofofor üzerindeki sillerin çırpılması, suyu, hafif açılmış olan kabuk içerisine çeker. Yiyecekler, lofoforda yakalanır ve bir kabartıya doğru yönlendirilerek bu kabartı boyunca ağza nakledilir. Brachiopoda üyelerinin çoğu, 4-6 santimetre uzunluğa sahiptir.

Brachiopoda üyeleri, sağlam bir tabakaya tutunarak ya da yumuşak sedimentler içerisine gömülerek yaşarlar. Çoğu tür, hayvanı zeminden yukarıda tutan kısa ve esnek bir sap vasıtasıyla zemine tutunmaktadır. Gaz alış verişi, özellikle lofoforun tentakülleri olmak üzere vücut yüzeyiyle gerçekleştirilir. Bu hayvanların çoğu, gametlerini su içerisine salar ve döllenme su içerisinde gerçekleşir. Larvalar, zemine yerleşip ergin hale gelişmeden önce birkaç gün planktonik yaşam sürer.

Brachiopoda üyeleri, çeşitlilik ve bolluk bakımından Paleozoik ve Mezozoikte zirveye ulaşmıştır. Şimdiye kadar 26.000'den daha fazla fosil tür tanımlanmıştır. Günümüzde sadece 335 kadar tür yaşamını sürdürmektedir ve bu türler, bazı denizel ortamlarda yaygın olarak bulunmaktadır.

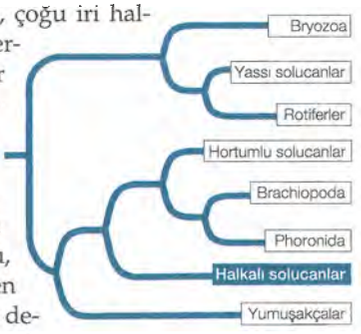
### Halkalı solucanlar segmentli vücuda sahiptir

**Halkalı solucanların** vücutları, belirgin olarak segmentlidir. Kısım 31.2'de tartışıldığı gibi segmentasyon, hayvana, vücudunun farklı kısımlarının diğer kısımlardan bağımsız olarak hareket ettirebilme yeteneği verir; ve hayvanın hareketlerinin çok daha iyi kontrol edilmesini sağlar. Orta Kambriyen dönemine ait fosillerden elde edilen bulgulara göre segmentli olan en ilk solucanlar, zeminleri delici denizel halkalı solucanlardı.




**32.12 Halkalı Solucanlar Çok Sayıda Vücut Segmentine Sahiptir** Halkalı solucanların segmentli yapısı, hem dışta ve hem de içte belirgindir. Bu toprak solucanının birçok organı, seri olarak tekrarlanmıştır.

Her bir segmentteki sölom, çoğu iri halkalı solucanda, diğer segmentlerdekinden ayrılmış durumdadır (Şekil 32.12). *Gangliyon* adı verilen ayrı bir sinir merkezi, her segmenti kontrol eder; gangliyonlara bağlanan sinir şeritleri, onların işlevlerini koordine eder. Halkalı solucanların çoğu, koruyucu sert bir dış örtüden yoksundur; onun yerine, gaz değişimi için genel bir yüzey alanı olarak hizmet eden ince ve geçirgen vücut duvarlarına sahiptirler. Böylece, halkalı solucanların çoğunun yayılışı, nemli ortamlarla sınırlanmıştır; çünkü bu hayvanlar, kuru havada vücutlarındaki suyu hızla bir şekilde kaybederler. Denizlerde, tatlısularda ve nemli karasal ortamlarda yaşayan, yaklaşık olarak 16.500 civarında tür tanımlanmıştır.




**POLYCHAETA** Tüm halkalı solucan türlerinin yarıdan daha fazlası, yaygın olarak *poliketler* ("fazla kıl") olarak bilinen gruba aittir; ancak poliket terimi, tek bir klad ismi olmaktan daha çok tanımlayıcı bir terimdir. Çoğu poliket, denizeldir; ve birçoğu, bir çift veya daha fazla sayıda gözlere, bir ya da birkaç çift tentakküllere sahiptirler. Bu hayvanlar, vücudun ön kısmında konumlanmış olan tentakülleriyle avları yakalarlar ya da çevredeki sudan yiyecekleri süzerler (Şekil 32.13A; bakınız Şekil 31.6A). Bazı türlerde, çoğu segmentin vücut duvarı, yanlara doğru genişlemek suretiyle *parapod* adı verilen bir seri çıkıntı meydana getirir. Parapodlar, gaz alışverişinde işlev görür ve bazı türler, onları harekette kullanır. *Seta* adı verile sert kıllar, her bir parapoddan dışarıya doğru uzanır ve zeminle geçici olarak temas kurarak, hayvanın kasları kasıldığı zaman kendisinin geriye doğru kaymasını önler. Yakın zamandaki moleküler çalışmalar, poliketlerin arta kalan diğer halkalı solucanlar ile parafiletik olduğuna işaret etmektedir.

Bir poliket kladı olan *Pogonophora* grubunun üyeleri, salgıladıkları kitinden ve diğer maddelerden oluşturdukları tüplerin içerisinde yaşarlar (Şekil 32.13B). Pogonophora üyeleri, sindirim kanallarını kaybetmişlerdir (bu hayvanların ağzı ya da sindirim kanalları yoktur). Öyleyse, onlar besinlerini nasıl elde ederler? Yanıtın bir kısmı, Pogonophora üyelerinin çözünmüş durumdaki organik maddeleri, içinde yaşadıkları sedimentlerden ya da çevrelerindeki sudan doğrudan alabildikleri şeklindedir. Ancak, onların besinlerinin çoğu, *trophosom* olarak bilinen özelleşmiş organlarının içerisinde endosimbiyotik olarak yaşayan bakteriler tarafından sağlanır. Bu bakteriler, hidrojen sülfür ve kükürt içeren diğer bileşikleri okside ederek süreçte yer alan metandan karbon tespiti yaparlar. Hidrojen sülfürün alınması, metan ve oksijenin bakteriler tarafından kullanılması, bu hayvanların tentakküllerindeki hemoglobin tarafından kolaylaştırılır. Tentakküllere kırmızı rengi veren, bu hemoglobindir (bakınız Şekil 32.13B).

Pogonophora grubu, yirminci yüzyılın başlarına kadar henüz keşfedilmemişti; bu gruba ait ilk türler, birkaç yüz metre derinliklerde keşfedilmiştir. Son birkaç on yılda, derin deniz araştırmalarında, okyanus yüzeyinden binlerce metre aşağıda, bu hayvanların yaşadıkları saptanmıştır. Bu hayvanlar, derinlerdeki bu okyanus sedimentleri içerisinde, bir metre karede binlerce bireyin bulunabileceği yoğunluğa erişebilirler. Yaklaşık olarak 160 tür tanımlanmıştır. En büyük ve en dikkat çekici olanlar, 2 metre ya da daha fazla uzunluğa sahip olup derin denizlerdeki *sıcak su kaynaklarının ağız kısımlarının* yakınlarında yaşarlar – deniz tabanındaki bu volkanik deliklerden, kükürtçe zengin olan sıcak sular çıkar. Bu deliklerden çıkan metan ve hidrojen sülfür, bu hayvanların endosimbiyotik bakterilerinin gerçekleştirdiği karbon tespiti için ham madde sağlar.

**CLİTELLATA** Halkalı solucanlar içerisinde iyi desteklenen bu kladın tanımlanmış olan yaklaşık 3.000 türü, tatlısularda, denizlerde ya da karasal ortamlarda bulunur. Kesin akrabalık ilişkileri henüz açığa kavuşturulmamış olmasına karşın, bu hayvanlar, filogenetik olarak, poliketlerin çeşitli grupları arasına sokulmaktadır. Clitellata'nın oligoketler ve sülükler olmak üzere iki büyük grubu vardır.

*Oligochaeta* ("az kıllı") üyeleri, parapodlara, gözlere ya da anteriyördeki tentakküllere sahip değildir; bu hayvanlar, her segmentte sadece dört çift seta demetine sahiptir. Toprak solucanları –en fazla tanınan oligoketler- toprakta delikler açar ve toprağı yiyerek ondan besin partiküllerini çıkarır. Oligoketlerin hepsi, *hermafrodittir*; yani, her birey hem erkek ve hem de dişidir. Spermlerin, çiftleşmeyi gerçekleştiren iki birey arasında eş zamanlı olarak alışverişi sağlanır (Şekil 32.13C). Yumurtalar ve spermler, ergin vücudunun dışarısındaki bir kokon içerisine bırakılır. Döllenme, kokon bırakıldıktan sonra kokon içerisinde gerçekleşir; ve gelişim tamamlandığında minyatür solucanlar kokondan çıkarak hemen bağımsız yaşam sürmeye başlarlar.

*Sülükler* de diğer oligoketler gibi, parapodlardan ve tentakküllerden yoksundur. Sülüklerin sölomu, kompartımanlara

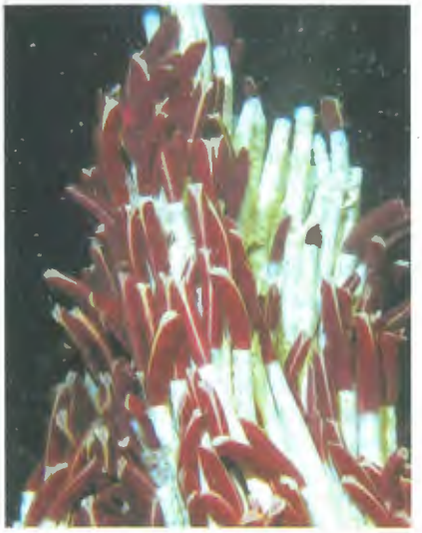
(A) *Eudistylia* sp.



(C) *Lumbricus terrestris*



(B) *Riftia* sp.



(D) *Hirudo medicinalis*



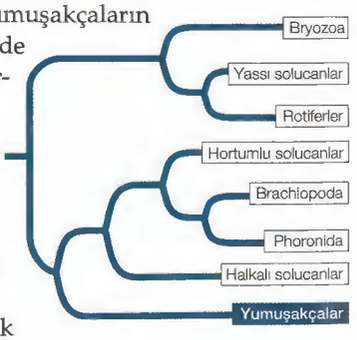
**32.13 Halkalı Solucanlar Arasındaki Çeşitlilik** (A) "Yelpaze solucanları" ya da "tüylü solucanlar, denizlerde kitleler halinde büyüyen ve tentakülleriyle sudan besinleri süzen sesil poliketlerdir. Bu birey, kitinsi tüpünden dışarıya çıkartılmıştır. (B) Pogonophora üyeleri, okyanusların derinliklerinde yer alan sıcak su çıkış deliklerinin etrafında yaşarlar. Onların tentakülleri, kitinsi tüplerinden dışarıya uzatıldığında görülebilir. (C) Toprak solucanları hermafrodittir; bireyler çiftleştiklerinde her birey karşı taraftan sperm alır ve ona sperm verir. (D) Tıbbi sülük, yüzyıllardan beri hekimler ve şifacılar tarafından iyileştirme aracı olarak kullanılmıştır. Günümüzde bile, sülükler, modern klinik uygulamalarda kullanılmaktadır.

bölünmemiştir; sölom boşluğu, büyük ölçüde farklılaşmamış dokuyla doldurulmuştur. Vücudun her bir ucundaki segment grupları, vantuzları meydana getirmek üzere değişiklik geçirmiştir; bu vantuzlar, sülüğün hareketine yardımcı olmak üzere geçici olarak zemine tutunmaya hizmet eder. Hayvan posteriyör (gerideki) vantuzu ile zemine tutunduğunda, dairesel kaslarını kasarak boyunu uzatır. Daha sonra öndeki vantuz, zemine tutunur ve arkadaki zeminden ayrılır; uzunlamasına kaslar kasılarak sülüğün boyu kısalır. Sülükler, tatlısularda ya da karasal habitatlarda yaşarlar.

Sülük, konağından kan akmasını sağlayacak bir kesi meydana getirir. Sülük, tek bir beslenme eyleminde öylesine fazla kan emer ki, vücudunun ağırlığı başlangıçtaki ağırlığının birkaç katına çıkar. Sülük, konaktan kan akışı devam etmesi için, açtığı yaranın içerisine pıhtılaşmayı önleyici madde (antikoagulant) salgılar. Yüz yıllardır tıp doktorları, aşırı kanın ya da "kötü kanın" neden olduğuna inandıkları hastalıkları tedavi etmek için kanı o bölgeden çeken sülükleri kullanmışlardır. Çoğu sülük uygulamalarından (şişmiş olan bademcikleri hafifletmek için kişilerin boğazına sülük sokulması gibi) vazgeçilmiş olmasına karşın, *Hirudo medicinalis*, günümüzde (tıbbi sülük; **Şekil 32.13D**), sıvı basıncını indirgemek ve zarar görmüş dokularda kanın pıhtılaşmasını önlemek için, pıhtılaşmış kan gölcüklerini elemine etmek için ve skarlaşmayı önlemek için kullanılmaktadır. Belirli diğer sülük türlerinin anestetik ve kan damarlarını genişletici maddeler içeren antikoagulant maddeleri, olası tıbbi kullanımlar için çalışılmaktadır.

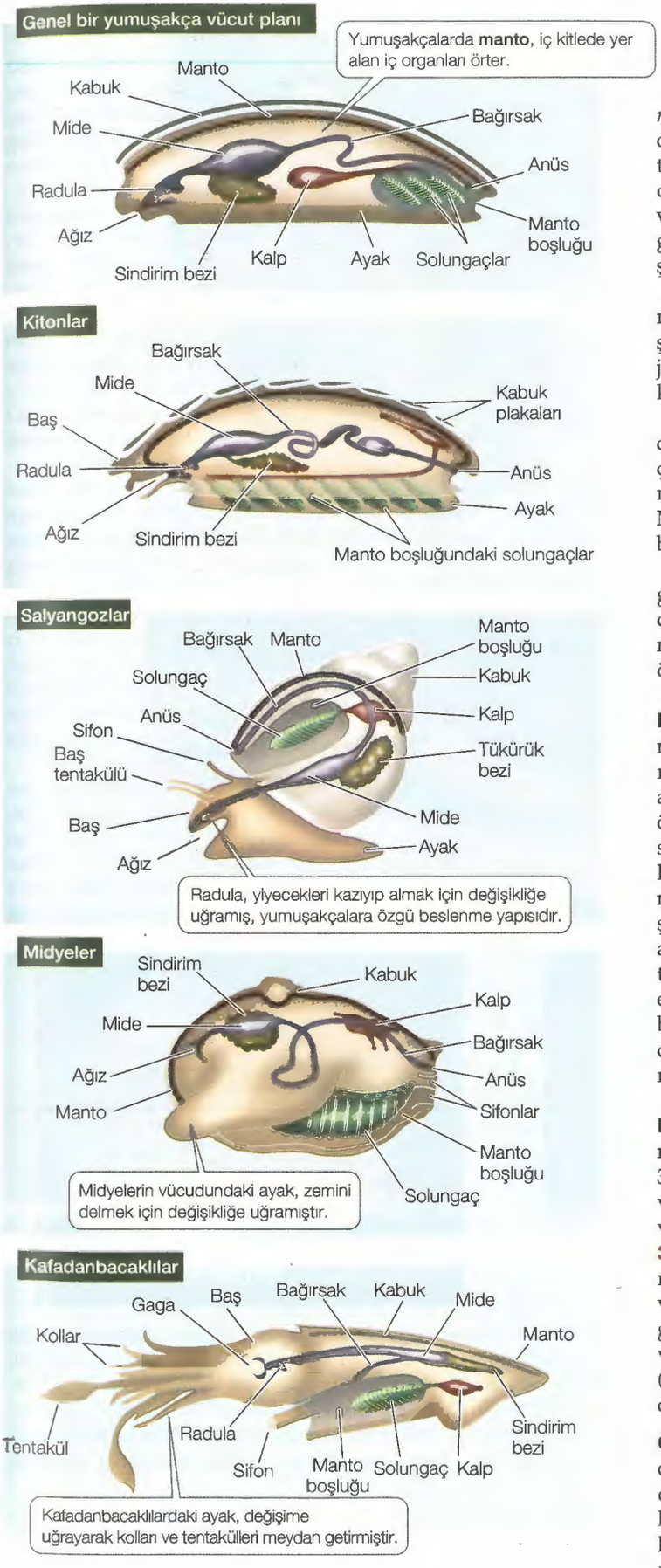
## Yumuşakçalar çok çarpıcı bir evrimsel açılım geçirmişlerdir

**Yumuşakçalar**, hem tür sayısı bakımından ve hem de işgal ettikleri ortamlar bakımından Lophotrochozoa'nın en fazla çeşitlilik gösteren grubudur. Yumuşakçaların büyük grupları, morfolojilerinde belirgin olarak farklılık göstermelerine karşın, bu hayvanların tümü, aynı üç vücut kısmını paylaşırlar: ayak, iç kitle ve manto (**Şekil 32.14**).




- Yumuşakçaların *ayağı*, orijinal olarak hem hareket organı olarak ve hem de iç organları destekleyici olarak işlev gören, kastan oluşmuş büyük bir yapıdır. Mürekkepbalıklarında ve ahtapotlardaki ayak, kolları ve gelişmiş duyu organlarına sahip baş kısmından çıkarak uzanan tentakülleri oluşturmak üzere değişikliğe uğramıştır. Ayak, midyeler gibi diğer gruplarda, zemini delici organdır. Bazı gruplarda, ayak, büyük ölçüde indirgenmiştir.
- Sindirim, boşaltım ve üreme organları ile kalp, merkezileşmiş bir *iç kitle* (*visseral kitle*) içerisinde yer almaktadır.
- *Manto*, iç kitlede yer alan organları örten bir doku kıvrımıdır. Manto, birçok yumuşakçanın tipik özelliği olan sert, kalker kabuğu salgılar.

Çoğu yumuşakçadaki manto, *manto* boşluğunu oluşturmak üzere iç kitleden daha öteye uzanır. Bu boşluğun içerisinde gaz alışverişini gerçekleştiren *solungaçlar* yer alır. Solungaçlar üzerindeki siller çırpıldığında, su akıntısı yaratırlar. Çok fazla *vaskula-*




**32.14 Yumuşakçaların Vücutlarının Organizasyonu** Belli başlı yumuşakça grupları, ayak, iç organların oluşturduğu iç kitle ve mantodan oluşmuş genel vücut planı üzerinde farklı varyasyonlar sergilerler. Manto, salyangozlarda ve midyelerde olduğu gibi bir kalkerli kabuk salgılayabilir.

*rize* olmuş (fazla sayıda damar içeren) olan solungaç dokuları, oksijeni sudan alır ve karbon dioksiti salar. Birçok yumuşakça türü, solungaçlarını yiyecekleri süzen aygıt olarak kullanır; oysa diğerleri, kayalar üzerinden algleri sıyırıp almak için *radula* adı verilen törpüleyici organı kullanır. Denizel koni salyangozları gibi bazı yumuşakçalardaki radula, bir deliciye ya da zehir oku şekline dönüşmüştür.

Yumuşakçaların kan damarları, kapalı bir sistem oluşturmaz. Kan ve diğer sıvılar, içerisi sıvı dolu *hemosöl* içerisine boşalır; bu sıvı hayvanın vücudunda dolaşarak iç organlara oksijen götürür. Sonunda, bu sıvı kan damarlarına tekrar girer ve kalp tarafından hareket ettirilir.

**Monoplacophora** üyeleri, günümüzden 500 milyon yıl öncesinde Kambriyen periyodunda en bol bulunan yumuşakçalardı; fakat günümüzde sadece birkaç tür yaşamını sürdürmektedir. Yaşayan tüm diğer yumuşakça üyelerinin aksine, Monoplacophora üyelerindeki gaz değişim organları, kaslar, ve boşaltım delikleri, vücut uzunluğu boyunca tekrarlanmıştır.

Şekil 32.15, yaşamakta olan yumuşakçaların dört kladını göstermektedir: kitonlar, midyeler, salyangozlar ve kafadanbacaklılar. Burada gösterilen türler, yaklaşık olarak 100.000 civarında yaşayan türe sahip olan yumuşakçaların çok küçük bir örneğidir.

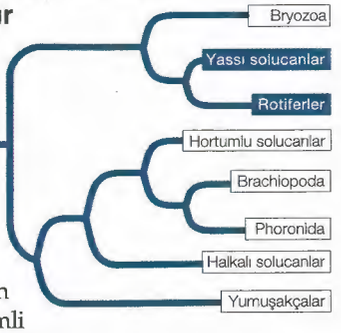
**KİTONLAR** Birbirinin üstüne binen sekiz tane kalker plakadan meydana gelmiş olan kemer adı verilen yapı, vücudu kuşatarak **kitonların** iç organlarını ve kaslı ayaklarını koruma altına alır (**Şekil 32.15A**). Kitonun vücudu bilateral simetriktir ve özellikle sindirim ve sinir sistemleri gibi iç organlar, görece basittir. Kitonların çoğu denizlerde yaşayan ve kayalar üzerinden keskin radulaları ile algleri, Bryozoa üyelerini ve diğer organizmaları sıyırarak alan omnivor hayvanlardır. Ergin kiton, yaşamının çoğunu, kas yapısında ve üzeri mukusla kaplı olan iri ayağıyla kayaların yüzeyine sıkıca tutunmuş olarak geçirir. Kiton, ayağındaki kasların kasılma dalgalarıyla yavaşça hareket eder. Çoğu kitonda döllenme, su içerisinde gerçekleşir; fakat bazı türlerde döllenme vücut içerisinde olur ve embriyolar, vücut içerisinde tutulurlar. Kitonların yaklaşık olarak 1.000 civarında yaşayan türü vardır.

**BİVALVİA** Midyeler, istiridyeler, deniz tarakları, yakından tanınan **Bivalvia** örnekleridir. Denizlerde ve tatlısularda yaşayan 30.000 civarında türü vardır. Bivalvia üyeleri, çok küçük bir başa ve birbiriyle menteşelenmiş iki parçalı kabuğa sahiptir; kabuk, vücudun yan taraflarında ve üst kısmında uzanmaktadır (**Şekil 32.15B**). Çoğu midye, çamuru ve kumları delme işinde ayaklarını kullanır. Bivalvia üyeleri, *su getirici sifon* (*incurrent sifon*) adı verilen yapıyla kendisine gelen sudaki yiyecekleri büyük solungaçlarıyla süzerek beslenir; solungaçlar, aynı zamanda, gaz alışverişinin yapıldığı ana yerdir. Su ve gametler, su *çıkış sifonundan* (*excurrent sifon*) dışarıya çıkar. Döllenme, çoğu türde, açık sularda gerçekleşir.

**GASTROPODA Gastropoda**, geniş yayılış gösteren ve yaklaşık olarak 70.000 civarında yaşayan türe sahip olan tür bakımından en zengin gruptur. Salyangozlar, şeytanmineareleri, sümüklüböcekler, deniztavşanları ve denizkulakları gibi hayvanların hepsi Gastropoda üyesidir. Çoğu tür, kaslı ayakları üzerinde zeminde kayarak hareket eder; fakat birkaç türün –deniz kele-

Kolonideki Bryozoa bireyleri, avla teması artırmak için lofoforlarını sallayabilirler. Bu bireyler, aynı zamanda, lofoforu "evciklerinin" içerisine geri çekebilir (bakınız Şekil 32.2). Bryozoa üyeleri, spermi diğer bireylere taşıyan su içerisine sperm salarak eşeyli olarak üreyebilir. Yumurtalar, vücut içerisinde döllenir; gelişen embriyolar larva olarak dışarıya verilmeden önce kuluçka odacığında bekletilir; larvalar dışarıya çıktıktan sonra zemine tutunmak için uygun yerler ararlar.

### Yassı solucanlar ve rotiferler yapısal olarak farklılık gösteren akrabalardır




Yassı solucanlar ve rotiferler, yapısal olarak farklılık gösteren bir grubu oluşturur; ve onların birbiriyle akrabalık ilişkileri olduğu, ancak yakın zamanda varsayılmıştır. Biyologlar, filogenetik analizler için gen sekansları elde mevcut olmadan önce, vücut boşluğunun yapısının hayvan sınıflandırmasında önemli bir özellik olduğunu düşündü. Ancak eğer yakın zamanlardaki genomik çalışmalar doğruyu ispatlayacak olursa, bu monofiletik hayvan grubu, hem asölomat alt grubu (yani, yassı solucanları) ve hem de psödosölomat alt grubu (yani, rotiferleri) içerecektir; henüz bu iki grubun en yakın akrabaları – Bryozoa- sölomatdır. Böylece günümüzdeki sistematikçiler, vücut boşluğu şekillerinin hayvanların evrimleşme sürecinde önemli ölçüde konvergens geçirmiş olduğu sonucuna varmıştır (bakınız Tablo 32.1).

**Yassı solucanlar**, oksijeni vücut içerisindeki dokulara taşımak için özelleşmiş organlardan yoksundur. Bir gaz taşıma siteminin olmayışı, her bir hücrenin vücut yüzeyine yakın olmasını zorunlu hale getirmiştir; bu gereksinim, dorsoventral olarak yassılaşmış vücut şekliyle karşılanmıştır. Bir yassı solucanın sindirim kanalı, bir kör kese içerisine açılan ağızdan meydana gelmiştir. Bu kese, çoğunlukla, fazla miktarda dallanmış olup, oluşturulan bu karmaşık dallı yapı, besin maddelerinin emilimi için yüzey alanını artırır. Serbest olarak yaşayan bazı küçük yassı solucanlarda baş oluşumu görülür; baş, kemoreseptör organları, iki tane basit gözü ve uzunlamasına sinir şeritlerinin anteriyör uçlarının kalınlaşmasıyla oluşmuş olan küçük bir beyni taşır. Serbest yaşayan yassı solucanlar, zemin üzerinde kayarak hareket eder ve bu hareket, geniş sil bantları tarafından desteklenir (**Şekil 32.7A**).

Birçok yassı solucan serbest yaşamasına karşın, yassı solucan türlerinin çoğu parazittir. Parazit olan türlerin çoğu, vücut içi parazitidir. Aynı zamanda, hayvanların dokuları (canlı ya da ölü) üzerinde dış parazit olarak beslenen ve bitkiler üzerinde beslenen yassı solucanlar da vardır. Ölmüş organizmalar üzerinde beslenme biçiminden ölmüş konakların vücut yüzeyi üzerinde beslenmeye ve sağlıklı konakların içerisine girerek onların kısımlarını tüketmeye başlamak, olası bir evrimsel geçiştir.

Yaşayan yassı solucanların 25.000'den daha fazla türü, *bağırsak şeritlerine* ve *parazitik kelebeklere* aittir; bu iki grubun üyeleri, özellikle omurgalıların iç parazitleridir (**Şekil 32.7B**). Bu hayvanlar, konaklarının sindirim kanalından sindirilmiş besinleri absorbladıklarından parazitik yassı solucanların çoğu, kendi sindirim kanallarını kaybetmiştir. Bazı türleri, Asya, Afrika ve Güney Amerika'da yaygın olan şistosomiyazis gibi ciddi insan hastalıklarına yol açar. Bu tahrip edici hastalığa neden olan tür, konak olarak hem tatlısu salyangozlarının ve hem de memelilerin yer aldığı karmaşık bir yaşam döngüsüne sahiptir. Yassı solucanların bir diğer grubu olan *Monogenea*, balıkların ve diğer sucul omurgalıların dış parazitleridir. *Turbellaria* grubu, serbest yaşayan türlerin çoğunu içerir.

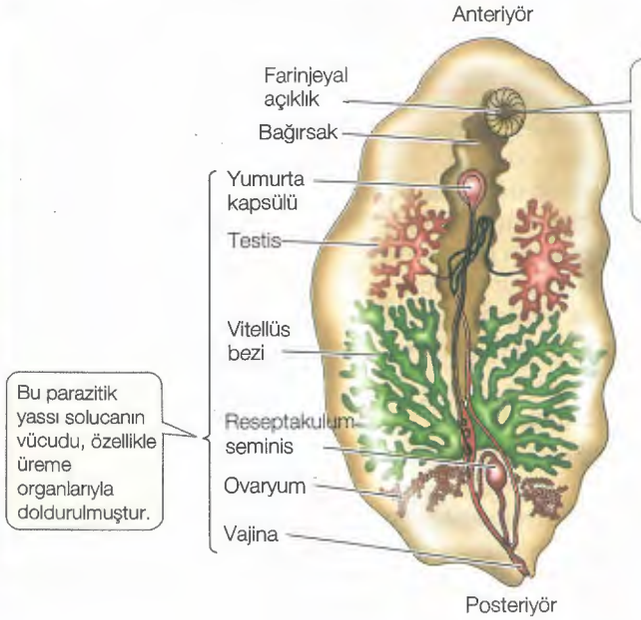
Çoğu **rotifer**, çok küçüktür (50-500 µm uzunlukta) –sillilere ait bazı birhücrelilerden daha küçük- fakat, özelleşmiş iç organlara sahiptirler (**Şekil 32.8**). Tam bir sindirim kanalı, önde yer alan ağızdan posteriyörde yer alan anüse uzanır; vücut boşluğu psödosölom şeklinde olup hidrostatik iskelet olarak işlev görür. Rotiferler, kasların kasılmasından daha ziyade, tipik olarak hızlı çırpılan siller sayesinde kendilerini su içerisinde iterek hareket ederler.

Rotiferlerin en belirgin ayırt ettirici organı, *korona* adı verilen silli organdır; korona, birçok türün baş kısmının üzerinde yer

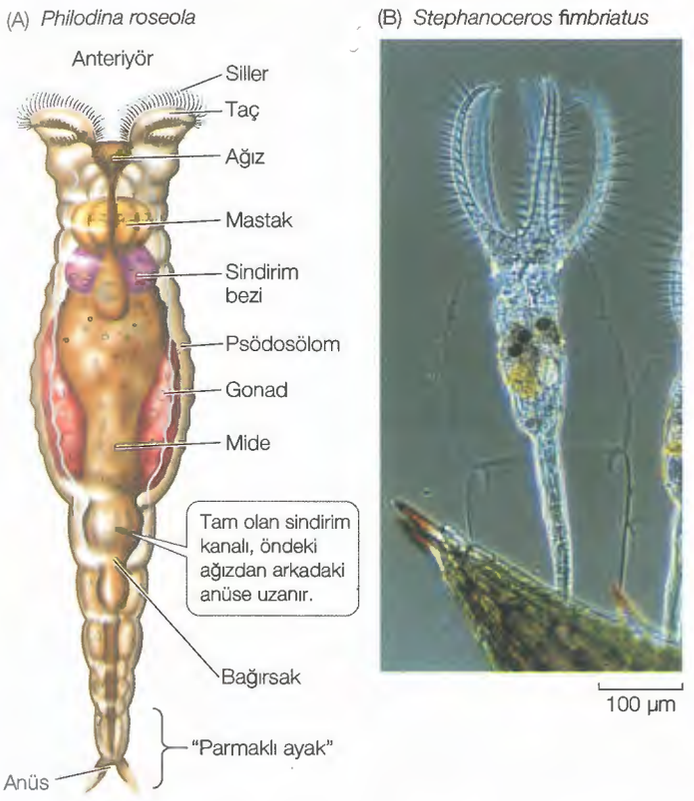
(A) Serbest yaşayan bir yassı solucan olan *Eurylepta californica*



(B) Tipik bir parazitik yassı solucanın çizim resmi




**32.7 Yassı Solucanlar Serbest ya da Parazitik Olarak Yaşayabilir** (A) Bu Pasifik deniz yassı solucanı gibi bazı yassı solucan türleri, serbest yaşam sürer. (B) Buradaki çizim resimde gösterilen parazit kelebek, denizkestanelerinin bağırsaklarında yaşar ve parazitik yassı solucanların temsilcisidir. Onların konakları, parazitin gereksinim duyduğu tüm besinleri sağladığından, bu vücut içi parazitleri, ayrıntılı beslenme ve sindirim organlarına gereksinim duymaz; bu hayvanların vücutlarının büyük bölümü üreme olayı için ayrılmıştır.



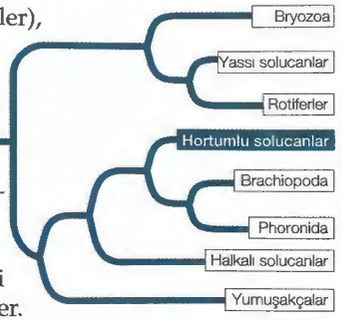

**32.8 Rotiferler** (A) Burada sunulmuş olan çizim resmi, birçok rotiferin genel yapısını yansıtmaktadır. (B) Bu mikrograf, fotosentez yapan birhücrelileri yemiş olan bir rotiferin vücut içi kompleksliğini ortaya koymaktadır. Rotiferlerin en irilerinden birisi olan bu tür, Kuzey Amerika'daki Büyük Göllerde (Great Lakes) bulunmuştur.

almaktadır. Sillerin koordineli çırpılması, su içerisindeki organik madde partiküllerini hayvanın ağzına ve daha aşağıda yer alan karmaşık bir yapı olan *mastaks* içerisine süpürür: Yiyecekler, mastaks içerisinde küçük parçalara öğütülür. Birhücrelileri ve küçük hayvanları avlayan bazı rotifer türleri, psödosölom çevresindeki kasları kasmak suretiyle, mastaksı ağızdan dışarıya uzatabilir ve küçük cisimleri onunla yakalayabilir.

Bilinen 1.800 civarındaki rotifer türünün çoğu, tatlısularda yaşar. Bazı türler, yosunların ya da likenlerin yüzeyinde suyunu kaybetmiş halde, yağmur yağıncaya kadar inaktif durumda beklerler. Bunlar, yağmur yağdığında suyu absorblayarak hareketli hale geçerler ve bitkilerin üzerini geçici olarak kaplamış olan su filmi içerisinde beslenirler. Çoğu rotifer, birkaç haftadan fazla yaşamaz.

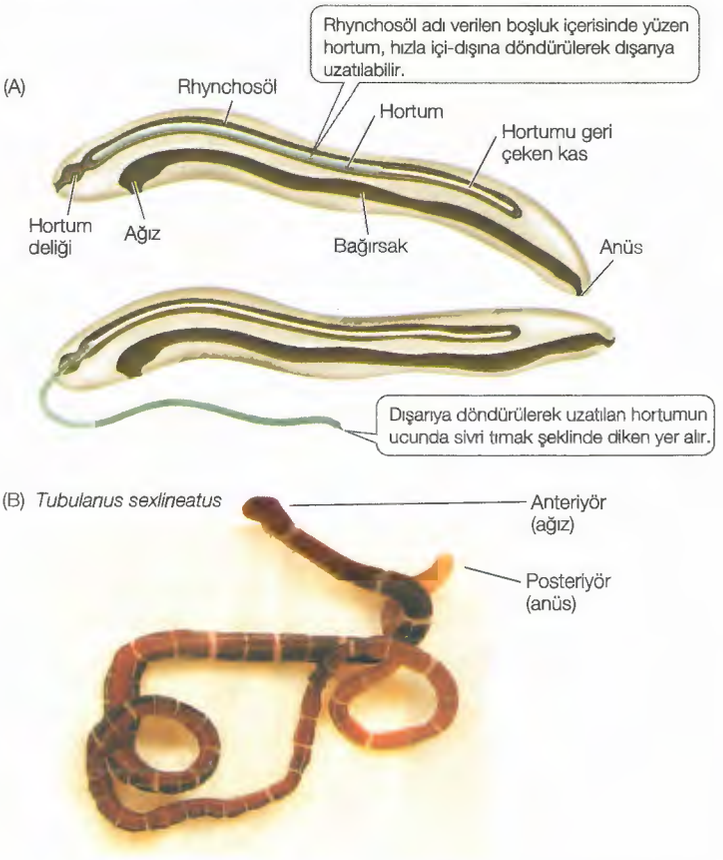
Rotiferlerin bazı türlerinde hem erkek ve hem de dişi bireyler bulunur; fakat *bdelloid rotiferler* (*bdelloid* terimindeki *b*, sessizdir) arasında sadece dişi bireyler mevcuttur. Biyologlar, bdelloid rotiferlerin düzenli eşeyli üreme olmaksızın onlarca milyon yıldan beri varlıklarını sürdürmüş olabilecekleri sonucuna varmıştır. Genel olarak, genetik rekombinasyonun olmaması, zararlı mutasyonların çoğalmasına yol açar; onun için uzun süreli eşeysiz üreme, tipik olarak, neslin tükenmesine yol açar (bakınız Kısım 21.4). Bununla birlikte, yakın zamanda yapılmış olan çalışmalar, bdelloid rotiferlerin, kuruma ve tekrar su alma döngüleri süresinde çevrelerinden gen parçacıklarını toplamak suretiyle bu problemden sakınabildiklerine işaret etmektedir; bu olay, doğrudan seksüel alışveriş olmadığında bireyler arasında genetik rekombinasyonun olmasına izin verir.

## Hortumlu solucanlar, dışarıya doğru çıkartılabilen uzun bir beslenme organına sahiptir




**Hortumlu solucanlar** (nemertinler), yassı solucanlarınkine benzerlik gösteren basit bir sinir sistemine ve boşaltım sistemine sahiptir. Ancak, yassı solucanların aksine bu hayvanlar, bir uçta ağzın ve diğer uçta anüsün olduğu tam bir sindirim kanalına sahiptir. Küçük olan hortumlu solucanlar, sillerini çırparak yavaşça hareket ederler. Daha büyük olanlar ise, sedimentler üzerinde hareket etmek ya da delik açmak için, kasların kasılma dalgalarını kullanırlar.

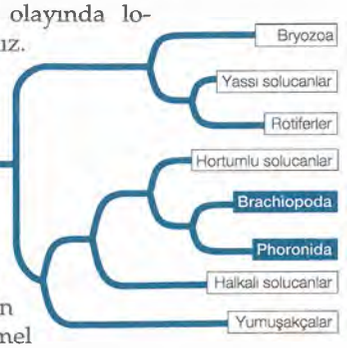
Hortumlu solucanlara ait olan 1.000 civarında türün hemen hemen hepsinin vücudu içerisinde, *rhynchosöl* adı verilen içerisi sıvı bir boşluk mevcuttur; bu boşluk içerisinde içerisi boş olan kaslı *hortum* uzanır. Solucanın beslenme organı olan hortum, vücut uzunluğundan daha fazla uzanabilir. Rhynchosölü çevreleyen kasların kasılması, hortumun içi dışına dönmek suretiyle ön uçta yer alan delikten dışarıya doğru çıkmasına neden olur (**Şekil 32.9A**). Hortum, avı delerek yaralayan ve yara içerisine verildiğinde felce neden olan toksinler boşaltan sivri dikenlerle donatılmış olabilir.




**32.9 Hortumlu Solucanlar** (A) Hortum, hortumlu solucanların beslenme organıdır. (B) Bu büyük deniz nemertini, Kuzey Amerika'nın Pasifik Kıyıları boyunca körfezlerde ve limanlarda bulunur. Bu hayvanın hortumu, bu fotoğrafta tersine döndürülmemiştir.

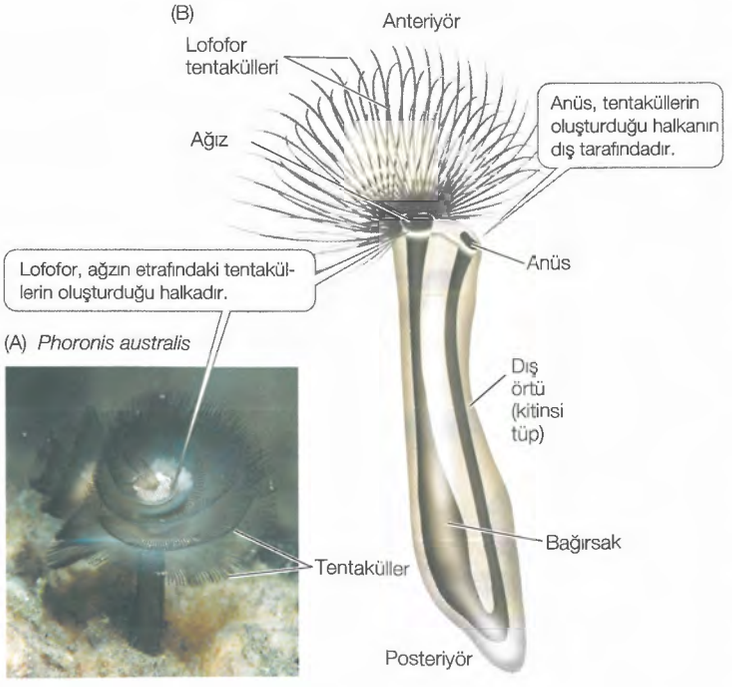
Tatlısularda ya da karasal ortamda yaşayan bazı türleri olmasına karşın, hortumlu solucanlar büyük ölçüde denizlerde yaşamaktadır. Çoğu tür, 20 santimden daha kısadır; fakat bazı türlerin bireylerinin uzunlukları 20 *metre* ya da daha fazla olabilir. Bazı cinsler, çok belirgin ve parlak renkli türlerle karakterizedir (**Şekil 32.9B**). Yakın zamanda yapılan moleküler analizler, hortumlu solucanların Phoronida ve Brachiopoda gruplarına en yakından ilişkili olabileceğini göstermektedir.

### Phoronida ve Brachiopoda üyeleri, su içerisinden yiyecekleri elde etmek için lofoforu kullanırlar



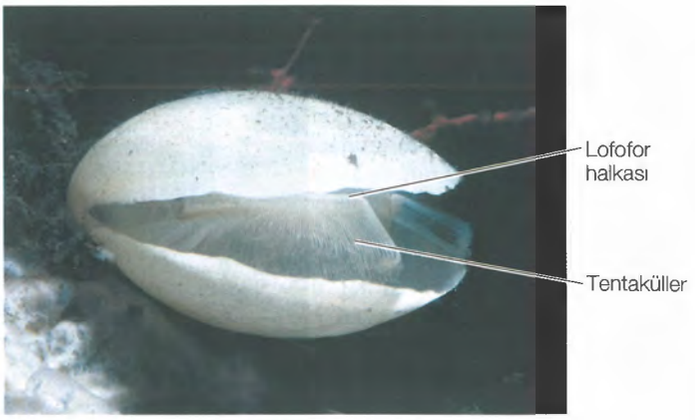

Bryozoa üyelerinin beslenme olayında lofoforu kullandığını hatırlayınız. Phoronida ve Brachiopoda üyeleri de beslenme için lofoforu kullanırlar; fakat bu yapı, bu gruplardan birden fazla kez ortaya çıkmış olabilir. Ne Phoronida ve ne de Brachiopoda üyeleri, yaşayan çok sayıda türle temsil edilmemelerine karşın, Brachiopoda üyelerinin (kabuğa sahiptirler ve mükemmel fosil kayıtlar bırakmışlardır) Paleozoik ve Mezozoik devirleri boyunca çok daha bol oldukları bilinmektedir.

**Phoronida**'nın bilinen 20 türü, küçük (5-25 cm uzunlukta) sesil solucanlar olup çamur içerisinde, kumlu sedimentler içerisinde ya da kayalık zeminlere tutunmuş olarak yaşarlar. Phoronida üyeleri, deniz suları içerisinde intertidal zondan 400 metre derinliklere kadar bulunurlar. Bu hayvanlar, salgıladıkları kitinden oluşturdukları tüplerin içerisinde yaşarlar (**Şekil 32.10**).




**32.10 Phoronida Üyeleri** (A) Bu Phoronida üyesinin lofoforunun tentakülleri, bir spiral oluşturur. (B) Bu hayvanın bağırsağı, bu genel çizim şeklinde görüldüğü gibi U harfi şeklindedir.

*Laqueus* sp.




**32.11 Bir Brachiopod Lofoforu** Bu Kuzey Pasifik Brachiopoda üyesinin lofoforu, onun kabuk kapakçıkları arasında görülebilir.

Onların silleri, suyu lofoforun üstüne sevk eder; ve su, tentakküller arasındaki dar aralıklardan geçerek dışarıya çıkar. Askıdaki yiyecek partikülleri, yakalanır ve siller sayesinde ağza taşınır. Bazı türler, yumurtalarını döllenmenin gerçekleştiği suya salarlar. Fakat diğer türler, döllenmenin içeride gerçekleşeceği çok sayıda yumurta üretirler; bu yumurtalar, yavrular yumurtadan çıkıncaya kadar annenin vücudu içerisinde alıkonurlar.

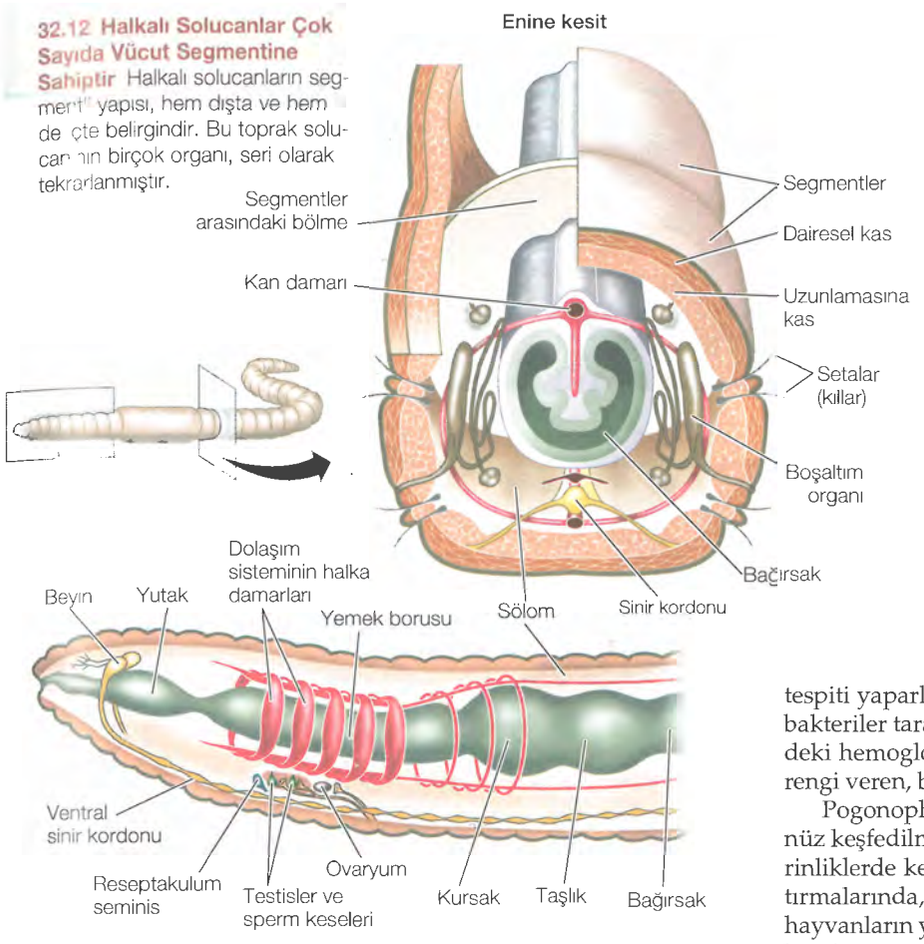
**Brachiopoda** üyeleri, bireysel yaşayan denizel hayvanlardır. Bu hayvanlar, birbirine ligamentlerle bağlanmış olan iki kısma bölünmüş sert bir kabuğa sahiptirler (**Şekil 32.11**). Kabuğun bu iki yarısı, yumuşak vücudunu korumak üzere çekilerek kabuk kapatılabilir. Brachiopoda üyeleri, yüzeysel olarak, midyelere benzerlik gösterir; fakat bu gruplardaki kabuklar birbirlerinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır. Brachiopoda üyelerinin kabuklarının iki yarısı, dorsal ve ventral konumdadır; oysa midyelerdekiler lateralde yer alır. Bu hayvanların lofoforu, kabuk içerisine yerleşmiştir. Lofofor üzerindeki sillerin çırpılması, suyu, hafif açılmış olan kabuk içerisine çeker. Yiyecekler, lofoforda yakalanır ve bir kabartıya doğru yönlendirilerek bu kabartı boyunca ağza nakledilir. Brachiopoda üyelerinin çoğu, 4-6 santimetre uzunluğa sahiptir.

Brachiopoda üyeleri, sağlam bir tabakaya tutunarak ya da yumuşak sedimentler içerisine gömülerek yaşarlar. Çoğu tür, hayvanı zeminden yukarıda tutan kısa ve esnek bir sap vasıtasıyla zemine tutunmaktadır. Gaz alış verişi, özellikle lofoforun tentakülleri olmak üzere vücut yüzeyiyle gerçekleştirilir. Bu hayvanların çoğu, gametlerini su içerisine salar ve döllenme su içerisinde gerçekleşir. Larvalar, zemine yerleşip ergin hale gelişmeden önce birkaç gün planktonik yaşam sürer.

Brachiopoda üyeleri, çeşitlilik ve bolluk bakımından Paleozoik ve Mezozoikte zirveye ulaşmıştır. Şimdiye kadar 26.000'den daha fazla fosil tür tanımlanmıştır. Günümüzde sadece 335 kadar tür yaşamını sürdürmektedir ve bu türler, bazı denizel ortamlarda yaygın olarak bulunmaktadır.

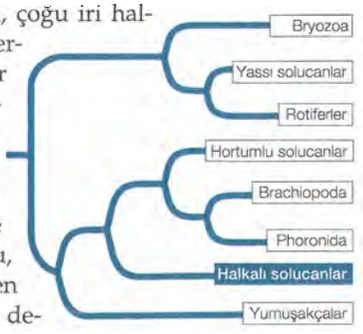
### Halkalı solucanlar segmentli vücuda sahiptir

**Halkalı solucanların** vücutları, belirgin olarak segmentlidir. Kısım 31.2'de tartışıldığı gibi segmentasyon, hayvana, vücudunun farklı kısımlarının diğer kısımlardan bağımsız olarak hareket ettirebilme yeteneği verir; ve hayvanın hareketlerinin çok daha iyi kontrol edilmesini sağlar. Orta Kambriyen dönemine ait fosillerden elde edilen bulgulara göre segmentli olan en ilk solucanlar, zeminleri delici denizel halkalı solucanlardı.




**32.12 Halkalı Solucanlar Çok Sayıda Vücut Segmentine Sahiptir** Halkalı solucanların segmentli yapısı, hem dışta ve hem de içte belirgindir. Bu toprak solucanının birçok organı, seri olarak tekrarlanmıştır.

Her bir segmentteki sölom, çoğu iri halkalı solucanda, diğer segmentlerdekinden ayrılmış durumdadır (**Şekil 32.12**). *Gangliyon* adı verilen ayrı bir sinir merkezi, her segmenti kontrol eder; gangliyonlara bağlanan sinir şeritleri, onların işlevlerini koordine eder. Halkalı solucanların çoğu, koruyucu sert bir dış örtüden yoksundur; onun yerine, gaz değişimi için genel bir yüzey alanı olarak hizmet eden ince ve geçirgen vücut duvarlarına sahiptirler. Böylece, halkalı solucanların çoğunun yayılışı, nemli ortamlarla sınırlanmıştır; çünkü bu hayvanlar, kuru havada vücutlarındaki suyu hızla bir şekilde kaybederler. Denizlerde, tatlısularda ve nemli karasal ortamlarda yaşayan, yaklaşık olarak 16.500 civarında tür tanımlanmıştır.




**POLYCHAETA** Tüm halkalı solucan türlerinin yarıdan daha fazlası, yaygın olarak *poliketler* ("fazla kıl") olarak bilinen gruba aittir; ancak poliket terimi, tek bir klad ismi olmaktan daha çok tanımlayıcı bir terimdir. Çoğu poliket, denizeldir; ve birçoğu, bir çift veya daha fazla sayıda gözlere, bir ya da birkaç çift tentakküllere sahiptirler. Bu hayvanlar, vücudun ön kısmında konumlanmış olan tentakülleriyle avları yakalarlar ya da çevredeki sudan yiyecekleri süzerler (**Şekil 32.13A**; bakınız Şekil 31.6A). Bazı türlerde, çoğu segmentin vücut duvarı, yanlara doğru genişlemek suretiyle *parapod* adı verilen bir seri çıkıntı meydana getirir. Parapodlar, gaz alışverişinde işlev görür ve bazı türler, onları harekette kullanır. *Seta* adı verile sert kıllar, her bir parapoddan dışarıya doğru uzanır ve zeminle geçici olarak temas kurarak, hayvanın kasları kasıldığı zaman kendisinin geriye doğru kaymasını önler. Yakın zamandaki moleküler çalışmalar, poliketlerin arta kalan diğer halkalı solucanlar ile parafiletik olduğuna işaret etmektedir.

Bir poliket kladı olan *Pogonophora* grubunun üyeleri, salgıladıkları kitinden ve diğer maddelerden oluşturdukları tüplerin içerisinde yaşarlar (**Şekil 32.13B**). Pogonophora üyeleri, sindirim kanallarını kaybetmişlerdir (bu hayvanların ağzı ya da sindirim kanalları yoktur). Öyleyse, onlar besinlerini nasıl elde ederler? Yanıtın bir kısmı, Pogonophora üyelerinin çözünmüş durumdaki organik maddeleri, içinde yaşadıkları sedimentlerden ya da çevrelerindeki sudan doğrudan alabildikleri şeklindedir. Ancak, onların besinlerinin çoğu, *trophosom* olarak bilinen özelleşmiş organlarının içerisinde endosimbiyotik olarak yaşayan bakteriler tarafından sağlanır. Bu bakteriler, hidrojen sülfür ve kükürt içeren diğer bileşikleri okside ederek süreçte yer alan metandan karbon tespiti yaparlar. Hidrojen sülfürün alınması, metan ve oksijenin bakteriler tarafından kullanılması, bu hayvanların tentakküllerindeki hemoglobin tarafından kolaylaştırılır. Tentakküllere kırmızı rengi veren, bu hemoglobindir (bakınız Şekil 32.13B).

Pogonophora grubu, yirminci yüzyılın başlarına kadar henüz keşfedilmemişti; bu gruba ait ilk türler, birkaç yüz metre derinliklerde keşfedilmiştir. Son birkaç on yılda, derin deniz araştırmalarında, okyanus yüzeyinden binlerce metre aşağıda, bu hayvanların yaşadıkları saptanmıştır. Bu hayvanlar, derinlerdeki bu okyanus sedimentleri içerisinde, bir metre karede binlerce bireyin bulunabileceği yoğunluğa erişebilirler. Yaklaşık olarak 160 tür tanımlanmıştır. En büyük ve en dikkat çekici olanlar, 2 metre ya da daha fazla uzunluğa sahip olup derin denizlerdeki *sıcak su kaynaklarının ağız kısımlarının* yakınlarında yaşarlar – deniz tabanındaki bu volkanik deliklerden, kükürtçe zengin olan sıcak sular çıkar. Bu deliklerden çıkan metan ve hidrojen sülfür, bu hayvanların endosimbiyotik bakterilerinin gerçekleştirdiği karbon tespiti için ham madde sağlar.

**CLİTELLATA** Halkalı solucanlar içerisinde iyi desteklenen bu kladın tanımlanmış olan yaklaşık 3.000 türü, tatlısularda, denizlerde ya da karasal ortamlarda bulunur. Kesin akrabalık ilişkileri henüz açığa kavuşturulmamış olmasına karşın, bu hayvanlar, filogenetik olarak, poliketlerin çeşitli grupları arasına sokulmaktadır. Clitellata'nın oligoketler ve sülükler olmak üzere iki büyük grubu vardır.

*Oligochaeta* ("az kıllı") üyeleri, parapodlara, gözlere ya da anteriyördeki tentakküllere sahip değildir; bu hayvanlar, her segmentte sadece dört çift seta demetine sahiptir. Toprak solucanları –en fazla tanınan oligoketler- toprakta delikler açar ve toprağı yiyerek ondan besin partiküllerini çıkarır. Oligoketlerin hepsi, *hermafrodittir*; yani, her birey hem erkek ve hem de dişidir. Spermlerin, çiftleşmeyi gerçekleştiren iki birey arasında eş zamanlı olarak alışverişi sağlanır (**Şekil 32.13C**). Yumurtalar ve spermler, ergin vücudunun dışarısındaki bir kokon içerisine bırakılır. Döllenme, kokon bırakıldıktan sonra kokon içerisinde gerçekleşir; ve gelişim tamamlandığında minyatür solucanlar kokondan çıkarak hemen bağımsız yaşam sürmeye başlarlar.

*Sülükler* de diğer oligoketler gibi, parapodlardan ve tentakküllerden yoksundur. Sülüklerin sölomu, kompartımanlara

(A) *Eudistylia* sp.



(C) *Lumbricus terrestris*



(B) *Riftia* sp.



(D) *Hirudo medicinalis*



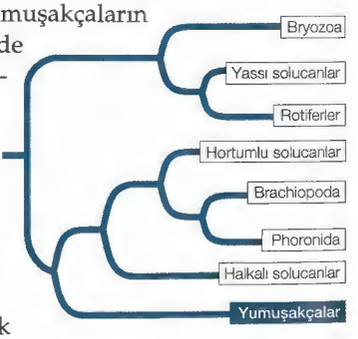
**32.13 Halkalı Solucanlar Arasındaki Çeşitlilik** (A) "Yelpaze solucanları" ya da "tüylü solucanlar, denizlerde kitleler halinde büyüyen ve tentakülleriyle sudan besinleri süzen sesil poliketlerdir. Bu birey, kitinsi tüpünden dışarıya çıkartılmıştır. (B) Pogonophora üyeleri, okyanusların derinliklerinde yer alan sıcak su çıkış deliklerinin etrafında yaşarlar. Onların tentakülleri, kitinsi tüplerinden dışarıya uzatıldığında görülebilir. (C) Toprak solucanları hermafrodittir; bireyler çiftleştiklerinde her birey karşı taraftan sperm alır ve ona sperm verir. (D) Tıbbi sülük, yüzyıllardan beri hekimler ve şifacılar tarafından iyileştirme aracı olarak kullanılmıştır. Günümüzde bile, sülükler, modern klinik uygulamalarda kullanılmaktadır.

bölünmemiştir; sölom boşluğu, büyük ölçüde farklılaşmamış dokuyla doldurulmuştur. Vücudun her bir ucundaki segment grupları, vantuzları meydana getirmek üzere değişiklik geçirmiştir; bu vantuzlar, sülüğün hareketine yardımcı olmak üzere geçici olarak zemine tutunmaya hizmet eder. Hayvan posteriyör (gerideki) vantuzu ile zemine tutunduğunda, dairesel kaslarını kasarak boyunu uzatır. Daha sonra öndeki vantuz, zemine tutunur ve arkadaki zeminden ayrılır; uzunlamasına kaslar kasılarak sülüğün boyu kısalır. Sülükler, tatlısularda ya da karasal habitatlarda yaşarlar.

Sülük, konağından kan akmasını sağlayacak bir kesi meydana getirir. Sülük, tek bir beslenme eyleminde öylesine fazla kan emer ki, vücudunun ağırlığı başlangıçtaki ağırlığının birkaç katına çıkar. Sülük, konaktan kan akışı devam etmesi için, açtığı yaranın içerisine pıhtılaşmayı önleyici madde (antikoagulant) salgılar. Yüz yıllardır tıp doktorları, aşırı kanın ya da "kötü kanın" neden olduğuna inandıkları hastalıkları tedavi etmek için kanı o bölgeden çeken sülükleri kullanmışlardır. Çoğu sülük uygulamalarından (şişmiş olan bademcikleri hafifletmek için kişilerin boğazına sülük sokulması gibi) vazgeçilmiş olmasına karşın, *Hirudo medicinalis*, günümüzde (tıbbi sülük; **Şekil 32.13D**), sıvı basıncını indirgemek ve zarar görmüş dokularda kanın pıhtılaşmasını önlemek için, pıhtılaşmış kan gölcüklerini elemine etmek için ve skarlaşmayı önlemek için kullanılmaktadır. Belirli diğer sülük türlerinin anestetik ve kan damarlarını genişletici maddeler içeren antikoagulant maddeleri, olası tıbbi kullanımlar için çalışılmaktadır.

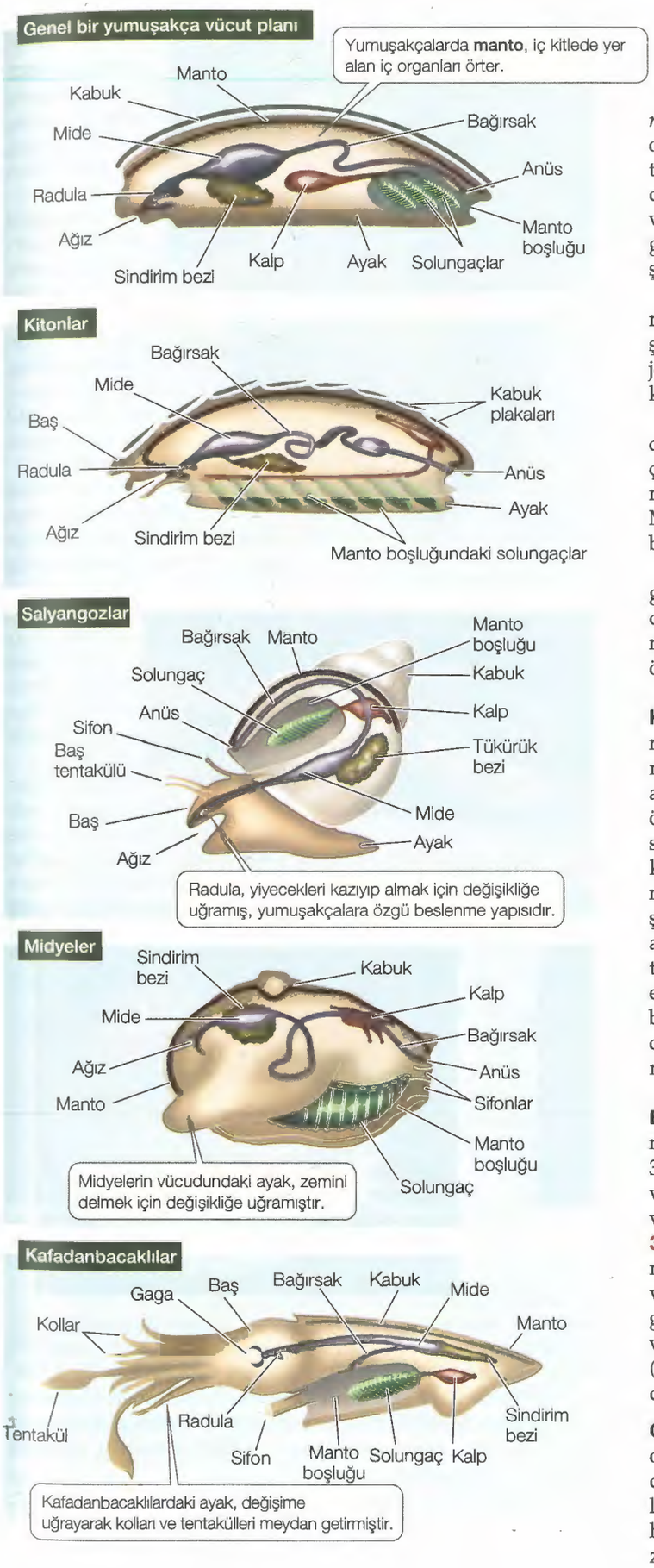
## Yumuşakçalar çok çarpıcı bir evrimsel açılım geçirmişlerdir

**Yumuşakçalar**, hem tür sayısı bakımından ve hem de işgal ettikleri ortamlar bakımından Lophotrochozoa'nın en fazla çeşitlilik gösteren grubudur. Yumuşakçaların büyük grupları, morfolojilerinde belirgin olarak farklılık göstermelerine karşın, bu hayvanların tümü, aynı üç vücut kısmını paylaşırlar: ayak, iç kitle ve manto (**Şekil 32.14**).




- Yumuşakçaların *ayağı*, orijinal olarak hem hareket organı olarak ve hem de iç organları destekleyici olarak işlev gören, kastan oluşmuş büyük bir yapıdır. Mürekkepbalıklarında ve ahtapotlardaki ayak, kolları ve gelişmiş duyu organlarına sahip baş kısmından çıkarak uzanan tentakülleri oluşturmak üzere değişikliğe uğramıştır. Ayak, midyeler gibi diğer gruplarda, zemini delici organdır. Bazı gruplarda, ayak, büyük ölçüde indirgenmiştir.
- Sindirim, boşaltım ve üreme organları ile kalp, merkezileşmiş bir *iç kitle* (*visseral kitle*) içerisinde yer almaktadır.
- *Manto*, iç kitlede yer alan organları örten bir doku kıvrımıdır. Manto, birçok yumuşakçanın tipik özelliği olan sert, kalker kabuğu salgılar.

Çoğu yumuşakçadaki manto, *manto* boşluğunu oluşturmak üzere iç kitleden daha öteye uzanır. Bu boşluğun içerisinde gaz alışverişini gerçekleştiren *solungaçlar* yer alır. Solungaçlar üzerindeki siller çırpıldığında, su akıntısı yaratırlar. Çok fazla *vaskula-*




**32.14 Yumuşakçaların Vücutlarının Organizasyonu** Belli başlı yumuşakça grupları, ayak, iç organların oluşturduğu iç kitle ve mantodan oluşmuş genel vücut planı üzerinde farklı varyasyonlar sergilerler. Manto, salyangozlarda ve midyelerde olduğu gibi bir kalkerli kabuk salgılayabilir.

*rize* olmuş (fazla sayıda damar içeren) olan solungaç dokuları, oksijeni sudan alır ve karbon dioksiti salar. Birçok yumuşakça türü, solungaçlarını yiyecekleri süzen aygıt olarak kullanır; oysa diğerleri, kayalar üzerinden algleri sıyırıp almak için *radula* adı verilen törpüleyici organı kullanır. Denizel koni salyangozları gibi bazı yumuşakçalardaki radula, bir deliciye ya da zehir oku şekline dönüşmüştür.

Yumuşakçaların kan damarları, kapalı bir sistem oluşturmaz. Kan ve diğer sıvılar, içerisi sıvı dolu *hemosöl* içerisine boşalır; bu sıvı hayvanın vücudunda dolaşarak iç organlara oksijen götürür. Sonunda, bu sıvı kan damarlarına tekrar girer ve kalp tarafından hareket ettirilir.

**Monoplacophora** üyeleri, günümüzden 500 milyon yıl öncesinde Kambriyen periyodunda en bol bulunan yumuşakçalardı; fakat günümüzde sadece birkaç tür yaşamını sürdürmektedir. Yaşayan tüm diğer yumuşakça üyelerinin aksine, Monoplacophora üyelerindeki gaz değişim organları, kaslar, ve boşaltım delikleri, vücut uzunluğu boyunca tekrarlanmıştır.

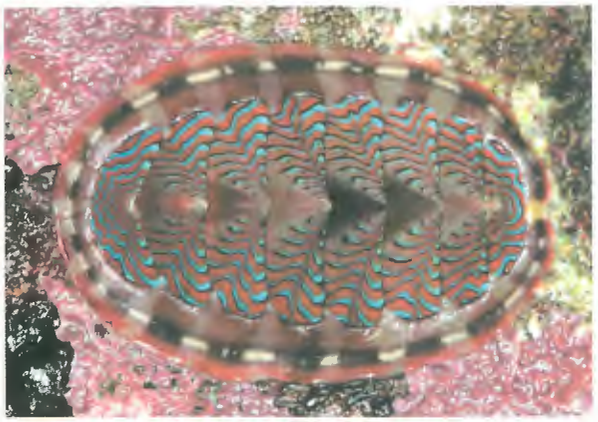
Şekil 32.15, yaşamakta olan yumuşakçaların dört kladını göstermektedir: kitonlar, midyeler, salyangozlar ve kafadanbacaklılar. Burada gösterilen türler, yaklaşık olarak 100.000 civarında yaşayan türe sahip olan yumuşakçaların çok küçük bir örneğidir.

**KİTONLAR** Birbirinin üstüne binen sekiz tane kalker plakadan meydana gelmiş olan kemer adı verilen yapı, vücudu kuşatarak **kitonların** iç organlarını ve kaslı ayaklarını koruma altına alır (**Şekil 32.15A**). Kitonun vücudu bilateral simetriktir ve özellikle sindirim ve sinir sistemleri gibi iç organlar, görece basittir. Kitonların çoğu denizlerde yaşayan ve kayalar üzerinden keskin radulaları ile algleri, Bryozoa üyelerini ve diğer organizmaları sıyırarak alan omnivor hayvanlardır. Ergin kiton, yaşamının çoğunu, kas yapısında ve üzeri mukusla kaplı olan iri ayağıyla kayaların yüzeyine sıkıca tutunmuş olarak geçirir. Kiton, ayağındaki kasların kasılma dalgalarıyla yavaşça hareket eder. Çoğu kitonda döllenme, su içerisinde gerçekleşir; fakat bazı türlerde döllenme vücut içerisinde olur ve embriyolar, vücut içerisinde tutulurlar. Kitonların yaklaşık olarak 1.000 civarında yaşayan türü vardır.

**BİVALVİA** Midyeler, istiridyeler, deniz tarakları, yakından tanınan **Bivalvia** örnekleridir. Denizlerde ve tatlısularda yaşayan 30.000 civarında türü vardır. Bivalvia üyeleri, çok küçük bir başa ve birbiriyle menteşelenmiş iki parçalı kabuğa sahiptir; kabuk, vücudun yan taraflarında ve üst kısmında uzanmaktadır (**Şekil 32.15B**). Çoğu midye, çamuru ve kumları delme işinde ayaklarını kullanır. Bivalvia üyeleri, *su getirici sifon* (*incurrent sifon*) adı verilen yapıyla kendisine gelen sudaki yiyecekleri büyük solungaçlarıyla süzerek beslenir; solungaçlar, aynı zamanda, gaz alışverişinin yapıldığı ana yerdir. Su ve gametler, su *çıkış sifonundan* (*excurrent sifon*) dışarıya çıkar. Döllenme, çoğu türde, açık sularda gerçekleşir.

**GASTROPODA Gastropoda**, geniş yayılış gösteren ve yaklaşık olarak 70.000 civarında yaşayan türe sahip olan tür bakımından en zengin gruptur. Salyangozlar, şeytanmineareleri, sümüklüböcekler, deniztavşanları ve denizkulakları gibi hayvanların hepsi Gastropoda üyesidir. Çoğu tür, kaslı ayakları üzerinde zeminde kayarak hareket eder; fakat birkaç türün –deniz kele-

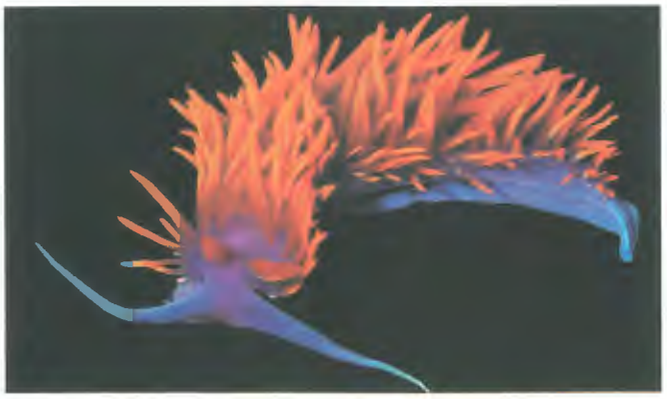
(A) *Tonicella lineata*



(B) *Tridacna gigas*



(C) *Flabellina iodinea*



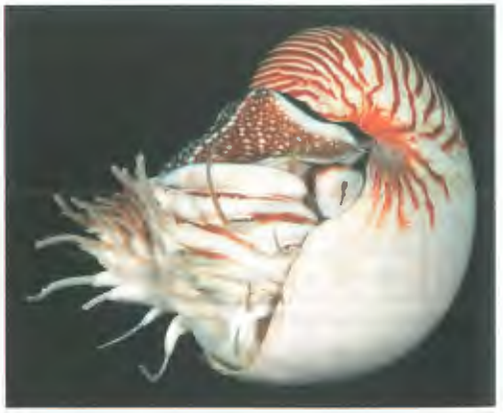
(D) *Oxychilus draparnaudi*



(E) *Octopus bimaculoides*



(F) *Nautilus belauensis*



**32.15 Yumuşakçalar Arasındaki Çeşitlilik** (A) Kitonlar, ılıman bölgelerde deniz kıyılarındaki gel-git zonunda yaygın olarak bulunurlar. (B) Endonezya'nın dev midyesi, Bivalvia grubunun en büyük türleri arasında yer alır. (C) Bu kabuksuz salyangoz ("çıplak solungaçlılar") ya da deniz sümüklüböceği, parlak renklidir; bu renk, zehirli olduğunun işaretidir. (D) Bu siyah vücutlu cam salyangozu gibi akciğerli kara salyangozları, kendilerinin karasal ortamda yaşamasına izin veren damarlanmış bir akciğere sahiptirler. (E) Ahtapotlar gibi kafadanbacaklılar, aktif avcılardır. (F) Kabuktaki odacıkların sınırları, bu kabuklu kafadanbacaklı olan nautilus bireyinin dış yüzeyinde açık olarak görülebilir.

bekleri ve Heteropoda üyeleri- ayağı, yüzme organı olup açık okyanus sularında hayvanın hareketini sağlar. Deniztavşanları, evrimsel süreçte koruyucu kabuklarını kaybetmişlerdir. Onların bazılarının kabuğu, parlak *aposematik* renklenme gösterir; yani, potansiyel avcılarına karşı zehirli oldukları uyarısı yapar (**Şekil 32.15C**). Diğer deniztavşanı türleri, kamuflaj sağlayan renklenme sergilerler.

Kabuklu salyangozların kabukları tek parçalıdır. Karasal ortamlarda yaşayan yegane yumuşakçalar –karasal salyangozlar ve sümüklüböcekler- Gastropoda grubuna aittir (**Şekil 32.15D**).

Bu karasal türlerdeki manto dokusu, çok fazla damarlanarak akciğere dönüşmüştür.

**CEPHALOPODA Kafadanbacaklılar**-mürekkepbalıkları, ahtapotlar ve nautilus- ilk olarak Kambriyen periyodunun başlangıcına yakın bir zamanda ortaya çıktı. Ordovisyen periyoduna gelindiğinde, bu hayvanların çok çeşitli tipleri mevcuttu. Günümüzde yaşamakta olan 800 civarında türleri vardır.

Kafadanbacaklılardaki su çıkış sifonu, hayvanın, manto boşluğundan çıkan suyun miktarını kontrol etmesine izin verecek şekilde değişikliğe uğramıştır. Hayvanın güç uygulayarak manto boşluğundaki suyun sifondan dışarıya fışkırtılmasını sağlayacak şekilde mantonun değişiklik geçirmiş olması, bu hayvanlara su içerisinde "tepkili itme" etkisiyle hızla hareket etme yeteneği vermiştir. Hareket yeteneğinde büyük oranda artışın olması, kafadanbacaklıları Devonyen dönemindeki okyanusların açık sularının ana predatörleri haline getirmiştir. Onlar, günümüzde de denizlerin önemli avcıları olarak varlıklarını sürdürmektedir.

Kafadanbacaklılar, tentakülleriyle avlarını yakalar ve kendi kontrolleri altına alırlar; ahtapotlar, zeminde hareket etmek için aynı zamanda tentakküllerini kullanır (**Şekil 32.15E**). Tipik olarak aktif ve hızlı hareket eden avcılar olan kafadanbacaklılar, başta gözler olmak üzere çok gelişmiş duyu organları bulunan bir baş kısmına sahiptir; bunların gözleri, görüntüleri çözme yeteneği bakımından omurgalılarınkiyle karşılaştırılabilir. Baş, tentakülleri ve sifonu taşıyan, büyük ve dallanmış olan ayak ile yakından ilişkilidir. İri olan kas yapısındaki manto, dış taraftan sağlam bir destekleyici yapı oluşturur. Solungaçlar, manto boşluğu içerisinde asılı durumdadır. Kafadanbacaklıların çoğu, çarpıcı biçimde renk değişikliğinin gerçekleştiği çok ayrıntılı kur davranışları sergiler.

Erken dönemlerdeki birçok kafadanbacaklı, septumlarla odacıklara bölünmüştür; bu septumları delerek uzanan tüplerden odacıklar içerisine gazlar ve sıvılar salgılanıp geri emilmesiyle hayvanın suya batmaması (buoyansi) kontrol edilir. Nautiluslar (*Nautilus* cinsi), böyle odacıklı dış kabuğa sahip olan yaşayan tek kafadanbacaklılardır (**Şekil 32.15F**).

## 32.2 ÖZET

**Lophotrochozoa üyeleri, çeşitli vücut tiplerine sahip hayvanları içerir. Solucan benzeri formlar, yassı solucanları, hortumlu solucanları, Phoronida üyelerini ve halkalı solucanları içerir. Lofoforların (Bryozoa üyelerindekilerle Brachiopoda ve Phoronida üyelerinde olanlar karşılaştırıldığında) ve iki parçalı dış kabuğun (Brachiopoda üyelerindekiyle Bivalvia grubundaki kabuklar karşılaştırıldığında) evriminde konvergens vardır.**

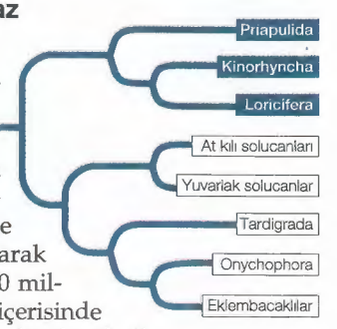
- Bir yassı solucanın gaz taşıma sistemine sahip olmaksızın nasıl yaşayabildiğini açıklayınız? **Bakınız s. 672 ve Şekil 32.7**
- Halkalı solucanların yayılışlarının niçin nemli ortamlarla sınırlanmış olduğunu biliyor musunuz? **Bakınız s. 675**
- Yumuşakçaların temel vücut organizasyonunun, bu hayvan grubunda çeşitlilik yaratmak üzere nasıl değişiklik geçirmiş olduğunu kısaca anlatınız. **Bakınız ss. 676-679 ve Şekil 32.14**

İki büyük Protostomia kladının ikincisi olan Ecdysozoa, Dünyadaki hayvan türlerinin büyük çoğunluğunu içerir. Bu büyük çeşitliliğe, hangi evrimsel yenilikler yol açmıştır?

# 32.3 Ecdysozoa'nın Ana Gruplarını Birbirinden Ayırt Ettiren Özellikler Nelerdir?

*Eklembacaklılar, Onychophora* ve *Tardigrada* türleri bacaklara sahip olmasına karşın, birçok Ecdysozoa üyesi, solucan benzeri vücut formuna sahiptir. Bu kısımda, solucan benzeri vücut formuna sahip olan Ecdysozoa üyelerinin iki kladına göz atacağız. Bu kladlardan birisi Priapulida, Kinorhyncha ve Loricifera gruplarını içerir; diğerinde ise at kılı solucanları ve yuvarlak solucanlar yer alır. Kısım 32.4, en fazla çeşitlilik gösteren Ecdysozoa grubu için -eklembacaklılar ve onların akrabaları- ve vücut üyeleri olan birçok form için ayrılmıştır.

### Bazı denizel gruplar görece az sayıda türe sahiptir

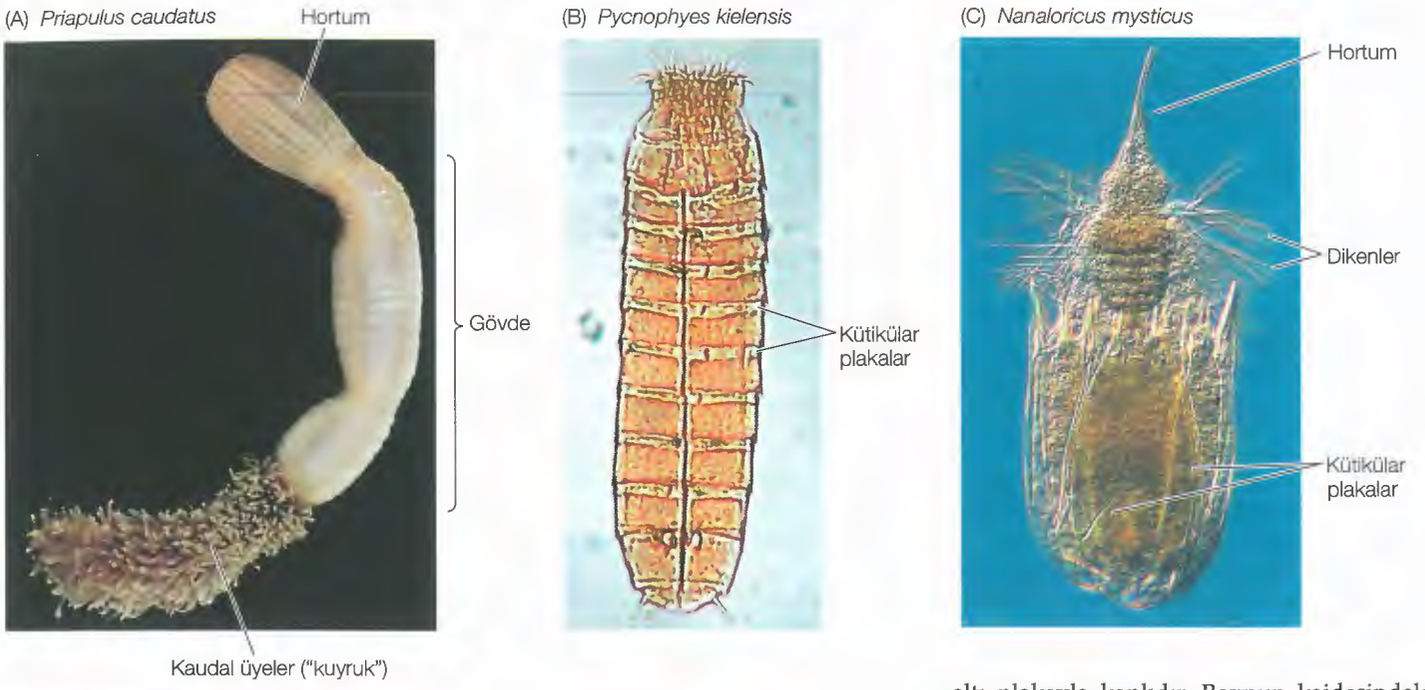



Denizlerde yaşayan solucan benzeri Ecdysozoa üyelerinin tür bakımından fakir olan birkaç grubu –Priapulida, Kinorhyncha ve Loricifera- hayvan tam büyüklüğüne erişinceye kadar, görece ince olan kütikülünü periyodik olarak değiştirir. 2004 yılında, Çin'de 500 milyon yıl öncesine ait sedimentler içerisinde bu Ecdysozoa üyeleriyle akraba olan bir fosil türün embriyoları keşfedildi. Bu önemli keşif, bu hayvanların atalarının, günümüzdeki soylarının yaptığı gibi yumurtadan ergine doğrudan geliştiğini göstermektedir.

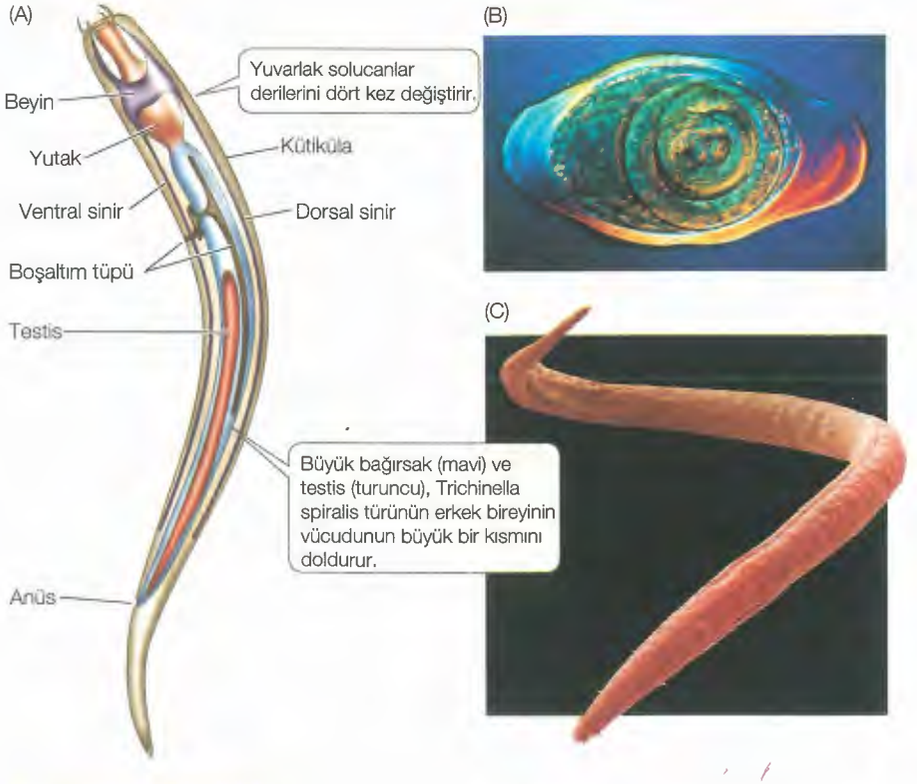
On altı türe sahip olan **Priapulida** grubundaki hayvanların, silindirik ve segmentsiz solucan benzeri vücudu vardır; vücutları, hortum, gövde ve kaudal üyeler ("kuyruk") olmak üzere üç ana bölümden oluşur. Bunlara bu ismin verilmiş olmasının nedeninin, görünümleri olduğu açıktır ve Yunan verimlilik tanrısı Priapus'a atfen bu isimi almışlardır (**Şekil 32.16A**). Priapulida grubuna ait hayvanların uzunlukları 0.5 milimetreyle 20 santimetre arasında değişir. Bu hayvanlar, ince denizel sedimentleri delerler ve poliket gibi yumuşak vücutlu omurgasızları avlarlar. Bu işlem sırasında, dişli ve kaslı olan yutaklarını ağzın içerisine doğru tersine döndürmek suretiyle avı yakalarlar ve ondan sonra, yakalanmış olan avla birlikte yutağı, ağızdan tekrar vücut içerisine çekerler. Döllenme dışarıda gerçekleşir; ve çoğu tür, çamurlar içerisinde yaşayan bir larval forma sahiptir.

**Kinorhyncha**'nın tanımlanmış olan 150 civarında türü vardır. Bu türler, denizel kumlar ve çamurlar içerisinde yaşarlar ve hemen hemen mikroskobiktirler; bu türlerin hiçbirisi 1 milimetreden daha uzun değildir. Vücutları 13 segmente bölünmüş olup her segment ayrı bir kutikülar plakaya sahiptir (**Şekil 32.16B**). Büyüme sırasında bu plakalar periyodik olarak değiştirilir. Bu hayvanlar, uzatılıp geriye çekilebilir hortumları sayesinde sedimentleri yiyerek beslenirler. Ondan sonra, sediment içerisinde bulunan organik materyali sindirirler; bu organik materyal, ölü maddelerin yanı sıra yaşamakta olan algleri de içerebilir. Kinorhyncha üyelerinin, ayrı bir larval evresi yoktur, döllenmiş olan yumurtalar, doğrudan genç bireylere gelişir. Yumurtadan çıkan bu genç bireylerde erginlerdeki 13 vücut segmentinden 11 tanesi oluşmuş durumdadır.

**Loricifera** üyeleri de 1 milimetreden daha kısa olan küçük hayvanlardır. Bu hayvanlar, 1983 yılına kadar henüz keşfedilmemişti. Bunların çoğu hala tanımlanıyor olsa da, yaklaşık olarak 100 tane türünün var olduğu bilinmektedir. Vücut, baş, boyun, toraks ve abdomen kısımlarına bölünmüştür; ve Loricifera (Latincede *lorica*, "zırh" demek) isminin verilme nedeni olan




**32.16 Solucan Benzeri Denizel Ecdysozoa Üyeleri** Bu grupların üyeleri, denizlerin dip kısmında yaşarlar. (A) Priapulida'nın çoğu türü, okyanusun zeminindeki oyuklar içerisinde yaşar ve hortumunu beslenmek için uzatır. (B) Kinorhyncha üyeleri, hemen hemen mikroskobiktir. Vücutlarını örten kutikülar plakalar, periyodik olarak değiştirilir. (C) Altı adet kutikülar plaka, bu küçücük Loricifera bireyinin vücudunun etrafında bir "zırh" oluşturur.




**32.17 Yuvarlak Solucanlar** (A) *Trişinozise* neden olan bir parazitik yuvarlak solucan, Trichinella spiralis. (B) Polarize ışık mikroskobunda çekilmiş bu fotoğrafta, bir konağın kas dokusundaki T. spiralis kisti görülmektedir. (C) Serbest yaşam süren bu yuvarlak solucan, tatlısu ortamlarında yaşamaktadır.

altı plakayla kaplıdır. Boynun kaidesindeki plakalar, işlevi henüz bilinmeyen öne doğru yönelmiş spinler taşır (**Şekil 32.16C**). Loricifera üyeleri, kaba tanecikli denizel sedimentler içerisinde yaşarlar. Bu hayvanların ne yedikleri konusunda fazla bilgi yoktur; fakat bazı türler, görünüşe göre, bakteri yemektedirler.

## Yuvarlak solucanlar ve akrabaları, bol bulunurlar ve çeşitlilik gösterirler

**Nematoda üyeleri** (yuvarlak solucanlar), segmentsiz vücut biçimi veren çok tabakalı kalın bir kutikülaya sahiptir (**Şekil 32.17**). Yuvarlak solucan büyürken dört defa kutikülasını değiştirir. Yuvarlak solucanlar, bulundukları çevreleriyle oksijen ve besin maddesi alış verişini, hem kutikülalarıyla ve hem de sadece bir hücre tabakası kalınlığında olan sindirim kanalı ile gerçekleştirir. Maddelerinin sindirim kanalında hareket ettirilmesi, solucanın anteriyör ucunda yer alan son derece kaslı bir organ olan *farinksin* ritmik kasılmalarıyla gerçekleştirilir. Yuvarlak solucanlar, vücutlarındaki uzunlamasına kasların kasılmasıyla hareket ederler.

Yuvarlak solucanlar, büyük olasılıkla, tüm hayvan grupları arasında en bol olan ve her yerde yayılış gösteren hayvanlardır. Birçoğu mikroskobiktir; bilinen en büyük yuvarlak solucan, 9 metre uzunluğa erişebilen parazitik solucan olup sperm balinalarının plasentası içerisinde yaşamaktadır. Yuvarlak solucanların yaklaşık 25.000 civarında türü tanımlanmıştır; fakat yaşayan türlerin gerçek sayısı bir milyondan daha fazla olabilir. Çok sayıda yuvarlak solucan, leş yiyici olarak toprağın üst tabakalarında, göllerin ve akarsuların dip kısımları üzerinde ve denizel se-

dimentler içerisinde yaşar. Zengin tarım arazilerinin üst toprağı, dönüm başına 3-9 milyar yuvarlak solucan içerebilir. Çürümekte olan tek bir elma, 90.000 kadar yuvarlak solucan içerebilir.

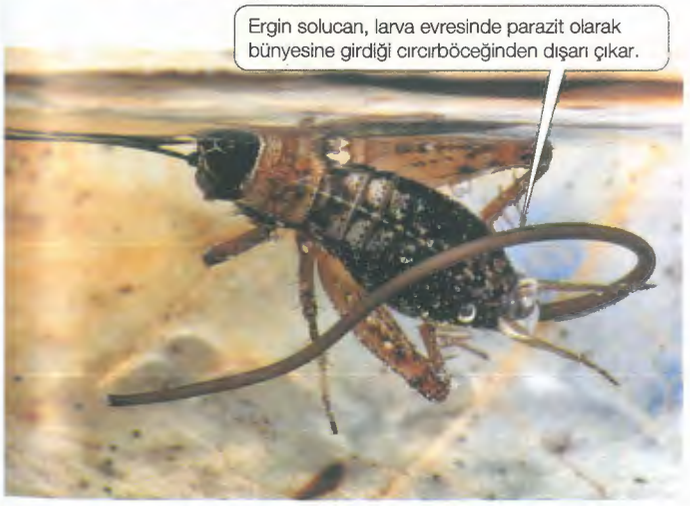
Toprakta yaşayan bir yuvarlak solucan olan *Caenorhabditis elegans*, genetikçiler ve gelişim biyolojisi konusunda çalışan biyologlar tarafından laboratuvarlarda model organizma olarak kullanılır. Bu tür, yetiştirilmesinin kolay olması, 3 günde erginleşmesi ve vücut hücrelerinin sayısının da sabit olması nedeniyle böyle araştırmalar için idealdir. Bu solucan türünün genomunun sekansı, tamamıyla çıkartılmıştır.

Birçok yuvarlak solucan, avcı olup protistler ve küçük hayvanlar (diğer yuvarlak solucanlar dahil) üzerinde beslenirler. Bununla birlikte insanlar için en önemli olan şey, birçok yuvarlak solucan türünün bitki ve hayvan paraziti olmasıdır. İnsanlarda (trişinozis, filariazis ya da filhastalığı gibi ciddi hastalıklara yol açarlar), evcil hayvanlarda ve ekonomik öneme sahip bitkilerde parazitik olarak yaşayan yuvarlak solucanlar, onları kontrol etme yollarını bulmak için büyük çaba harcanarak kapsamlı bir şekilde çalışılmıştır.

Parazitik yuvarlak solucanların yapısı, serbest yaşayan yuvarlak solucanlarınkine benzerlik gösterir; fakat çoğu parazitik türün yaşam döngüsü, konağın bireyleri arasında transferi kolaylaştıran özel evrelere sahiptirler. İnsanlarda trişinozise yol açan bir tür olan *Trichinella spiralis*, görece basit yaşam döngüsüne sahiptir. İnsan, kaslar içerisinde kistleşmiş (bakınız Şekil 32.17B) *Trichinella* larvaları içeren bir hayvanın (özellikle domuz) etini yiyerek bu parazitle enfekte olabilir. Bu larvalar, kişinin sindirim kanalında aktif hale geçer ve kist içerisinden çıkarak beslendikleri yer olan bağırsak duvarına tutunurlar. Bu larvalar, daha sonra, bağırsak duvarını delerler ve kan dolaşımıyla kaslara taşınarak orada yeni kistler oluştururlar. Eğer sayıları çok fazla olacak olursa, bu kistler şiddetli ağrılara ya da ölüme neden olabilir.

Segmentsiz olan **at kılı solucanlarının** tanımlanmış olan yaklaşık olarak 320 türü vardır. İsimlerinden de anlaşılacağı üzere, bu hayvanlar son derece incedirler; bu solucanların uzunlukları, birkaç milimetre ile bir metre arasında değişir. Ergin solucanların çoğu tatlısularda yaşar; akarsuların ve göllerin kenar kısımlarında bulunan yaprak döküntüleri ve alg örtüleri arasında bulunurlar. Birkaç türü ise nemli topraklar içerisinde yaşar.

At kılı solucanlarının larvaları, tatlısu yengeçlerinin, karasal ve sucul böceklerin iç parazitleridir (**Şekil 32.18**). Ergin solucanların ağzı yoktur ve sindirim kanalları büyük ölçüde indirgenmiş olup muhtemelen işlevsizdir. Bazı türleri, sadece larva döneminde beslenebilir; ve larvalar konağın besinlerini kendi vücut duvarlarından absorblamak suretiyle alırlar. Fakat diğer türlerin, konaklarından ayrıldıktan sonra kutikülalarını atmak suretiyle büyümelerini sürdürmeleri, ergin solucanların bulundukları ortamdan besin maddelerini absorblayabileceklerini akla getirmektedir.




**32.18 At Kılı Solucanlarının Larvaları Parazittir** Bu bölümün başında tanımlanmış olan saçak kanatlı böcekler gibi, bu solucanın (*Paragordius tricuspidatus*) larvaları, kendi konağının davranışlarını kontrol edebilir. Kuluçkadaki solucanlar, çekirgenin sıçrayarak su içerisine girmesine neden olur; solucan, yaşam döngüsünün ergin dönemini su içerisinde serbest yaşayarak geçirir. Bırakacağı parazitle yüklü olan böcek, su içerisinde boğulur.

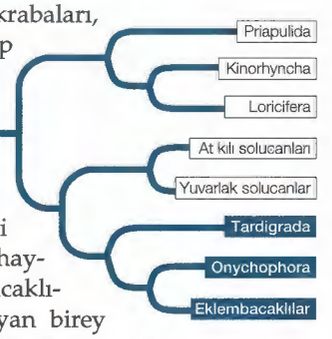
## 32.3 ÖZET

**Priapulida, Kinorhyncha ve Loricifera, görece küçük olan ve az bilinen solucan benzeri denizel Ecdysozoa üyeleridir. At kılı solucanları ve yuvarlak solucanlar da diğer solucanlardır. Nematoda grubu, muhtemelen en bol ve ne yaygın olan hayvan grubudur. Özellikle laboratuvarlarda model organizma olarak kullanılan *Caenorhabditis elegans* türü gibi bazı yuvarlak solucanların biyolojileri, kapsamlı olarak çalışılmıştır.**

- Yuvarlak solucanların, insanlar üzerinde önemli etkiye sahip olduğu en azından üç farklı yolu tanımlayınız? **Bakınız s. 680-681**

Biz şimdi, sadece Ecdysozoa kladına egemen olmakla kalmayıp aynı zamanda Dünyadaki en fazla çeşitliliğe sahip olan hayvanları inceleyeceğiz.

## 32.4 Eklembacaklılar Niçin Çok Çeşitlilik Göstermektedir?




Eklembacaklılar ve onların akrabaları, çift olarak yer alan üyelere sahip olan Ecdysozoa mensuplarıdır. Eklembacaklılar, tür sayısı bakımından en fazla çeşitliliğe sahip (yaklaşık olarak bir milyon civarında tanımlanmış türe ve çok fazla sayıda keşfedilmeyi bekleyen türe sahiptirler) olan hayvan grubudur. Ayrıca, eklembacaklıların herhangi bir andaki yaşayan birey sayısının $10^{18}$ ya da kentilyon olduğu tahmin edilmektedir. Hayvanlar arasında, sadece yuvarlak solucanların böylesine büyük sayılarda olabileceği sanılmaktadır.

Birkaç anahtar özellik, eklembacaklıların başarısına katkı yapmıştır. Bu hayvanların vücutları segmentlidir ve onların kasları, sert iskeletlerinin iç tarafına tutunmuştur. Her segment, kendisini ve kendisine bağlanmış olan eklemli üyeleri çalıştıran kaslara sahiptir (bakınız Şekil 32.4). Eklemli üyeler, karmaşık hareketlerin yapılmasına izin verir; ve farklı üyeler, farklı işlevler için özelleşmiştir. Vücudun sert bir iskelet içerisine alınmış olması, hayvan su içerisinde ya da toprak üzerinde yürürken destek sağlar ve avcılara karşı bir miktar koruma sağlar. Kitin tarafından sağlanan suya karşı geçirimsizlik, hayvanın kuru havada su kaybetmesini önler.

Günümüzde yaşayan belli başlı dört eklembacaklı grubunun temsilcilerinin tümü, tür sayısı bakımından zengindir: *Crustacea* (aralarında karideslerin, yengeçlerin, kaz boyunlu midyelerin yer aldığı grup), *Hexapoda* (böcekler ve onların yakın akrabaları), *Myriapoda* (kırkayaklar ve çiyanlar) ve *Chelicerata* (örümcekgilleri – örümcekler, akrepler, akarlar ve onların akrabaları). Eklembacaklı

grupları arasındaki filogenetik akrabalık ilişkileri, günümüzde, çoğu gen sekansına dayalı olan bol miktardaki yeni bilginin ışığı altında yeniden incelenmektedir. Bu çalışmalar, Myriapoda ve Chelicerata gruplarının bir klad içerisinde ve Crustacea ile Hexapoda gruplarının da başka bir kladda yer alacak şekilde aralarında yakın akrabalık ilişkileri olduğunu göstermekte ve eklembacaklıların bir bütün olarak monofiletik olduklarını kuvvetli bir şekilde desteklemektedir.

Eklembacaklıların eklemli üyeleri, klada ismini vermiştir; Yunancada *arthron*, "eklem" ve *podos*, "bacak" ya da "uzuv" anlamına gelmektedir. Eklembacaklılar, basit ve segmentsiz üyelere sahip olan atalardan evrimleşmiştir. Bu ataların tam şekillerinin nasıl olduğu bilinmemektedir; fakat günümüzde segmentli vücuda ve segmentsiz üyelere sahip olan bazı eklembacaklı akrabaları yaşamaktadır. Günümüzde yaşayan eklembacaklıları incelemeden önce, bu eklembacaklı akrabalarını tartışacağız ve nesli tükenmiş olan fakat önemli fosil kayıtlar bırakmış olan erken kladı inceleyeceğiz.

## Etli, segmentsiz üyeleri olan eklembacaklı akrabaları

Biyologlar, çok yakın zamanlara kadar, **Onychophora** (kadife solucanları) üyelerinin halkalı solucanlara mı yoksa eklembacaklılara mı daha yakın akraba olduklarını tartışmaktaydı; fakat moleküler kanıtlar onların eklembacaklılara daha yakın olduğunu açığa çıkardı. Gerçektende Onychophora mensupları, yumuşak, etli, segementsiz olan ve tırnak taşıyan bacaklara sahip olmalarıyla eklembacaklıların atalarına görünüş olarak benzerlik gösterebilir (**Şekil 32.19A**). Onychophora grubuna ait olan 150 tür, nemli tropik ortamlarda yaprak dökümtüleri içerisinde yaşar. Bu hayvanlar, segmentli olan yumuşak bir vücuda sahiptirler; ve vücut, kitin içeren ince ve esnek bir kutiküla ile örtülüdür. İçerisi sıvı dolu vücut boşluklarını hidrostatik iskelet olarak kullanırlar. Döllenme, vücut içerisinde gerçekleşir; bol besin maddesi içeren iri yumurtalar, dişinin vücudu içerisinde kuluçkaya yatırılır.



(A) *Peripatus* sp.



(B) *Echiniscus* sp. 50 µm

**32.19 Eklemli Olmayan Üyelere Sahip Olan Eklembacaklı Akrabaları** (A) Onychophora üyeleri, eklemli olmayan bacaklara sahiptir ve vücut boşluğunu hidrostatik iskelet olarak kullanırlar. (B) Tardigrada üyeleri, yosunların ve bitkilerin nemli yüzeylerinde, geçici su birikintilerinde bol miktarlarda bulunabilirler.

**Tardigrada** (su ayıları) türleri de etli, segmentsiz bacaklara sahiptirler ve içerisi sıvı dolu vücut boşluklarını hidrostatik iskelet olarak kullanırlar (**Şekil 32.19B**). Bu hayvanlar, son derece küçüktür (0.1-0.5 milimetre uzunlukta) ve ne dolaşım sistemine ne de gaz alış veriş organlarına sahip değildirler. Bu hayvanların bilinen 800 civarındaki türü, denizlerde kumlar içerisinde ve bitkiler üzerindeki geçici su filmleri üzerinde yaşamaktadır. Bu su filmleri kuruduğu zaman, hayvanlar da sularını kaybederek büzüşür ve küçük fıçı şeklinde nesnelere dönüşür; böylece, bu durgun vaziyette, en azından on yıl yaşamlarını sürdürebilirler. Bu hayvanlar, yosunla kaplı alanların her metrekaresinde 2 milyon gibi yüksek sayıda olacak şekilde, yoğun olarak bulunmuştur.

## Eklemli üyeler, ilk olarak trilobitlerde ortaya çıkmıştır

**Trilobita** üyeleri, Kambriyen ve Ordovisyen denizlerinde çok bol olarak bulunmaktaydı; fakat bu hayvanlar, Paleozoik çağın (251 milyon yıl önce) kapanmasındaki büyük Permiyen yok oluşuyla, ortadan kalkmışlardır. Bu hayvanlar, kolayca fosilleşebilen dayanıklı dış iskelete sahip olduklarından, yok oluşlarının ardından geriye yoğun kayıt bırakmışlardır (**Şekil 32.20**). Yaklaşık 10.000 civarında türü tanımlanmıştır.

*Acanthopyge* sp.



**32.20 Bir Trilobit** Görece basit, art arda tekrarlanmış segmentlere sahip olan ve günümüzde nesli tükenmiş olan trilobitler, Devoniyen periyodunun sığ denizlerinden elde edilmiş olan yaklaşık 400 milyon yıl öncesine ait bir fosilden resmedilmiştir.

Trilobita mensuplarının vücut segmentasyonu ve üyeleri, görece basit olup artarda tekrarlanmış durumdadırlar; fakat onların eklemli üyelerinin bazıları, farklı işlevler için değişiklik geçirmiştir. Üyelerin bu şekilde özelleşmesi, eklembacaklıların sürmekte olan evrimindeki bir temadır.

### Myriapoda üyeleri çok sayıda bacağa sahiptir

Eklembacaklıların Myriapoda ve Chelicerata gruplarına ait hayvanların vücutları, sadece baş ve gövde olmak üzere iki ana bölüme sahiptir. Buna zıt olarak, Crustacea ve Hexapoda grubuna ait hayvanların çoğunda vücut, baş, thoraks ve abdomen olmak üzere üç kısımdan meydana gelmiştir.

**Myriapoda**, çiyanları, kırkayakları ve onların yakın akrabalarını kapsar. Çiyanlar ve kırkayaklar, çok iyi gelişmiş bir başa ve çift olarak yer alan çok sayıda bacağı taşıyan, segmentli, uzun ve esnek gövdeye sahiptirler (**Şekil 32.21**). Her segmente bir çift bacak taşıyan kırkayaklar, böcekler ve diğer küçük hayvanlar üzerinde beslenirler. Kırkayaklarda ise iki komşu segment birbiriyle kaynaştığından her bir segment iki çift bacak taşımaktadır. Kırkayaklar, leş yiyicidirler ve bitkilerle beslenirler. Çiyanların tanımlanmış olan 3.000'den fazla türü vardır; kırkayaklar ise 11.000 civarında türe sahipti. Bu hayvanların muhtemelen henüz tanımlanmamış olan daha birçok türü vardır. Myriapoda üyelerinin çoğu, birkaç santimetreden daha kısa olmalarına karşın, bazı tropik türler, o büyüklüğün on katı uzunlukta olabilir.

### Chelicerata üyelerinin çoğu, dört çift bacağa sahiptir

**Chelicerata** üyelerinin iki kısımdan oluşmuş vücutlarında, baş bölgesi, ağız parçalarını oluşturmak üzere değişikliğe uğramış olan iki çift üyeyi taşır. Ayrıca, bu gruba ait olan hayvanların çoğu, dört çift yürüme bacağına sahiptir. Tanımlanmış olan 98.000 civarındaki tür, ekseriyetle üç ana klada yerleştirilir: deniz örümcekleri, at nalı yengeçleri ve örümcekgiller.

*Pycnogonida* ya da deniz örümcekleri, denizlerde yaşayan 1.000 civarında türe sahip olan iyi bilinmeyen bir gruptur (**Şekil 32.22A**). Çoğu küçük olan bu hayvanların ön ve arka bacakları uzatıldığında arada kalan mesafe 1 santimetreden daha kısadır; fakat bazı derin deniz türlerinde bu mesafe, 60 santimetreye ulaşabilir. Az sayıda deniz örümceği, alglerle beslenir; fakat çoğu karnivor olup çeşitli küçük omurgasızları yerler.

*At nalı yengeçlerinin* yaşayan dört türü vardır; fakat bunların fosil olan birçok yakın akrabası bilinmektedir. Fosillerden edilenlere göre uzun süreli geçmişlerinde morfolojik olarak çok az değişiklik geçirmiş olan at nalı yengeçleri, vücutlarını nerdeyse tamamen kaplayan at nalı şeklinde büyük bir örtüye sahiptirler. Bu hayvanlar, Kuzey Amerika'nın doğu kıyılarında ve Asya'nın güney ve doğu kıyıları boyunca yer alan sığ sularda yaygın ola-

(A) *Scolopendra heros*

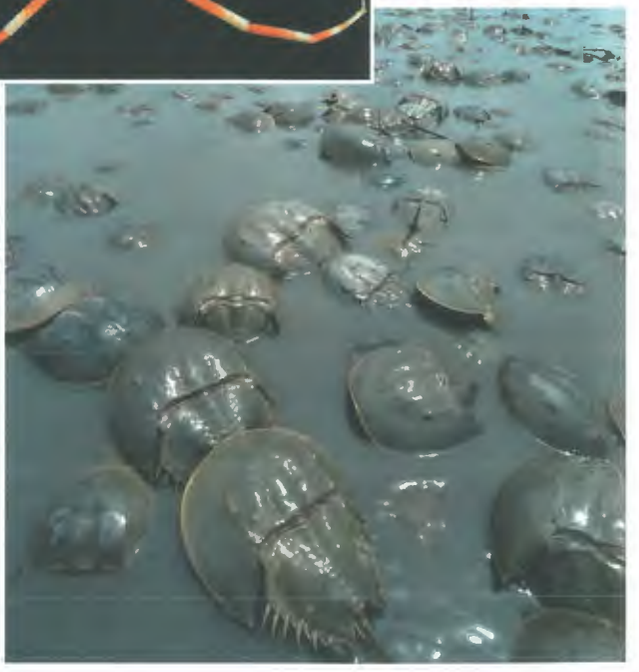


(B) *Sigmoria trimaculata*

**32.21 Myriapoda Üyeleri** (A) Çiyanlar, her vücut segmentinde bir çift üye taşıyan ve aktif olarak avlanmak için zehir tırnağı şeklinde değişikliğe uğramış üyelere sahip olan hayvanlardır. (B) Leş yiyici ve bitkiyle beslenen hayvanlar olan kırkayaklar, çiyanlardakinden daha küçük çenelere ve üyelere sahiptir. Kırkayaklar, her segmentte iki çift bacak taşır.

(A) *Endeis* sp.





(B) *Limulus polyphemus*

**32.22 İki Küçük Chelicerata Grubu** (A) Bu hayvanlar örümcek olmamalarına karşın, deniz örümceklerine niçin böyle bir isim verilmiş olduğunu görmek kolaydır. (B) At nalı yengeçlerinin üremek için bu şekilde bir araya toplanmaları, Delaware Körfezinin kumlu sahilinde bu şekilde fotoğraflanmıştır. At nalı yengeçleri, zaman içerisinde çok az değişiklik geçirmiş olan eski bir gruptur; böyle türler, bazen "yaşayan fosil" olarak isimlendirilir.

rak bulunurlar; at nalı yengeçleri, yaşadıkları ortamlarda zeminde yaşayan hayvanları avlarlar ve leşle beslenirler. At nalı yengeçleri, çiftleşmek ve yumurta bırakmak için, intertidal bölgede periyodik olarak büyük sayılarda bir araya toplanırlar (**Şekil 32.22B**).

*Arachnida* üyeleri, karasal ortamlarda bol olarak bulunurlar. Bu hayvanların çoğu, döllenmiş yumurtalardan minyatür erginlerin çıktığı ve hemen bağımsız olarak yaşamaya başladığı basit bir yaşam döngüsüne sahiptirler. Bu gruba ait bazı türler ise, yumurtalarını embriyonik gelişim süresince vücut içerisinde tutarak genç yavrular doğururlar.

Tür bakımından zengin olan ve bol olarak bulunan Arachnida üyeleri arasında, örümcekler, akrepler, uzun bacaklı örümcekler, akarlar ve keneler yer alır (**Şekil 32.23**). Akarların ve kenelerin tanımlanmış olan 50.000'den fazla türü, toprak içerisinde, yaprak döküntüleri arasında, yosunlar ve likenler içerisinde, ağaç kabukları altında yaşarlar; bazıları ise bitki ve hayvan parazitidir. Akarlar, buğday ve çavdar mozaik virüslerinin vektörleridir; evcil hayvanlarda uyuz hastalığına ve insanlarda deri tahrişlerine neden olurlar.

**32.23 Arachnid Çeşitliliği** (A) "Tarantulalar", çok sayıda serbest yaşayan türü ve zeminde yaşayan kıllı birkaç yüz tane türü kapsar; bunların bazılarının büyüklüğü bir yemek tabağı büyüklüğüne erişebilir. Onların zehirli ısırıkları, ağrı oluşturmasına karşın, genellikle insanlar için tehlikeli değildir. (B) Akrepler, geceleyin faal olan avcılardır. (B) Uzun bacaklı örümcekler, leş yiyicidir. (D) Akarlar, hem serbest yaşayan birçok türü hem de kan emen dış parazitleri içerir.



(A) *Poecilotheria metallica*



(C) *Leiobunum rotundum*

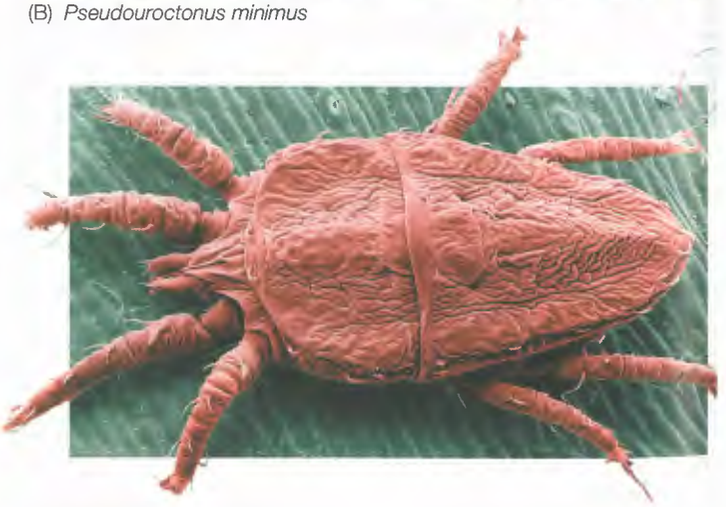
35.000 civarında tanımlanmış türe sahip olan örümcekler, karasal ortamda yaşayan önemli predatörlerdir. Bazılarının mükemmel görmesi, onlara avlarını takip etme ve yakalama yeteneği verir. Diğerleri, proteinden yapılmış ayrıntılı ağlar örerek avlarını tuzağa düşürürler. Ağ iplikleri, protein salgılayan iç bezlerle bağlantılı olan değişikliğe uğramış abdominal üyeler tarafından üretilir; salgılanan protein, havayla temas edince sertleşir. Örümceklerin farklı gruplarının ağları, belirgin biçimde farklıdır; bu farklılıklar, örümceklere çok farklı ortamlarda çok farklı tipte avlar için tuzaklarını konumlandırma yeteneği verir.

## Kabuklular çeşitlik gösterir ve bol miktarda bulunmaktadırlar

**Crustacea** ya da kabuklular, günümüzde, denizlerde baskın olarak bulunan eklembacaklılardır; bu hayvanlar, aynı zamanda, tatlısularda da yaygındırlar ve bazı türleri karasal ortamlarda yaşar. En yakından bilinen kabuklular, karidesler, ıstakozlar, kerevitler, yengeçler (hepsi *Decapoda* üyeleridir; **Şekil 32.24A**) ve tespihböcekleridir (*İsopoda* üyeleri; **Şekil 32.24B**). Kabukluların türce zengin diğer grupları arsında *Amphipoda*, *Ostracoda* ve *Branchiopoda* yer alır; bunların hepsi, tatlısularda ve denizel ortamlarda bulunur. (Branchiopoda grubunu, Kısım 32.2'de tanımlanan Brachiopoda grubuyla isim benzerliği nedeniyle karıştırmayınız.) Küçük vücutlu olmakla birlikte okyanuslarda bol olarak bulunan bir kabuklu grubu olun *krill*er, aralarında



(B) *Pseudouroctonus minimus*



(D) *Brevipalpus phoenicis*



(A) *Randallia ornata*



(C) *Triops longicaudatus*



(B) *Armadillium vulgare*



(D) Cyclopoid copepod



(E) *Lepas pectinata*

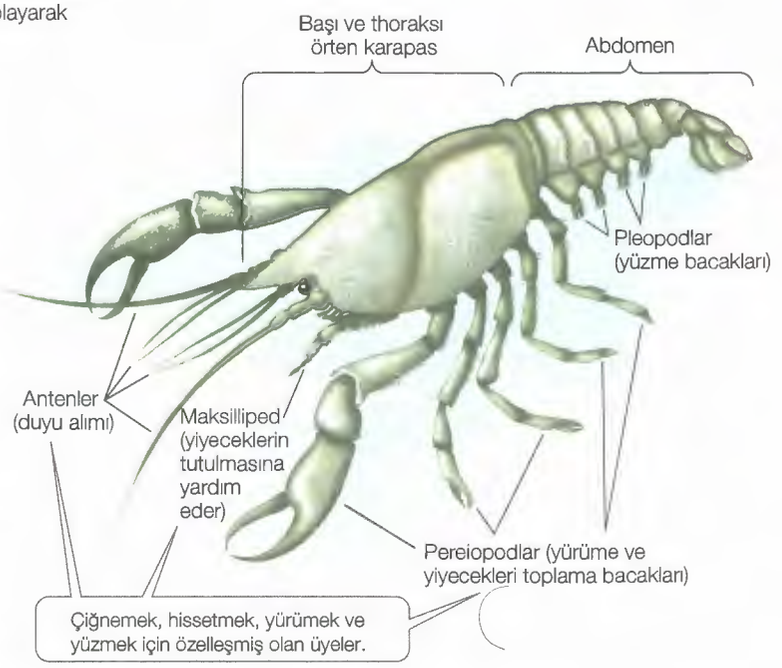
**32.24 Crustacea Çeşitliliği** (A) Decapoda grubunun bir üyesi olan bu mor kum yengeci, küremsi bir biçime sahip olduğundan aynı zamanda "küre yengeci" olarak da isimlendirilir. (B) Tespihböcekleri, tercih ettikleri habitattan dolayı bazen "kaya bitleri" olarak da isimlendirilirler. (C) Branchiopoda grubuna ait olan bu iribaş karides, Birleşik Eyaletlerin güneybatısında yer alan mevsimlik göllerde yaygın olarak bulunur. Moleküler çalışmalar, Branchiopoda grubunun Hexapoda'ya olan ilişkisinin diğer kabuklularla olandan daha fazla olabileceğine işaret etmektedir. (D) Tatlısu gölünden alınmış olan bu küçük copepod, yumurta paketlerine sahiptir. (E) Kaz boyunlu midyeler, kaslı saplarıyla zemine bağlanırlar ve beslenmeyle ilgili üyelerini uzatıp geri çekmek suretiyle besin toplayarak beslenirler.

balen balinalarının da yer aldığı iri vücutlu çeşitli omurgalı hayvanların önemli besin kaynağıdır. Crustacea kladı içerisinde, aynı zamanda, açık okyanuslarda da bol miktarda bulunan küçük vücutlu *Copepoda* üyeleri (**Şekil 32.24D**) yer alır.

*Cirripedia* üyeleri, ergin evrelerinde zemine bağlı olarak yaşayan alışılmadık kabuklulardır (**Şekil 32.24E**). Ergin olan hayvanlar, diğer kabuklulardan ziyade yumuşakçalara daha fazla benziyor gibi görünürler; fakat zoolog Louis Agassiz, bir asır önce, bir kaz boyunlu midyenin, "kalkerden oluşmuş odacığı içerisinde başının üstünde durarak yiyecekleri ağzının içerisine tepen küçük karides benzeri bir hayvandan başka bir şey olmadığına" işaret etti.

Son zamanlarda yapılan moleküler çalışmalar, kabukluların monofiletik olmayabileceğini ileri sürmektedir. DNA sekansı analizlerinde, Branchiopoda üyelerinin (bu grupta artemiyalar, peri karidesleri, supireleri ve iribaş karidesleri yer alır; bakınız Şekil 32.24D) Hexapoda grubuyla diğer kabuklulardan daha yakından ilişkili olduğunu göstermektedir.

Kabukluların tanımlanmış olan 52.000 türünün çoğu, baş, thoraks ve abdomen olmak üzere üç bölgeye bölünmüş vücuda sahiptirler (**Şekil 32.25**). Başın segmentleri kaynaşmıştır ve baş beş çift üye taşımaktadır. Çok sayıdaki thorasik ve abdominal segmentlerin her biri, ekseriyetle, bir çift üye taşır. Vücudun farklı kısımlarındaki üyeler, gaz alışverişi, çiğneme, yiyecekleri yakalama, duyu alma, yürüme ve yüzme gibi farklı işlevler için




**32.25 Crustacea Vücut Planı** Kabukluların vücutları üç bölgeye bölünür: baş, gövde ve abdomen. Her bölge, özelleşmiş üyeleri taşır ve kabuk benzeri karapas, başı ve thoraksı örter.

## TABLO 32.2

### Belli Başlı Böcek Grupları[a]

| GRUP | TANIMLANMIŞ OLAN YAŞAYAN TÜR SAYISI |
|---|---|
| Sıçrayıcı kılkuyruklar (Archaeognatha) | 300 |
| Gümüşi kılkuyruk (Thysanura) | 370 |
| **KANATLI BÖCEKLER (PTERYGOTA)** | |
| Mayıs sinekleri (Ephemeroptera) | 2,000 |
| Helikopter böcekleri ve kızböcekleri (Odonata) | 5,000 |
| **Neoptera[b]** | |
| Buz böcekleri (Grylloblattodea) | 25 |
| Gladyatörler (Mantophasmatodea) | 15 |
| Taş sinekleri (Plecoptera) | 1,700 |
| Ağ örücüler (Embioptera) | 300 |
| Melek böcekleri (Zoraptera) | 30 |
| Kulağakaçanlar (Dermaptera) | 1,800 |
| Çekirgeler ve cırcırböcekleri (Orthoptera) | 20,000 |
| Sopa çekirgeleri (Phasmida) | 3,000 |
| Hamamböcekleri (Blattodea) | 3,500 |
| Termitler (İsoptera) | 2,750 |
| Peygamberdeveleri (Mantodea) | 2,300 |
| Kitap bitleri ve kabuk bitleri (Psocoptera) | 3,000 |
| Saçak kanatlılar (Thysanoptera) | 5,000 |
| Bitler (Phthiraptera) | 3,100 |
| Yaprak bitleri, Ağustos böcekleri (Hemiptera) | 80,000 |
| **Holometabol neoptera (Holometabola)[c]** | |
| Karıncalar, arılar, yaban arıları (Hymenoptera) | 125,000 |
| Kınkanatlılar (Coleoptera) | 375,000 |
| Bükülmüş kanatlılar (Strepsiptera) | 600 |
| Karınca aslanları, sinir kanatlılar (Neuropterida) | 4,700 |
| Akrep sinekleri (Mecoptera) | 600 |
| Pireler (Siphonaptera) | 2,400 |
| Gerçek sinekler (Diptera) | 120,000 |
| Trichoptera (Trichoptera) | 5,000 |
| Kelebekler ve güveler (Lepidoptera) | 250,000 |

[a] Böceklerin hexapod akrabaları, sıçrar kuyrukları (Collembola; 3.000 spp.), iki çatallı kılkuyrukları (Diplura; 600 spp) ve Protura üyelerini (Protura, 10 spp.) içerir. Bunların hepsi kanatsızdır ve içeride konumlanmış ağız parçalarına sahiptirler.

[b] Neoptera grubuna ait böcekler, vücutlarını örtmek üzere kanatlarını katlayabilirler.

[c] Holometabol böcekler, tam başkalaşım geçiren Neoptera grubuna ait böceklerdir.

özelleşmiştir. Bazı durumlarda, üyeler dallanmış olup farklı dallar farklı işlevlere hizmet etmektedir. Birçok türde, dış iskeletin bir katı olan *karapas*, baştan geriye, yanlara ve sırt kısmına doğru uzanarak diğer bazı segmentleri örter ve korur.

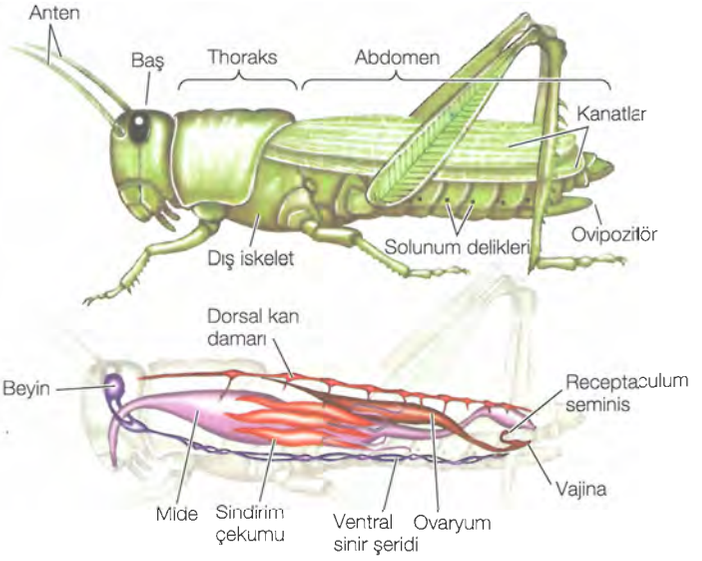
Çoğu kabuklu türünün döllenmiş yumurtaları, dişinin vücuduna dışarıdan bağlanarak embriyonik gelişimin erken dönemleri boyunca orada kalırlar. Yumurta açıldığı zaman, bazı türlerde yumurtadan larva çıkarken bazı türlerde, biçim olarak erginlere benzeyen genç bireyler çıkar. Diğer bazı türler, yumurtalarını su içerisine salar ya da yumurtaları ortamdaki cisimler üzerine tutundurur. Kabukluların *nauplius* adı verilen tipik larvası, üç çift üyeye ve bir tane merkezi göze sahiptir (bakınız Şekil 31.11B).

### Böcekler, karasal ortamların baskın eklembacaklılarıdır

Günümüzden 400 milyon yıl önce Devoniyen periyodu boyunca, bazı eklembacaklılar karasal ortamlara yerleşerek kolonize olmuştur. Karasal ortamda başarılı bir şekilde kolonize olmuş gruplardan hiçbirisi, günümüzdeki altı bacaklı *Hexapoda* grubu kadar, yani **İnsecta** ve onların akrabaları, göze çarpmamaktadır (Tablo 32.2). Böcekler, karasal ve tatlısu ortamlarında bol olarak bulunur ve çeşitlilik gösterirler; sadece birkaçı tuzlu sular içerisinde yaşar.

Kabuklular gibi böcekler de üç vücut bölgesine sahiptir –baş, thoraks ve abdomen. Ayrıca böcekler, havadaki gaz değişimi için özgün bir mekanizmaya sahiptirler: dışarıya açılan *spiraculum* adı verilen deliklerden vücuttaki tüm dokuların içerisine uzanan *trake* (çoğulu *tracheae*) denen borucuklardan ve hava keselerinden oluşmuş bir sistemleri vardır. Böcekler, baş bölgesinde bir çift antene ve göğüs kısmına bağlanmış üç çift bacağa sahiptir (Şekil 32.26). Böceklerin abdomen segmentleri, diğer eklembacaklılardakinin aksine, üyelere sahip değildir. Böcekler, dışta yer alan ağız parçalarına ve *Johnston organı* adı verilen harekete duyarlı reseptör içeren bir çift antene sahip olmalarıyla diğer Hexapoda mensuplarından ayırt edilebilirler.

Böceklerin kanatsız akrabaları –sıçrayıcı kılkuyruklar (Şekil 32.27), iki çatallı kılkuyruklar ve Protura üyeleri- muhtemelen, böceklerin atalarına en fazla benzerlik gösteren yaşayan formlardır. Böceklerin bu akrabaları, basit yaşam döngüsüne sahiptirler; yumurtalardan minyatür erginler olarak çıkarlar. Bu




**32.26 Bir Böceğin Vücut Planı** Kabuklular gibi böcekler de baş, thoraks ve abdomen olmak üzere üç bölgeden meydana gelmiş bir vücuda sahiptir. Ortada yer alan bölge olan thoraks, üç çift bacak ve çoğu grupta iki çift kanat taşır. Diğer eklembacaklıların aksine, böceğin abdomeni üye taşımaz (bakınız Şekil 20.8).

*Sminthurides aquaticus*



**32.27 Kanatsız Olan Bir Hexapoda Üyesi** Bu sıçrar kuyruk gibi kanatsız Hexapoda üyeleri, basit bir yaşam döngüsüne sahiptir. Yumurtadan çıktıklarında minyatür bir ergini andırırlar; daha sonra kutikülanın artarda değiştirilmesiyle büyürler.

hayvanlar, ağız parçalarının içte (internal) yer alması nedeniyle böceklerden farklıdır. Sıçrayıcı kılkuyruklar, toprak içerisinde, yaprak döküntüleri arasında ve bitki örtüsü üzerinde aşırı derecede fazla (metre karede 200.000 kadar) bulunabilirler; ve bu hayvanlar, dünyada birey sayısı bakımından (tür sayısı bakımından değil) en bol bulunan Hexapoda üyeleridir.

Böcekler, nerdeyse tüm bitki türlerini ve birçok hayvan türünü yiyecek olarak kullanırlar. Herbivor böcekler, çok fazla miktarda bitkisel madde tüketebilir. Örneğin, ağaç güvesi tırtıllarının, yaprak döken ağaçlardan oluşan tüm ormanları çıplak bıraktığı bilinmektedir; ve çekirge sürüleri tarafından yaratılan periyodik istilalar ve yağmalar, aşırı derecede bitki tüketimine yol açar. Birçok böcek, avcı olup küçük hayvanlar üzerinde ya da diğer böcekler üzerinde beslenir. Bokböcekleri gibi *detritivor* olan böcekler, ekosistemdeki kimyasalların yeniden döngüye katılmasında önemlidirler. Bazı böcekler, bitkilerin ya da hayvanların iç parazitleridir; diğerleri, konağın kanını emer ya da yüzeydeki vücut dokularını tüketirler.

Çoğu biyolog, 1980'li yıllarda bile, mevcut böcek türlerinin yarısının tanımlanmış olduğunu düşünüyordu; fakat bugün, onlar, tanımlanmış olan yaklaşık olarak 1 milyon türün, yaşayan toplam tür sayısının küçük bir bölümünü oluşturduğunu düşünmektedirler. Onlar fikirlerini niçin değiştirdi?

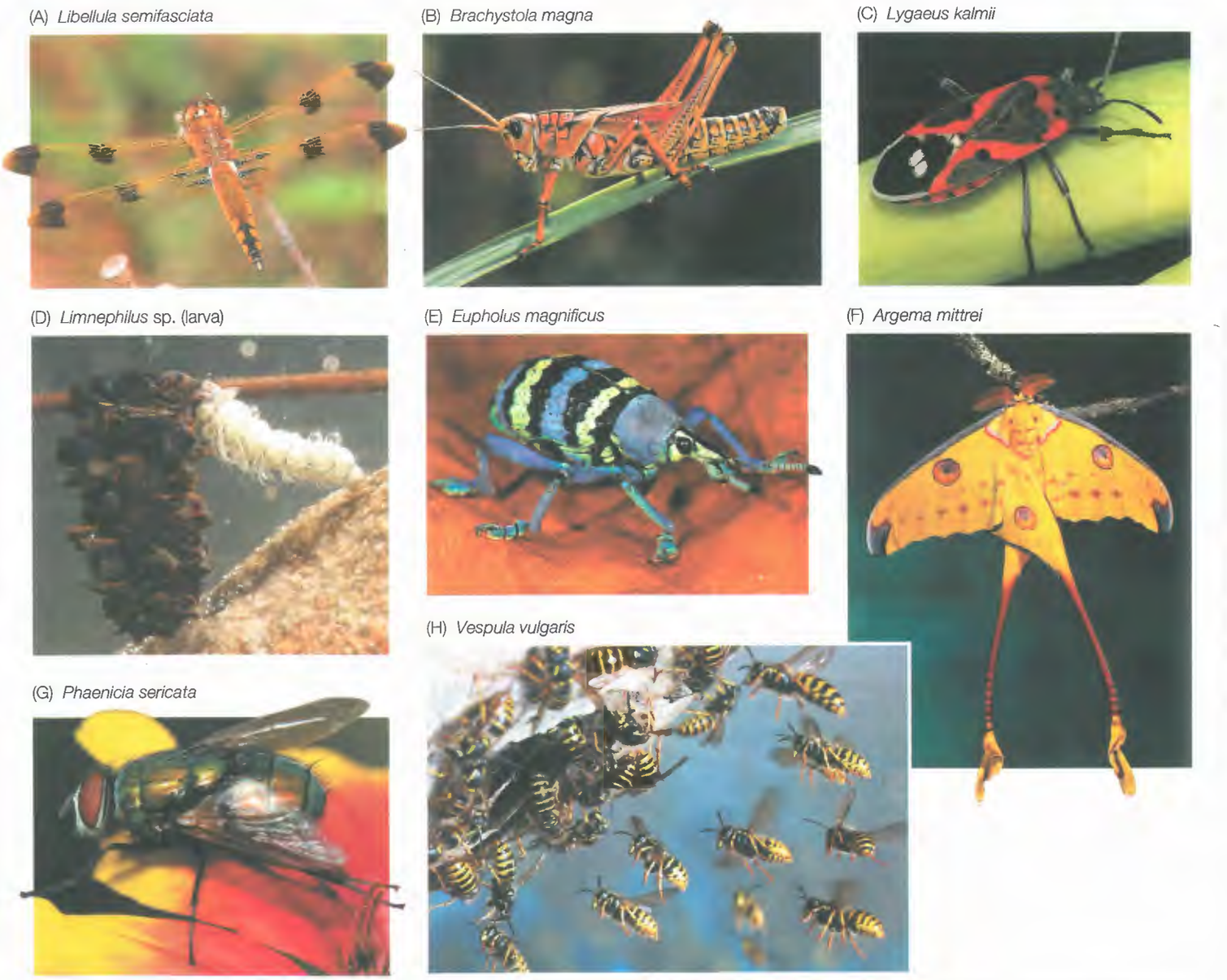
1988 yılında yayınlanmış olan basit fakat önemli olan bir arazi çalışması, mevcut olan böcek türlerinin sayısının önemli ölçüde eksik değerlendirildiğini ileri sürdü. Tropikal ormanların (Dünyada tür bakımından en zengin olan habitat) böcekleri yeterince bilinmediğinden, bir entomolog olan Terry Erwin, *Luehea seemannii* adı verilen tropikal orman ağacı türünün kanopilerinde yaşayan kınkanatlıları kapsamlı şekilde örneklemeye karar verdi. Erwin, *L. seemannii* türüne ait 19 tane büyük ağacın kanopisine, pestisit dumanı uyguladı ve ağaçlardan toplama ağına düşün böcekleri topladı (**Şekil 32.28**). Erwin'in tek bir ağaç türünden toplamış olduğu örnekler, 1000 tane kınkanatlı türü içeriyordu ve onların çoğu henüz tanımlanmamıştı. Erwin, bu varsayımlar dizisini, daha sonra, tropik her dem yeşil ormanda yaşayan böcek türlerinin toplam sayısını tahmin etmede kullandı. Erwin'in tahmin yaparken kullandığı varsayımlar arasında, bu ormanlardaki konak ağaç türlerinin sayısı, konak ağacın özgül bir türü için özelleşmiş olan kınkanatlıların oranı, kınkanatlıların diğer böcek gruplarına göre oranı, ağaçlarda ve yaparak döküntüleri içerisinde yaşayan kınkanatlıların oranı ve diğer birçok faktör yer almaktaydı. Erwin, bundan ve benzer çalışmalardan elde edilenlere dayanarak, Dünyada 50 milyon böcek türü olabileceği tahmininde bulundu! Bu tahmin, birçok biyolog için sürprizdi; çünkü bu sayı, bilinen böcek tür sayısından yaklaşık 50 kat daha yüksekti.

Erwin'in hesaplamasını yaparken kullandığı varsayımlar, tartışmaya açıktır; ve Erwin'in böyle bir hesaplamadaki niyeti, keşfedilmemiş biyoçeşitliliğin kabaca bir tahminini yapmaktan öteye bir şey değildi. Eğer farklı varsayımlar kullanılacak olursa, tahmin edilen böcek türü sayısı çarpıcı biçimde değişir. Örneğin, Erwin'in varsayımlarından birisi, *özelleşmiş* olduğu –belirli bir konak bitki için özelleşmiş olan (bu durumda, *Luehea seemannii*)- düşünülen böcek türlerinin oranının tahminini içermektedir. Eğer özelleşmiş türlerin oranı, aşırı olarak tahmin edilmişse, o zaman, toplam tür sayısı büyük olasılıkla çok fazla olacaktır; eğer özelleşmiş türlerin oranı düşük olarak tahmin edilmişse, toplam tür sayısı beklenenin altında tahmin edilmiş olabilir. Erwin, diğer birçok varsayımın yanı sıra, kendi örneklemelerinin diğer tropikal ormanları da temsil ettiğini varsaymaktadır. Fakat onun tahminleri, birkaç faktör tarafından geçersiz kılınsa bile, Erwin'in bu öncülük eden çalışması, yeterince bilinmeyen bir gezegende yaşadığımız gerçeğinin altını çizmiştir; gezegendeki türlerin çoğu, henüz tanımlanıp isimlendirilmemiştir.

Böceklerin iki grubu –sıçrayıcı kılkuyruklar ve gümüşi kılkuyruklar- kanatsızdır ve böceklerin diğer yakın akrabaları olan sıçrar kuyruklar (Collembola) gibi basit yaşam döngüsüne sahiptirler. Arta kalan diğer böcekler, *kanatlı böceklerdir.* Kanatlı



**32.28 Erwin'in Araştırma Projesi** Bir entomolog olan Terry Erwin, bir önemli çalışmada, Panama yağmur ormanındaki ağaçların kanopisine insektisit püskürttü. Erwin, bu ağaçlardan düşen böcekler içerisinde temsil edilen türlerin sayısını kullanarak, Dünyada yaşayan böcek türlerinin toplam sayısını tahmin etmeye çalıştı.




**32.29 Kanatlı Olan Çeşitli Böcekler** (A) Çoğu uçan böceğin aksine, helikopter böcekleri, kanatlarını katlayarak sırtlarının üzerine yerleştiremezler. (B) Ovalarda yayılan bu hantal çekirge, bir Orthoptera üyesidir. (C) Bitki özsuyu ile beslenen bu böcekler Hemiptera üyeleridir. Bu böceğin beslendiği bitkiler (*Asclepias* spp.), birçok tür için zehirlidir; bu böceğin renklenmesi, kendilerini avlayan avcılar için bu yarımkanatlı türünün zehirli olduğunu gösteren bir uyarı işareti olarak hizmet eder. (D-H) Holometabol böcekler, tam başkalaşım geçirirler. (D) Trichoptera grubuna ait bu böcek larvası (sağda), koyu renkli pupa kılıfından çıkıyor. (E) Yeni Gine buğday biti olarak bilinen bu kınkanatlılar (Coleoptera) holometabol böcek türlerinin yarısından daha fazlasından sorumlu olup en büyük böcek grubudur. (F) Madagaskar'ın kuyruklu güvesi, bir kelebektir. (G) Bu yeşil şişe sineği gibi sinekler, Diptera grubunun üyeleridir. (H) Bu sarı desenli yaban arıları gibi birçok Hymenoptera cinsi, sosyal yaşam sürer.

böcekler, bazı gruplarda kanatların bir ya da iki çiftinin ikincil olarak kaybedilmiş olmasının dışında, iki çift kanada sahiptir. İkincil olarak kanatsız olan gruplar, parazitik bitleri ve pireleri, bazı kınkanatlıları ve pek çok karıncadaki işçi bireyleri kapsar.

Kanatlı böceklerin yumurtadan çıkan bireyleri, erginlere benzemez; ve her deri değişim işleminde önemli değişiklikler geçirirler. Böceklerin deri değiştirme arasındaki olgun olmayan evrelerine **instar** adı verilir. Kısım 31.4'de tanımlandığı gibi, bir gelişim evresiyle diğeri arasında meydana gelen önemli değişikliğe **başkalaşım** (**metamorfoz**) adı verilir. Eğer böceğin instarları arasındaki değişiklikler, kademeliyse o böceğin **yarı başkalaşım** geçirdiği ifade edilir. Eğer, en azından bazı instarlar arasındaki değişiklikler çok çarpıcı ise, o böceğin **tam başkalaşım**a sahip olduğu söylenir.

Tam başkalaşım geçiren türlerin en bilinen örnekleri, kelebeklerdir (bakınız Şekil 31.10). Kelebeğin *tırtıl* adı verilen solucan benzeri larvası, özelleşmiş bir evre olan **pupa** dönemi boyunca değişim geçirir ve larval dokular yıkılarak ergin form gelişir. Tam başkalaşım geçiren çoğu böcekte farklı larval evreler, farklı ortamlar için özelleşmiştir ve farklı besin kaynaklarını kullanırlar. Çoğu türde larvalar, beslenme ve büyüme için uyum sağlarken erginler üreme ve yayılma için özelleşmiştir.

Kanatlı böcekler, hayvanların evrimsel tarihinde uçma yeteneğine sahip olan ilk canlı grubudur. Uçma yeteneği, sadece böceklerin faydalanabildiği birçok yeni yaşam tarzını ve beslenme fırsatlarını doğurmuştur; ve bu özellik, böceklerin hem tür sayılarının ve hem de birey sayılarının belirgin olarak fazla

olması için ve benzeri olamayan evrimsel başarıları için hemen hemen kesin olan nedenlerinden biridir.

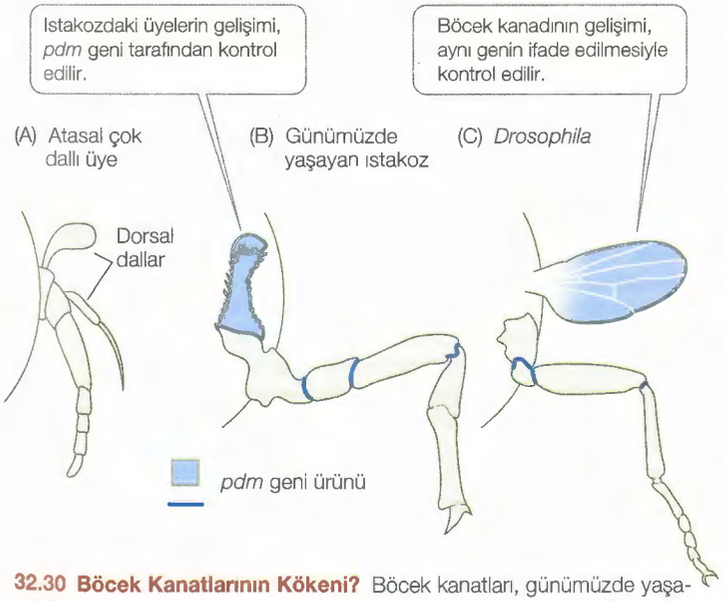
Uçan böceklerin çoğunun erginleri, thoraks bölgesine bağlanmış olan iki çift, dayanıklı zarsı kanatlara sahiptirler. Bununla birlikte, gerçek sinekler, bir çift kanada ve *halter* adı verilen bir çift denge organına sahiptir. Kanatlı olan kınkanatlılarda kanatların bir çifti, –ön kanatlar- sert ve dayanıklı olan kanat örtüsü oluşturur. Uçan böcekler, çiçekli bitkilerin önemli tozlaştırıcılarıdır.

Kanatlı böceklerin iki grubu olan mayıs sinekleri ve helikopter böcekleri (**Şekil 32.29A**), kanatlarını vücutlarına karşı katlayamazlar. Bu, kanatlı böcekler için atasal durumdur; ve bu iki grup, birbiriyle yakından ilişkili değildir. Bu grupların üyeleri, herbivor ya da avcı olan sucul larvalara sahiptirler; bu larvalar, su içerisinde bir süre yaşadıktan sonra uçma yeteneğine sahip erginlere gelişirler. Helikopter böcekleri (ve onların akrabaları olan kızböcekleri), ergin dönemde aktif avcılardır. Buna zıt olarak, ergin mayıs sinekleri, işlevsel sindirim kanalından yoksundur. Mayıs sinekleri, çiftleşip yumurta bırakmaya yeterli uzunlukta, sadece bir gün yaşarlar.

Diğer kanatlı böceklerin tümü –*Neoptera*- kanatlarını katlayabilirler; yarıklar içerisine ve diğer dar yerlere girebilirler. Bazı Neoptera grupları, yarı başkalaşım geçirir; onun için bu böcekler yumurtadan çıktıklarında erginlere yeterince benzerlik gösterirler. Çekirgeler (**Şekil 32.29B**), hamamböcekleri, peygamberdeveleri, baston böcekleri, termitler, taş sinekleri, kulağakaçanlar, tripsler, hemipterler (**Şekil 32.29C**), yaprakbitleri, Ağustosböcekleri ve yaprak zararlıları bunlara örnektir. Bu böcekler, kanatlar ve bileşik gözler gibi ergin organ sistemlerini, geçirdikleri birkaç juvenil evre boyunca kademeli olarak kazanırlar.

Neoptera alt grubuna ait olan tüm böceklerin yüzde 80'ninden fazlasını, *holometabol* böcekler oluşturur; ve bu böcekler tam başkalaşım geçirirler (**Şekil 32.29D**). Kınkanatlılara ait olan türler, bu grubun hemen hemen yarısını oluşturur (**Şekil 32.29E**). Bu grupta aynı zamanda, sinirkanatlılar ve onların akrabaları; Trichoptera üyeleri; kelebekler ve güveler (**Şekil 32.29F**); testere arıları; gerçek sinekler (**Şekil 32.29G**); arılar, yaban arıları ve karıncalar yer alır. Arılar ve karıncaların bazı türleri, kendilerine özgü olan çok özelleşmiş sosyal davranışlar sergilerler (**Şekil 32.29H**).

Moleküler veriler, böceklerin günümüzden 450 milyon yıl önce, yani yaklaşık olarak ilk karasal bitkilerin ortaya çıktığı zamanda, çeşitlenmeye başladığına işaret etmektedir. Bu erken Hexapoda mensupları, diğer herhangi bir benzer organizma grubunun bulunmadığı karasal ortamda evrimleşmişlerdir; bu olay, onların dikkate değer başarılarından kısmen sorumludur. Fakat böceklerin başarısı, aynı zamanda kanatlarının varlığına da bağlıdır. Böcek kanatlarının ve kabukluların üyelerinin gelişimlerini kontrol eden homolog genler, böcek kanatlarının, kabukluların üyelerinin dorsal dalından geliştiğine işaret etmektedir (**Şekil 32.30**). Kabukluların üyelerinin dorsal dalı, gaz alışverişinde kullanılır. Böylece böcek kanadı, büyük olasılıkla, gaz alışveriş işlevi yapan solungaç benzeri bir yapıdan gelişmiştir.




**32.30 Böcek Kanatlarının Kökeni?** Böcek kanatları, günümüzde yaşayan kabukluların üyelerine benzerlik gösteren atasal üyelerden gelişmiş olabilir. (A) Çok dallı bir atasal eklembacaklı üyesinin çizim resmi. (B,C) Bir Hox geni olan *pdm* geni, hem ıstakozun (B) thoraks bölgesinde yer alan yürüme bacağında ve bu üyenin dorsal dalında ve hem de *Drosophila*'nın (C) kanatlarında ve bacaklarında ifade edilmektedir.

## 32.4 ÖZET

**Eklembacaklıların hepsi, segmentli vücuda sahiptir. Her segmentteki kaslar, o segmenti ve o segmente bağlı olan üyeleri çalıştırır. Segmentli ve özelleşmiş olan bu üyeler, böceklerde uçma yeteneği dahil karmaşık hareketlerin yapılmasına izin verir. Böcekler, uçma yeteneği ile birlikte yeni beslenme avantajlarını ve yaşam tarzı fırsatlarının elde etmiştir. Bunlar, bu grubun benzeri olmayan evrimsel başarısına katkı yapmıştır.**

- Eklembacaklıları hem tür sayısı bakımından ve hem de birey sayısı bakımından yeryüzünde en bol bulunan hayvanlar olmasına, hangi özellikler katkı yapmıştır? **Bakınız s. 681**
- Yarı-ve tam başkalaşım arasındaki farklılığı tanımlayınız. **Bakınız s. 688**
- Niçin böylesine çok fazla miktarda böcek türü bulunduğuna ilişkin bazı olası neden düşünebiliyor musunuz? **Bakınız ss. 688-689**

Protostomia grubu, yeryüzünde yaşayan hayvan türlerinin büyük çoğunluğunu kapsamaktadır; onun için farklı ilkin ağızlı gruplarının oldukça farklı çeşitte karakterler sergilemesi sürpriz değildir.

### İlkin Ağızlıların Evrimine Genel Bakış

İlkin ağızlıların binlerce türü, şaşırtıcı miktarda farklı vücut biçimine ve yaşam tarzlarına sahiptirler. İlkin ağızlıların aşağıda yer alan yönleri, bu muazzam çeşitliliğe katkı yapmıştır:

- *Segmentasyonun* evrimi, bazı ilkin ağızlı gruplarına vücudun farklı kısımlarını birbirinden bağımsız olarak hareket ettirme yeteneği kazandırmıştır. Bazı gruplarda yer alan türlerde, zemin üzerinde, su içerisinde ya da havada hızlı

hareket etme yeteneği kademeli olarak evrimleşmiştir.
- Bir evre ile diğeri arasında çarpıcı değişikliklerin olduğu *karmaşık yaşam döngüleri*, bireylerin farklı gelişim evrelerinde farklı kaynaklar üzerinde özelleşmelerine izin verir.
- *Parazitlik*, zaman içerisinde tekrar tekrar değişiklik geçirmiştir; ve birçok ilkin ağızlı grubu, bitkilere ve hayvanlara zarar verir.
- *Beslenmeyle ilgili çeşitli yapıların* evrimi, ilkin ağızlıların çok farklı besin kaynakları üzerinde özleşmesine izin verir. Besin kaynakları üzerinde özelleşme, şüphesiz, tür yalıtımına ve daha ileri düzeyde çeşitlenmeye izin verir.
- Avlanma, *vücut dışında yer alan sert örtülerin* (dış iskeletler ve kabuklar) gelişimini destekleyen ana seçilim baskısıdır. Bu tipte vücut örtüleri, birçok Lophotrochozoa ve Ecdysozoa gruplarında birbirlerinden bağımsız olarak gelişmiştir. Bu örtüler, koruma sağlamasına ilave olarak, yeni hareket sistemlerinin gelişiminde anahtar elemanlar olmuştur.
- *Daha iyi hareket*, avın avcılardan kaçmasına izin verir; fakat, aynı zamanda, avcıların da avlarını daha etkin bir şekilde takip etmelerine izin verir. Böylece, hayvanların evrimi, av ve avcı arasındaki karmaşık bir "silahlanma yarışı" şeklinde olmuş ve olmaya devam etmektedir.

İlkin ağızlılar arasındaki birçok büyük evrimsel eğilim, insanların da dahil olduğu grup olan kordalıları içeren ikincil ağızlılar tarafından paylaşılır. Gelecek bölümde ikincil ağızlıları inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 32.1 Bir İlkin Ağızlı Nedir?

- Protostomia ("ilkin ağızlı") üyeleri, sindirim kanalının girişinin çevresini saran anteriyörde konumlanmış beyni olan bilateral simetrik hayvanlardır. Protostomia üyelerinin blastoporu (gelişimlerinde mevcut olduğu zaman), ağza gelişir. Protostomia, iki büyük klad içermektedir: Lophotrochozoa ve Ecdysozoa. **İnceleyiniz Şekil 32.1, WEB AKTİVİTESİ 32.1 ve 32.2**
- Lophotrochozoa, genişçe çeşitlilik gösteren hayvanları içerir. Bu grup içerisinde, **lofofor** (hem besin toplamayla ve hem de gaz alışverişiyle ilgili kompleks organ), serbest yaşayan **trokofor** larvası ve spiral segmentasyon gelişmiştir. Bu özelliklerin bazıları, bazı soy hatlarında daha sonra kaybolmuştur.
- **Ecdysozoa** üyeleri, **kutiküla** olarak bilinen vücut örtüsüne sahiptir; hayvanlar kutikülayı, büyüme sırasında değiştirmek zorundadır. Bazı Ecdysozoa üyeleri, görece ince kutikülaya sahiptirler. Özellikle **eklembacaklılar** gibi diğerleri, **kitin** ile güçlendirilmiş sert kutikülaya sahiptir. Bu sert kutiküla, **dış iskelet** olarak işlev yapar. Eklembacaklılar arasında gaz alışverişi ve hareket için yeni mekanizmalar gelişmiştir. **İnceleyiniz Şekil 32.4**

### 32.2 Lophotrochozoa'nın Ana Gruplarını Birbirinden Ayırt Ettiren Özellikler Nelerdir?

- Lophotrochozoa grubu üyeleri arasında, tek açıklıklı sindirim kanalına sahip olan ve oksijen taşıma sistemi bulunmayan hayvanlardan sindirim sistemi tam olan ve vücut içerisinde kompleks taşıma sistemleri bulunan hayvanlara kadar çeşitli türler yer alır.
- Lofoforlar, solucan benzeri vücut formları ve dış kabuk, Lophotrochozoa'nın birbiriyle ilişkili olmayan birçok grubunda bulunur.
- Lophotrochozoa'nın türce en zengin grupları, **yassı solucanlar, halkalı solucanlar** ve **yumuşakçalardır.**
- Halkalı solucanlar, nemli karasal ortamlarda ve sucul ortamlarda yaşayan, çeşitlilik gösteren segmentli solucanlardır. **İnceleyiniz Şekil 32.12**
- Yumuşakçalar, ayak, manto ve iç kitle olmak üzere üç ana bölümden oluşmuş olan vücut yapı planları üzerine dayalı olarak çarpıcı biçimde evrimsel açılım geçirmişlerdir. Yumuşakçaların yaşayan dört büyük kladı –**kitonlar, midyeler, salyangozlar** ve **kafadanbacaklılar**- bu üç kısımdan oluşmuş vücut planının değişimiyle ortaya çıkan çeşitliliği ispatlamaktadır. **İnceleyiniz Şekil 32.14**

### 32.3 Ecdysozoa'nın Ana Gruplarını Birbirinden Ayırt Ettiren Özellikler Nelerdir?

- Birçok Ecdysozoa grubu, solucan benzeri vücut şekline sahiptir. Denizlerde yaşayan ve az sayıda türle temsil edilen Ecdysozoa üyeleri –**Priapulida, Kinorhyncha** ve **Loricifera**- ince kutikülaya sahiptir.
- **At kılı solucanları** son derece incedir; çoğu, larval dönemde iç parazit olarak yaşar.
- **Nematoda** ya da yuvarlak solucanlar, çok tabakalı olan kalın bir kutikülaya sahiptir. Yuvarlak solucanlar, en bol bulunan hayvan grupları arasında yer alır ve evrensel boyutta yayılış gösteren hayvan grubudur. **İnceleyiniz Şekil 32.17**
- Ecdysozoa'nın bir büyük kladı olan eklembacaklılar, çok çeşitli işlevler gören ve çift olarak bulunan eklemli üyeler geliştirmiştir. Eklembacaklılar, hem tanımlanmış olan tür sayısı bakımından ve hem de türlerin sahip oldukları birey sayısı bakımından yeryüzündeki dominant hayvanlardır.

### 32.4 Eklembacaklılar Niçin Çok Çeşitlilik Göstermektedir?

- Sert bir dış iskelet içerisine hapsedilmiş olma, eklembacaklıların avcılardan korunmasını sağladığı gibi bu iskelet hareket ederken destek de oluşturur. Kitin tarafından sağlanmış olan suya geçirimsizlik, eklembacaklıların kuru havada su kaybetmesini önler.
- Eklemli üyeler, kompleks hareketlerin meydana getirilmesine izin verir. Eklembacaklıların her segmenti, dış iskeletin iç tarafına bağlanmış olan kaslara sahiptir; bu kaslar hem segmenti ve hem de segmente bağlı olan üyeleri çalıştırır.
- Eklembacaklıların iki akraba grubu olan **Onychophora** ve **Tardigrada**, basit ve eklemsiz olan üyelere sahiptir. İlkin denizel eklembacaklılar olan **Trilobita** üyeleri, Permiyen yok oluşunda ortadan kalkmışlardır.
- **Myriapoda** üyelerinin vücudu, baş ve çok segmentli uzun bir gövde olmak üzere sadece iki bölgeye sahiptir; her gövde segmenti üye taşır. **Chelicerata** grubu üyelerinde de vücut iki bölgeye sahiptir; keliserlilerin çoğu, dört çift yürüme bacağı taşır.
- **Kabuklular,** denizlerde baskın olan eklembacaklılardır; bazıları aynı zamanda tatlısularda bulunur ve bazıları da karasal ortamlarda yaşar. Onların segmentli olan vücutları üç bölgeye (baş, thoraks ve abdomen) bölünmüştür; her bölgede farklı ve özelleşmiş olan üyeler bulunur. **İnceleyiniz Şekil 32.25**
- Hexapoda mensupları –**İnsecta** ve onların akrabaları- karasal ortamlarda baskın olan eklembacaklılardır. Kabuklular gibi, aynı vücut bölgelerine sahiptirler; fakat bunların abdominal segmentlerinde üye bulunmaz. Kanatlar ve uçabilme yeteneği, ilk olarak böcekler arasında gelişmiştir; bu yetenek, onların yeni yaşam tarzlarını işgal etmelerine izin vermiştir. **İnceleyiniz Şekil 32.26**

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdaki gruplardan hangilerinin üyeleri lofofora sahiptir?
   *a.* Phoronida, Brachiopoda ve Nematoda
   *b.* Phoronida, Brachiopoda ve Bryozoa
   *c.* Brachiopoda, Bryozoa ve yassı solucanlar
   *d.* Phoronida, Rotifera ve Bryozoa
   *e.* Rotifera, Bryozoa ve Brachiopoda
2. Aşağıdakilerden hangisi, yumuşakça vücudunun bir parçası *değildir*?
   *a.* Manto
   *b.* Ayak
   *c.* Radula
   *d.* İç kitle
   *e.* Eklemli iskelet
3. Nautilus, su içerisinde batmadan kalmasını nasıl kontrol eder?
   *a.* Kanlarındaki tuz konsantrasyonunu ayarlayarak.
   *b.* Güç kullanıp suyu mantodan dışarıya fışkırtarak.
   *c.* Suyu ve gazları, kabuğun odacıklarını içine ve dışına pompalayarak.
   *d.* Baş kısmındaki kompleks duyu organlarını kullanarak.
   *e.* Hızlı yüzerek.
4. Ecdysozoa üyelerinin dış iskeletiyle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Daima serttir ve esnemez.
   *b.* Daima ince ve esnektir.
   *c.* Larvalarda sert ve enemez, fakat erginlerde incedir.
   *d.* Türlere bağlı olarak çok ince olandan sert ve esnemez özellikte olanlara kadar değişir.
   *e.* Vücut büyüdükçe, iskelette ona uyum sağlamak için yaşam boyu büyür.
5. Yuvarlak solucanların çok bol olması ve çok çeşitlilik göstermesinin nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Hem parazitik ve hem de serbest yaşayarak çeşitli yiyeceklerle beslenmeleri.
   *b.* Dış iskeletlerini değiştirebilmeleri.
   *c.* Sahip oldukları kalın kütikülün onlara kompleks şekillerde hareket etme yeteneği vermesi.
   *d.* Vücut boşluklarının psödosölom tipte olması.
   *e.* Onların segmentli vücutlarının onlara, çok farklı yerlerde yaşama yeteneği vermesi.
6. Eklembacaklıların iskeleti aşağıdakilerden hangisinden oluşmuştur?
   *a.* Birkaç çeşit polisakkarit karışımından.
   *b.* Birkaç çeşit protein karışımından.
   *c.* Kitin adı verilen karmaşık tek bir polisakkaritten.
   *d.* Arthropodin adı verilen karmaşık tek bir proteinden.
   *e.* Protein tabakaları ile kitin adı verilen polisakkaritin karışımından
7. Aşağıdaki gruplardan hangisi, Arthropoda grubunun eklemli bacaklara sahip olmayan akrabalarıdır?
   *a.* Trilobita ve Onychophora
   *b.* Onychophora ve Tardigrada
   *c.* Trilobita ve Tardigrada
   *d.* Onychophora ve Chelicerata
   *e.* Tardigrada ve Chelicerata
8. Böceklerin vücut yapı planı, aşağıdaki hangi üç bölgeden oluşmuştur?
   *a.* Baş, abdomen ve trake
   *b.* Baş, abdomen ve sefalothoraks
   *c.* Sefalothoraks, abdomen ve trake
   *d.* Baş, thoraks ve abdomen
   *e.* Abdomen, trake ve manto
9. Eğer yumurtadan çıkan böcekler, ergine yeterince benzerlik gösteriyorsa, bu böceklerin aşağıdakilerden hangisine sahip olduğu söylenebilir?
   *a.* İnstar
   *b.* Neopterus gelişim
   *c.* Hızlandırılmış gelişim
   *d.* Yarı başkalaşım
   *e.* Tam başkalaşım
10. Aşağıdaki faktörlerden hangisi, böceklerin evrimsel başarısına çok belirgin biçimde katkı yapmıştır?
    *a.* Böcekler karasal ortamları işgal ettiklerinde benzer başka bir canlı grubunun olmaması.
    *b.* Böceklerin uçabilme yeteneklerinin olması.
    *c.* Tam başkalaşım geçirmeleri.
    *d.* Oksijeni iç vücut dokularına götürmek için yeni mekanizmaya sahip olmaları
    *e.* Yukarıdakilerin hepsi.

## TARTIŞMA

1. Segmentasyon, hayvanların evrimsel sürecinde ya birkaç kez ortaya çıkmıştır ya da hayvanların evriminde erken dönemde en azından bir kez ortaya çıkmış ve daha sonra birçok kez ortadan kalkmıştır. Segmentasyon hangi avantajları sağlar? Bu avantajları olduğuna göre, bazı hayvanlarda segmentasyon niçin kaybedilmiş olabilir?
2. Büyük yapısal yenilikler, evrimsel süreç boyunca, sadece seyrek aralıklarla ortaya çıkmıştır. İlkin ağızlıların hangi özelliklerinin ana evrimsel yenilikler olduğunu düşünürsünüz? Morfolojik özelliklerin, büyük evrimsel açılımlara yol açtığını düşünebilir misiniz?
3. Dünyada, diğer tüm türlerin toplamından daha fazla sayıda tanımlanmış ve isimlendirilmiş böcek türü vardır. Bununla birlikte, çok az sayıda böcek türü denizel ortamda yaşarlar ve bunların yaşadıkları alanlar okyanusların intertidal bölgesiyle sınırlıdır. Böceklerin okyanuslarda başarılı olmamasına hangi faktörler katkı yapmış olabilir?

## EK ARAŞTIRMA

Eğer size, Dünyadaki biyoçeşitlilik konusundaki anlayışımızı geliştirmek üzere çalışmalar yapmak üzere bir kaynak verilecek olsaydı, bu kaynağı nasıl harcardınız? Eğer böcekler ya da yuvarlak solucanlar gibi hayvanların belirli büyük gruplarını hedef olarak alsaydınız sizin araştırmanız nasıl farklı olacaktır? Sizin düşünmüş olduğunuz hangi hayvan grupları, böyle çalışmalar için en yüksek önceliğe sahip olmalıdır; ve niçin?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com SİTESİNİ ZİYARET EDİNİZ)

**Böcek Türlerinin Sayısını Tahmin Etme** Şekil 32.28'de verilmiş olan çalışmaya dayalı bu egzersizde, Panama yağmur ormanının bir hektarında (10.000 $m^2$) bulunan böcek sayısını ve Dünyada bulunan böcek türü sayısını tahmin etmek için Terry Erwin tarafından toplanmış olan verileri kullanacaksınız. Aynı zamanda, Erwin'in varsayımlarını inceleyerek onların nasıl değişebileceğini ve test edilebileceğini düşüneceksiniz.

# 33 İkincil Ağızlı Hayvanlar

## İyi ebeveynler ya da yamyamlar?

Bir kurbağa yavrusunu niçin yutar? Bu, iyi bir ebeveynlik becerisiymiş gibi görünmeyebilir; fakat Avustralya'da yaşayan bir kurbağa türünün dişi bireyleri, yumurtaları midelerinde kuluçkaya yatırarak bu yumurtadan iribaşlar çıkıncaya kadar sindirim sistemlerini devre dışı bırakırlar. Bu durum, iribaşların avcılardan emin bir yerde korunmasını sağlar ve iribaşın başkalaşım geçirinceye kadar yaşamlarını sürdürme olasılığını artırır. İnsanlar patojen olan fungusları bu kurbağaların yaşadıkları alana soktuktan sonra, bu kurbağa türü 1980'li yılların başlarında yok oldu.

Bununla birlikte, kurbağaların tümü, yavrularını midelerinde yetiştirmezler. Örneğin öküz kurbağaları, her yıl ortama binlerce yumurta bırakırlar ve yavrularına ebeveyn bakımı yoktur. Yumurtalar bir erkek kurbağa tarafından döllenir ve ondan sonra gelişmeye bırakılırlar. Yumurtalar açılarak iribaşlar çıkar ve çok küçük kurbağalar dönüşürler –eğer bunlar, başlangıçta yenmezse; bu yavruların çoğu yaşamını sürdürmez. Su içerisindeki iribaşlar, balıklar, kaplumbağalar, kuşlar, yılanlar, sucul böcekler ve diğer avcı türler tarafından yenir. Genç iribaşlar kurbağalara dönüştüğünde, gölün kenarlarında avlanan avcılar tarafından yenilebilirler. On binlerce iribaştan sadece birkaç tanesi ergin öküz kurbağasına gelişebilir; ve ortalama olarak sadece iki yavrunun, üremeyi gerçekleştirebilecek kadar yaşamını sürdürdüğü tahmin edilmektedir.

Kurbağaların pek çok türünde görülen yavru bakımıyla ilişkili karmaşık davranışlar, bu uzun olasılıkları değiştirir. Her birinin hayatta kalma şansı çok küçük olan çok fazla sayıda yavru üretmek yerine, bazı kurbağalar, her yavru için ve büyüyen genç bireylerin bakımı için daha fazla enerji harcar. Bu durum, her bir yavrunun yaşamını sürdürme ve erginleşerek üreyebilme şansını artırır –fakat her yavru için daha fazla ebeveyn yatırımı yapıldığından dolayı daha az sayıda yavru üretileceği anlamına gelir.

Midede kuluçkaya yatırma davranışına ilave olarak, ebeveyn bakımı stratejileri pek çok davranış içerir. Birçok türün dişi bireyleri, karasal yumurta kümesini yumurtalar açılıncaya kadar koruma altına alır. Başka dişiler, gelişen embriyoları ya da çevrelerindeki iribaşları, sırtlarında ya da özel kuluçka keselerinde (Güney Amerika'nın keseli kurbağasında olduğu gibi) taşır. Ebeveyn bakımı, sıklıkla, erkek ebeveynleri de kapsar. Birçok kurbağa türünün erkekleri, alışılmadık şekillerde yumurta kitlesini korur ya da gençleri taşır. Örneğin Güney Amerika'nın güneyinde yaşayan Darwin kurbağasında iribaşlar, erkeklerin ses keseleri içerisinde gelişirler. Ebeveyn bakımı, gençleri besleme



**Birisinin Yavrusunu Yemesi?**
Genç kurbağalar, *Rheobatrachus silus* türünün bir dişi bireyinin sindirim kanalından dışarıya çıkıyor; bu kurbağa, şimdi, Avustralya'da soyu tükenmiş olan bir türdür. Gebeliğin bu özgün formunda, yumurtaların açılması ve iribaşların gelişmesi, korunmuş bir yer olan annenin midesi içerisinde gerçekleşir.



**Sırta Binmek** *Flectonotus pygmeus* türünün bu dişi bireyinin gençleri, dişinin sırtındaki bir cep içerisinde gelişir. Güney Amerika'nın keseli kurbağaları isimlerini, başka bir omurgalı grubundan –kangurular gibi keseli memelilerden- alır; keseli memeliler de gelişmekte olan yavrularını keseleri içerisinde korurlar.

ve korumanın ötesine uzanabilir. Amerika'nın tropiklerinde yaşayan zehirli bazı ok kurbağalarının dişileri, her bir iribaşı, ağaçlar üzerinde epifitik olarak gelişmiş olan bitkilerin (Bromeliales takımı üyeleri) üzerinde toplanmış olan küçük su gölcüklerinden birisine taşır. Dişi, daha sonra, her bir ağaç üzerindeki "gölcüğe" döllenmemiş yumurtaları koymak üzere döner; bırakılan yumurtalar, ağaç üzerindeki o gölcükte gelişmekte olan iribaş için yiyecek olarak işlev görür.

Kurbağalar ve diğer omurgalılar, ikincil ağızlı hayvanların ana gruplarından birini oluşturur. İkincil ağızlılar, ilkin ağızlı hayvanlardan çok daha az sayıda türe sahip olmasına karşın, pek çok ekosistemdeki önemleri, çoğunlukla sergiledikleri kompleks davranışlar, gelişim biyolojisinde ve genetik çalışmalarda model organizma olarak kullanılmaları nedeniyle ikincil ağızlılara biyologlar tarafından özel bir ilgi vardır.

**BU BÖLÜMDE** Bu bölümde ilkin ağızlılarla tanışacağız ve bu grupta yer alan derisidikenliler, yarım kordalılar ve kordalılar gibi belli başlı hayvan gruplarını tanımlayacağız. Ondan sonra, kordalılar içerisinde yer alan omurgalı hayvanların evrimini ve omurgalıların yeryüzündeki birçok habitata yerleşip yaşamalarına izin veren omurgalı özelliklerini tartışacağız. Kendi türümüzün de içerisinde yer aldığı primat soy hattını, özellikle yakından inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


33.1 Bir İkincil Ağızlı Nedir?
33.2 Echinodermata ve Hemichordata'nın Belli Başlı Grupları Nelerdir?
33.3 Kordalılarda Hangi Yeni Özellikler Gelişmiştir?
33.4 Omurgalılar Karasal Ortama Nasıl Yerleşmişlerdir?
33.5 Primatları Hangi Özellikler Karakterize Eder?


# 33.1 Bir İkincil Ağızlı Nedir?

Sizin ve bir denizkestanesinin ikincil ağızlı olduğunu öğrenmeniz sizin için sürpriz olabilir. Ergin denizyıldızları, denizkestaneleri ve denizhıyarları-en bildik derisidikenliler-omurgalılardan (balıklar, kurbağalar, kertenkeleler, kuşlar ve memeliler) öylesine farklı görünürler ki bu hayvanların tümünün birbiriyle yakından akraba olduğuna inanmak zor olabilir. Tüm ikincil ağızlıların ortak bir atayı paylaştığına ve ilkin ağızlılarla paylaşmadığına ilişkin kanıtlar arasında erken dönemdeki ortak gelişim tarzları, gen sekanslarının filogenetik analizleri ve ergin hayvanlarda görülmeyen etmenler yer alır.

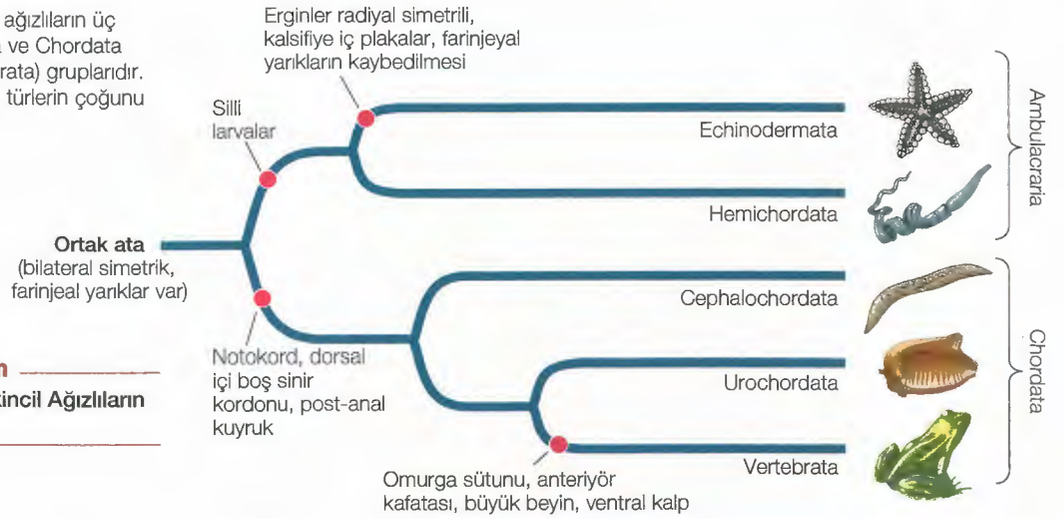
Tarihsel olarak, ikincil ağızlılar, gelişimle ilgili üç özellik tarafından karakterize edilirler:

- Radyal segmentasyon
- Embriyoda, blastoporun zıt ucunda ağzın oluşması (bu olay, bu hayvanlara ikincil ağızlılar ismini verir); blastopor, ikincil ağızlılarda anüse gelişir (bakınız Şekil 31.2)
- Sölom oluşumunun, ilkin ağızlılardaki gibi mezodermin yarılmasıyla değil, gastrula boşluğundan tomurcuklanan mezodermal ceplerden ortaya çıkması.

Radyal segmentasyon, sadece ikincil ağızlılara özgü değildir; Bölüm 31'de not edildiği gibi, bu olayın bilateral simetrili hayvanlar için atasal bir durum olduğu düşünülmektedir. Gerçektende, şimdi ilkin ağızlı olduğu bilinen bazı gruplar, gelişim tarzları kordalılarınkine ve derisidikenlilerinkine benzerlik gösterdiğinden bir zamanlar ikincil ağızlı olarak düşünülmüştü. Blastoporun anüse gelişmesi olayı da ikincil ağızlılar için türemiş özellik olmaktan ziyade, bilateral simetrili hayvanlar için atasal bir durum olabilir. Günümüzde, derisidikenliler, yarım kordalılar ve kordalılar (şimdi, tüm ikincil ağızlıları kapsayan gruplar) tarafından paylaşılan evrimsel akrabalık ilişkileri için en kuvvetli destekler, birçok farklı genin DNA sekanslarının filogenetik analizlerinden gelmektedir.

İkincil ağızlılar ilkin ağızlılardan çok daha az sayıda tür içermelerine karşın (bakınız Tablo 31.1), ikincil ağızlılara özel bir ilgimiz vardır; çünkü biz, bu kladın üyeleriyiz. İkincil ağızlılar, ekosistemlerin özelliklerini güçlü bir şekilde etkileyen birçok iri hayvan türünü içerdiğinden dolayı da ilgi alanımız içerisindedirler. İkincil ağızlı olan birçok tür, biyolojinin tüm alanlarında kapsamlı bir şekilde çalışılmıştır. Bu bölümün açılış kısmında tanımlanmış olan ebeveynler tarafından yavru bakımı gibi karmaşık davranışlar, özellikle, bazı ikincil ağızlı hayvan türleri arasında çok iyi gelişmiştir.

**33.1 İkincil Ağızlıların Filogenisi** İkincil ağızlıların üç ana grubu, Hemichordata, Echinodermata ve Chordata (Cephalochordata, Urochordata ve Vertebrata) gruplarıdır. Derisidikenliler ve omurgalılar, tanımlanmış türlerin çoğunu içerir.




**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 33.1 • İkincil Ağızlıların Filogenisi**

Yaşayan ikincil ağızlılar, üç farklı kladdan oluşur (**Şekil 33.1**):

- *Echinodermata*: denizyıldızları, denizkestaneleri ve onların akrabaları
- *Hemichordata*: palamut solucanları ve Pterobranchia üyeleri
- *Chordata*: tünikatlar, batraklar ve omurgalılar

İkincil ağızlıların tümü, triploblastik olan sölomlu hayvanlardır (bakınız Şekil 31.4C). İskeletleri, eğer mevcutsa, dış iskeletten ziyade iç iskelet şeklindedir. Bazı türler, segmentli vücuda sahiptir, fakat bu segmentler, halkalı solucanlarda ve eklembacaklılardakine göre daha az belirgindir.

Bilim insanları, Çin'deki 520 milyon yıllık kayaçlar içerisinde yakın zamanda keşfedilmiş olan fosillerden günümüzde yaşayan ikincil ağızlıların ataları hakkındaki çok fazla bilgi edinmiştir. Bu erken ikincil ağızlıların bazıları, günümüzdeki derisidikenlilerininkine benzerlik gösteren bir iskelete sahipti; fakat onlar, farinjeyal yarıklara ve bilateral simetriye sahipti. Erken ikincil ağızlıların bir başka grubu olan *Yunnanozoa* üyeleri, Çin'in Yunnan eyaletinde keşfedilmiştir. Fosil olarak iyi korunmuş olan bu hayvanlar, büyük bir ağza, altı çift dış solungaca ve hafif bir kütikül taşıyan segmentli posteriyör vücut bölümüne sahiptir (**Şekil 33.2**).

*Yunnanozoon lividum*




**33.2 Atasal İkincil Ağızlılar Dış Solungaçlara Sahipti** Soyu tükenmiş Yunnanozoa üyeleri, ikincil ağızlıların tümünün atası olabilir. Kambriyen yaşıtlı bu fosil, altı çift dış solungaca ve bu hayvanları karakterize eden posteriyor kısmı segmentli vücuda sahiptir.

Bu fosil hayvanların özellikleri, yaşayan türlerin filogenetik analizlerden elde edilen bulguları desteklemektedir; fosillerin özellikleri, erken ikincil ağızlıların bilateral simetrili olduklarını ve içerisinden suyun aktığı yarıkların yer aldığı farinkse sahip olan segmentli hayvanlar olduklarını göstermektedir. Derisidikenliler, ergin dönemlerinde kendilerine özgün bir simetri (vücut kısımları, beşli radyal eksenler boyunca dizilim gösterir) geliştirirken diğer ikincil ağızlı türleri, atasal bilateral simetriyi korumuştur.

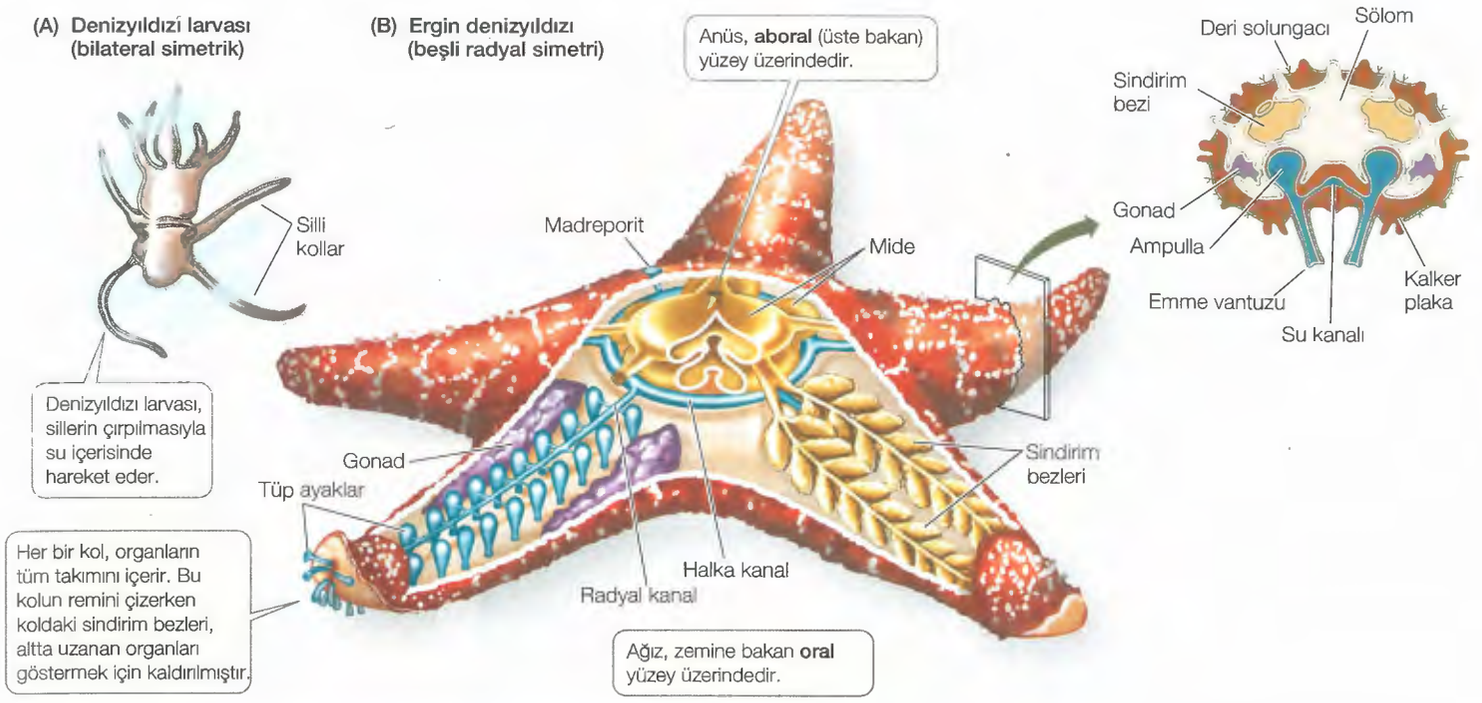
## 33.1 ÖZET

**İkincil ağızlılar, derisidikenlileri, yarım kordalıları ve kordalıları içerir. Bu grupların ortak atası, gelişimlerinin benzerlik göstermesiyle ve DNA sekanslarının filogenetik analizleriyle desteklenir.**

- En ilkin ikincil ağızlıların gelişimlerinde ortak olan üç özellik nelerdir? **Bakınız s. 693**
- Radyal segmentasyon, ikincil ağızlıların monofiletik olduğunu göstermede niçin artık kanıt olarak düşünülmemektedir? **Bakınız s.693**

## 33.2 Echinodermata ve Hemichordata'nın Belli Başlı Grupları Nelerdir?

Derisidikenlilerin 23 ana grubu içerisinde yer alan 13.000 civarındaki türü, onların fosil kalıntılardan tanımlanmıştır. Onlar, muhtemelen, sadece küçük bir bölümü günümüzde yaşamaktadır. Fosillerden bilinen 23 ana gruptan sadece 6 tanesi günümüzde yaşayan türler tarafından temsil edilmektedir; Dünya tarihinde ortaya çıkmış kitlesel ortadan kalkma periyotları boyunca birçok klad yok olmuştur. Derisidikenlilerin 7.000 civarındaki yaşayan türlerinin nerdeyse tümü, sadece denizel ortamlarda yaşamaktadır. Hemichordata grubu, daha az sayıda yaşayan türe sahiptir ve bilinen tür sayısı sadece 100 kadardır.




**33.3 Derisidikenliler Larval Dönemde Bilateral Simetrik Fakat Ergin Dönemde Radyal Simetriktir** (A) Bir denizyıldızının silli larvası, bilateral simetriye sahiptir. Hemichordata üyeleri, benzer larvaya sahiptir. (B) Radyal simetriye sahip olan ergin denizyıldızı, derisidikenlilerin su damar sisteminin kanallarını, tüp ayaklarını ve kalsifiye olmuş iç iskeletini sergiler. Vücudun yönelimi, anteriyor-posteriyor olmaktan çok oral-aboral olacak şekildedir.

Echinodermata ve Hemichordata (birlikte *Ambulacraria* olarak bilinirler) grupları, bilateral simetrik silli larvaya sahiptir (**Şekil 33.3A**). Hemichordata'nın ergin bireyleri de bilateral simetriktir. Ancak, derisidikenliler ergin bireylere geliştiklerinde köklü bir değişiklik geçirirler (**Şekil 33.3B**), bu gelişim sürecinde bilateral simetrik olan larva, **pentaradyal simetriye** (beş ya da beşin katları şeklindeki simetri) sahip olan bir ergine değişir. Derisidikenlilerin, radyal simetriye sahip hayvanlar için tipik olduğu gibi, baş kısmı yoktur ve birçok yöne aynı mükemmellikte yavaşça hareket ederler. Derisi dikenliler, anteriyör-posteriyör (baş-kuyruk) ve dorsal-ventral (sırt-karın) vücut organizasyonuna sahip olmaktan ziyade bir *oral* tarafa (ağzı içeren) ve ona zıt olan bir *aboral* tarafa (anüsü içeren) sahiptir.

## Derisidikenliler özgün yapısal özelliklere sahiptir

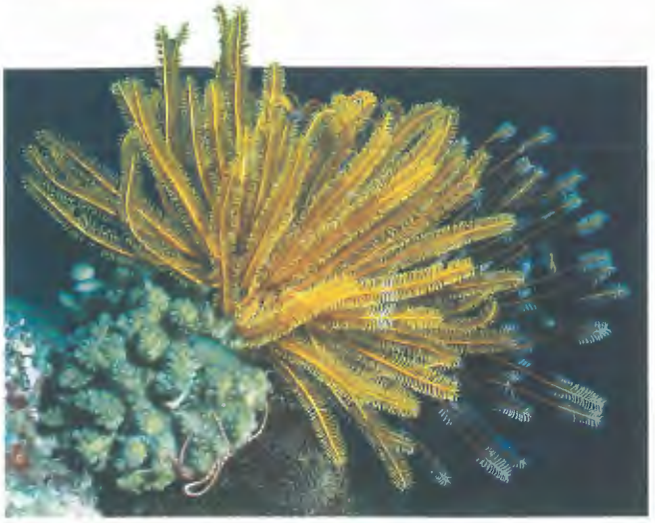



Beşli radyal simetriye sahip olmalarının yanı sıra, ergin derisidikenliler özgün iki yapısal özelliğe daha sahiptirler. Bunlardan biri, kalsifiye olmuş iç plakaları örten deri ve kaslardan oluşmuş ince bir tabakadan meydana gelmiş bir sistemdir. Çoğu derisidikenlinin kalsifiye olmuş plakaları, kalındır ve bu plakalar bir *iç iskelet* oluşturmak üzere tüm vücut içerisinde kaynaşmıştır. Diğer özgün özellik, **su damar sistemidir**; içerisi su dolu kanallardan oluşmuş ağ, **tüp ayak** adı verilen uzantılara uzanmaktadır. Bu sistem, gaz alışverişinde, harekette ve beslenmede işlev görür (bakınız Şekil 33.3B). Deniz suyu, *madreporit* adı verilen delikli bir yapıdan sistem içerisine girer. Taş kanal adı verilen kalsifiye olmuş bir kanal, madreporitten *halka kanala* uzanır; halka kanal *özefagusun* (ağızdan mideye uzanan boru) etrafını çevirir. Halka kanaldan dallanmış olan *radyal kanallar*, kollar boyunca (kollara sahip olan türlerde) uzanarak tüp ayaklarla bağlantı kurar. Derisidikenliler tüp ayaklarını, hareket etmek ve avı yakalamak için çok farklı şekillerde kullanırlar. Bu yapısal yeniliklerin çeşitli şekillerde değişikliğe uğratılması, çok farklı hayvanların ortaya çıkmasıyla sonuçlanmıştır.

Derisidikenlilerin varlığını sürdüren bir büyük kladının üyeleri olan *Crinoidea* üyeleri (denizlaleleri ve tüy yıldızlar), günümüzden 300-500 milyon yıl öncesinde daha bol ve tür bakımından daha zengindi. Günümüzde yaşayan 80 civarında denizlalesi türü vardır; bunların çoğu, zemine bir sap aracılığıyla bağlı olarak yaşayan sesil organizmalardır. Tüy yıldızlar (**Şekil 33.4A**), kendilerinin sınırlı olarak hareket etmesine izin veren esnek üyeleriyle zemine tutunurlar. Tüy yıldızların, yaklaşık olarak 600 civarında yaşayan türü tanımlanmıştır.

Zemine bağlı olarak yaşayan Crinoidea üyelerinin çoğunun aksine, yaşayan derisidikenlilerin çoğu, hareketlidir. Hareket eden derisidikenlilerin iki ana grubu, *Echinozoa* (denizkestaneleri ve denizhıyarları) ve *Asterozoa* (denizyıldızları ve yılan yıldızları) gruplarıdır. Denizkestaneleri, küre şeklinde bir biçime sahiptirler ve kolları yoktur (**Şekil 33.4B**). Denizkestanelerinin vücudu dikenlerle kaplıdır; bu dikenler, altta yer alan iskelete top-ve-soket tarzında eklem oluşturarak bağlanır. Bu eklemler, dikenlerin uçlarının dokunulan bir noktaya doğru toplanmasını sağlamak üzere dikenlerin hareket etmesine izin verir. Dikenlerin büyüklüğü ve biçimi, değişir ve hareket için kullanılabilirler; bazıları ise zehirli madde üretebilir. Dikenler, denizkestaneleri için etkin koruma sağlar. Kum dolarları, denizkestanelerinin yassılmış, disk biçiminde vücuda sahip olan akrabalarıdır.

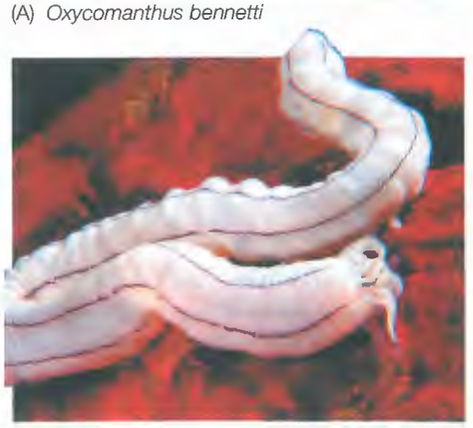
Denizhıyarları da kollardan yoksundur; ve bu hayvanların vücutları bir derisidikenli için tipik olmayan bir şekilde yöne-



(A) *Oxycomanthus bennetti*



(B) *Sphaerechinus granularis*



(C) *Synaptula* sp.



(D) *Asterias rubens*



(E) *Ophiothrix spiculata*

**33.4 Derisidikenlilerdeki Çeşitlilik** (A) Bu altın tüy yıldızın esnek kolları, açıkça görünmektedir. (B) Denizkestanesi, dünyadaki okyanusların gelgit zonunda yer alan alglerle beslenen önemli tüketicilerdendir. (C) Denizhıyarları, derisidikenliler arasında ağız ve anüsü, oral-aboral yönelimden ziyade anteriyör-posteriyor konumda konumlanmış yegane hayvanlardır. (D) Denizyıldızları, midyelerin önemli avcılarıdır. Tüp ayaklarının üzerindeki vantuz şeklinde uçlar denizyıldızının hem midyenin kabuklarını kavramasına ve hem de onları çekerek açmasına izin verir. (E) Yılan yıldızının kolları, sert fakat birbiriyle eklemli olan plakalardan oluşmuştur.

lim göstermiştir (**Şekil 33.4C**). Bu hayvanlarda ağız anteriyörde ve anüs posteriyörde konumlanmış (önde ve geride) olup diğer derisidikenlilerdeki gibi oral ve aboral (üstte ve altta) konumlu değildir. Denizhıyarları tüp ayaklarının çoğunu, hareket için değil öncelikli olarak zemine tutunmak için kullanırlar.

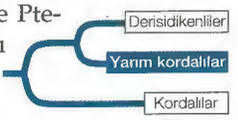
Denizyıldızları, en tanıdık derisidikenlilerdir (**Şekil 33.4D**). Onların gonadları ve sindirim organları, Şekil 33.3B'de gösterilmiş olduğu gibi kolların içerisinde yer alır. Bu hayvanların tüp ayakları, hareket, gaz alışverişi ve tutunma organları olarak hizmet eder. Bir denizyıldızının her bir tüp ayağı, içte yer alan bir *ampulla* ile dışta yer alan ve zemine tutunabilen bir emme vantuzundan oluşmuştur; bu iki yapı kaslı bir tüp ile birbirine bağlanır. Tüp ayak, tüpün dairesel ve uzunlamasına kasların kasılıp gevşemesiyle hareket ettirilir. Yılan yıldızları, yapısal olarak denizyıldızlarına benzerlik gösterir; fakat onların esnek olan kolları, eklemli sert plakalardan meydana gelmiştir (**Şekil 33.4E**).

Derisidikenliler, avı yakalamak için tüp ayaklarını çok çeşitli şekillerde kullanırlar. Örneğin, denizlaleleri, kollarını geçen su akıntısına doğru yönlendirerek beslenirler. Daha sonra, yiyecek partikülleri, mukus salgılayan bezlerle kaplı olan tüp ayaklara çarpar ve onlara yapışır. Tüp ayaklar, bu partikülleri kolların içerisindeki oluklara nakleder ve oluklardaki siller sayesinde yiyecekler ağza taşınır. Denizhıyarları, yiyecekleri anteriyörde yer alan tüp ayaklarla yakalar; bu ayaklar, ağızdan dışarıya çıkartılabilen büyük, tüylü ve yapışkan tentaküller şeklinde değişikliğe uğramıştır. Denizhıyarı, periyodik olarak tentakülleri içeriye çekerek onların üzerine yapışmış olan maddeleri sıyırıp alır ve sindirir.

Birçok denizyıldızı tüp ayaklarını, poliketler, salyangozlar, midyeler, yengeçler ve balıklar gibi avları yakalamada kullanır. Bir denizyıldızı, aynı anda, yüzlerce tüp ayağını çalıştırarak, kollarıyla bir midyeyi yakalar ve kollarındaki tüp ayakları sayesinde ava tutunur; kollarındaki kasların düzenli olarak kasılmasıyla, midyenin kabuğunun kapalı kalmasını sağlayan kasları gittikçe yorar (bakınız Şekil 33.4D). Denizyıldızı, midye üzerinden beslenmek için, midesini ağzından dışarıya çıkarır ve midyenin kabuğunun iki kapağı arasındaki dar alana yerleştirir. Ondan sonra, denizyıldızının midesi, avı sindirecek enzimler salgılar.

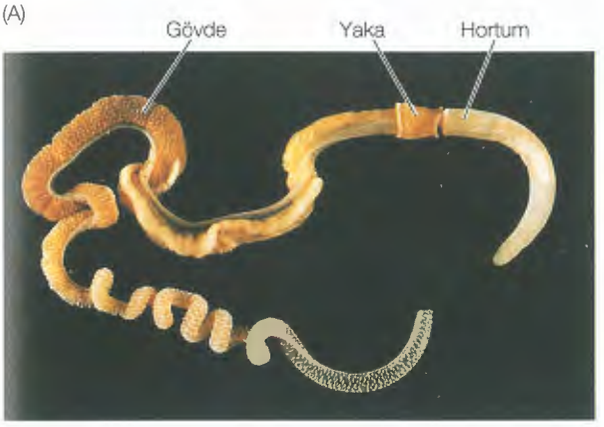
Denizkestanelerinin çoğu, alglerle beslenir; bu hayvanlar, planktonik algleri tüp ayaklarıyla yakalarlar ya da törpüleyici karmaşık bir yapı ile algleri kayalar üzerinden kazıyarak alırlar. İki bin civarında türe sahip olan yılan yıldızlarının çoğu, sedimentlerin üst tabakalarındaki partikülleri yiyerek ve onlardan elde ettikleri organik maddeleri özümseyerek beslenir; ancak bazı yılan yıldızı türleri, sudan organik partikülleri süzüp alarak ve diğer küçük hayvanları yakalayarak beslenmektedir.

### Hemichordata üyeleri, denizlerde yaşayan solucan benzeri ikincil ağızlılardır



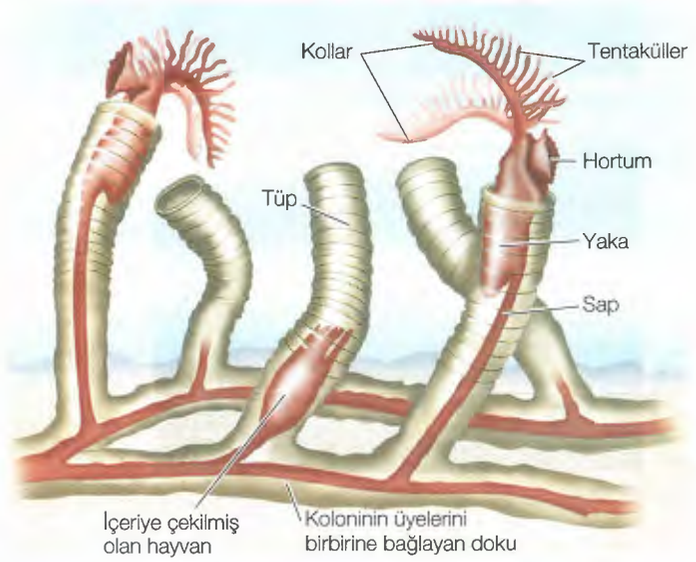

Yarım kordalılar –palamut solucanları ve Pterobranchia üyeleri- *hortum, yaka* (ağzı taşır) ve *gövde* (diğer vücut kısımlarını içerir) olmak üzere üç ana kısımdan oluşmuş bir vücuda sahiptirler. *Palamut solucanlarının* bilinen 70 türü vardır ve vücut uzunlukları 2 metreye ulaşabilir (**Şekil 33.5A**). Bu hayvanlar, çamurlu ve kumlu deniz sedimentleri içerisindeki oyuklarda yaşarlar. Bir palamut solucanının sindirim kanalı, önde ağız, ağzın gerisinde kaslı *farinks* ve *bağırsaktan* oluşmuştur. Farinks, bir takım *farinjeal yarıklarla* dışarıya açılır; farinjeal yarıklardan su dışarıya çıkabilir. Farinjeyal yarıkların çevresinde yer alan oldukça fazla damarlanmış olan doku, gaz alışveriş aygıtı olarak hizmet eder. Palamut solucanları, suyu ağız içerisine ve farinjeyal yarıklardan dışarıya pompalamak suretiyle solunumlarını gerçekleştirir. Bu hayvanlar, büyük hortumları ile avlarını yakalarlar; hortumun yüzeyi, sediment içerisindeki küçük organizmaların yapışmasını sağlayan mukus ile kaplıdır. Mukus ve ona yapışmış olan av, sillerin hareketiyle ağza gönderilir. Yemek borusunda, iplik gibi bir kitle şeklinde sıkılaştırılmış olan yiyecek yüklü mukus, sillerin hareketiyle sindirim kanalı boyunca hareket ettirilir.

(A)




*Saccoglossus kowalevskii*

(B)




**33.5 Yarım Kordalılar** (A) Palamut solucanının hortumu, zemini delmek için değişikliğe uğramıştır. (B) Bir Pterobranchia kolonisinin yapısı.

*Pterobranchia* grubunun günümüzde yaşayan 30 türü, hortumları tarafından salgılanan tüpler içerisinde bir yere bağlı olarak yaşayan 12 milimetre uzunluğa sahip denizel hayvanlardır. Bazı türler, bireysel olarak yaşar; diğerleri ise birbirleriyle birleşmiş bireylerden oluşan koloniler meydana getirir (**Şekil 33.5B**). Hortumun gerisinde yer alan yakanın herhangi bir yerinden bir ile 9 çift arasında kol çıkar. Bu kollar, avı yakalamada ve gaz alışverişinde işlev gören uzun tentaküllere sahiptir.

## 33.2 ÖZET

**Derisidikenliler, kalsifiye olmuş plakalardan oluşmuş iç iskelete ve kendilerine özgün su damar sistemine sahiptir. Hemichordata üyeleri, bilateral simetrik bir vücuda sahiptir ve vücutları üç kısma bölünmüştür: hortum, yaka ve gövde.**

- Derisidikenliler yiyecekleri elde etmek için tüp ayaklarını nasıl kullanırlar? **Bakınız s. 696**
- Hemichordata üyeleri, yiyecekleri nasıl elde ederler? **Bakınız s.697**

Bizimle uzak akraba olan ikincil ağızlı gruplarını tanımlamış bulunuyoruz. Şimdi dikkatimizi, insanların ait olduğu klad olan kordalılar üzerine çevireceğiz.

## 33.3 Kordalılarda Hangi Yeni Özellikler Gelişmiştir?

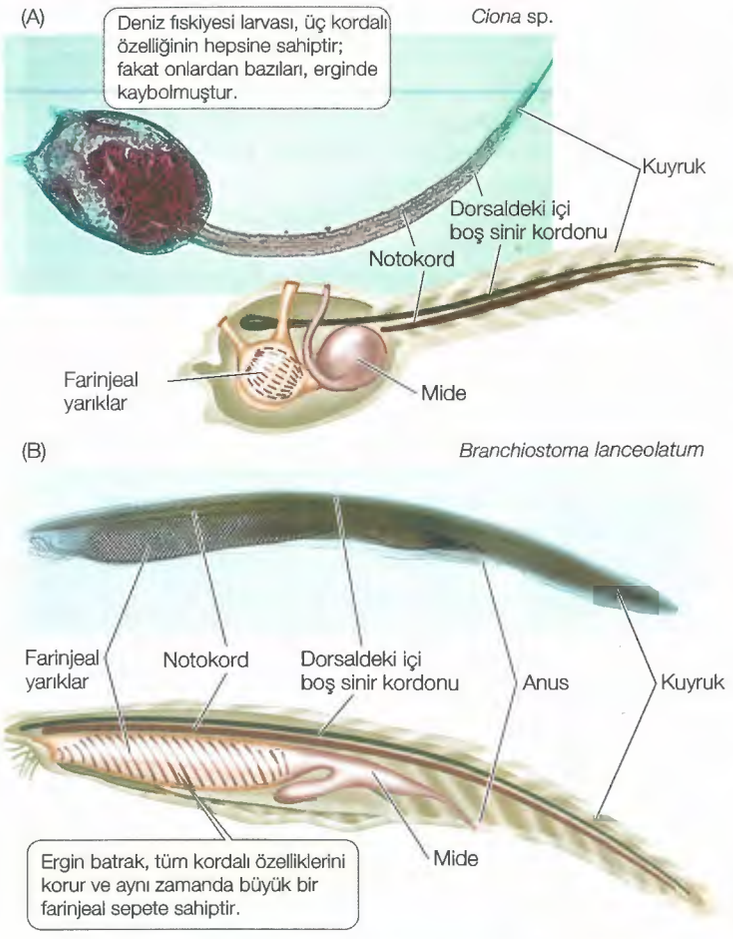
Ergin olan hayvanların incelenmesinden derisidikenliler ile kordalıların ortak bir atayı paylaştıklarını söylemek zordur. Bazı kordalı grupları arasındaki evrimsel akrabalık ilişkileri, hemen belli olmaz. Hem kordalılar arasındaki ve hem de kordalılarla derisidikenliler arasındaki evrimsel akrabalık ilişkilerini ortaya koyan özellikler, öncelikle larvalarda görülür –başka bir deyişle, erken gelişim evreleri boyunca onların evrimsel akrabalık ilişkileri açıkça görülmektedir.

Kordalıların üç tane ana kladı vardır: **Cephalochordata, Urochordata** ve **Vertebrata** (bakınız Şekil 33.1). Urochordata'nın 3.000, Vertebrata'nın 62.000 ve Cephalochordata'nın sadece 30 tane yaşayan türü vardır.

Ergin olan kordalılar, biçim bakımından büyük değişiklik gösteririler; fakat kordalıların hepsi, gelişimlerinin bazı evrelerinde aşağıdaki türemiş yapıları sergilerler (**Şekil 33.6**).

- Dorsalde yer alan içi boş sinir kordonu
- Anüsün ötesinde uzanan bir kuyruk
- Notokord adı verilen dorsalde uzanan destekleyici çubuk

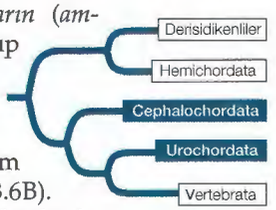
**Notokord** en ayırt edici kordalı özelliğidir. Notokord, iri hücrelerden oluşmuş bir özden meydana gelmiştir; bu hücrelerin içerisindeki kofullar, turgor yaratan sıvı ile doludur ve bu sıvı notokordu sert fakat esnek yapar. Urochordata mensuplarındaki notokord, ergin evreye geçerken metamorfoz sırasında kaybedilir. Çoğu omurgalı türünde, vücuda destek sağlayan iskelet yapıları gelişim sırasında notokordun yerini alır.




**33.6 Kordalıların Anahtar Özellikleri, Erken Gelişim Evrelerinde Daha Belirgin Olarak Görülür** Hem Urochordata üyesi olan deniz fıskiyelerinin ve hem de Cephalochordata üyesi olan batrakların farinjeal yarıkları, farinjeal sepete gelişir. (A) Deniz fıskiyesi larvası (fakat ergini değil), kordalıların üç özelliğini de gösterir: dorsalde içi boş sinir kordonu, posta anal kuyruk ve notokord. (B) Kordalılara ait olan bu üç sinapomorfinin hepsi, ergin batrakta varlığını sürdürür.

Atasal farinjeal yarıklar (bu grubun bir türemiş özelliği değil), kordalıların bazı gelişim evrelerinde mevcuttur; fakat çoğunlukla erginlerde kaybolmuştur. Farinjeyal yarıkların çevresinde gelişen *farinks*, kordalı olan atalarda oksijen alınmasında, karbondioksitin atılmasında ve suyun atılmasında (palamut solucanlarında olduğu gibi) işlev görür. Farinks, kordalıların bazı türlerinde çok genişlemiştir (Şekil 33.6B'deki batrağın *farinjeyal sepetinde* olduğu gibi); fakat diğerlerinde kaybedilmiştir.

## Cephalochordata ve Urochordata üyelerinin çoğunun erginleri zemine bağlı olarak yaşar




Cephalochordata'nın ya da *batrakların* (*amfiöksüsler*) 30 kadar türü mevcut olup uzunlukları nadiren 5 santimetreyi aşan küçük hayvanlardır. Vücuda destek sağlayan notokord, onların yaşamları boyunca vücudun tüm uzunluğunca uzanır (bakınız Şekil 33.6B). Batraklar, dünya genelinde sığ denizel sularda ve acı sularda bulunurlar. Bu hayvanlar zamanlarının çoğunu, kumlar içerisine gömülüp başlarını sedimentlerden dışarıya uzatmış olarak geçirirler; fakat aynı zamanda yüzebilirler. Batraklar, farinjeyal sepetleriyle sudan avlarını süzerler. Üreme dönemi boyunca erkeklerin ve dişilerin gonadları, büyük ölçüde büyür. Yumurta dökme döneminde, gonadların duvarları yırtılır, yumurtalar ve spermler su içerisine salınır ve döllenme su içerisinde gerçekleşir.

Urochordata'nın üç büyük grubunun –Ascidiacea, Thaliacea ve Larvacea- tüm üyeleri, denizel hayvanlardır. Urochordata üyelerinin bilinen türlerinin yüzde 90'nından fazlası *Ascidiacea* grubuna (deniz fıskiyeleri) aittir. Ascidiacea bireylerinin uzunlukları 1 milimetreden 60 santimetreye kadar değişir. Bazı türleri, kurucu tek bir bireyin eşeysiz olarak tomurcuklanmasıyla koloniler oluşturur. Kolonilerin çapı, birkaç metre olabilir. Ascidiacea'ya ait ergin bir bireyin torba şeklindeki vücudu, dayanıklı bir tünik tarafından kuşatılmıştır; böyle bir kılıfın bulunması bu gruba "tunicata" adı verilmesine yol açar (**Şekil 33.7A**). Bu kılıf, proteinden ve epidermis hücreleri tarafından salgılanan kompleks bir polisakkaritten meydana gelir. Ascidiacea üyelerinin farinksi, farinks sepeti şeklinde genişlemiştir ve kendisinden geçen sudan avları süzer.

Ascidiacea larvaları farinjeyal yarıklarına ilave olarak, dorsalde yer alan içi boş bir sinir kordonuna ve büyük ölçüde kuyruk bölgesiyle sınırlanmış olan bir notokorda sahiptir. Notokordu çevreleyen kas bantları, vücuda destek sağlar. Çoğu türün larvaları, plankton içerisinde kısa bir süre yüzdükten



(A) *Clavelina dellavallei* — 1 cm



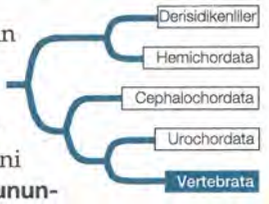
(B) *Pegea socia* — 1 cm

**33.7 Ergin Urochordata Üyeleri** (A) Şeffaf kılıf (tunik) ve farinjeal sepet, bu deniz fıskiyesinde ya da tünikatında belirgin olarak görülmektedir. (B) Thaliacea (salpalar) üyelerinin zincir benzeri kolonisi, tropikal sularda yüzmektedir.

sonra, denizin tabanına yerleşir ve sesil olarak yaşayan erginlere dönüşürler. İribaşa benzerlik gösteren yüzücü larvalar, Ascidiacea ve Vertebrata arasında yakın bir evrimsel akrabalık ilişkisi olduğunu göstermektedir (bakınız Şekil 22.6).

*Thaliacea* üyeleri (salpalar), tek başına ya da uzunluğu birkaç metreyi bulan zincir benzeri koloniler şeklinde yaşarlar (**Şekil 33.7B**). Bu hayvanlar, tropik ve subtropik okyanuslarda 1.500 metreye kadar tüm derinliklerde yüzerler. *Larvacea* üyeleri, notokordlarını ve dorsalde yer alan içi boş sinir kordonunu tüm yaşamaları boyunca koruyan tek başına yaşayan planktonik hayvanlardır. Larvacea üyelerinin çoğu, 5 milimetreden daha kısadır; fakat derin okyanusların tabanına yakın yaşayan bazı türler, mukustan oluşmuş oldukça zarif koruyucu kılıflar oluşturur; bunların genişliği bir metreden fazla olabilir. Bu hayvanlar, mukus "evcikleri" içerisinde özenle oluşturdukları filtrelerle suda batan organik partikülleri (onların birincil yiyecek kaynağı) yakalarlar. Eski "evcik", partiküllerin fazlalığı nedeniyle tıkandığı zaman, hayvan yeni bir evcik yapar.

### Dorsalde yer alan destekleyici bir yapı, omurgalılarda notokordun yerini alır



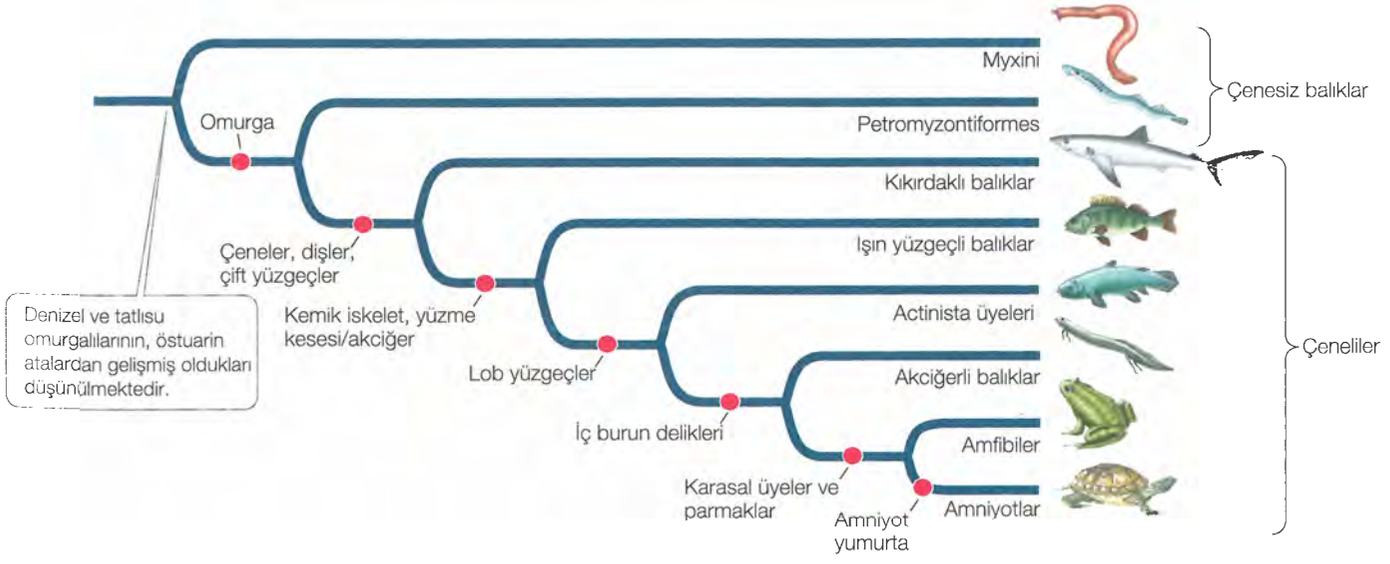

Kordalıların bir grubunda, vücudun dorsalinde yeni bir destekleyici yapı gelişmiştir. **Vertebrata** grubu, ismini, gelişimin erken döneminde asıl destekleyici yapı olan notokordun yerini alan dorsaldeki eklemli **omurga sütunundan** alır (**Şekil 33.8**).

Omurgası olamayan ikincil ağızlıların tümü (Hemichordata, Echinodermata, Cephalochordata ve Urochordata) büyük ölçüde ya da esasen denizel hayvanlardır. Omurgalılara giden soy hattının, muhtemelen estuarin ortamda (tatlısuyun tuzlu suyla karşılaştığı nehir ağızlarında) olmak üzere okyanuslarda evrimleşmiş olduğu düşünülmektedir. Omurgalılar, denizlere, tatlısulara, karasal ortamlara ve hava ortamlarına yayılmışlardır.

*Myxini* üyeleri, birçok biyolog tarafından artakalan diğer omurgalıların kardeş grubu olarak düşünülür (Şekil 33.8'de görüldüğü gibi). Myxini grubu üyeleri (**Şekil 33.9A**), üç tane küçük yardımcı kalbin yer aldığı (tek ve büyük bir kalbin yerine) zayıf bir dolaşım sistemine, kısmi bir *cranium* ya da kafatasına (diğer omurgalıların beyninin iki ana bölgesi olan *cerebrum* ve *cerebellum* kısımlarını içermez) sahiptir, çeneleri ve mideleri yoktur. Bu hayvanlar, aynı zamanda, birbirinden ayrı, eklemli omurlardan da yoksundur ve kıkırdaktan oluşmuş bir iskelete sahiptirler. Onun için, bazı biyologlar Myxini grubunu, omurgalı olarak düşünmez; ve Myxini ve Vertebrata gruplarını topluca belirtmek için *Craniata* terimini kullanırlar. Bununla birlikte bazı gen sekansı analizleri, Myxini grubunun omurgalı olan Petromyzontiformes grubuna daha yakından ilişkili olabileceğini göstermektedir (**Şekil 33.9B**); bu filogenetik düzenlemede, iki grup birlikte *Cyclostomata* ("yuvarlak ağızlılar") olarak adlandırılır. Eğer gerçekte, Myxini ve Petromyzontiformes, bir monofiletik grup oluşturuyorsa, o zaman, Myxini grubu evrimsel süreçte belli başlı omurgalı morfolojik özelliklerinin çoğunu ikincil olarak kaybetmiş olması gerekir.

Myxini grubunun bilinen 58 türü, savunma amaçlı çok fazla miktarda mukus üreten ve bu yönüyle alışılmadık olan denizel hayvanlardır. Bu hayvanlar, hemen hemen kördür ve yiyeceklerini saptamak için, büyük ölçüde, ağızlarının etrafında yer alan dört çift duyu tentakülüne güvenirler. Bu hayvanların çeneleri olmamasına karşın, diş şeklindeki çıkıntılarla donatılmış olan dil şeklinde bir yapıyı, ölü organizmaları yırtıp parçalamada; ve bu hayvanların genel avları olan poliket solucanları yakalamada kullanabilirler. Myxini üyeleri, doğrudan gelişim gösterir (larvaları yoktur); ve bireyler yıldan yıla cinsiyet değiştirebilirler (erkekten dişiye ya da bunun tersi).

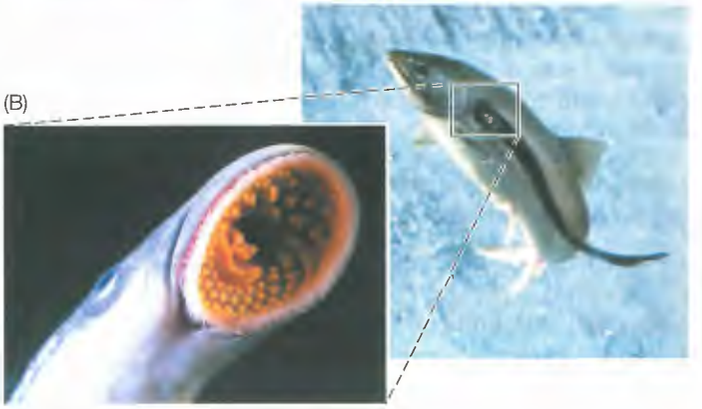
Petromyzontiformes grubunun yaklaşık 50 türü vardır; bu türler ya tatlısularda ya da denizlerin kıyılarındaki tuzlu sularda yaşarlar ve üremek için tatlısulara geçerler. Myxini ve Petromyzontiformes türleri, yüzeysel olarak birbirlerine ben-




**33.8 Yaşayan Omurgalıların Filogenisi** Bu filogenetik ağaç, omurgalıların belli başlı grupları arasındaki bazı anahtar yeniliklerin evrimini göstermektedir.




*Eptatretus stoutii*




*Petromyzon marinus*

**33.9 Günümüz Çenesiz Balıkları** (A) Myxini üyeleri, okyanus zeminindeki çamuru delerek oradan küçük avları elde eder. Bu hayvanlar, aynı zamanda, ölmüş ya da ölmekte olan balıkların leşlerini yerler. Körelmeye yüz tutmuş gözlere sahip olan bu hayvanlara, bu özellikleri nedeniyle yanlış olarak "kör yılanlar" denmektedir. (B) Deniz dokuz gözlüleri, yaşayan balıkların vücutlarına tutunan dış parazitler olup çenesiz olan büyük ağızlarını balıktan kan emmede kullanırlar. Hem tatlısularda ve hem de tuzlu sularda yaşarlar; bir somon balığına tutunan birey, aynen somon balıklarının yapacağı gibi onunla birlikte üreme yerine geri döner.

zerlik göstermesine karşın (ince uzun yılan benzeri bir gövdenin olması ve yüzgeçlerin bulunmaması) onların biyolojileri birbirlerinden büyük ölçüde farklıdır.

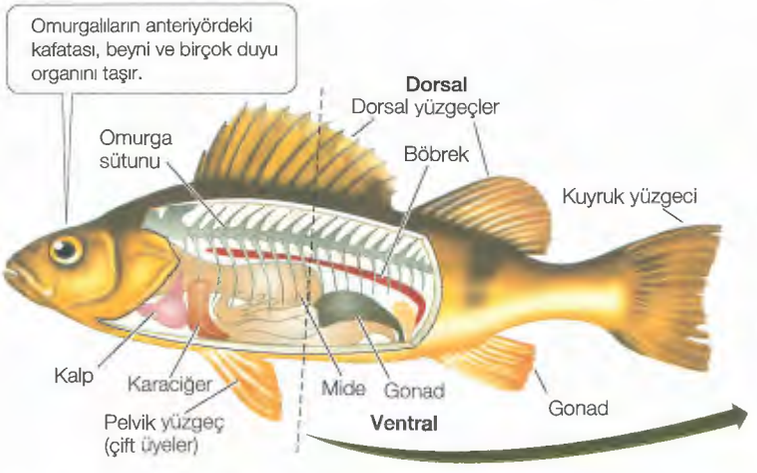
Petromyzontiformes grubuna ait hayvanlar, tam bir kafatasına, hepsi kemik yerine kıkırdaktan oluşmuş belirgin ve birbirinden ayrı omurlara (iyi gelişmemiş olsa da) sahiptir. Bu hayvanlar, süzüntüyle beslenen ve genel yapı itibarıyla morfolojik olarak ergin bireylere büyük benzerlik gösteren *ammocoete* olarak bilinen larvalardan, tam başkalaşım geçirirler. Petromyzontiformes grubunun birkaç soy hattı, ergin dönemde beslenmemesine karşın, bu hayvanlara ait çoğu türün erginleri, parazitik yaşar. Beslenmeyen bu ergin bireyler, başkalaşımdan sonra sadece birkaç hafta yaşam sürer –sadece üremeye yetecek uzunlukta bir zaman süresi. Ergin evrede parazitik olarak yaşayan türlerde, yuvarlak olan ağız, ava tutunmayı ve onun etini törpülemeyi sağlayan törpüleme ve emme organıdır (bakınız Şekil 33.9B). Bu hayvanların bazı türleri, son zamanlardaki habitat değişiklikleri ve kayıpları nedeniyle ciddi tehlike altındadırlar.

## Omurgalı vücut planı büyük ve aktif hayvanları destekleyebilir

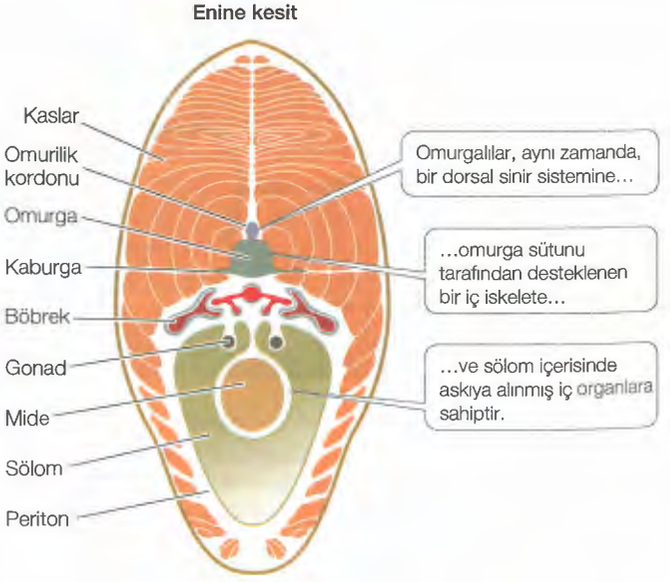
Omurgalıları dört anahtar özellik karakterize eder:

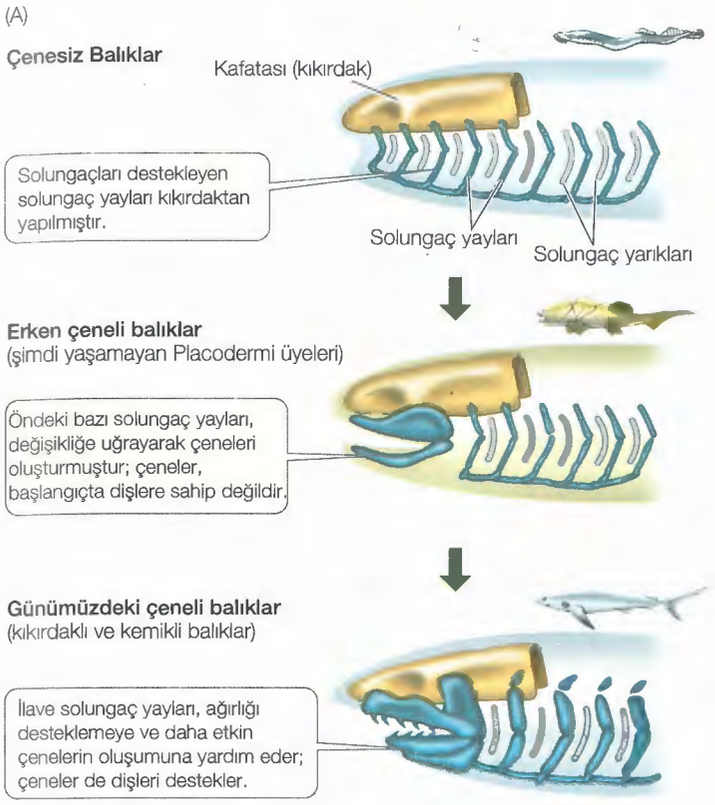
- Vücudun anteriyöründe yer alan ve büyük bir beyni içeren *kafatası*
- Omurga sütunu tarafından desteklenmiş olan sert bir iç *iskelet*
- *Sölom içerisinde askıya alınmış olan* iç organlar
- Ventralde yer alan *kalbin* kasılmalarıyla çalıştırılan, çok iyi gelişmiş *dolaşım sistemi*

Omurgalı vücudunun bu organizasyonu, **Şekil 33.10**'daki kemikli balık diyagramında örnek olarak gösterilmiştir. Çenesiz balıkların pek çok çeşidi, Devoniyen periyodunun denizlerinde, estuari sistemlerinde ve tatlısularında bulunmaktaydı; fakat Myxini ve Petromyzontiformes grupları, Devoniyen periyodundan günümüze kalan yegane çenesiz balıklardır. Bu dönem boyunca, *Gnathostomata* üyelerinde (Yunanca, "çeneli ağız" demek), solungaçları destekleyen iskelet yaylarının değişikliğe uğramasıyla çeneler ortaya çıkmıştır (**Şekil 33.11A**). Çeneler, beslenme etkinliğini büyük ölçüde artırmıştır; çünkü çenelere sahip olan bir hayvan, daha büyük avları sıkıca tutabilir, kontrol altına alabilir ve yutabilir.




**33.10 Omurgalı Vücut Planı** Işın yüzgeçli bir balık, tüm omurgalılarda ortak olan yapısal elemanları resmetmek için burada gösterilmiştir. Bu balıklar, çift pelvik yüzgeçlere ilave olarak, vücutlarının yan taraflarında çift pektoral yüzgeçlere de sahiptir (bu kesit resminde görülmemektedir).





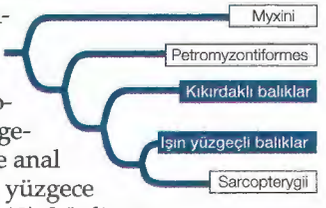




**33.11 Çeneler ve Dişler Beslenme Etkinliğini Artırmıştır** ((A) Bu diyagram, çenesiz balıkların anteriyördeki solungaç yaylarından çenelerin evrimi için bir olası senaryoyu göstermektedir. (B) Soyu tükenmiş dev köpekbalığının (*Charcharodon megalodon*) çeneleri, aşırı predatör yaşam tarzına işaret eden dişleri sergilemektedir.

İlkin çeneliler, basit hayvanlardı; fakat *dişlerin* evrimleşmesi, avcıları daha etkili duruma getirdi (**Şekil 33.11B**). Avcılardaki dişler, hem avın yakalanmasında ve hem de avın parçalanmasında önemli işlev görür. Avcı türlerin ve otçulların her ikisinde de dişler, hayvana, yiyeceklerinin hem yumuşak ve hem de sert kısımlarını çiğneme yeteneği verir. Çiğneme işlemi, aynı zamanda, kimyasal sindirime yardım eder ve hayvanın, yiyeceklerinden besin maddelerini elde etme yeteneğini geliştirir; bunu, Bölüm 51'de inceleyeceğiz. Omurgalıların çenelerinde ve dişlerindeki çeşitlilik dikkate değerdir.

## Yüzgeçler ve yüzme keseleri, hareket üzerinde dengeyi sağlamayı ve kontrolü geliştirdi




Çift olarak yer alan yüzgeçler, çeneli balıkların su içerisindeki konumlarını kararlı hale getirir (ve bazı durumlarda, onları itmeye yardım eder). Çoğu sucul Gnathostomata üyesi, solungaç yarıklarının gerisinde bir çift göğüs yüzgecine ve anal bölgenin önünde bir çift pelvik yüzgece sahiptir (bakınız Şekil 33.10 ve 33.12). Median dorsal ve anal yüzgeçler, balığı stabilize eder, ya da bazı türlerde itilme için kullanılabilir. Birçok balıktaki kuyruk yüzgeci, hayvanı itmeye yardım eder ve ona, hızlı bir şekilde dönme yeteneği kazandırır.

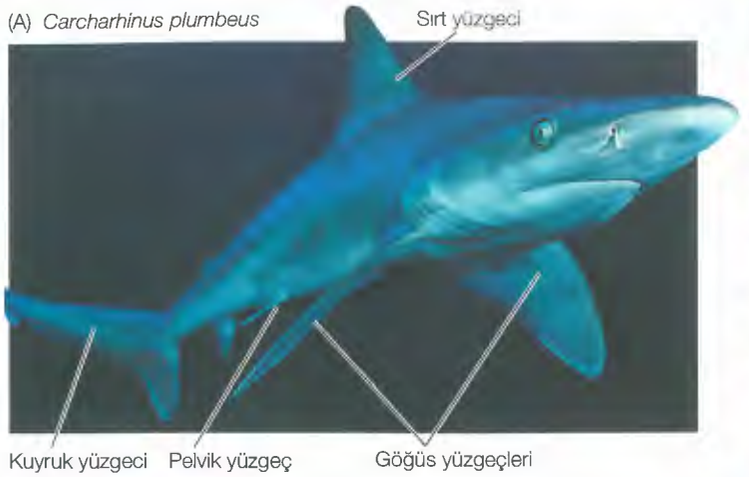
Gnathostomata üyelerinin birkaç grubu, Devoniyen boyunca çok boldu. Onların arasında **Chondrichthyes** yer almaktaydı –köpekbalıkları, vatozlar ve kedibalıkları (940 tane yaşayan tür) ve Holocephali grubu (40 tane yaşayan tür). Yuvarlakağızlılar gibi, bu balıklar da dayanıklı fakat esnek olan kıkırdaktan meydana gelmiş bir iskelete sahiptir. Onların derileri, esnektir ve derimsidir; bazen deride yer alan pullar deriye zımpara kağıdı özelliği verir. Köpekbalıkları, vücudun ve kuyruk yüzgecinin yanlara doğru dalgalanma hareketi yapmasıyla ileriye doğru hareket eder (**Şekil 33.12A**). Vatozlar ve kedibalıkları, büyük ölçüde, genişlemiş olan göğüs yüzgeçlerinin dikey olarak dalgalanma hareketleriyle kendilerini ileriye doğru iterler (**Şekil 33.12B**).

Çoğu köpekbalığı, predatördür; fakat bazıları sudan süzdüğü planktonik organizmalarla beslenir. Çoğu vatoz ve kedibalıkları, okyanusun zemininde yaşar ve orada yer alan yumuşakçalarla ve sedimentler içerisine gömülü diğer hayvanlar üzerinde beslenirler. Kıkırdaklı balıkların hemen hemen hepsi, okyanuslarda yaşar; fakat birkaçı estuarin sistemde (nehir ağızlarında) yaşar ya da göllere ve nehirlere göç eder. İğneli vatozların bir grubu, Güney Amerika'nın nehir sistemlerinde bulunur. Daha az bilinen kimeralar (Holocephali üyeleri) (**Şekil 33.12C**), derin denizlerde ya da soğuk sularda yaşarlar.

Kemikli omurgalıların atasında bulunan içerisi gaz dolu keseler, hayvanların atmosferik oksijeni kullanmasına izin vererek solungaçların gaz alışveriş işlevine katkı yapmıştır. Bu özellikler, sıklıkla tatlısu ortamlarında ortaya çıkan oksijenin periyodik olarak azaldığı yerlerde bu balıklara yaşama yeteneği verir. Bu akciğer benzeri keseler, balıkların çoğunda buoyansiyi ayarlayan *yüzme keselerine*; Tetrapoda üyelerinde ise akciğerlere gelişmiştir. Bir balık, yüzme kesesinin içerisindeki gazın miktarını ayarlayarak, çok az enerji harcamak suretiyle, su içerisinde askıda kaldığı derinlikte konumunu korur.

**Işın yüzgeçli balıklar** ve arta kalan diğer omurgalı grupları, esnek kıkırdaktan daha çok, kalsifiye olmuş sert *kemikten* meydana gelmiş iç iskelete sahiptir. Işın yüzgeçli balıkların çoğu türünün vücut yüzeyi, koruma sağlayan ya da su içerisindeki hareketi artıran yassı, ince ve hafif pullarla örtülüdür. Işın yüzgeçli balıkların solungaçları, tek bir odacık içerisine açılır; bu odacık, *operkulum* adı verilen sert bir kapak ile örtülmüştür. Operkulumun hareketi, gaz değişiminin gerçekleştirildiği yer olan solungaçlar üzerinden su akışını artırır.

(A) *Carcharhinus plumbeus*




(B) *Myliobatis australis*







(C) *Hydrolagus colliei*

**33.12 Kıkırdaklı Balıklar** (A) Bu kum köpekbalıkları gibi çoğu köpekbalığı, aktif denizel avcılardır. (B) Burada gösterilmiş olan kedibalığı gibi rajalar ve vatozlar, okyanusların tabanında beslenirler. Onların değişikliye uğramış olan göğüs yüzgeçleri, itmek için kullanılır; onların diğer yüzgeçleri, büyük ölçüde indirgenmiştir. (C) Bir kimera ya da sıçanbalığı. Bu derin deniz balıklarının sırt yüzgeçleri, çoğunlukla değişikliğe uğramış olup toksin içerir.

**33.13 Çeşitli Işın Yüzgeçli Balıklar** (A) Bu müren balığı gibi yılanbalıkları, büyük dişlere ve avcı balıklar için tipik olan güçlü çenelere sahiptir. (B) Lapin balıkları, 500'den fazla tanımlanmış tür içerir. Burada görülen alevli peri akya balığı, mercan resifleri içerisinde yaşar. (C) Bir diğer ışın yüzgeçli klad olan hani balıkları, deniz levreklerini ve orfozları içerir. Burada gösterilmiş olan panter orfoz, Pasifik mercan resiflerinin oluşturduğu habitatın ortadan kalkması nedeniyle tehlike altındadır. (D) Balıkçı olta yemini andıran bu özgün yapı, fener balıkları arasında gelişmiştir. Buradaki derin deniz fener balığı, su içerisine ışığın girdiği derinliğin daha altında yaşar; onların olta yemine benzeyen yapıları, ışık çıkarma özelliğine sahiptir.

(A) *Gymnothorax favagineus*



(B) *Cirrhilabrus jordani*



(C) *Cromileptes altivelis*



(D) *Gigantactis vanhoeffeni* luring prey



Işın yüzgeçli balıklar, Tersiyer döneminde çok kapsamlı biçimde açılım göstermiştir. Bu hayvanların günümüzde, yaklaşık olarak 30.000 kadar yaşayan türünün olduğu bilinmektedir; bu balıkların büyüklükleri, biçimleri ve yaşam tarzları olağanüstü bir çeşitlik göstermektedir (**Şekil 33.13**). En küçükleri, ergin olarak 1 santimetreden daha küçüktür; en büyükleri ise 900 kilogram kadar ağırlığa sahip olabilir. Işın yüzgeçli balıklar, sucul besin kaynaklarının hemen hemen her çeşidini kullanırlar. Okyanuslardaki bu balıklar, sudan planktonik organizmaları süzerek beslenirler, kayalar üzerindeki algleri kazıyıp alırlar, mercanları ve koloni oluşturmuş diğer yumuşak vücutlu hayvanları yerler, yumuşak zeminleri kazıyıp orada bulunan hayvanları alırlar ve hemen hemen her çeşit diğer balıkları avlayarak beslenirler. Tatlısularda yaşayan balıklar, plankton yerler, böcek yerler, içerisinden su akan ormanlardaki su içerisine düşen meyveleri yerler, diğer sucul omurgalıları ve bazen de karasal omurgalıları avlarlar. Işın yüzgeçli balıkların birçoğu tek başına yaşar; fakat açık sularda yaşayan diğer türler, *balık sürüsü* adı verilen büyük kümeler oluşturur. Birçok tür, sürüyü devam ettirmek, yuva inşa etmek, kur yapıp eş seçmek ve yavrularına bakmak için oldukça karmaşık davranışlar sergilerler.

Işın yüzgeçli balıklar, yüzgeçlerini ve yüzme keselerini kullanarak açık sulardaki konumlarını kolayca kontrol edebilmelerine karşın, bu balıkların yumurtaları su içerisinde batma eğilimindedir. Bazı türlerin ürettikleri küçük yumurtalar, açık sular içerisinde gelişimini tamamlamaya yetecek kadar yüzücüdürler; fakat denizde yaşayan birçok balık, yumurtalarını bırakmak için besin bakımından zengin sığ sulara göç ederler. Onun için kıyı suları ve östuarin sistemler, birçok denizel balığın yaşam döngüsünde çok önemlidir. Somon balığı gibi bazı türler, *anadromdur*; bu türler, üreyecekleri zaman tuzlu sulardan ayrılarak nehirler boyunca yukarıya doğru göç ederler ve üremenin gerçekleştiği akarsulara ve göllere ulaşırlar (bakınız Şekil 33.9B).

## 33.3 ÖZET

**Kordalılar, dorsalde yer alan içi boş bir sinir kordonu, anüsün gerisinde uzanan bir kuyruk, yaşam döngüsü boyunca en azından bazı evrelerde dorsalde yer alan ve notokord adı verilen destekleyici yapının bulunmasıyla karakterizedir. Destek (omurlar gibi), hareket (yüzgeçler gibi) ve beslenme (çeneler ve dişler gibi) için özelleşmiş olan yapılar, omurgalılar arasında gelişmiştir; bu yapılar onların yeryüzündeki ortamların çoğuna uyum sağlamasına ve oralarda kolonize olmasına olanak sağlamıştır.**

- Hangi sinapomorfiler, sırasıyla kordalıları ve omurgalıları karakterize eder? **Bakınız ss. 697-700 ve Şekil 33.6 ve 33.10**
- Myxini grubu, Petromyzontiformes grubundan morfolojik olarak ve yaşam öyküsü bakımından nasıl farklılık gösterir? Bazı biyologların, Myxini grubunun omurgalı olmadığını kabul etmelerinin nedenini anlayabiliyor musunuz? **Bakınız s.699**

Bazı balıklarda yüzme kesesine dönüşen akciğer benzeri keseler, hava solumak gibi başka bir amaç için özelleşmiştir. Bu adaptasyon, omurgalıların karasal ortamlara geçmesi için bir aşama olmuştur.

## 33.4 Omurgalılar Karasala Nasıl Yerleşmişlerdir?

Balıklardaki akciğer benzeri keselerin evrimi, karasal ortamlara geçmek için bir aşama oluşturmuştur. Erken dönemdeki bazı ışın yüzgeçli balıklar, büyük olasılıkla, bu keseleri, su içerisindeki oksijen düzeyi düşük olduğu zaman solungaçlarını takviye etmede kullanmıştır; günümüzde yaşayan akciğerli balıklar ve ışın yüzgeçli balıkların pek çok grubu, bunu yapmaktadır. Fakat bu balıklar eklemsiz olan yüzgeçleriyle, karasal ortamlarda sadece sürünebilmektedir. Yüzgeçlerin yapısındaki değişiklikler, ilk olarak, bazı balıkların sığ sularda kendilerini daha iyi desteklemesine ve daha sonra da karasal ortamda daha iyi hareket etmesine izin verdi.

### Eklemli yüzgeçler, balıklar için desteği artırmıştır




İki çift, kaslı ve eklemli yüzgeçler, **Sarcopterygii** mensuplarının atalarında ortaya çıkmıştır; bu grup içerisinde, Actinistia üyeleri, akciğerli balıklar ve Tetrapoda üyeleri yer alır. Sarcopterygii mensuplarının eklemli üyelerinin her biri, genişlemiş tek bir kemikle vücuda eklemlenir. Actinistia üyeleri, Devoniyenden itibaren 65 milyon yıl öncesine kadar gelişmişlerdir; o tarihten sonra da nesillerinin tükendiği düşünülüyordu. Ancak, 1938 yılında bir ticari balıkçı, Güney Afrika'dan canlı bir sölekant örneği yakaladı. O zamandan beri, bu sıra dışı balık olan *Latimeria chalumnae*'nin yüzlerce bireyi toplanmıştır. İkinci bir tür olan *L. menadoensis*, 1998 yılında Endonezya'nın Sulawesi adasından keşfedildi. Bir predatör balık olan *Latimeria*, 1.8 metre uzunluğa ve 82 kilogram ağırlığa erişebilir (**Şekil 33.14A**). Bu balığın iskeleti, kemikten değil büyük ölçüde kıkırdaktan oluşmuştur. Bu balıkların kıkırdak iskeleti, bu klad için türemiş karakterdir; çünkü onların atası, kemik iskelete sahiptir.

Tek bir büyük kemikle vücuda bağlanmış eklemli yüzgeçlere sahip olan **akciğerli balıklar,** Devoniyen döneminde, yaşadıkları sığ sulardaki habitatların önemli predatörleriydi; fakat çoğu soy hattı ortadan kalktı. Günümüzde altı tane tür, Güney Amerika'da, Afrika'da ve Avustralya'daki durgun bataklıklarda ve çamurlu sular içerisinde yaşamaktadır (**Şekil 33.14B**). Akciğerli balıklar, solungaçlarının yanı sıra atalarının akciğer benzeri keselerinden köken almış akciğerlere sahiptirler. Göller kuruduğu zaman, çoğu türün bireyleri, çamur içerisine gömülüp havayla solunum yaparak inaktif durumda aylarca yaşayabilirler.

Sarcopterygii grubuna ait bazı erken sucul türlerin, karasal besin kaynaklarını kullanmaya başladıkları, zamanla tamamıyla karalar üzerinde yaşamaya uyum sağladıkları ve nihayetinde de atasal **Tetrapoda** grubu (dört bacaklı omurgalılar) haline geliştiklerine inanılmaktadır.

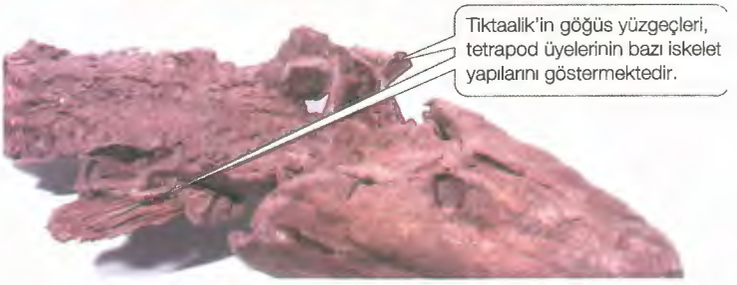
Su içerisinde yüzen bir hayvandan karasal ortamda yürüyen birine geçiş nasıl başarıldı? Bilim insanları, 2006 yılının başlarında, balıkların yüzgeçli üyeleri ve karasal Tetrapoda mensuplarının üyeleri arasında bir ara evreyi temsil ettiğine inandıkları Devoniyen dönemine ait bir fosil keşfetti (**Şekil 33.14C**). Öyle anlaşılıyor ki hayvanlar halen daha su içerisinde yaşarken, bu üyeler, büyük bir balığın yürümek için gerekli olan ileri-geri hareketini destekleyebilmekteydi. Bu üyelerin, sığ sular içerisinde hayvanları zeminden yukarıda tutmada işlev gördüğü ve belki de hayvanların başlarını su yüzeyinden yukarıda tutabilmesine izin verdiği anlaşılmaktadır. Bu ayrıı yapılar, ilk olarak muhte-

(A) *Latimeria chalumnae*



(B) *Protopterus annectens*






**33.14 Tetrapoda'nın En Yakın Akrabaları** (A) Hint Okyanusunun derin sularında keşfedilmiş olan Afrika sölakantı, bir zamanlar soyu tükendiğine inanılan bir grubun yaşayan iki türünden birisidir. (B) Bu Afrika akciğerli balığı gibi, yaşayan tüm akciğerli balık türleri, Güney Yarımkürede bulunmaktadır. (C) Devoniyen dönemine ait olan bu fosilin, ışın yüzgeçliler ve üyeleri olan Tetrapoda grubu arasında bir geçiş formunu temsil ettiğine inanılmaktadır.

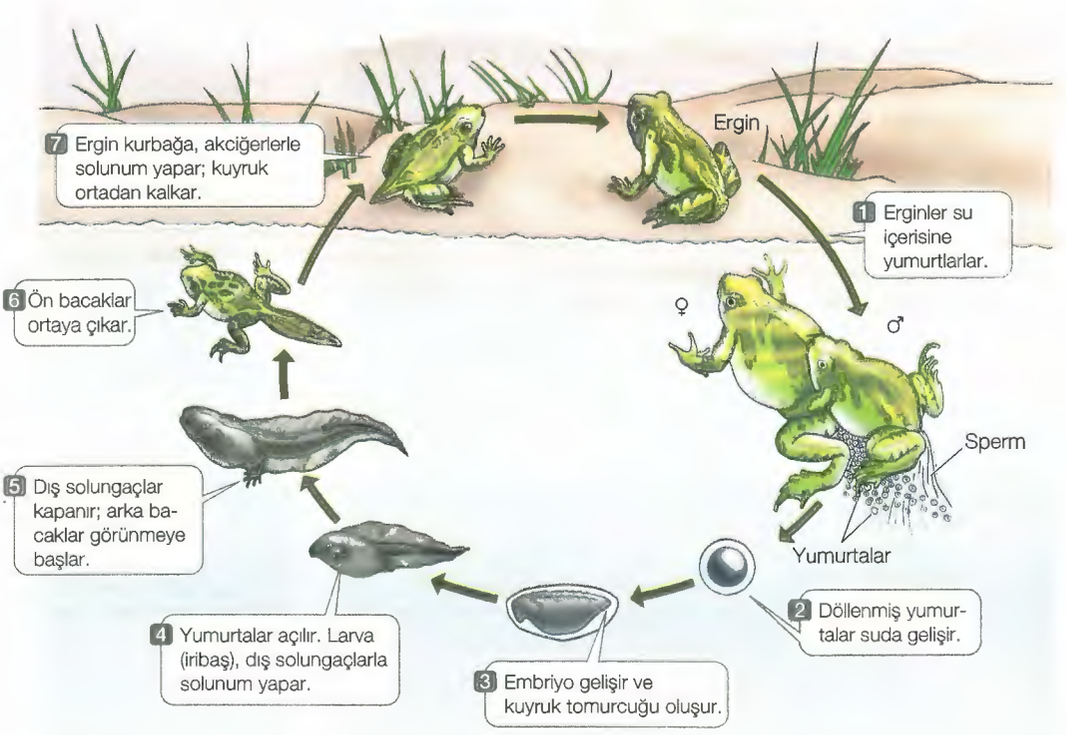
melen su dışında kısa süreli yiyecek arama turlarında olmak üzere, karasal ortamda hareket için seçilmiştir.

### Amfibiler kara yaşamına uyum sağlamıştır




İlk Tetrapoda üyeleri, Devoniyen boyunca sucul bir atadan ortaya çıkmıştır. Bu soy hattında yer alan hayvanların sucul atalarındaki kısa ve küt yüzgeçlerden türemiş olan bacakları, karada hareket edebilme yeteneğine sahiptir. Bu bacakların temel elemanları, karasal omurgalıların evrimi boyunca varlıklarını sürdürmüştür; fakat biçim olarak önemli ölçüde değişiklik geçirmişlerdir.

Günümüzdeki **amfibilerin** çoğu, kuru havaya maruz kaldıkları zaman derilerinden hızla su kaybettiklerinde dolayı nemli ortamlarda yaşamaya sınırlandırılmışlardır. Ayrıca, onların yumurtalarını çevreleyen ince zar, kurak koşullarda su kaybını önleyemez. Bazı türlerde, ergin bireyler, çoğunlukla karasal ortamda yaşar; fakat yumurta koymak için tatlısulara dönerler. Yumurtaların döllenmesi, genellikle vücut dışında tatlısularda gerçekleşir (**Şekil 33.15**). Döllenmiş yumurtalardan çıkan larvalar, başkalaşım geçirip karada yaşayan ergin bireylere dönüşünceye kadar su içerisinde yaşarlar. Bununla birlikte, bu bölümün açılış kısmında anlatıldığı gibi birçok amfibide (özellikle tropik ve subtropik alanlarda yaşayanlarda), çok çeşitli ilave üreme tarzları ve yavru bakımı tipleri gelişmiştir. İç döllenme, amfibiler arasında birçok kez ortaya çıkmıştır. Birçok tür, karasal ortama konan ya da




**33.15 Suyun İçerisinde ve Dışarısında** Birçok amfibinin yaşam döngüsündeki erken evrelerin çoğu, su içerisinde geçer. Sucul iribaşlar, başkalaşımla karasal erginlere dönüşürler. Bununla birlikte, bazı amfibi türleri doğrudan gelişir (sucul larva evresi olmadan) ve bazıları da yaşamları boyunca suculdur.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 33.1 • Bir Kurbağanın Yaşam Döngüsü

ebeveynler tarafından taşınan döllenmiş yumurtalardan ergin benzeri formlar doğrudan gelişir. Amfibilerin diğer türleri, tamamıyla sucul olup yaşamlarının herhangi bir evresinde hiçbir zaman suyu terk etmezler; bu türlerin çoğu, larva benzeri morfolojilerini korurlar.

Amfibilerin günümüzde yeryüzünde yaşayan 65.000'den fazla türü, üç ana grubu aittir: tropiklerde yaşayan, solucan benzeri görünüşe sahip olan, oyuklar içerisinde ya da sucul olarak yaşayan *üyesiz amfibiler* (**Şekil 33.16A**), kuyruksuz kurbağalar ve karakurbağaları (birlikte *Anura* olarak bilinirler; **Şekil 33.16B**) ve kuyruklu *semenderler* (**Şekil 33.16C ve D**).

Kuyruksuz kurbağaların bazıları çok yüksek enlemlerde bulunmasına karşın, nemli tropik ve sıcak ılıman bölgelerde çok çeşitlilik gösterirler. Diğer herhangi amfibi grubundan çok daha fazla miktarda kuyruksuz kurbağa türü vardır; günümüzde tanımlanmış 5.800 civarında kuyruksuz kurbağa türü mevcuttur ve her yıl yeni türler keşfedilmektedir. Bazı kuyruksuz kurbağalar, dayanıklı deriye ve kendilerine çok kurak çöllerde uzun süre yaşayabilme yeteneği veren diğer adaptasyonlara sahiptir; oysa diğer türler, nemli ve ağaçlık olan karasal ortamlarda yaşarlar. Bazı türler, ergin dönemde tamamıyla suculdur. Kuyruksuz kurbağaların hepsi, çok kısa bir omurga sütununa sahiptir; arka bacakların kullanılmasıyla vücudu su içerisinde itmek, sıçramak ya da atlamak için pelvik bölge güçlü bir şekilde değişiklik geçirmiştir.

Semenderlerin tanımlanmış olan yaklaşık 600 türü, Kuzey Yarımkürenin ılıman bölgelerinde çok çeşitlilik gösterir; fakat birçok tür, aynı zamanda, Orta Amerika'nın dağlarındaki soğuk, nemli ortamlarda bulunur ve bazı türler de Güney Amerika'nın tropiklerine girmiştir. Pek çok semender, çürümekte olan kütükler içerisinde ya da nemli topraklar içerisinde yaşar. Bir büyük grubu, akciğerlerini kaybetmiştir; bu türler, gaz değişimini tamamıyla derileriyle ve ağız içini astarlayan tabaka üzerinden gerçekleştirir –bu kısımlar, tüm amfibiler tarafından akciğerlere ilave olarak gaz değişiminde kullanılır. Tamamen sucul olan yaşam tarzı, semenderler arasında *paedomorfoz* yoluyla (juvenil durumun korunması, bakınız Bölüm 20) birkaç kez ortaya çıkmıştır (bakınız Şekil 33.16D). Semenderlerin çoğu türünde, iç döllenme görülür; bu olay, genellikle, *spermatofor* adı verilen içerisinde spermlerin yer aldığı küçük jel şeklindeki kapsülün nakledilmesiyle başarılır.

Birçok amfibi, karmaşık sosyal davranışlar sergiler. Kuyruksuz kurbağalarını çoğunun erkekleri, yüksek sesler çıkarır ve türe özgü olan bu ses çağrıları, kendi türlerinin dişilerini cezp eder (ve bu sesler, bazen de üreme alanını savunur); ve erkekler, üreme alanına gelen dişilere erişmek için birbirleriyle yarışır. Amfibilerin çoğu, çok sayıda yumurta bırakır; bu yumurtalar biriktirilip döllendikten sonra terk edilir. Bu bölümün açılış kısmında anlatıldığı gibi, bazı amfibiler sadece birkaç yumurta koyar; bu yumurtalar döllendikten sonra bir yuva içerisinde koruma altına alınır veya sırtlarında, ses

**33.16 Amfibiler Arasındaki Çeşitlilik** (A) Zeminde delik açan bacaksız amfibiler, yüzeysel olarak amfibilerden daha çok solucanlara benzerlik gösterir.(B) Kosta Rica'daki Monteverde bulut ormanında yaşayan erkek altın kurbağalar. Bu tür, geçmiş birkaç on yıl içerisinde ortadan kalkan birçok amfibi türlerinden biri olarak yakın zamanda yok olmuştur. (C) Çizgili kaplan semenderin bir ergin bireyi. (D) Bu Austin kör semenderinin yaşam döngüsü tamamıyla su içerisinde tamamlanır; karasal ergin evresi yoktur.



(A) *Siphonops annulatus*



(B) *Bufo periglenes*



(C) *Ambystoma mavortium*



(D) *Eurycea waterlooensis*

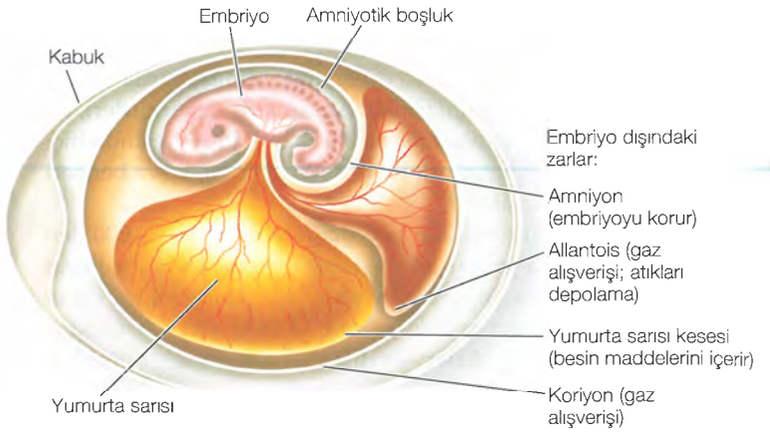
çıkarma ceplerinde ya da ebeveynlerden birinin midesi içerisinde bile taşınabilir. Kurbağaların semenderlerin ve bacaksız kurbağaların bazı türleri, *vivipar*dır; bunun anlamı bu hayvanların doğurdukları iyice gelişmiş olan genç bireylerinin, hamilelik dönemi boyunca dişiden besin maddelerini alıyor olmasıdır.

Amfibilerin birçok türünün, özellikle, Kuzey Amerika'nın batısında, Orta ve Güney Amerika'da ve kuzeydoğu Avustralya'nın dağlık bölgelerdeki populasyonlarının hızlı bir şekilde azalması, günümüzde ilginin amfibiler üzerine odaklanmasına yol açmıştır. Dünya genelinde, amfibi türlerinin yaklaşık olarak üçte biri, günümüzde, yok olma tehlikesi altındadır ya da geçmiş son birkaç on yıl içerisinde tamamıyla ortadan kalkmıştır (bu bölümün başında anlatılmış olan midesini kuluçka odacığı olarak kullanan kurbağalar gibi). Bilim insanları, bu populasyonların azalmasına açıklık getiren birkaç hipotezi araştırmaktadırlar. Bu hipotezler arasında insanların yol açtığı habitat değişikliklerinin olumsuz etkileri, Dünya'nın ozon tabakasındaki tahribat nedeniyle artış gösteren güneş radyasyonu, kentsel ve endüstriyel alanlardan gelen kirlilik, zirai pestisitlerin ve herbisitlerin havaya karışması (bakınız Bölüm 1) ve amfibilere saldıran patojenik fungusların yayılması yer alır. Bilim insanları, birçok amfibi türünün (Kosta Rica altın kurbağasının da dahil olduğu; bakınız Şekil 33.16B) yok olduğu Orta Amerika'ya bir sucul mikroskobik fungusun yayıldığını belgelemiştir.

## Amniyotlar kurak ortamlarda kolonize olmuştur

Birkaç anahtar yeniliğin Tetrapoda'nın bir kladının yeteneklerine katkı yapması, bu hayvanların çeşitli karasal alanları kullanmasına izin vermiştir. Evrimsel süreçte su korunmasını sağlayan bu özellikleri geliştirmiş olan hayvanlar, **amniyotlar** olarak bilinirler.

**Amniyotik yumurta** (gruba, ismini vermektedir), suya karşı nispeten geçirimsizdir ve embriyonun sıvı içeren bir ortam içerisinde gelişmesine izin verir (**Şekil 33.17A**). Amniyot yumurtanın derimsi ya da kalsiyum karbonat içeren kırılgan kabuğu, içerideki sıvının buharlaşmasını engeller; fakat oksijen ve karbon dioksitin geçişine izin verir. Bu yumurta, aynı zamanda, *yumurta sarısı* şeklinde bol miktarda besin depolayarak yavru yumurtadan çıkmadan önce, embriyonik gelişimin nispeten ilerlemiş evresine kadar erişmesine izin verir. Kabuğun içerisindeki *embriyo dışı zarlar*, embriyonun su kaybederek kurumasını önler ve gaz alışverişini sağlar ve azotlu atıkların atılmasına yardım eder.

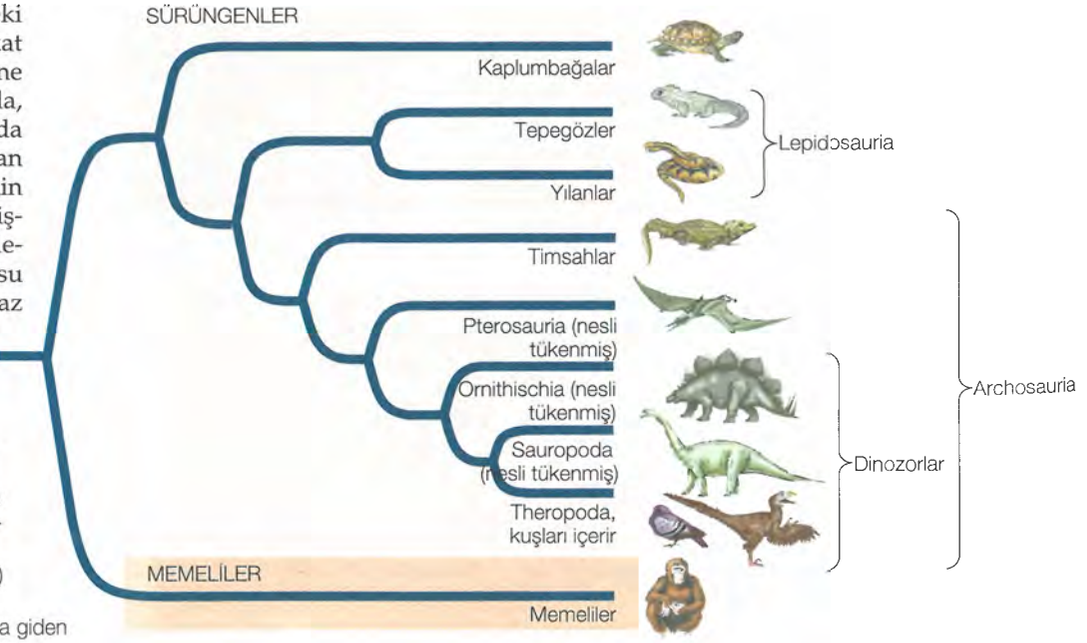



**33.17 Kuru Ortamlar İçin Bir Yumurta** Suyu koruyan kabuğa, dört tane embriyo dışı zara ve embriyoyu besleyen yumurta sarısına sahip olan amniyot yumurtanın ortaya çıkması, karasal ortamlara yerleşip kolonize olmada çok büyük bir adımdır.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 33.2 • Amniyot Yumurta**

Amniyotların birkaç farklı grubundaki amniyot yumurtalar, embriyonun ananın vücudu içerisinde gelişmesine ve anasından besin maddelerini almasına izin verecek şekilde değişikliğe uğramıştır. Örneğin, memelilerin yumurtası kabuğunu kaybetmiştir; fakat embriyo dışı zarların işlevleri, devam etmektedir ve genişlemiştir; bu zarların görevlerini Kısım 44.4'de ayrıntılı olarak inceleyeceğiz.

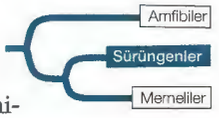
Diğer yenilikler, karasal ortamda yaşayan ergin bireylerin organlarında ortaya çıkmıştır. Dayanıklı ve geçirimsiz olan derinin, pullarla ya da pulların değişikliği ile ortaya çıkmış olan kıllarla ve tüylerle kaplı olması, su kaybını büyük ölçüde azaltmıştır. Omurgalı boşaltım organları olan böbreklerin adaptasyonları, amniyot hayvanların konsantre hale getirilmiş idrar atmasına izin verir; bu işlem sırasında büyük miktarlarda su kaybı olmaksızın azotlu atıklar vücuttan atılır (bakınız Bölüm 52).




**33.18 Amniyotların Filogenisi** Amniyotlar arasındaki akrabalıkla ilgili bu ağaç, memeliler ve sürüngenler arasındaki birincil ayrılmayı göstermektedir. Ağacın sürüngen kısmı, kaplumbağalara giden soy hattını, Lepidosauria grubuna (yılanlar, kertenkeleler ve tepegözler) giden soy hattını ve Archosauria (timsahlar, soyu tükenmiş birkaç grup ve kuşlar) grubuna giden soy hattını içermektedir. Kaplumbağa soy hattının yerleştirilmesinde bazı belirsizlikler vardır; bazı veriler, kaplumbağalar ve Archosauria arasındaki akrabalık ilişkisini desteklemektedir.

Amniyotlar, Karbonifer boyunca, iki ana grup olan memelilere ve sürüngenlere bölündü (**Şekil 33.18**). **Sürüngenlerin** günümüzde yaşayan 18.700'den fazla türü vardır; bunların yarıdan fazlası *kuşlardır*. Kuşlar, soyu tükenmiş *dinozorların* yaşayan yegane üyeleridir ve Mezozoik dönemin baskın karasal predatörleridir.

### Sürüngenler çeşitli habitatlarda yaşamaya uyum sağlamıştır




Günümüz sürüngenlerine giden soy hattı, yaklaşık 250 milyon yıl önce diğer amniyotlardan dallanmaya başladı. Aradan geçen binlerce yıl boyunca çok az değişiklik geçirmiş olan bir sürüngen grubu, *kaplumbağalardır*. Kaplumbağaların dorsal ve ventral kemik plakaları, bir kabuk meydana getirir; birçok türde, bu kabuğun içerisine baş ve üyeler çekilebilir (**Şekil 33.19A**). Dorsal kabuk, kaburgaların bir genişlemesidir. Göğüs kemerlerinin kaplumbağaların kaburgalarının iç tarafında nasıl gelişmiş olduğu ve böylece kaplumbağaları diğer omurgalılardan farklı kıldığı bir sırdır. Kaplumbağaların çoğu sucul ortamlarda yaşar; fakat tosbağalar ve kutu kaplumbağaları gibi bazı gruplar karasal ortamda yaşarlar. Deniz kaplumbağaları, yumurta koymak için deniz sahiline gelmeleri dışında zamanlarının tümünü denizde geçirir. Deniz kaplumbağalarının ve onların yumurtalarının insanlar tarafından kullanılması, bu türlerin dünya genelinde azalmasına yol açmıştır; kaplumbağa türlerinin tümü, şimdi, tehlike altındadır. Kaplumbağaların birkaç türü, sıkı bir şekilde herbivor ya da karnivordur; fakat çoğu tür, çeşitlilik gösteren sucul ve karasal bitkilerle ve hayvanlarla beslenmektedir.

*Lepidosauria* üyeleri, yaşayan sürüngenlerin tür bakımından ikinci en zengin kladını oluşturur. Bu grup, *Squamata* (kertenkeleler, yılanlar ve Amphisbaenia üyeleri –son grup, çoğunlukla bacaksız, solucan benzeri olan ve gözleri büyük ölçüde indirgenmiş, zemini delici hayvanlardan oluşmaktadır) ve *tepegözlerden* oluşur. Tepegözler, yüzeysel olarak kertenkelelere benzer; fakat dişlerin bağlanması ve birkaç iç anatomik özellik bakımından onlardan farklılık gösterir. Tepegözlere akraba olan birçok tür, Mezozoik döneminde yaşamıştır; fakat günümüzde yaşamakta olan sadece iki tür mevcut olup bunların yayılış alanı, Yeni Zelanda'nın birkaç adasıyla sınırlandırılmıştır (**Şekil 33.19B**).

Bir Lepidosauria türünün derisi, vücut yüzeyinden su kaybını büyük ölçüde indirgeyen boynuzsu pullarla kaplıdır. Bununla birlikte bu pullar, deriyi gaz alış verişi için uygun olmayan bir organ haline getirir. Gazların alışverişi, tamamıyla, akciğerlerle sağlanır; ve bunların akciğerlerinin yüzey alanı, amfibilerininkinden oransal olarak daha büyüktür. Bu hayvanlar, kaburgalarının körük benzeri hareketiyle akciğerlerine hava doldurup boşaltırlar. Üç odacıklı kalpleri, akciğerlerden gelen oksijenlendirilmiş kanı vücuttan dönen oksijeni azaltılmış kandan kısmen ayırmıştır. Lepidosauria üyeleri, bu tip kalpleriyle yüksek kan basıncı yaratabilir ve görece daha yüksek metabolizmayı sürdürebilirler.

**33.19 Sürüngen Çeşitliliği** (A) Yeşil deniz kaplumbağası, tropikal okyanuslarda geniş yayılış gösterir.(B) Bu tepegöz, uzun süre önce dallanmış olan bu soy hattının yaşayan sadece iki türünden bir tanesini temsil etmektedir. (C) Çöllerde yaşam süren leopar geko, Afganistan, Pakistan ve kuzeybatı Hindistan'a özgü bir türdür. (D) Kuzey Amerika'nın yüzük boyunlu yılanı, zehirli değildir. Kuyruğunu kıvırarak karnın altındaki parlak turuncu rengin ortaya çıkmasını sağlar; bu parlak renk, potansiyel avcıların dikkatini dağıtarak yaşamsal öneme sahip olan baş bölgesinden uzakta kalmasını sağlar.

(A) *Chelonia mydas*



(B) *Sphenodon punctatus*



(C) *Eublepharis macularius*

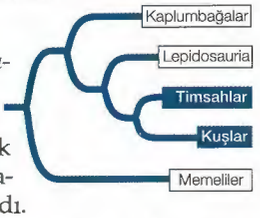


(D) *Diadophis punctatus*



Kertenkelelerin çoğu, böcekle beslenir, fakat bazıları otçuldur ve birkaç tanesi de diğer omurgalıları avlarlar. Üç metreye kadar gelişebilen ve 150 kilogramdan daha ağır olabilen en büyük kertenkele, Doğu Hint Adalarının predatör olan Komodor ejderidir. Grup içerisindeki üyesiz kertenkeleler, özellikle zeminde tünel açıcı ve çayırlarda yaşayan türlerde, tekrar tekrar ortaya çıkmış olmasına karşın, çoğu kertenkele, dört bacağı üzerinde yürür (**Şekil 33.19C**). Bacaksız Squamata türlerinin büyük bir grubu, yılanlardır (**Şekil 33.19D**). Yılanların hepsi karnivordur ve birçoğu, kendilerinden daha büyük cisimleri yutabilirler. Bazı yılan gruplarında zehir bezleri gelişmiştir; ve zehri, avlarına hızlı bir şekilde enjekte etme yeteneğine sahiptirler.

### Timsahlar ve kuşlar dinozorlar ile atalarını paylaşırlar



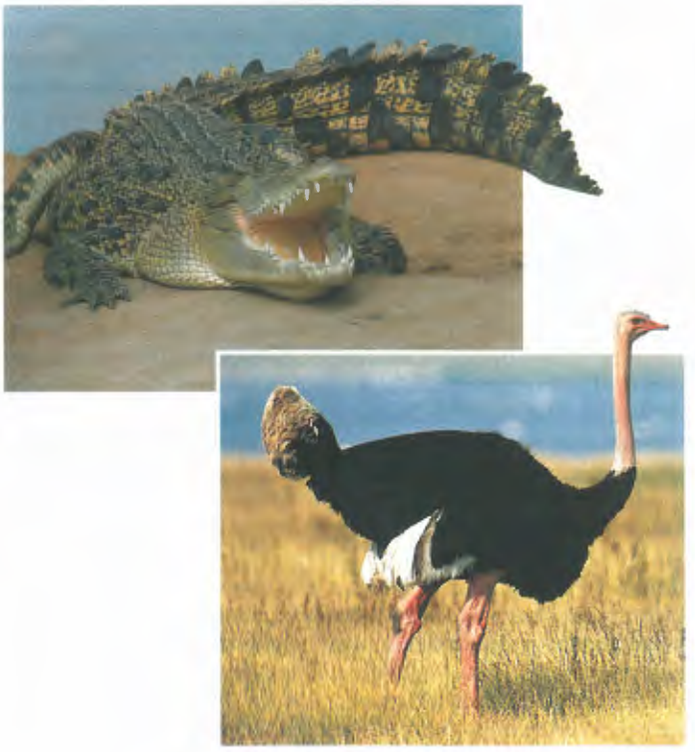

Başka bir sürüngen grubu olan *Archosauria*, timsahları, dinozorları ve kuşları içerir. *Dinozorlar*, yaklaşık olarak 250 milyon yıl önce ortaya çıktı ve yaklaşık olarak 150 milyon yıllık bir süreyle karasal ortamların baskın hayvanlarıydı. *Kuşlar*, Kretase-Tersiyer sınırındaki kitlesel ortadan kalkma olayından kurtularak yaşamını sürdüren dinozorların bir grubudur. Mezozoik dönemi boyunca, vücut uzunluğu bir metreden daha fazla olan karasal hayvanların çoğu dinozordu. Çoğu, çevikti ve hızlı koşabiliyordu; üyeler hareket ederken akciğerlerin doldurulup boşaltılmasını sağlayan özel kaslara sahiptiler. Dinozorlarda böyle kasların mevcut olduğunu, fosillerdeki omurga sütununun yapısından çıkarsayabiliyoruz. En büyük dinozorların bazıları, 70.000 kilogram kadar ağırlığa sahipti.

Günümüz *timsahları* –timsahlar, kaymanlar, Ganj timsahı ve alligatorlar- tropik ve sıcak ılıman ortamlara özgü hayvanlardır (**Şekil 33.20A**). Timsahlar, zamanlarının çoğunu su içerisinde geçirirler; fakat karada ya da su içerisinde askıda duran bitkisel döküntüler üzerinde yuva inşa ederler. Yumurtalar, dişinin yuvaya yerleştirdiği çürümekte olan organik maddelerin yarattığı ısıyla ısıtılır. Dişiler, tipik olarak, yumurtalar açılıncaya kadar yumurtaları korur; ve çoğunlukla yumurtaların açılmasını kolaylaştırırlar. Bazı türlerde dişi birey, yumurtadan yavrular çıktıktan sonra onları korumaya ve onlarla iletişimi sürdürmeye devam eder. Timsahların hepsi karnivordur. Timsahlar, büyük memeli hayvanlar dahil omurgalıların her çeşidini yer.

Kuşlar, açıkça, birtakım kendine özgü türemiş morfolojik özelliklere sahip olmalarına karşın, biyologlar, uzun süreden beri, kuşların filogenetik konumunun sürüngenler arasında olduğunu kabul etmiştir. Kuşların sürüngenler arasına yerleştirilmesi için kuvvetli morfolojik kanıtlara ilave olarak, son birkaç on yılda elde edilen fosiller ve moleküler veriler, kesin destekleyici kanıt sağlamıştır. Kuşların *Theropoda* adı verilen gruptan ortaya çıkmış olduğu düşünülmektedir. Bir predatör dinozor grubu olan bu hayvanlar, iki ayak üzerinde durabilme yeteneğine, içi boş olan kemiklere, *furkulaya* ("lades kemiği"), ucunda üç parmaklı ayağın yer aldığı uzun metatarsal kemiklere, üç parmaklı ellerin yer aldığı uzamış ön üyelere ve geriye doğru sivrilmiş bir pelvise sahip olma gibi özellikleri kuşlarla paylaşır.

Yaşayan kuş türleri, günümüzden 80-90 milyon yıl önce geç Kretase döneminde uçan bir atadan dallanmış olan iki ana gruptan birisine düşerler. Bu soy hatlarından birisinin günümüzde yaşayan birkaç soyu, ikincil olarak uçma yeteneğini kaybetmiş ve uçma yetenekleri zayıf olan bir grubu içerir; bu

(A) *Crocodylus porosus*



(B) *Struthio camelus*

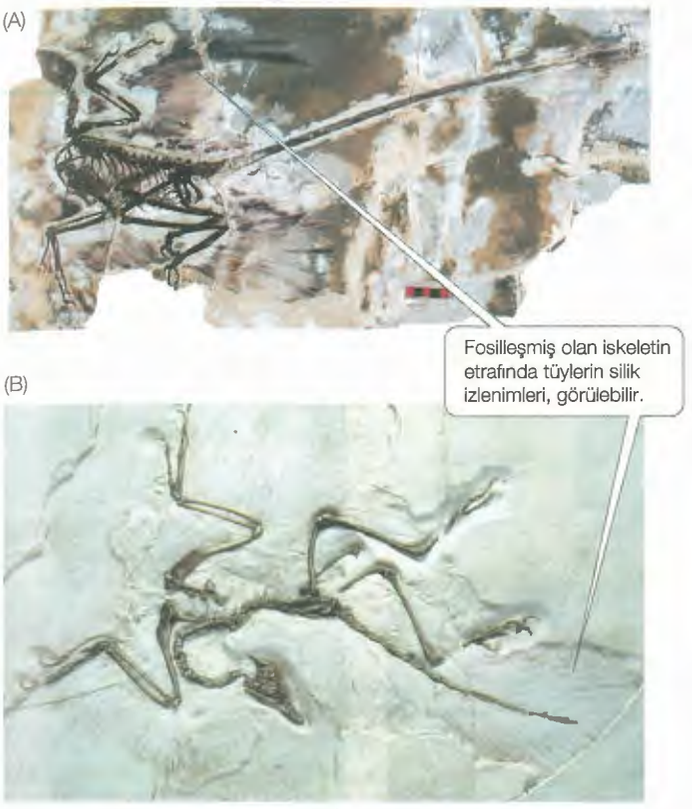
**33.20 Archosauria** (A) Timsahlar, alligatorlar ve onların akrabaları, tropik ve sıcak ılıman iklimlerde yaşarlar. Bu timsah, Avustralya kıyılarındaki tuzlu sularda ve östuarin ortamlarda yaşar. (B) Kuşlar, Archosauria'nın yaşayan diğer grubudur; burada, kanatlı fakat uçamayan Afrika devekuşuyla temsil edilmişlerdir.

kuşların bazıları çok büyüktür. *Palaeognathae* adı verilen bu grup, Güney ve Orta Amerika'da yaşayan Tinamiformes türlerini ve güney kıtalarında yaşayan uçamayan birkaç iri kuş türünü – Amerika devekuşlarını, Avustralya devekuşlarını, kivileri, tepeli devekuşlarını ve dünyanın en büyük kuşu olan Afrika devekuşlarını- içerir (**Şekil 33.20B**). İkinci soy hattı olan *Neognathae* ise çoğu uçma yeteneğini korumuş olan çok sayıda türü içermektedir.

### Tüylerin gelişmesi kuşların uçmasına izin vermiştir

Yakın zamanda, kuzeydoğu Çin'in Liaoning şehrindeki erken Kretase dönemine ait tortullar içerisinde keşfedilmiş olan fosil dinozorlar, bazı küçük predatör dinozorların pullarının *tüyleri* oluşturmak üzere çok fazla değişime uğradığını göstermiştir. Bu dinozorlardan biri olan *Microraptor gui* türünün tüyleri, yapısal olarak günümüzdeki kuşların tüylerine benzerlik göstermektedir (**Şekil 33.21A**).

Mezozoik çağ boyunca, yaklaşık 175 milyon yıl önce, Therapoda'nın bir soy hattı kuşları meydana getirmiştir. 150 milyon yıl önce yaşamış, bilinen en eski kuş fosili olan *Archaeopteryx*, dişlere sahipti; fakat bu hayvan, günümüz kuşlarınınkiyle hemen hemen özdeş olan tüylerle kaplıydı (**Şekil 33.21B**). Bu kuş, aynı zamanda çok iyi gelişmiş kanatlara, uzun bir kuyruğa ve büyük olasılıkla bazı uçma kaslarının tutunduğu bir furkula kemiğine sahipti. *Archaeopteryx*, ön üyelerinde pençeli parmaklara sahipti; fakat arka üyelerinde tipik tüneyen kuş tırnakları vardı. Bu kuş, olasılıkla, ağaçlar ve çalılar içerisinde yaşamaktaydı ve parmaklarını dallara tırmanmaya yardım etmek için kullanıyordu.

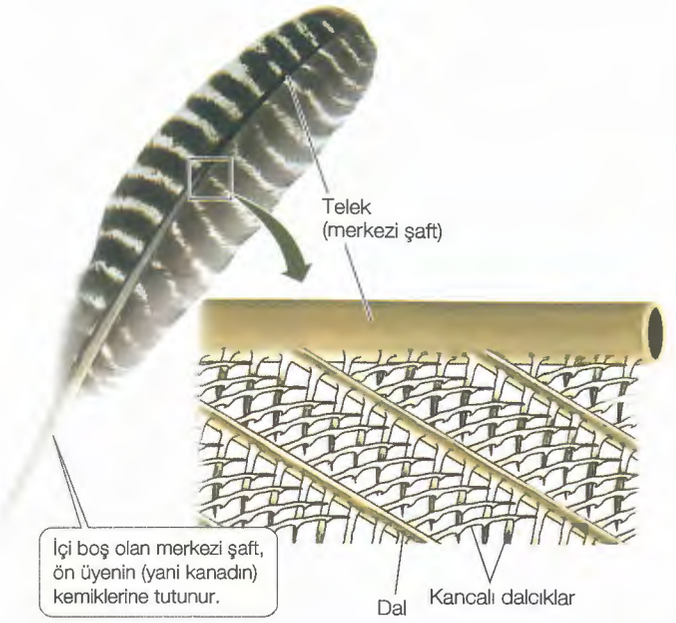



**33.21 Mezozoik Kuş Akrabaları** Fosil kalıntılar, kuşların diğer dinozorlardan evrimleştiğini ispatlamaktadır. (A) *Microraptor gui*, erken Kretase dönemine ait (yaklaşık 140 milyon yıl öncesine) tüylü bir dinozordur. (B) Kabaca aynı zaman aralığına ait olan Archaeopteryx, bilinen en eski kuş benzeri fosildir.

Tüylerin evrimi, çeşitlenme için büyük bir güçtür. Tüyler, hafiftir; fakat kuvvetlidirler ve yapısal olarak komplekstirler (**Şekil 33.22**). Kanatlar üzerindeki uçma tüylerinin büyük telekleri, uçma yüzeyi yaratmak için ön üyelerin derisinden çıkmaktadır. Diğer güçlü tüyler, kısalmış olan kuyruktan bir yelpaze gibi filizlenmiştir ve uçuş sırasında dengeleyici olarak hizmet ederler. Vücudu kaplayan tüyler alt tabakadaki tüylerle birlikte, kuşlar için iyi bir yalıtım sağlayarak onların yeryüzündeki hemen hemen her iklimde yaşam sürmesine yardım eder.

Kuşların yer aldığı threopod dinozorların kemiklerinin içi boştur ve yapılarındaki iç destekler, kemiklerin dayanıklılığını artırır. İçi boş olan kemikler, erken threopod üyelerini daha hafif ve daha hareketli duruma getirmiş ve daha sonra, uçmanın gerçekleşmesini kolaylaştırmıştır. Uçan kuşların sternumu (göğüs kemiği), uçuş kaslarının kendisine bağlanması için büyük bir dikey karina oluşturur.

Uçma olayı, metabolik olarak pahalı bir şeydir. Uçan bir kuş, aynı ağırlığa sahip olan koşucu bir kertenkeleden 15-20 kat daha hızlı enerji tüketir. Kuşlar, böyle yüksek bir metabolik hıza sahip olduğundan, daha fazla miktarda ısı üretirler. Onlar, tüylerini kullanmak suretiyle ısı kayıp oranını kontrol ederler; bu kontrol sırasında tüyler vücuda yakın tutulabilir ya da tüyler kabartılmak suretiyle onların sağladığı yalıtım miktarı değiştirilir. Kuşların akciğerleri, havayı içeri ve dışarı pompalamaktan ziyade, tek yönde akışına izin verir (bakınız Kısım 49.2). Akciğerlerde havanın bu şekilde tek yönde akışı, gaz alışverişinin etkinliğini artırır ve böylece, artmış olan metabolik hızı destekler.




**33.22 Tüyler, Bir Büyük Evrimsel Yeniliği Temsil Etmektedir** Kuşların uçma tüyleri, içi boş merkezi bir şaft tarafından ön üyelerin (kanatların) kemiklerine tutunur. Birbirine kancalarla ve çengellerle kenetlenmiş olan ince dallar, şafttan çıkarak dışarıya doğru uzanır; böylece uçmaya olanak sağlayan kuvvetli ve hafif bir yüzey oluşur.

Kuşların yaşayan yaklaşık olarak 10.000 civarında türü vardır; bunların büyüklükleri 150 kilogram ağırlığındaki Afrika devekuşundan sadece 2 gram ağırlığa sahip kolibrilere kadar değişir. Diğer dinozorlar arasında oldukça belirgin olan dişler, atasal kuşlarda ikincil olarak kaybedilmiştir; fakat yine de kuşlar, hemen hemen her çeşit hayvansal ve bitkisel maddeyi yiyebilmektedir. Karasal türler için, böcekler ve meyveler en önemli yiyecekler arasında yer alır. Kuşlar, aynı zamanda, tohum, nektar, polen, yaprak, tomurcuk, leş ve diğer omurgalıları da yer. Kuşlar, bitkilerin meyvelerini ve tohumlarını yemek suretiyle tohumların yayılmasına hizmet eden en büyük ajanlardır. **Şekil 33.23**, belli başlı kuş gruplarının birkaçının temsilcilerini göstermektedir.

## Memeliler, dinozorların ortadan kalkmasının ardından yayılmışlardır

Küçük ve orta büyüklükteki **memeliler**, milyonlarca yıl dinozorlar ile birarada yaşamıştır. Mezozoik çağın kapanmasında meydana gelen kitlesel yok oluş sırasında kuş olmayan dinozorların gözden kaybolmasından sonra, memelilerin sayısında, çeşitliliğinde ve vücut büyüklüğünde çarpıcı bir biçimde artış oldu. Günümüzdeki memelilerin büyüklükleri, ağırlığı sadece 2 gram olan küçük farelerden ve yarasalardan, dünyadaki en büyük hayvan olan ve uzunluğu 33 metre, ağırlığı yaklaşık olarak 160.000 kilogram olan mavi balinaya kadar değişir. Memeliler, balıklara, amfibilere ya da sürüngenlere göre çok daha az sayıda dişe sahiptir; fakat bunların dişleri çok fazla farklılaşmıştır. Dişlerin sayısı, tipi ve dizilimi bakımından memeliler arasında görülen farklılıklar, memelilerin değişiklik gösteren diyetlerini yansıtmaktadır (bakınız Şekil 51.6).

Memelileri ayırt ettiren dört anahtar özellik şunlardır:

- *Ter bezleri;* bu bezler tarafından salgılanan ter, hayvanın vücut yüzeyinde buharlaşır ve böylece hayvanı soğutur.
- *Meme bezleri;* dişilerde yer alan bu bezler tarafından

**33.23 Kuşlar Arasındaki Çeşitlilik** (A) Bu sedir ipekkuyruk kuşunun ait olduğu tüneyen ya da ötücü kuşlar, tüm kuş gruplarının türce en zengin olanıdır. (B) Bu parlak renkli erkek Mandarin ördeği, ördekleri, kazları ve kuğuları içeren grubun bir üyesidir. (C) Büyük firkateyn kuşları, genellikle kıyılardan millerce uzakta yer alan okyanus aşan kuşlar arasında yer alır. Kendisini sergileme modunda olan bu erkek, şişirdiği ceple dişi bireylere varlığını bildirmektedir. (D) Bu peçeli baykuş, duyarlı işitme "sonar" sistemini kullanarak avını bulabilen, geceleyin avlanan bir avcıdır.



(A) *Bombycilla cedrorum*



(B) *Aix galericulata*



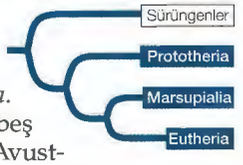
(C) *Frigata minor*



(D) *Tyto alba*

salgılanan besleyici sıvı (süt), yeni doğmuş bireylerin beslenmesinde kullanılır.
- Koruyucu ve yalıtım sağlayıcı bir örtü oluşturan *kıl*
- Akciğerlerden gelen oksijenlendirilmiş kanı, vücuttan dönen oksijeni kullanılarak azaltılmış olan kandan tamamen ayrılmasını sağlayan *dört odacıklı kalp* (bu son özellik, günümüzdeki kuşları ve timsahları içeren Archosauria grubunun aynı özelliği ile konvergenttir).

Memelilerin yumurtaları, dişinin vücudu içerisinde döllenir; ve embriyo, doğum öncesine kadarki gelişim dönemini dişinin vücudu içerisinde yer alan *uterus* adı verilen organda geçirir. Memelilerin çoğu, bir kürke (kıl örtüye) sahiptir; bu kürk, bazı türlerde çok iyi gelişmişken aralarında balinaların, yunusların ve insanların yer aldığı bazı türlerde büyük ölçüde indirgenmiştir. Balinalarda yalıtım sağlayan kalın yağ tabakaları (balina yağı), ısı koruma mekanizması olarak kılın yerini almıştır; insanlar, sıcak tropikal alanlardan diğer bölgelere yayıldığı zaman, bu amaç için giysi kullanmayı öğrenmiştir.




Yaşayan memelilerin sahip olduğu yaklaşık 5.000 civarında tür, iki ana gruba bölünmüştür: *Prototheria* ve *Theria*. Prototheria grubunun yaşayan sadece beş türü bilinmektedir; bu türler, sadece Avustralya ve Yeni Gine'de bulunurlar. Ördekgagalı ornitorenk ve dikenli karıncayiyenin dört türünden oluşan bu memeliler, plasentadan yoksun olmaları, yumurta koymaları ve yayılan bacaklara sahip olmalarıyla diğer memelilerden ayrılırlar (**Şekil 33.24**). Prototheria üyeleri, yavrularını sütle besler; fakat, meme bezlerinin üstünde bir meme ucu yoktur; süt, bezlerden basitçe dışarıya sızar ve kürke bulaşmış olan süt yavru tarafından yalanır.



(A) *Tachyglossus aculeatus*



(B) *Ornithorhynchus anatinus*

**33.24 Prototheria Üyeleri** (A) Kısa gagalı dikenli karıncayiyen, yaşayan dört tane dikenli karıncayiyen türünden biridir. (B) Ördek gagalı ornitorenk, yaşayan bir diğer Prototheria üyesidir.

## Memelilerin çoğu plasentalıdır

*Theria* kladının üyeleri, *Marsupialia* ve *Eutheria* olmak üzere ikiye bölünür. Marsupialia türlerinin çoğunun dişileri, yavrularını taşıdığı ve onları beslediği bir ventral cebe sahiptir (bakınız Şekil 33.25A). Keselilerdeki gebelik (hamilelik) süresi, kısadır; yavrular, çok küçük doğar, fakat onların ön üyeleri iyi gelişmiştir ve yavrular bu üyeler sayesinde tırmanarak cebe ulaşırlar.



(B) *Sarcophilus harrisii*

(A) *Macropus giganteus*

(C) *Marmosa murina*

**33.25 Keseli Hayvanlar** (A) Avustralya'nın doğu gri kangurusu, yaşayan en büyük keseli hayvanlar arasında yer alır. Bu dişi birey, yavrusunu kendileri için tipik olan kesesi içerisinde taşır. (B) Etçil olan bu Tasmanya canavarı, sadece, güney Avustralya'nın bir adası olan Tasmanya'da bulunur. (C) Ağaçlar üzerinde yaşayan bu opossum, Güney Amerika'da yaşayan bir keseli hayvandır.

Yavrular, bir meme ucuna bağlanırlar fakat ememezler. Yavru emmeyi gerçekleştirebilecek yeteri büyüklüğe gelişinceye kadar süt, anne tarafından çok küçük olan yavrunun ağzına fışkırtılır. Dişinin yavrusu uterustan ayrılır ayrılmaz bu dişi keseli, tekrar seksüel olarak alıcı duruma gelebilir. Ondan sonra bu dişi, gelişimi başlatma yeteneğine sahip olan döllenmiş yumurtayı taşıyabilir ve kesesindeki yavruya bir şey olduğunda o yavrunun yerini alabilir.

Bir zamanlar keseliler, tüm kıtalarda bulunmaktaydı fakat günümüzde yaşayan yaklaşık 350 türün yayılışı, Avustralasya (**Şekil 33.25A ve B**) ve Amerika ile (özellikle Güney Amerika'ya; **Şekil 33.25C**) sınırlandırılmıştır. Virginia keseli sıçanı adı verilen bir tür, Kuzey Amerika'da yaygın olarak yayılmıştır. Keseli memeliler, herbivorlar, böcekçiller ve karnivorlar olacak şekilde çeşitlenmişlerdir; fakat okyanuslarda yaşayan keseli yoktur. Bu hayvanların hiçbirisi uçamamasına karşın, ağaçlar üzerinde yaşayan (*arboreal*) bazı keseli türleri, ağaçtan ağaca bir planör gibi süzülür. Yaşayan en büyük keseliler, Avustralya'nın kangurularıdır; bu hayvanların ağırlıkları 90 kilograma ulaşabilir. İnsanlar 40.000 yıl önce bu kıtaya ulaşıp keselileri yok edinceye kadar, Avustralya'da daha büyük keseli türleri vardı.

Eutheria grubu, memelilerin büyük çoğunluğunu içerir. Eutheria üyelerine bazen *plasentalı memeliler* adı verilir; fakat bu isim uygun değildir. Çünkü bazı Marsupialia türleri de plasentaya sahiptir. Eutheria üyeleri, doğduğunda keselilerden daha iyi gelişmiş durumdadır; bu hayvanlar, doğumdan sonra içerisine yavrunun yerleşeceği herhangi bir dış cebe sahip değildir.

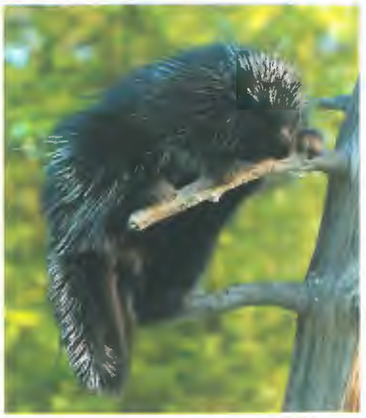
Eutheria'ya ait olan yaşayan 5.000 civarındaki tür, 20 büyük gruba bölünmüştür (**Tablo 33.1**). Bunlar arasında en büyük grup kemirgenlerdir ve yaklaşık olarak 2.300 tür içerirler. Kemirgenler, geleneksel olarak, dişlerinin özgün morfolojileriyle tanımlanırlar; onların dişleri, odun gibi maddeleri kemirmek için uyum sağlamıştır. Bir sonraki en büyük grup, yaklaşık olarak 1.100 tane yarasa türünü –uçan memelileri- içermektedir. Yarasaları, yaklaşık olarak 430 tür ile köstebekler ve fareler izler. Eutheria'nın ana gruplarının bir diğeri ile akrabalık ilişkisini saptamak zordur; çünkü bu büyük grupların çoğu, bir patlarcasına uyumsal açılımın gerçekleştiği sırada nispeten kısa bir zaman periyodu içerisinde birbirinden ayrılmıştır.

Eutheria mensupları, vücut biçimi ve ekolojileri bakımından son derece fazla çeşitlilik gösterir (**Şekil 33.26**). Kuş olmayan dinozorların Kretase döneminin sonunda ortadan kalkması, onların çeşitlenmesini ve oldukça fazla çeşitlilik gösteren ekolojik *nişlere* yayılmasını olası kılmış olabilir. Birçok Eutheria türü, boyut olarak oldukça iri olacak şekilde büyüyebilir; ve bazılarının, daha önce büyük dinozorlar tarafından işgal edilmiş olan baskın karasal predatörlerin rolünü oynadığı varsayılmaktadır. Bu predatörler arasında, bazı türlerde sosyal avlanma davranışı gelişmiştir. Canidae (köpekgiller), Felidae (kedigiller) ve primat soy hatlarının üyeleri arasında bu davranış sergilenir.

Bazı Eutheria gruplarının üyeleri tarafından gerçekleştirilen *otlama* ya da *yaprakla beslenme* eylemleri, karasal ortamların değişimini yardım eder. Otlayan otçul hayvan sürüleri, çayırlarda beslenir, oysa yaprak yiyiciler, çalılar ve ağaçlar üzerinde beslenirler. Otçulların bitki yaşamı üzerindeki etkileri, birçok bitkide bulunan dikenlerin, dayanıklı yaprakların ve yenmeyi zorlaştırıcı yapıların evrimsel olarak gelişimini desteklemiştir. Diğer taraftan, birçok otçul soy hattının dişlerinde ve sindirim sistemlerindeki adaptasyonlar bu türlerin, böyle savunmalar olmasına karşın birçok bitkiyi tüketmesine izin vermiştir -bu durum, çarpıcı bir birlikte evrimleşme örneğidir. İri vücutlu bir hayvan, küçük bir hayvanın kullandığından daha düşük kalitede yiyecekleri tüketerek yaşamını sürdürebilir; iri vücut, otlayan ve ağaç yapraklarıyla beslenen memelilerin birkaç grubunda ortaya çıkmıştır (bakınız Şekil 33.26C). İri otçulların evrimsel süreçte ortaya çıkması ise, onlara saldıran ve boyun eğdiren daha iri karnivorların gelişmesini desteklemiştir.

Karasal Eutheria grubunun birkaç soy hattı, kendi atalarını geride bırakarak sonradan sucul ortamlara dönmüştür (bakınız 33.26D). Tamamıyla sucul olan Cetacea üyeleri –balinalar ve yunuslar- çift toynaklı atalardan türemiştir (balinalar, su aygırlarıyla yakından ilişkilidir). Ayıbalıkları, deniz aslanları ve morslar da denizel ortamlara geri dönmüştür; ve bu hayvanların üyeleri yüzgeç şeklinde değişikliğe uğramıştır. Sansara benzeyen su samurları, üyelerini korumaktadır; fakat onlar da sucul ortamlara geri dönmüştür ve hem tatlısularda hem de tuzlu sularda kolonize olmuşlardır. Denizinekleri ve deniz domuzları, estuarin sistemlerde ve sığ denizlerde kolonize olmuştur.

(A) *Erithizon dorsatum*



(B) *Artibeus lituratus*





(C) *Rangifer tarandus*



(D) *Stenella longirostris*

**33.26 Eutheria Üyeleri Arasındaki Çeşitlilik** (A) Kuzey Amerika oklu kirpisi, sivri, koruyucu oklarla kaplı olan büyük bir kemirgendir. Eutheria türlerinin hemen hemen yarısı, kemirgendir. (B) Uçma, yarasaların atasında ortaya çıkmıştır. Bu meyve yiyen yarasa, Orta Amerika'dan Güney Amerika'ya kadar yayılır. Aslında yarasaların hepsi, geceleyin faaldir. (C) Toynaklı olan iri memeliler, karasal ortamların önemli herbivorlarıdır. Bu erkek geyik, tek başına otlamasına karşın, karibular ekseriyetle kalabalık sürüler şeklinde bulunurlar (D) Dönücü yunuslar, denizel ortama dönmüş olan cetartiodactyl gruba ait balinalardır.

## TABLO 33.1

### Yaşayan Eutherian Memelilerin Ana Grupları

| GRUP | YAŞAYAN YAKLAŞIK TÜR SAYISI | ÖRNEKLER |
|---|---|---|
| Kemirgen memeliler (Rodentia) | 2.300 | Sıçanlar, fareler, sincaplar, dağ sıçanları, yer sincapları, kunduzlar, kapibara |
| Uçan memeliler (Chiroptera) | 1.100 | Yarasalar |
| Soricomorf böcekçiller (Soricomorpha) | 430 | Soreksler, köstebekler |
| Çift toynaklı memeliler ve balinalar (Cetartiodactyla) | 320 | Geyik, koyun, keçi, sığır, antilop, zürafa, deve, domuz, su aygırı, balina, yunus |
| Karnivorlar (Carnivora) | 290 | Kurt, köpek, ayı, kedi, sansar, yüzgeçayaklılar (foklar, denizaslanları, morslar) |
| Primatlar (Primates) | 235 | Lemurlar, maymunlar, kuyruksuz maymunlar, insan |
| Taşanlar (Lagomorpha) | 80 | Tavşanlar, ıslıklı tavşanlar |
| Afrika böcekçilleri (Afrosoricida) | 50 | Tenrekler, altın köstebekler |
| Dikenli böcek yiyenler (Erinaceomorpha) | 24 | Kirpiler |
| Zırhlı memeliler (Cingulata) | 21 | Armadillolar (kemerli hayvanlar) |
| Ağaç fareleri (Scandentia) | 20 | Tupaia spp. |
| Tek toynaklı memeliler (Perissodactyla) | 20 | Atlar, zebralar, tapirler, gergedanlar |
| Uzun burunlu böcekçiller (Macroscelidea) | 16 | Fil fareleri |
| Pilosa üyeleri (Pilosa) | 10 | Karıncayiyenler, tembel hayvanlar |
| Pullu hayvanlar (Pholidota) | 8 | Pangolinler |
| Denizinekleri (Sirenia) | 5 | Denizinekleri, deniz domuzları |
| Hyracoidea üyeleri (Hyracoidea) | 4 | Damanlar |
| Filler (Proboscidea) | 3 | Afrika ve Hindistan filleri |
| Abalı memeliler (Dermoptera) | 2 | Uçan lemurlar |
| Yerdomuzu (Tubulidentata) | 1 | Yerdomuzu |

## 33.4 ÖZET

**Omurgalıların kurak karasal alanlara yerleşip çoğalmaları, geçirgen olmayan bir vücut örtüsü, verimli böbrekler ve amniyot yumurta tarafından kolaylaştırılmıştır. Amniyot yumurta, kurumaya karşı dayanıklı bir yapı olup içerisinde embriyonun geliştiği bir sıvı iç ortam sağlar. Belli başlı amniyot gruplar, kaplumbağaları, Lepidosauria üyelerini, Archosauria üyelerini (timsahlar ve kuşlar) ve memelileri içerir.**

- Kuşların sürüngenler ile karşılaşması ile ilgili fikir konusundaki şüphecilik, çok geçmişte değildir. Günümüzde fosillerin, morfolojinin ve moleküler kanıtların, kuşların sürüngenler arasındaki konumunu nasıl desteklediğini açıklayınız. **Bakınız ss. 708-709**
- Çeşitli omurgalı grupları tartışılırken diş yapısının niçin önemli bir çalışma alanı olduğunu ilişkin birkaç neden gösteriniz. **Bakınız s.699**

Bir Eutheria grubu olan primatların evrimsel tarihi, bizi özellikle ilgilendirir; çünkü primatlar, insan soy hattını da içermektedir. Primatlar, aralarında davranış, ekoloji, fizyoloji ve moleküler biyoloji konularının da yer aldığı biyolojilerinin çoğu yönleriyle kapsamlı araştırma konusu olmuştur. Şimdi, primatlarını özelliklerine ve evrimsel tarihine daha yakından göz atalım.

## 33.5 Primatları Hangi Özellikler Karakterize Eder?

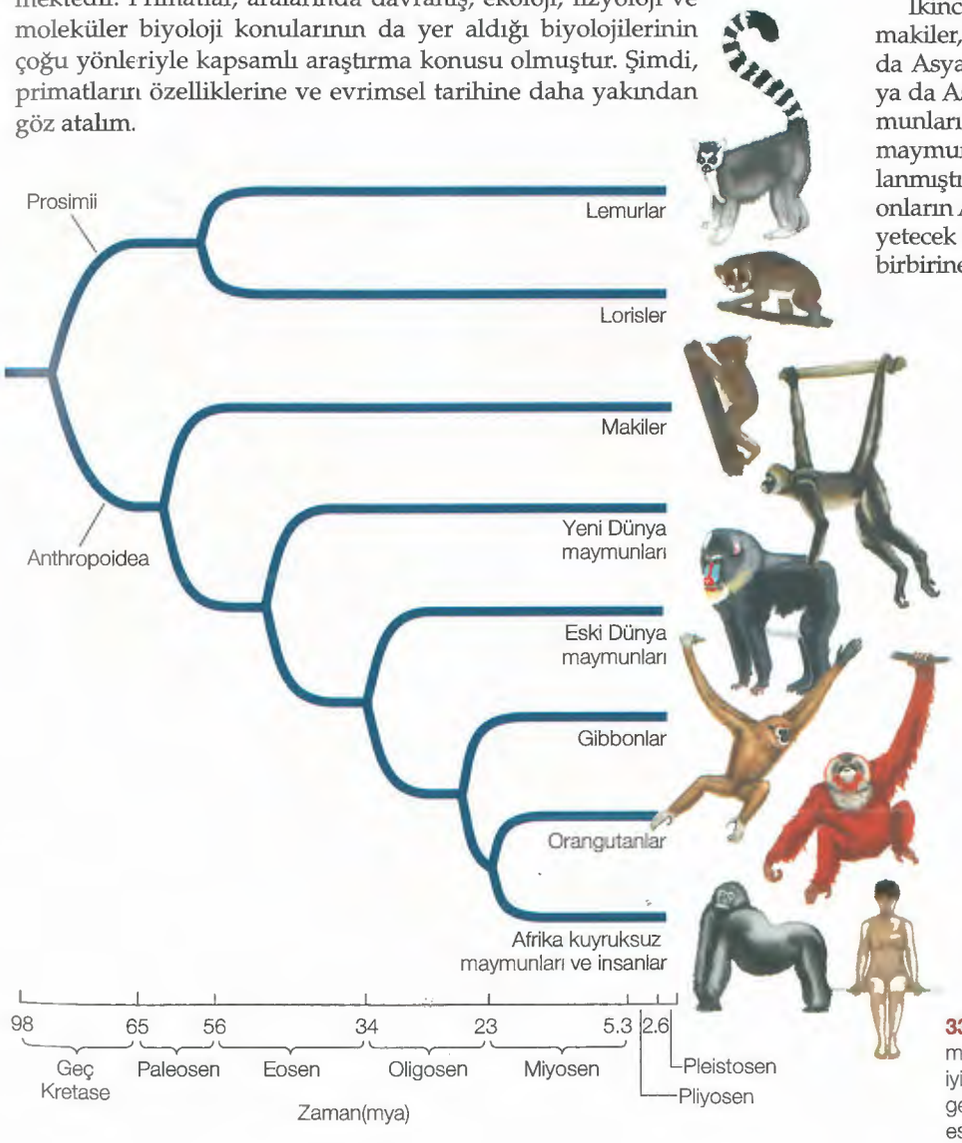
Eutheria grubuna ait olan **primatlar**, ağaçlar üzerinde yaşayan atasal küçük bir böcekçil memeliden kapsamlı bir evrimsel açılım geçirmiştir. Bir erken primat olan *Carpolestes*'in Wyoming eyaletinde nerdeyse tam olan fosili bulunmuştur; fosilin, 56 milyon yıl öncesine ait olduğu saptanmıştır. Bu hayvanın kavrayıcı tipte olan ayaklarındaki iri başparmak, diğer ayak parmaklarıyla karşılıklı getirebilme özelliğine sahiptir ve pençeden ziyade tırnak taşımaktadır. Karşı karşıya getirilebilen parmaklara sahip olan kavrayıcı üyeler, ağaçlar üzerinde yaşamak için temel adaptasyonlardan biri olup primatları diğer memelilerden ayırır.

Primatlar, evrimsel tarihinin erken döneminde, Prosimiae ve Anthropoidea üyeleri olmak üzere iki ana klada ayrılmıştır (**Şekil 33.27**). *Prosimiae* üyeleri –lemurlar, loriler ve onların yakın akrabaları- bir zamanlar tüm kıtlarda yaşamaktaydı; fakat günümüzde onların yayılış alanları Afrika, Madagaskar ve tropik Asya ile sınırlıdır. Anakara Prosimiae üyelerinin tümü, ağaçlar üzerinde yaşarlar ve geceleyin faaldirler (nokturnal) (**Şekil 33.28**). Bununla birlikte, Madagaskar adası lemurların dikkate değer biçimde çeşitlenme gösterdiği alandır; bunların gündüz faal olan (diurnal) ve toprak üzerinde yaşayan türleri de vardır.

İkinci primat soy hattı olan *Anthropoidea* grubu –makiler, Yeni Dünya maymunları ve Eski Dünya ya da Asya maymunları- 65 milyon yıl önce Afrika'da ya da Asya'da ortaya çıkmışlardır. Yeni Dünya maymunları, Eski Dünya maymunlarından ve kuyruksuz maymunlardan birazcık daha sonraki bir tarihte dallanmıştır; fakat onların dallanmaya başladıkları süre, onların Afrika'dan Güney Amerika'ya erişebilmesine yetecek derecede önceydi; yani bu iki kıtanın henüz birbirine çok yakın olduğu döneme denk geliyordu.

Yeni Dünya maymunları, ağaçlar üzerinde yaşarlar (arboreal) (**Şekil 33.29A**). Bu maymunların çoğu, uzun ve kavrayıcı tipte bir kuyruğa sahiptirler ve kuyruklarıyla dalları kavrayabilirler. Eski Dünya maymunlarının birçoğu da ağaçlar üzerinde yaşar; fakat onların birçok türü toprak üzerinde yaşam sürer (**Şekil 33.29B**). Eski Dünya primatlarının hiçbirisinin kavrayıcı tipte kuyruğu yoktur.

Yaklaşık olarak 35 milyon yıl önce, günümüzdeki kuyruksuz maymunlara giden bir soy hattı, Eski Dünya maymunlarından ayrıldı. Günümüzden 22 milyon yıl ile 5.5 milyon yıl öncesi arasında kalan dönemde, Avrupa'da, Asya'da ve Afrika'da bir düzine kuyruksuz maymun türü yaşadı. Asya kuyruksuz maymunları –gibbonlar ve orangutanlar (**Şekil 33.30A ve B**)- bu kuyruksuz maymunların iki soy hattından gelmişlerdir. Ortadan kalkmış başka bir cins olan *Dryopithecus*, günümüz Afrika kuyruksuz maymunlarının –goriller ve şempanzeler (**Şekil 33.30C ve D**)- ve insanların kardeş grubudur.




**33.27 Primatların Filogenisi** Primatların filogenisi, memelilerin diğer ana gruplarının filogenileri arasında en iyi çalışılanıdır. Bu filogenetik ağaç oluşturulurken, birçok genden, morfolojiden ve fosillerden elde edilen kanıtlar esas alınmıştır.

*Eulemur coronatus*



**33.28 Bir Prosimii Örneği** Taçlı lemur, Madagaskar'da bulunan birçok lemur türünden biridir; Madagaskar, bir çok endemik bitki ve hayvan türünün bir arada bulunduğu bir yerdir.

(A) *Ateles geoffroyi*



(B) *Mandrillus sphinx*



**33.29 Maymunlar** (A) Orta Amerika'nın örümcek maymunları, tipik Yeni Dünya maymunlarıdır; bunların hepsi ağaçlar üzerinde yaşarlar. (B) Birçok Eski Dünya maymun türü, ağaçlar üzerinde yaşamasına karşın mandriller toprak üzerinde yaşayan gruplar arasında yer alırlar.

(A) *Hylobates lar*



(B) *Pongo pygmaeus*



(C) *Gorilla gorilla*





(D) *Pan troglodytes*

**33.30 Kuyruksuz Maymunlar** (A) Gibbonların bazı cinsleri, büyüklük bakımından diğer kuyruksuz maymunlardan küçüktür. Gibbonlar, güneydoğu Asya'da bulunur. (B) Orangutanlar, aynı zamanda, Asya'ya özgüdürler; Sumatra ve Borneo ormanlarında yaşarlar. (C) En büyük kuyruksuz maymunlar olan gorillerin yaşam alanları, nemli Afrika ormanlarıyla sınırlanmıştır. Bu erkek birey, bir ova gorilidir. (D) Bizim en yakın akrabamız olan şempanzeler, Afrika'nın ormanlık bölgelerinde bulunurlar.

### İnsanın ataları iki ayak üzerinde yürümeyi geliştirdi

Yaklaşık 6 milyon yıl önce Afrika'daki bir soy hattı, birisi şempanzelere ve diğeri *hominid* kladına gidecek şekilde ikiye bölündü; hominid kladı, günümüz insanlarını ve onların ortadan kalkmış yakın akrabalarını içermektedir.

*Ardipithecine* olarak bilinen en eski protohominidler, *iki ayak üzerinde yürümek* (bipedal hareket) için belirgin morfolojik adaptasyonlara sahipti. İki ayak üzerinde hareket etme, ön üyelerin yürürken serbest kalmasını ve böylece ön üyelerin nesneleri idare etmesine ve onları taşıyabilmesine imkan verir. Böylece gözlerin de yukarıya kaldırılmış olması, aynı zamanda, hayvanların uzun boylu bitkileri boydan boya görerek avcıların ve avların yerini saptamasına olanak sağlar. İki ayak üzerinde hareket, aynı zamanda, dört ayak üzerinde hareket etmeye göre enerji açısından daha ekonomiktir. Bu üç avantajın hepsi, muhtemelen, ardipithecine ve onların soyları olan australopithecine grubu için önemliydi.

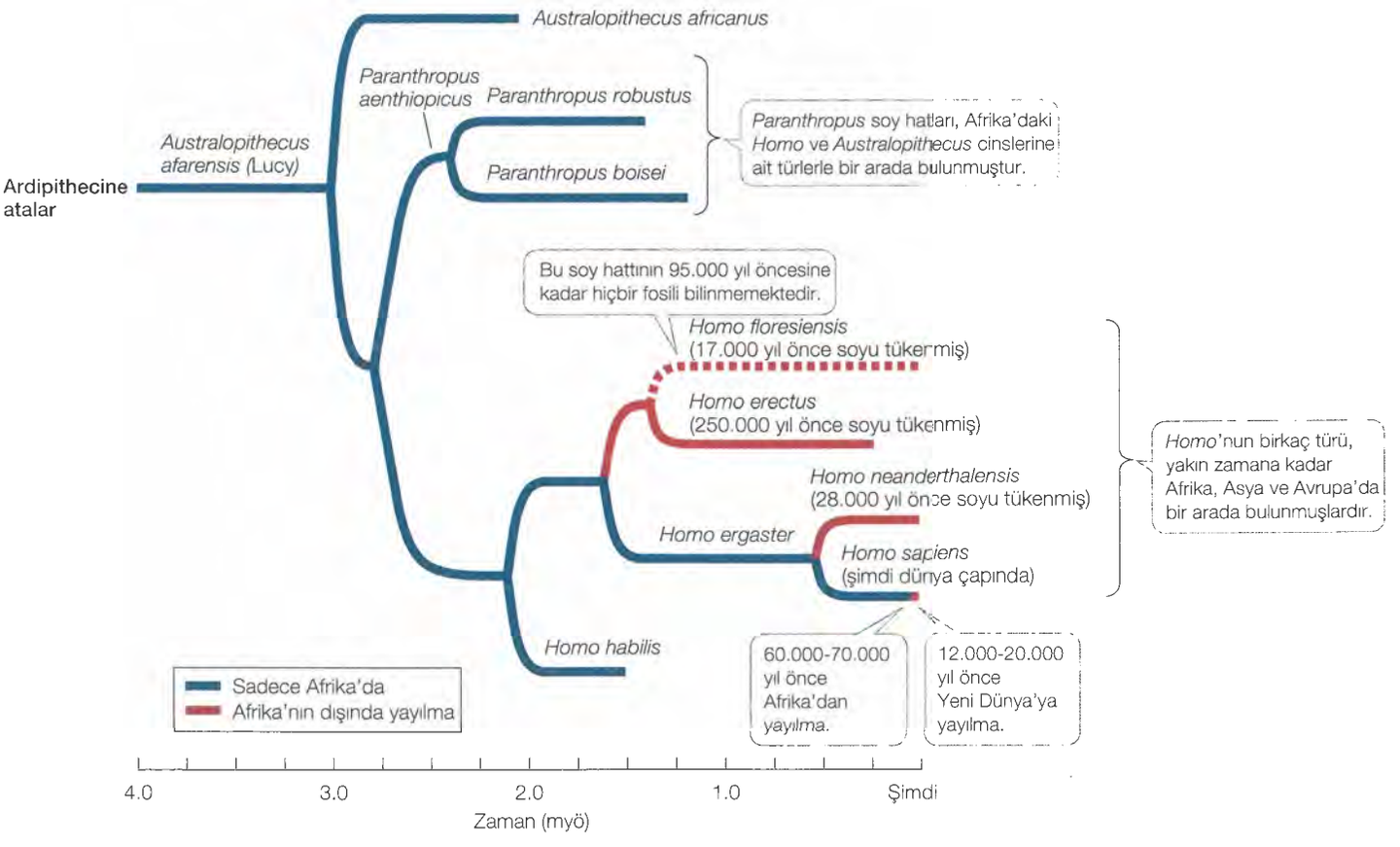
*Australopithecine* grubuna ait ilk kafatası, 1924 yılında Güney Afrika'da bulundu. O tarihten beri australopithecine fosilleri, Afrika'da birçok yerde bulunmuştur. Bir australopithecine ait bulunmuş en komple fosil iskeleti, 1974 yılında Etiyopya'da keşfedilmiştir. Bu iskeletin yaşı, yaklaşık olarak 3.5 milyon yıldı ve genç bir dişiye aitti. Bu örnek, dünyada "Lucy" olarak bilinmektedir. Lucy, *Australopithecus afarensis* türü olarak tanımlandı ve onun keşfi, dünya genelinde büyük ilgi gördü. O tarihten beri, *A. afarensis* türüne ait 100'den fazla bireyin fosil kalıntıları bulunmuştur; ve Afrika'da 4-5 milyon yıl öncesinde yaşamış olan diğer australopithecine mensuplarının fosilleri son zamanlarda keşfedilmiştir.

Uzmanlar, australopithecine fosillerinin kaç tane türü temsil ettiği konusunda anlaşamamaktadır; fakat doğu Afrika'da birkaç milyon yıl önce çok sayıda hominid türünün birlikte yaşadığı açıktır (**Şekil 33.31**). Daha iri türlerden oluşan (ağırlıkları 40 kilogram civarında) bir soy hattı, *Paranthropus robustus* ve *P. boisei* tarafından temsil edilmektedir; bu türlerin ikisi de 1-1.5 milyon yıl önce ortadan kalkmıştır. Australopithecine grubuna ait daha küçük bir soyun üyeleri, *Homo* cinsini doğurmuştur.

*Homo* cinsinin erken üyeleri, Afrika'da, yaklaşık olarak bir milyon yıl *Paranthropus* cinsi ile eş zamanlı olarak yaşamıştır. *Homo habilis* adı verilen ortadan kalkmış olan bir türün 2 milyon yıl yaşıtlı fosilleri, Tanzanya'daki Olduvai Gorge denilen kazı alanında bulunmuştur. *H. habilis* türünün diğer fosillerine, Kenya'da ve Etiyopya'da rastlanmıştır. Bu erken hominidlerin yiyecek elde etmede kullandıkları aletler de bu fosillerle birlikte elde edilmiştir.

Soyu tükenmiş bir başka hominid türü olan *Homo erectus*, 1.6 milyon yıl önce Afrika'da ortaya çıkmıştır. Bu tür, kısa bir süre sonra, doğu Asya'ya kadar yayılmış ve Afrika'dan ayrılan ilk hominid türü olmuştur. *H. erectus* türünün üyeleri, hemen hemen günümüz insanı kadar büyüklüğe sahipti; fakat onların beyinleri daha küçüktü ve nispeten daha kalın kafatasına sahiptiler. Kalın kemik duvarlara sahip olan kafatası,

**33.31 Hominidlerin Filogenetik Ağacı** Geçmiş dönemlerde Dünya'da aynı zamanda birden fazla hominid türü yaşadı. Afrika'da türeyen hominidler, Avrupa'ya ve Asya'ya birçok kez yayılmıştır. Yakın akraba olan bu türlerin hepsi ortadan kalkarken günümüzde yaşayan Homo sapiens, gezegenimizin hemen her yerine yerleşerek kolonize olmuştur.



bir cismin düşmesinin ya da darbesinin yol açacağı etkilerden beyni, kulakları ve gözleri, korumak için bir uyumsal özellik olabilir. Böyle darbelerin kaynağı ne olabilirdi? Diğer *H. erectus* bireyleriyle kavga etme, olası bir cevaptır.

*Homo erectus*, yiyecekleri pişirmek ve daha büyük hayvanları avlamak için ateşi kullanmış ve kendilerine özgü taş aletler yapmıştır; Eski Dünyanın birçok yerinde bu aletler bulunmuştur. Daha yakın zamana ait fosiller *H. erectus* türüne atfedilmekle birlikte bu türe ait populasyonlar, en azından 250.000 yıl öncesine kadar yaşamıştır. Bir küçük *Homo*'nun 18.000 yıllık fosil kalıntıları, 2004 yılında Endonezya'nın Flores adasında bulundu. O zamandan beri, Flores adasında bu küçük hominidin çok sayıda ilave fosili bulundu; bu örneklerin yaşı, 95.000 yıl öncesinden 17.000 yıl öncesine kadar değişmektedir. Birçok antropolog, *H. floresiensis* adı verilen bu küçük türün *H. erectus* ile en yakından ilişkili olduğunu düşünmektedir.

### İnsan beyni büyürken çeneler küçülmüştür

*Homo sapiens* ve *H. neanderthalensis* türlerine giden hominid soy hattında, beyin, büyüklük bakımından hızla artış göstermiştir. Aynı zamanda, bizim atalarımızın güçlü çene kasları, büyüklük bakımından çarpıcı biçimde küçülmüştür. Bu iki değişikliğin eş zamanlı olarak gerçekleşmiş olması, onların birbiriyle işlevsel olarak ilişkili olabileceğini akla getirmektedir. Sadece baş kısmında ifade edilen düzenleyici gendeki bir mutasyon, insan kafatasının bu şekilde yeniden modellenmesini daha önceden önlemekte olan bir engeli ortadan kaldırmış olabilir.

Hominid soy hattında beynin vücut büyüklüğüne göre çarpıcı biçimde büyümesi, muhtemelen, artış gösteren kompleks sosyal yaşam tarafından desteklenmiştir. Grup üyelerinin bir diğeri ile daha etkin bir şekilde iletişim kurmasına izin veren herhangi bir özellik, birlikte avlanmada ve yiyecek toplamada ve kompleks sosyal etkileşimlerde bir bireyin statüsünü iyileştirmede kıymetli olmuş olabilir. Bu kompleks sosyal etkileşimler; günümüzde olduğu gibi, erken insan topluluklarını karakterize etmiş olmalıdır.

Günümüzden 1.5 milyon öncesinden 250.000 yıl öncesine kadar, orta Pleistosen boyunca, birkaç *Homo* türü bir arada bulunmuştur. Bu türlerin hepsi, büyük vücutlu memelileri avlama becerisine sahipti; fakat bitkiler, onların diyetinin önemli elemanlarıydı. Bu periyot boyunca, ayırt ettirici başka bir insan özelliği ortaya çıkmıştır: ölümden sonraki ritüeller ve yaşam kavramı. Ölmüş bireyler, kullandığı aletleriyle ve elbiseleriyle birlikte gömülmekteydi; ve bunların, bir sonraki dünyada ölü bireyler tarafından kullanacağına inanılıyordu.

*Homo neanderthalensis*, günümüzden 500.000 ile 28.000 yıl öncesine kadar Avrupa ve Asya'da geniş yayılışa sahipti. Neanderthaller, kısa, tıknaz ve güçlü bir yapıya sahipti. Onların büyük kafatasları, kendi türümüzdekinden daha büyük bir beyni barındırmaktaydı. Onlar, çeşitli aletler yapıyorlar ve iri vücutlu memelileri avlıyorlardı; onlar, muhtemelen, hayvanları pusuya düşürüyordu ve yakın dövüşte kontrol altına alıyorlardı. Erken modern insanlar (*H. sapiens*), günümüzden 70.000 ile 60.000 yıl öncesinde Afrika dışına yayıldı. *H. sapiens*, ondan sonra, günümüzden yaklaşık 35.000 yıl önce, Avrupa ve batı Asya'daki *H. neanderthalensis* türünün yayılış alanına girdi; onun için bu iki tür, birbirini etkilemiş olmalıdır. Neanderthaller, 28.000 yıl önce aniden kayboldu. Çoğu antropolog, bu erken modern insanlar tarafından Neanderthallerin kökünün kazılmış olabileceğine inanmaktadır. Bilim insanları, son zamanlarda elde edilen *H. neanderthalensis* fosillerinin genomunun büyük bir kısmını izole etmeyi başarmışlar ve bunu, kendi türümüzünkiyle karşılaştırmışlardır. Bu çalışmalar, Avrupa'da ve batı Asya'da aynı yayılış alanlarını işgal eden bu iki tür arasında az ya da çok herhangi bir melezlemenin olmadığını göstermektedir.

Erken günümüz insanları, çeşitli sofistike aletler yaptı ve kullandı. Onlar, büyük memelilerin dikkat çekici resimlerini yaptı; onların birçoğu avlanma sahnelerini göstermekte olup Avrupa'daki mağaraların duvarlarında yer almaktadır. Resmi çizilmiş olan hayvanlar, buzulların genişleme periyotları boyunca Avrupa'nın çoğunu kaplamış olan soğuk steplerin ve çayırların karakteristik canlılarıdır. Erken günümüz insanları, aynı zamanda, Asya üzerinden yayılarak beklide 20.000 yıl kadar erken bir süre önce Kuzey Amerika'ya ulaşmıştır; gerçi New York'a varış tarihi henüz kesin değildir. Onlar, birkaç bin yıl içerisinde, Kuzey Amerika üzerinden güneye doğru yayılarak Güney Amerika'nın güney ucuna ulaşmışlardır.

### İnsanlar karmaşık dil ve kültür geliştirdi

Atalarımız daha büyük beyinler geliştirdiklerinde, özellikle dil kapasitesi konusunda olmak üzere onların davranışsal yetenekleri arttı. Çoğu hayvanın iletişimi, sınırlı sayıdaki işaretlerden meydana gelmektedir; bu işaretler, büyük ölçüde, ani olaylara gönderi yapar ve bu olaylar tarafından indüklenen duygusal durumlar ile ilişkilendirilmiştir. İnsan dili, diğer hayvanların ses çıkarma olayındakinden çok zengin içerikte kendi sembolik karakterlerine sahiptir. Bizim kelimelerimiz, geçmiş ve gelecek zamanlara ve uzak yerlere gönderme yapar. Birçoğu soyut kavramları ifade eden binlerce kelimeyi öğrenme yeteneğine sahibiz. Karmaşık anlamlı cümleler oluşturmak üzere, kelimeleri yeniden sıralayabiliriz.

İnsanların gelişmiş olan zihinsel yetenekleri, karmaşık bir **kültürün** gelişmesine olanak sağlamıştır; bu kültür içerisindeki bilgi ve yetenekler, bir kuşaktan bir sonraki kuşağa öğrenme ve gözlem yoluyla geçirilir. Bir kültürel özelliğin bir toplum içerisinde yayılması için genetik değişikliklere gereksinim duyulmadığından kültürler hızlı bir şekilde değişebilir. Ancak, kültürel kurallar (normlar), otomatik olarak aktarılmaz; ve her kuşağa bilerek öğretilmesi gerekir.

Kültürel iletim, evcil hayvanların ve bitkilerin gelişimini ve kullanımını büyük ölçüde kolaylaştırmıştır; böylece bu durum, yiyeceklerini avcılıkla ve toplayıcılıkla elde eden insan toplumlarının çoğunun, yiyeceklerinin büyük bir kısmını *hayvancılıkla* (hayvan sürüleri üretme) ve *tarımla* elde eden toplumlara dönüşmesine yol açmıştır. Tarımın gelişmesi, yerleşik yaşamın giderek artmasına, şehirlerin büyümesine, besin kaynaklarının büyük ölçüde artışına, insan nüfusunun hızlı artışına, mesleki uzmanlıkların ortaya çıkmasına (zanaatkar, şamanlar ve öğretmenler gibi) yol açmıştır.

## 33.5 ÖZET

**Karşılıklı gelen parmaklarla kavrama yapabilen üyeler, primatları diğer memelilerden ayırt ettirir. İnsanın ataları, iki ayak üzerinde yürümeyi ve büyük bir beyni geliştirdi.**

- Primat evriminde bazı önemli eğilimler nelerdir?
- Eski Dünya ve Yeni Dünya maymunları arasındaki farklılıkları belirtiniz. Bakınız s.713
- Kültürel evrimin genetiksel evrimden nasıl farklı olduğunu anladınız mı? Bakınız s.716

# BÖLÜM ÖZETİ

## 33.1 Bir İkincil Ağızlı Nedir?

- İkincil ağızlılar ergin evrede çok büyük çeşitlilik gösterirler; fakat onların paylaştıkları erken gelişim evrelerindeki ayırt ettirici özelliklere ve gen sekanslarının filogenetik analizlerine dayanarak, bu hayvanların monofiletik olduğu sonucuna varılabilir. İkincil ağızlıların sahip oldukları tür sayısı ilkin ağızlılardan daha azdır; fakat ikincil ağızlıların birçoğu, büyüktür ve ekolojik olarak önemlidir. **İnceleyiniz Şekil 33.1, WEB AKTİVİTESİ 33.1**

## 33.2 Echinodermata ve Hemichordata'nın Belli Başlı Grupları Nelerdir?

- Echinodermata ve Hemichordata üyelerinin her ikisi de bilateral simetrik silli larvalara sahiptir.
- Derisidikenlilerin ergin bireyleri, **beşli radyal simetriye (pentaradial simetri)** sahiptir. Derisidikenliler, kalsifiye olmuş plakalardan meydana gelmiş bir iç iskelete ve **tüp ayaklar** adı verilen uzantılarla bağlantı kurmuş olan kendilerine özgü bir **su damar sistemine** sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 33.3**
- Hemichordata üyelerinin erginleri, bilateral simetriktir; ve hortum, yaka ve gövde olmak üzere üç kısımdan oluşmuş bir vücuda sahiptirler. Hemichordata, palamut solucanlarını ve Pterobranchia üyelerini içerir. **İnceleyiniz Şekil 33.5**

## 33.3 Kordalılarda Hangi Yeni Özellikler Gelişmiştir?

- Kordalılar üç tane ana gruba ayrılır: **Cephalochordata, Urochordata** ve **Vertebrata**.
- Kordalıların hepsi gelişimlerinin en azından bazı evrelerinde içi boş bir dorsal sinir kordonuna, post-anal kuyruğa ve bir **notokorda** sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 33.6**
- Urochordata grubu, Ascidiacea (deniz fıskiyeleri), Larvacea ve Thaliacea (salpa) türlerini içerir. Cephalochordata üyeleri, sığ denizlerin ve acı suların kumlarını delerek içerisinde yaşayan batrakları (amfiöksüs) içerir.
- Omurgalıların vücudu, notokordun yerini alan bir **omurga sütunu** tarafından desteklenen sert bir iç iskeletle, sölom içerisinde askıya alınmış iç organlarla, ventral konumlu kalple ve anteriyördeki kafatasına yerleşmiş olan büyük bir beynin varlığıyla karakterizedir. **İnceleyiniz Şekil 33.10**
- Solungaç yaylarından çenelerin evrimi, bireylere, daha büyük avları yakalama ve dişler sayesinde onları daha küçük parçalara bölme yeteneği vermiştir. **İnceleyiniz Şekil 33.11**
- **Kıkırdaklı balıklar**, kıkırdak iskelete sahiptir; kıkırdaklı balıkların türlerinin hemen hemen hepsi denizlerde yaşar. **Işın yüzgeçli balıkların** iskeletleri, kemikten yapılmıştır; bu balıklar, tüm sucul ortamlara yayılmıştır.

## 33.4 Omurgalılar Karasal Ortama Nasıl Yerleşmişlerdir?

- Akciğerler ve eklemli üyeler, omurgalıların karasal ortamlara yerleşip çoğalmasını sağlamıştır. **Tetrapoda** soy ağacındaki en erken dallanma **amfibiler** ve **amniyota** (sürüngenler ve memeliler) arasında olmuştur.
- Günümüzde yaşayan amfibilerin çoğu, nemli ortamlarda yaşamaktadır; çünkü bu hayvanların hem kendileri hem de yumurtaları hızlı bir şekilde su kaybeder. **İnceleyiniz Şekil 33.16, ANİMASYONLA ÖĞRENME 33.1**
- Amniyota üyelerinde, geçirgen olmayan deri, daha etkin böbrekler ve kurumaya karşı dirençli olan yumurtalar gelişmiştir. **İnceleyiniz Şekil 33.17, WEB AKTİVİTESİ 33.2**
- **Sürüngenlerin** yaşayan belli başlı grupları, kaplumbağalar, Lepidosauria üyeleri (tepegözler, kertenkeleler, yılanlar ve üyesiz kör kertenkeleler) ve Archosauria üyeleridir (timsahlar ve kuşlar). **İnceleyiniz Şekil 33.18**
- **Memeliler**, yavrularını meme bezlerinden salgılanan besleyici bir sıvıyla (sütle) besleyen hayvanlardır. Memelilerin, iki tane ana kladı vardır: Prototheria (bunların sadece beş tane türü vardır) ve tür bakımından zengin olan Theria (plasentalılar). Plasentalılar kladı, keseliler ve Eutheria olmak üzere iki gruba ayrılırlar. **İnceleyiniz Tablo 33.1**

## 33.5 Primatları Hangi Özellikler Karakterize Eder?

- Birbiriyle karşılıklı getirilebilen parmaklara sahip üyelerin olması, **primatları** diğer memelilerden ayırır. Prosimiae kladı, lemurları ve lorisleri kapsar; ve Anthropoidea kladı ise maymunları, kuyruksuz maymunları ve insanları kapsar. **İnceleyiniz Şekil 33.27**
- Hominid atalar, iki ayak üzerinde yürümeyi geliştirmiş karasal primatlardı. *Homo* cinsine giden soy hattında beyin büyümüş, çeneler ise küçülmüştür; bu iki olay, gelişimsel olarak birbiriyle bağlantılı olmuş olabilir. **İnceleyiniz Şekil 33.31, bu bölümün ayrıntılı özeti için WEB AKTİVİTESİ 33.3'e bakınız.**

# DENEME TESTİ

Aşağıdakilerden hangisi, ikincil ağızlı *değildir*?
*a.* Palamut solucanları.
*b.* Denizyıldızları.
*c.* Urochordata.
*d.* Brachiopoda.
*e.* Batraklar (amfiöksüsler).

Ergin Urochordata üyeleri, yiyecek yakalarken aşağıdaki yapılardan hangisini kullanır?
*a.* Farinjeyal sepeti.
*b.* Hortumu.
*c.* Lofoforu.
*d.* Mukus ağı.
*e.* Radulayı.

3. Kordalı ataların farinjeyal solungaç yarıkları, ne olarak işlev görür?
   *a.* Sadece oksijenin alım yer olarak.
   *b.* Sadece karbon dioksitin dışarıya salınma yeri olarak.
   *c.* Oksijenin alınma ve karbon dioksitin dışarıya salınma yeri olarak.
   *d.* Küçük avları sudan ayıklama yer olarak.
   *e.* Suyu zorla dışarıya fışkırtıp hayvanı hareket ettirme merkezi olarak.
4. Kemik iskelet, aşağıdakilerden hangisinin en yakın atasında ortaya çıkmıştır?
   *a.* Çenelilerin.
   *b.* Omurgalılar ve Myxini grubunun.
   *c.* Kafataslılar ve Urochordata grubunun.
   *d.* Işın yüzgeçli balıklar ve Sarcopterygii grubunun.
   *e.* Amniyotlar ve amfibilerin.

5. Çoğu ışın yüzgeçli balıktaki akciğer benzeri keseler, aşağıdakilerden hangisine gelişmiştir?
   *a.* Farinjeal solungaç yarıklarına.
   *b.* Gerçek akciğerlere.
   *c.* Sölom boşluklarına.
   *d.* Yüzme keselerine.
   *e.* Yukarıdakilerden hiç birisine.
6. Çoğu amfibi, yumurta bırakmak için suya döner. Çünkü,
   *a.* su, yumurta sıvısıyla izotoniktir.
   *b.* erginler yumurtalarını korurken su içerisinde olmaları gerekir
   *c.* su içerisinde karadakinden daha az predatör vardır.
   *d.* amfibiler besinlerini sudan alırlar.
   *e.* amfibi yumurtaları karaya bırakılacak olursa çabucak su kaybederek kururlar.
7. Sürüngenlerin derisini kaplayan boynuzsu pullar, onların aşağıdakilerden hangisini yapmasını önler?
   *a.* Derinin gaz değişim organı olarak kullanılmasını.
   *b.* Metabolik aktivitenin yüksek düzeyde sürdürülmesini.
   *c.* Yumurtaların su içerisine bırakılmasını.
   *d.* Bu hayvanların uçabilmesini.
   *e.* Bu hayvanların küçük aralıklar içerisine girmesini.
8. Aşağıdakilerden hangisi kuşların tüyü ile ilgili doğru bir ifade *değildir*?
   *a.* Tüyler, çok fazla değişikliğe uğramış sürüngen pullarıdır.
   *b.* Tüyler, vücut için yalıtım sağlar.
   *c.* Tüylerde iki tabaka vardır.
   *d.* Tüyler, kuşların uçmasına yardım eder.
   *e.* Tüyler, önemli gaz değişim alanlarıdır.
9. Prototheria üyeleri diğer memelilerden aşağıdaki hangi özellik bakımından farklılık gösterir?
   *a.* Bu hayvanlar süt üretmez.
   *b.* Bu hayvanların vücudunda kıl bulunmaz.
   *c.* Bu hayvanlar yumurta koyarlar.
   *d.* Bu hayvanlar, Avustralya'da yaşarlar.
   *e.* Bu hayvanlar, içerisinde yavruların geliştiği bir cebe sahiptir.
10. İki ayak üzerinde yürümenin hominid soy hattında ortaya çıkmış olduğuna inanılmaktır. Çünkü iki ayak üzerinde yürüme,
    *a.* dört ayak üzerinde hareket etmeden daha etkindir.
    *b.* dört ayak üzerinde hareket etmeden daha etkindir ve nesneleri kullanmak için ön üyelerin serbest kalmasını sağlar.
    *c.* dört ayak üzerinde hareket etmeden daha az etkindir, fakat nesneleri kullanmak için ön üyelerin serbest kalmasını sağlar.
    *d.* dört ayak üzerinde hareket etmeden daha az etkindir, fakat iki ayak üzerinde hareket eden hayvanlar daha hızlı koşabilir.
    *e.* dört ayak üzerinde hareket etmeden daha az etkindir, fakat doğal seçme, onun etkinliğini artırıcı yönde etki etmez.

## TARTIŞMA

1. Hangi hayvan gruplarında uçma yeteneği gelişmiştir? Uçmada kullanılan yapılar, bu hayvanlar arasında nasıl farklılık gösterir?
2. Su içerisinde askıda bulunan yiyecekleri ayıklayarak beslenme, hayvanlar arasında yaygın olan bir beslenme tarzıdır. Hangi gruplar, havadaki avları yakalayarak beslenen türleri içerir? Niçin böyle bir beslenme tarzı, su içerisinden yiyeceklerin ayıklandığı beslenme tarzından çok daha az yaygındır?
3. Büyük vücutlu olmanın riskleri ve faydaları nelerdir?
4. Amfibiler, birçok milyon yıldan beri yaşamışlar ve zenginleşmişlerdir; fakat bugün, birçok tür ortadan kalkmakta ve diğerlerinin de populasyonları ciddi biçimde azalmaktadır. Onların yaşam öykülerinin hangi özellikleri, günümüzde dünyada meydana gelen çeşitli çevresel değişikliklere özellikle duyarlı kılmaktadır?
5. Çoğu omurgalının vücut planı, dört üye üzerine dayanır. Bu üyelerin almış olduğu çeşitli formlar nelerdir ve bu üyeler nasıl kullanılırlar?
6. Farklı hayvan soy hatlarının karasal ortama yerleşme yollarını karşılaştırınız. Bu yollar, farklı gruplarda yer alan hayvanların vücut planları tarafından nasıl etkilenmiştir?

## EK ARAŞTIRMA

Miyozin ağır zincirini (bakınız Bölüm 48) şifreleyen gendeki bir mutasyon, insan atalarındaki çene kaslarının küçülmesine yol açmıştır. Bu mutasyon, kafatasının ve daha büyük bir beynin yeniden yapılandırılmasına olanak sağlamış olabilir. Primatların filogenetik tarihinde bu mutasyonun ne zaman ortaya çıktığını nasıl belirleyebiliriz?

# 34 Bitkinin Yapısı

## Kıyamet günü mahzeni

Norveç, Spitsbergen'nin Arktik adasında donmuş toprakla kuşatılmış ve bir kumtaşına oyulmuş, Kıyamet günü mahzeni, yaklaşık bir futbol sahası büyüklüğündedir. Bu bölgede deprem olasılığı düşük olsa, da bu mahzen büyük bir depreme karşı koyacak kararlılıktadır. Kutuptaki bütün buzullar erise bile, deniz seviyesinin üzerinde kalacak yüksekliktedir. Yerel kömürden elde edilen enerji ile çalışan bir soğutma sistemi mahzenin içinde sıcaklığı -18°C'de tutmaktadır. Bu sistemin çökmesi halinde, dışarıdaki soğuk hava, içteki sıcaklığın artmasını haftalarca önleyecektir. Bu mahzen, teknolojik olarak ileri güvenlik sistemi ile kuşatılmıştır.

Bu işletmenin kurulmasında yer alan 120 ülke, Svalbard'taki mahzenin çok güvenli olması gerektiği konusunda aynı düşüncededirler. Mahzende altın külçeler mi bulunmaktadır? Hayır, mahzen, bitki embriyolarını taşıyan tohumları barındırmaktadır. Fotosentez yapan canlılar olarak bitkiler biyosferin anahtarı durumundadırlar. Ayrıca, insanın varlığını sürdürmesinde başlıca dayanaktırlar. İnsanlar, yaklaşık 300.000 bitki türünden yalnızca birkaç düzinesine doğrudan bağımlıdırlar. Bunların bazılarını biliyorsunuz -besin olarak buğday, çeltik ve mısır; lif olarak pamuk; kağıt için ise orman ağacı. İnsanlar, asırlar önce, kendi kullanımları için doğada büyüyen bazı bitkileri seçmişler ve onları kültüre almaya başlamışlardır. Pek çok nesilde yapılan yapay seçilimden sonra, bu bitkiler yabani akrabalarından görünüm olarak çok belirgin bir şekilde ayrılmışlardır. Ayrıca, bu bitkiler farklı ortamlarda ve farklı amaçlar için yetiştirildiklerinden, bitkilerin farklı genetik ırkları (soyları) ortaya çıkmaya başlamıştır.

Yirminci yüzyıla kadar, birbirlerinden kalıtsal olarak farklı olan binlerce kültür bitkilerinin varyetesi ortaya çıkmıştır -şaşırtıcı biçimde yalnızca çeltiğin 100.000 varyetesi bulunmaktadır. *Kültivar* olarak da isimlendirilen bir kültür bitkisi varyetesi bir ya da daha fazla kullanılabilir özelliği için yapay olarak seçilmiştir. Her ne kadar, bu varyetelerden yalnızca küçük bir bölümü belli bir süreden beri kullanılmakta ise de, bitki biyologları geriye kalan türlerdeki genetik çeşitliliğin ortadan kalkmaması gerektiğini anlamışlardır. Bitki tohumları genellikle yeterince dayanıklı ve bunları depolamak kolay

**Svalbard Küresel Tohum Mahzeni** Mahzen, Kuzey Kutbu'ndan yaklaşık 700 mil uzaklıkta, Norveç'in Spitsbergen adasındaki bir kumtaşı dağının içersinde 390 feet'de bulunmaktadır. Bu yerleşim, tohumların güvenli bir şekilde uzun süre korunması için seçilmiştir. Çünkü bu bölgede deprem olasılığı düşüktür ve toprak donmuştur.





**Depodaki Bitki** Her tohum, bitkinin bütün kısımlarını oluşturabilen bire embriyo içerir.

olduğu için, tohum bankaları kurulmuştur. Bunların en büyüklerinden biri yarım milyondan fazla bitki varyetesinin tohum olarak biriktirildiği Kolorado'daki, ABD, Ulusal Tohum Bankası'dır. Bir bitki ıslahçısı, mısırın yeni bir genetik ırkını geliştirmek istediğinde -örneğin, mantar hastalıklarına doğal olarak dirençli- bu tohum bankasından tohumları alarak çaprazlama için kullanabilir.

Norveç'te yeni kurulmuş olan tohum mahzeni, para kasası gibi güvenli bir banka değildir. Dünyadaki bütün tohum bankaları, bu bankaları bir felaketin yok etmesi olasılığına karşılık, mahzende tohum örneklerini korumaktadır. Bu tür bir felaket oluşabilmektedir; örneğin, Irak ve Afganistan'daki değerli iki banka, savaşlar sırasında yıkılmıştır. Svalbard mahzeninin de açıkça gösterdiği gibi tohumlar ve bu tohumların oluşturduğu bitkiler insanlık için yaşamsal önem taşımaktadır.

**BU BÖLÜMDE** bitki yapısını hücre, doku, organ ve doku sistemleri düzeyinde inceleyeceğiz. Bu yapıların, bitkinin yaşamı boyunca sürekli büyümesini sağlayan ve meristemler olarak isimlendirilen, farklılaşmamış hücre kümelerinden nasıl oluştuklarını göreceğiz. Bu bölümü, insanların, kültür bitkilerini evcilleştirerek bitki yapısını nasıl değiştirdiklerini inceleyerek bitireceğiz..

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


34.1 Bitkilerin Temel Vücut Planı Nasıldır?
34.2 Hücre Çeperi Bitki Büyümesini ve Şeklini Nasıl Destekler?
34.3 Bitki Doku ve Organları Nasıl Meydana Gelir?
34.4 Meristemler Sürekli Olarak Bir Bitkinin Büyümesini Nasıl Sağlarlar?
34.5 Evcilleştirme (Islah) Bitkinin Yapısını Nasıl Değiştirmiştir?


# 34.1 Bitkilerin Temel Vücut Planı Nasıldır?

Bitkiler, güneşten enerji hasat ederek ve topraktan su ve mineralleri alarak yaşar. Bununla birlikte, bu kaynaklar ortamda inanılmaz şekilde dağınık olup, bitkiler bu kaynakları hem toprakaltı hem de toprak üstündeki çok geniş alanlardan toplama zorluğuyla karşı karşıyadırlar. Bitkilerin karşılaştığı bir diğer zorluk ise hareketsiz olmalarıdır. Örneğin, bitkiler kurak ve gölgelik bir yerden nemli ve güneşli bir yere gidemezler.

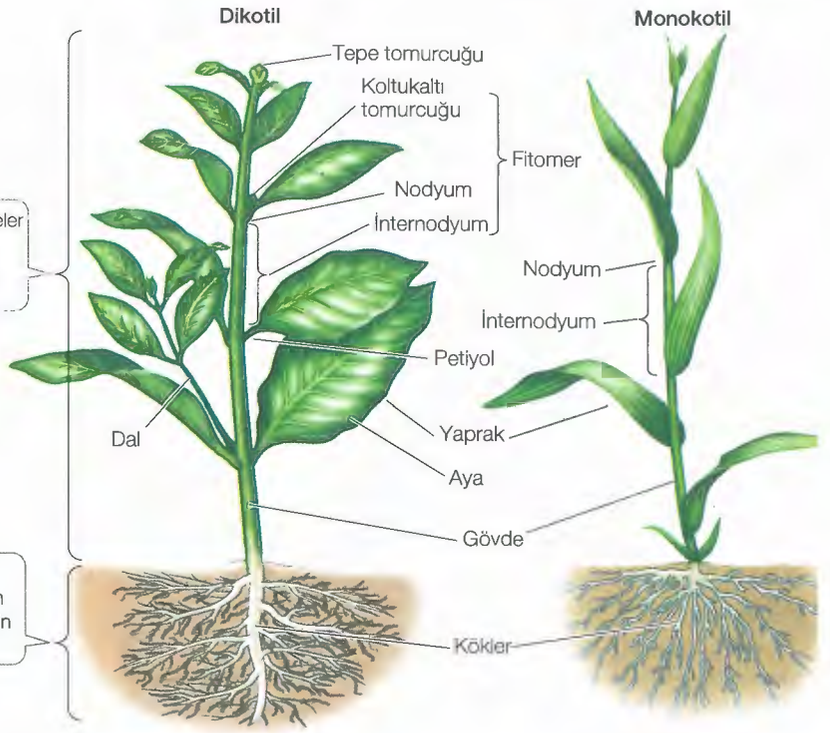
Bitkinin vücut planı, bitkilerin bu zorluklara yanıt vermelerini sağlar. Gövdeler, yapraklar ve kökler bir yere tutunmuş bitkilerin hem toprak altından hem de üstünden kaynakları etkili bir şekilde almalarını sağlar. Bitkiler, hareketsiz oluşlarını telafi etmek için bütün yaşamları boyunca büyürler. Dolayısıyla, ortamlarındaki fırsatlardan yararlanmak için çevresel uyarılara büyümelerinin yönünü değiştirerek yanıt verebilirler.

Bölüm 28 ve 29'da, günümüz bitkilerinin sucul atalarından nasıl ortaya çıktıklarını ve ilk olarak basit karasal bitkileri daha sonra da iletim demetli bitkileri nasıl oluşturduklarını görmüştük. Bütün damarlı bitkiler, boyut ve şekillerinde çok belirgin farklılıklar bulunmasına karşın, esasen aynı basit yapısal organizasyona sahiptirler. Bu bölümde, iletim demetli bitkilerin en büyük grubu olan angiospermlerin (çiçekli bitkiler) temel yapısı açıklanmış ve basit bir yapıdan bu denli büyük bir çeşitliliğin nasıl ortaya çıktığı açıklanmıştır.

Şekil 29.1'de görmüş olduğumuz gibi, angiospermler ilk kez 140 milyon yıl önce ortaya çıkmışlar ve yaklaşık 60 milyon yıllık bir sürede inanılmaz ölçüde açılım göstermişlerdir. Günümüzde ise üzerinde baskın bitki grubu haline gelmişlerdir. Bugün yaşayan 250.000 angiosperm türü bulunmaktadır. Angiospermlerin üreme aracı ve başlıca ayırt edici özellikleri olan çiçekler, değişime uğramış yapraklar ve gövdelerden oluşur. Bu organlar Kısım 38.1'de ayrıntılı olarak incelenecektir. Bu bölümde, angiospermlerin taşıdıkları üç tür vejetatif (eşeysiz) organa odaklanacağız: kökler, gövdeler ve yapraklar. Bu vejetatif organların her biri yapılarına bakılarak anlaşılabilir. *Yapı* kelimesi ile, bir bitkinin *morfoloji* adı verilen, hem bütün şekli hem de *anatomi* olarak bilinen, iç ögelerini oluşturan hücre ve dokuları ile bunların düzenlenişi kastedilmektedir.

Bitki organları iki sistem şeklinde düzenlenmiştir (**Şekil 34.1**):

- **Kök sistemi** bitkiyi yere bağlar, su ve mineralleri absorblar ve sürgün sisteminden gelen fotosentez ürünlerini biriktirir. Bitki köklerinin aşırı dallanması ve köklerin yüzey alanlarının hacimlerine göre fazla oluşu, topraktan su ve mineral besin elementlerini etkili bir şekilde almalarını sağlar.




**34.1 Vejetatif Organlar ve Sistemler** İki klad arasında bazı farklılıklar olmasına rağmen, kök ve sürgün sisteminden oluşan temel vücut planı ve başlıca vejetatif organlar dikotillerde ve monokotillerde benzerlik gösterir.

- Bir bitkinin **sürgün sistemi** gövde, yapraklar ve çiçeklerden oluşur. **Yapraklar** başlıca fotosentez organlarıdır. **Gövdeler** yaprakları tutar ve güneşle temaslarını sağlar. Ayrıca, kökler ve yapraklar arasında madde taşınması için bir bağlantı oluşturur.

Kısım 29.3'te görmüş olduğumuz gibi, angiospermlerin çoğu bir ya da iki ana sınıfa aittir. *Monokotiller* genel olarak dar yaprakları olan çiçekli bitkilerdir; çimenler, leylaklar, orkideler ve palmiyeler monokotildir. *Dikotiller* ise, soya fasülyesi, güller, ayçiçekleri ve akçaağaçlar gibi geniş yapraklı çiçekli bitkilerdir. Çiçekli bitki türlerinin %97'sini oluşturan bu iki klad, bazı önemli temel özellikler bakımından farklılık gösterir (bakınız Şekil 34.1). Kök ve sürgün sistemlerinin dikotillerde ve monokotillerde nasıl geliştiklerini daha yakından görelim.

## Kök sistemi bitkiyi toprağa bağlar ve su ve mineralleri alır

Su ve mineraller, çoğu bitkiye toprağa tutunmuş olan kök sisteminden girer. Işık toprağın içine geçemediğinden, kökler fotosentez yapamaz. Gözümüzle göremezsek de, kök sistemi genellikle gözle görülebilen sürgün sisteminden daha büyüktür. Örneğin, 4 aylık bir kışlık çavdar bitkisinin (*Secale cereale*) kök sisteminin, sürgün sisteminden 130 kat daha büyük olduğu bulunmuştur. Dört aylık bu bitkinin, uzunluğu 500 km'yi geçen, yaklaşık 13 milyon dalı bulunmaktadır.

Angiospermlerin kök sistemi, *radikula* olarak isimlendirilen bir embriyonik kökten köken alır. Bu ortak başlama noktasından sonra, monokotillerin ve dikotillerin kök sistemleri farklı gelişir. Tohum çimlendikten sonra, dikotillerin çoğunda radikula primer kök (**kazık kök** olarak isimlendirilir) olarak gelişir. Primer kök uç kısmının büyümesi ile aşağıya doğru; ve **yanal** (**lateral**) **köklerin** gelişimini başlatarak dışa doğru uzar. Kazık kök ve yanal kökler bir kazık kök sistemi oluştururlar. Bu kazık kök sistemi, çeşitli şekiller alabilir. Örneğin, kazık kökün kendisi, genellikle havuç (*Daucus carota*), şeker pancarı (*Beta vulgaris*) ve tatlı patateste (*Ipomoea batattas*) olduğu gibi bir depo organı olarak iş görür (**Şekil 34.2a**).

Bunun aksine, monokotillerin (ve bazı dikotillerin) primer kökleri kısa ömürlüdür. Çünkü bu kökler, gövdeden toprak

(A) Kazık kökler



(B) Saçak kök sistemi



(C) Çekme kökleri



**34.2 Dikotiller ve Monokotillerin Kök Sistemleri** (A) Havuç, şeker pancarı ve tatlı patates gibi dikotillerin kazık kök sistemleri, bir pırasa saçak kök sistemi (B) ve mısırın adventif çekme kökleri (C) ile karşıtlık gösterir.

seviyesinde ya da daha alttan çıkarlar. Tipik bir monokotilin kökleri **adventif kök** ("dıştan gelen") olarak isimlendirilir ve hepsinin boyutları yaklaşık eşit olan, çok sayıda küçük **saçak kök sistemi** oluştururlar (Şekil 34.2B). Pekçok saçak kök sistemi, su ve mineralleri absorblamak için geniş bir yüzey alanına sahiptir. Bir saçak kök sistemi, toprağı çok iyi tutar. Örneğin, çimenlerin saçak kök sistemleri yüzeyden akan yağışların erozyona neden olabileceği bölgelerde eğimli tepeleri korur.

Bazı monokotillerde -örneğin, mısır, banyan ağacı ve bazı palmiyeler- adventif kökler, sürgüne destek sağlamak için çekme kökleri olarak iş görürler. Pekçok dikotil ağacın aksine, çekme kökler gövdelerinin kalınlaşmasıyla toprak üstü kısımlarının büyümesini destekleyemeyen bu bitkiler için kritik öneme sahiptir (Şekil 34.2C).

### Gövde yaprakları ve çiçekleri destekler

Gövdelerin ana işlevi, üreme organlarının yanında (çiçekler) fotosentez yapan organları (yapraklar) yukarıda tutmak ve desteklemektir.

Köklerin aksine, gövdeler çeşitli tipte tomurcuklar taşır. Bir tomurcuk, ek dal ya da yaprak üretebilen ya da üretemeyen gelişmemiş bir sürgündür. Sürgünler fitomerler olarak isimlendirilen ve tekrarlayan modülleri içerir (bakınız Şekil 34.1). Bir **fitomer,** bir **nodyumdan** gövdeye bağlanan bir ya da daha fazla yaprak; bir **internodyum** (iki nodyum arasındaki tekrarlayan gövde kısmı); ve her bir yaprağın gövdeyle karşılaştığı açıda (aksil) oluşan bir ya da daha fazla sayıda koltukaltı (aksiler) tomurcuğu içerir. Koltukaltı tomurcukları, **tepe** (**terminal**) **tomurcuğu** olarak isimlendirilen bir gövde ya da dalın ucundaki tomurcuktan ayırt edilebilir. Bir koltukaltı tomurcuğu aktifleştiğinde, yeni bir dal ya da sürgün sistemi uzantısı oluşturabilir. Gövde boyunca yaprakların düzenlenişi (fillotaksi olarak isimlendirilir) genellikle bitki türlerine özgüdür.

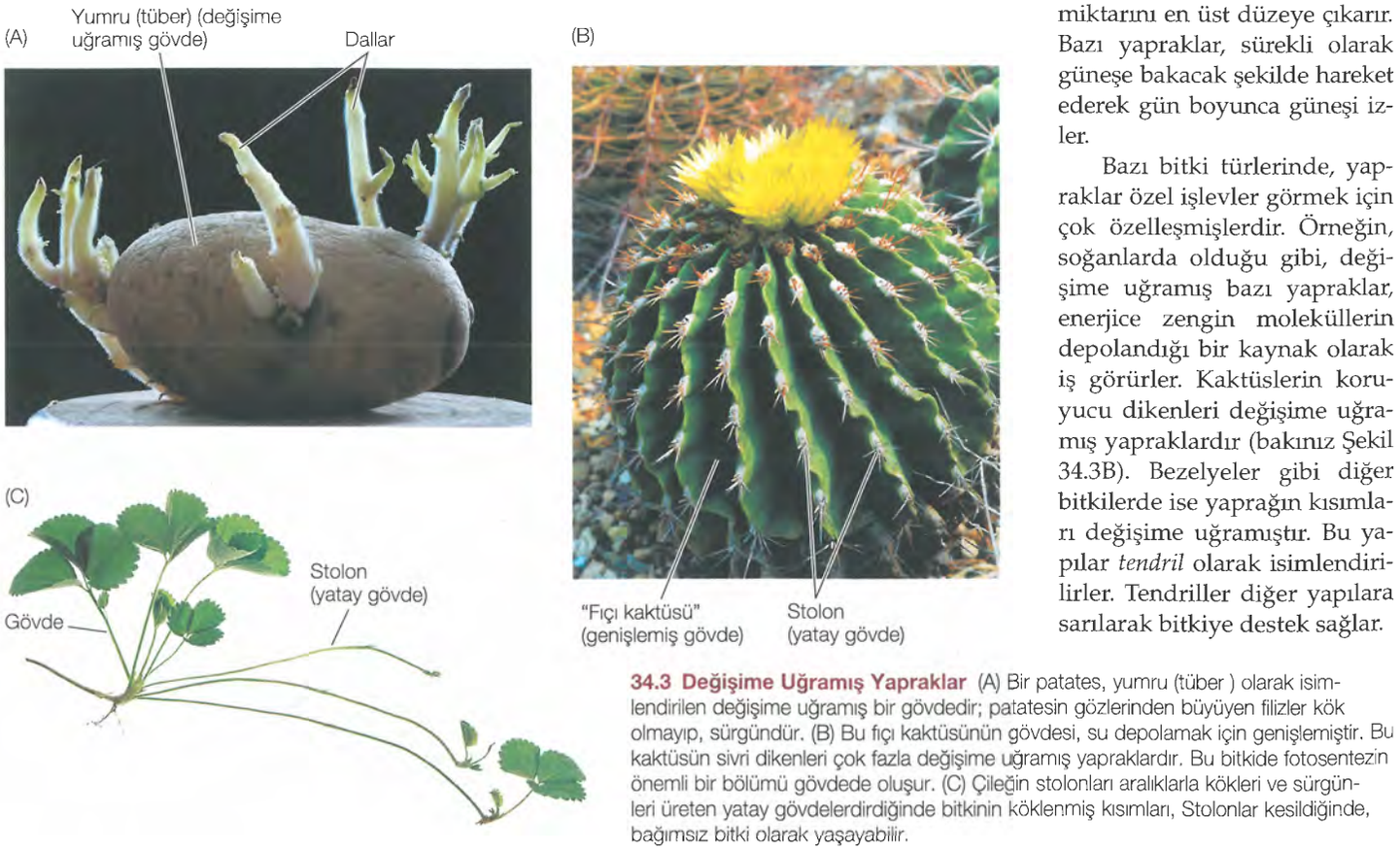
Doğada çeşitli gövde modifikasyonları görülür. Örneğin, patatesin *yumrusu (tüber)*- insanlar tarafından yenilen kısım- kök olmayıp, bir yeraltı gövdesidir. Bir patatesin "gözleri" koltukaltı tomurcuklarını içeren çöküntülerdir- başka bir deyişle, filizlenen bir patates tam anlamıyla dallanan bir gövdedir (Şekil 34.3A). Çölde yetişen pekçok bitki, genişlemiş, su tutan gövdelere sahiptir (Şekil 34.3B). Bir çilek bitkisinin stolonları, yatay gövdelerdir. Bu yatay gövdelerden sık aralıklarla kökler büyür(Şekil34.3C). Eğer köklenmiş kısımlar arasındaki bağlantılar koparsa, kopan kısımların her iki tarafında bağımsız bitkiler gelişebilir -bir vejetatif (eşeysiz) üreme biçimi (bakınız Kısım 38.3).

Genç gövdelerin çoğu yeşil olup fotosentez yapabilmesine karşın, bitkilerin çoğunda yapraklar fotosentezin yapıldığı başlıca organlardır. Bununla birlikte, bazı istisnalar vardır: örneğin, Şekil 34.3B'deki fıçı kaktüsünde fotosentez esas olarak gövdede yapılır.

### Yapraklar Başlıca Fotosentez Organlarıdır

Gimnospermlerde ve çiçekli bitkilerin çoğunda, yapraklar bitkinin yaptığı fotosentezin büyük bir kısmından sorumludur. Yapraklar ışık toplamaya yarayan ve hayranlık uyandıran bir uyum geliştirmişlerdir. Tipik bir yaprağın **ayası petiyol** olarak isimlendirilen bir sap ile gövdeye tutunur. Yaprak ayası, ince ve geniştir (bakınız Şekil 34.1). Pekçok bitkide, petiyol yaprak ayasını güneş ışınlarına neredeyse dik açıda tutar. Yaprağın güneşe bakan bu yüzey ile bu konumu, fotosentezde kullanılabilen ışık miktarını en üst düzeye çıkarır. Bazı yapraklar, sürekli olarak güneşe bakacak şekilde hareket ederek gün boyunca güneşi izler.

Bazı bitki türlerinde, yapraklar özel işlevler görmek için çok özelleşmişlerdir. Örneğin, soğanlarda olduğu gibi, değişime uğramış bazı yapraklar, enerjice zengin moleküllerin depolandığı bir kaynak olarak iş görürler. Kaktüslerin koruyucu dikenleri değişime uğramış yapraklardır (bakınız Şekil 34.3B). Bezelyeler gibi diğer bitkilerde ise yaprağın kısımları değişime uğramıştır. Bu yapılar *tendril* olarak isimlendirilirler. Tendriller diğer yapılara sarılarak bitkiye destek sağlar.




**34.3 Değişime Uğramış Yapraklar** (A) Bir patates, yumru (tüber ) olarak isimlendirilen değişime uğramış bir gövdedir; patatesin gözlerinden büyüyen filizler kök olmayıp, sürgündür. (B) Bu fıçı kaktüsünün gövdesi, su depolamak için genişlemiştir. Bu kaktüsün sivri dikenleri çok fazla değişime uğramış yapraklardır. Bu bitkide fotosentezin önemli bir bölümü gövdede oluşur. (C) Çileğin stolonları aralıklarla kökleri ve sürgünleri üreten yatay gövdelerdirdiğinde bitkinin köklenmiş kısımları, Stolonlar kesildiğinde, bağımsız bitki olarak yaşayabilir.

## 34.1 ÖZET

**Bir bitkinin temel vejetatif vücut planı, bir kök sistemi ve sürgün sisteminden oluşur. Sürgün sisteminin bir bölümünü oluşturan gövdeler ve yapraklar çok fazla değişime uğrayabilir.**

- Bitkiler hareketsiz oldukları halde ortamlarındaki kaynakları nasıl elde ederler? **Bakınız s. 720**
- Bir kök ve bir gövde parçasını birbirinden nasıl ayırt edebilirsiniz? **Bakınız ss. 721-722**
- Dikotiller ve monokotillerin kök sistemleri arasında ne tür farklılıklar vardır? **Bakınız s. 721 ve Şekil 34.2**

Bitkinin vücudunu (yapısını) yakından incelemeye, onu oluşturan ana yapıtaşları ile başlayacağız: Bitki hücreleri çekirdek, mitokondri, plazma zarı ve Golgi aygıtları (bakınız Kısım 5.3) dahil, hayvan hücrelerinin pekçok özelliğini paylaşmasına karşın, bu bölümde bitki hücrelerinin ayırt edici özelliklerini göreceğiz.

## 34.2 Hücre Çeperi Bitkinin Büyümesini ve Şeklini Nasıl Destekler?

Bitki hücreleri bütün ökaryotlarda bulunan önemli organellere sahiptir (bakınız Şekil 5.7), ancak, fazladan bazı yapılar ve organeller onları diğer birçok ökaryotik hücreden ayırır:

- *Kloroplastlar* ya da diğer plastidler
- Merkezi bir *koful*
- Selüloz içeren, sert *hücre çeperleri*

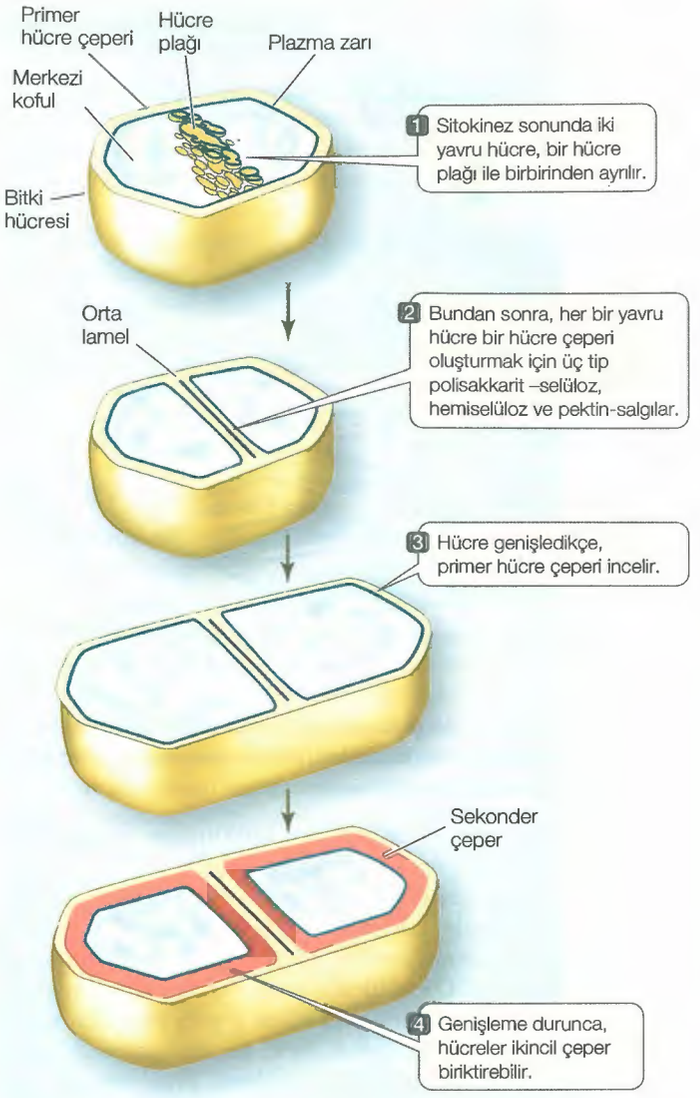
Daha önce ifade edildiği gibi bir bitkinin şeklini kısmen, kloroplastlarda gerçekleşen fotosenteze enerji toplama gereksinimi belirler (bakınız Kısım 10.2). Bitkinin şeklinin belirlenmesinde koful ve hücre çeperlerinin önemi daha azdır.

### Bitkinin şeklinin belirlenmesine hücre çeperleri ve kofullar yardım eder

Olgun bitki hücreleri genellikle tek bir merkezi koful içerirler. Merkezi koful şaşırtıcı bir şekilde hücre hacminin %90'ını içerir. Koful, enzimler dahil, çözünmüş maddeleri, amino asitleri ve fotosentezle üretilmiş şekerleri yüksek konsantrasyonlarda içeren sıvıyla dolu bir kesedir. Bu çözünmüş maddelerin çoğu, kofula, koful zarı, yani **tonoplasttaki** taşıyıcı proteinler tarafından pompalanır. Çözünmüş maddelerin bu şekilde aktif olarak biriktirilmesi kofula su alınımı için ozmotik bir potansiyel sağlar (Kısım 35.1'de göreceğimiz gibi). Koful genişledikçe hücre çeperi üzerinde turgor basıncı yaratır (bakınız Şekil 6.10).Turgor basıncı, bitkinin sadece dik durmasını sağlamakla kalmayıp, bitkinin büyümesi için de önemlidir.

### Hücre çeperlerinin yapısı, bitkilerin büyümesine izin verir

Hücre çeperleri, bakteriler, funguslar, algler ve bitkilerin bir özelliğidir. Hücrenin hacmini düzenleyici, hücrenin şeklini belirleyici ve hücrenin içeriğini koruyucu işlev görür. Bitki hücreleri, kimyasal yapılarından kökenlenen eşsiz özelliklere

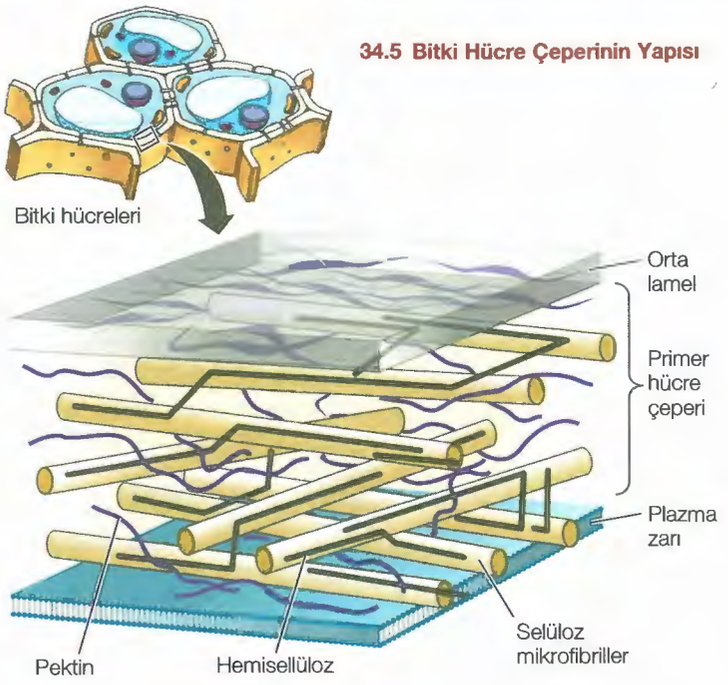



**34.4 Bitki Hücre Çeperinin Oluşumu** Bitki hücre çeperleri, hücre bölünmesinin son basamağında oluşur.

sahiptirler. Ayrıca, karasal ekosistemlerdeki karbonun büyük bir kısmı, hücre çeperlerini oluşturan moleküllerde bağlanır. Bu nedenle, çeperlerin oluşumu ve yapısını daha yakından incelemek anlamlıdır.

Bir bitki hücresinde sitokinez, iki kardeş hücre bir hücre plağı ile birbirinden ayrılınca tamamlanır (**Şekil 34.4**; ayrıca bakınız Şekil 11.13). Hücre plağının içinde oluşan tutkal gibi bir madde, orta lameli oluşturur. Orta lamel, iki kardeş hücrenin çeperleri arasında ince bir tabaka olarak kalır. Daha sonra kardeş hücrelerin her biri **primer hücre çeperini** oluşturmak için üç tip polisakkarit salgılar (**Şekil 34.5**)

- *Selüloz*, binlerce glukoz molekülünün düz polimerlerinden yapılmıştır (bakınız Şekil 3.16). Bu moleküller hücre çeperinin içinde bir kafes oluşturan **mikrofibril** demetleri şeklinde düzenlenirler.
- *Hemisellüloz*, selüloz mikrofibrilleri ile yoğun çapraz bağlar oluşturan çok dallanmış polisakkarit zincirleridir.




**34.5 Bitki Hücre Çeperinin Yapısı**

- *Pektinler,* heterojen polisakkaritlerdir. Diğer bileşenlere göre çözünürlükleri fazladır. (pektin meyve reçellerine ve jellerine jel özelliklerini verir.)

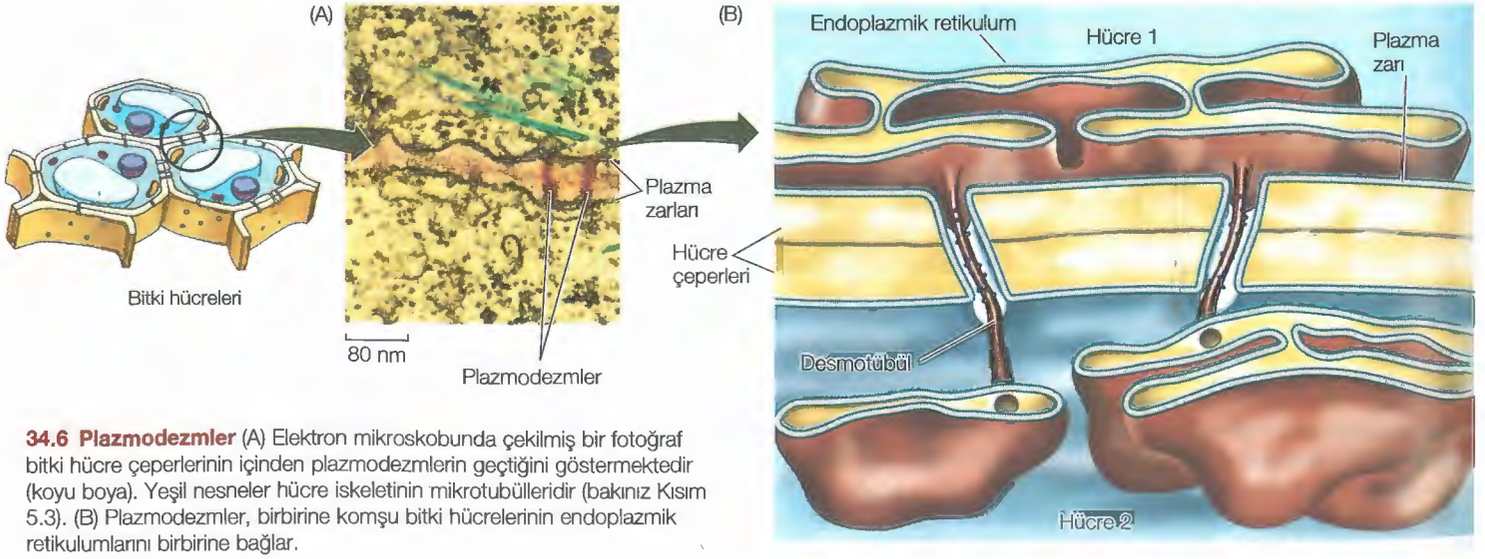
Polisakkaritlerin bu salgılanma ve biriktirilme işlemi, hücre son hacmine ulaşıncaya kadar devam eder.

Bitkinin başlıca büyüme yolarından biri, hücrenin genişlemesidir. Bazı hücreler hacimlerini 100.00 ile 1.000.000 kat artırabilir! Bir bitki hücresi sert bir hücre çeperi ile kuşatılmışken nasıl genişleyebilir. Ozmotik basıncın merkezi kofulun genişlemesine yol açtığını, bunun da hücre çeperi üzerinde turgor basıncı yarattığını hatırlayınız. Bitki hücresinin canlı içeriği -yani, plazma zarı ve bu zarın iç tarafında kalan her şey- protoplazmayı oluşturur. Hücre çeperi protoplazmanın boyutundaki artışa, selüloz mikrofibriller arasındaki bağlantıları gevşeterek yanıt verir. Ekspansinler olarak isimlendirilen ve selüloz mikrofibriller arasındaki bağları gevşeten bir protein sınıfının hücre çeperine yardım ettiği düşünülmektedir. Ekspansinler bunu, hemiselüloz ve pektinleri selüloz mikrofibrillere bağlayan ve kovalent olmayan bağların yapısını bozarak yaparlar. Hücre çeperinin çok fazla incelmesini önlemek için (çok şişen bir balon gibi patlamasını önlemek için) yeni hücre çeperi bileşenleri sentezlenir ve çeperin yapısına katılır.

Hücrenin genişlemesi durunca, bazı bitki hücre tipleri bir ya da daha fazladan selüloz tabakası biriktirir. Bunu primer çeperin iç kısmında yer alan **sekonder çeperi** oluşturmak için yaparlar (bakınız Şekil 34.4). Primer hücre çeperinin içindeki sekonder hücre çeperleri bazı bitkilerin büyük gövde oluşturmasına izin veren mekanik destek sağlar. Primer çeper gibi sekonder çeper de düzenli selüloz mikrofibriller içerir. Ancak, mikrofibriller pektinin içinden çok, **lignin** olarak isimlendirilen çok belirgin bir yapının içinde gömülür. Sekonder çeperler, çok fazla ligninleştiğinde, primer çeper ve hatta orta çeper de ligninleşir. Lignin, hidrofobik bir matriks oluşturan, karmaşık yapılı ve karbon içeren bir polimerdir. Bu hidrofobik matriks kuvvetli, su geçirmez özellikte ve hayvanlar tarafından sindirilmeye karşı dirençlidir. Lignin, selülozdan sonra yeryüzünde en bol bulunan biyolojik polimerdir. Odunun yaklaşık %20-35 'ini oluşturur.

Bilim insanları, bitki hücre çeperlerinin karmaşıklığını ve dinamiğini henüz yeni keşfetmeye başlamışlardır. Çeperlerin temel bileşenleri -selüloz, hemiselüloz, pektinler ve ligninler- birkaç bileşenden oluşabilen ve çeşitli yollarla değişime uğratılabilen molekül sınıflarıdır. Bu nedenle, bitki hücre çeperlerinin yapısı bitki hücrelerinin tiplerine göre farklılık gösterir. Ayrıca, tek bir bitki hücresinin çeper bileşimi tekdüze olmayabilir. Örneğin, tek yönlü büyüme hücre çeperi bileşenlerinin birikimini yansıtabilir. Bu bileşenler hücrenin bir ucunda daha kolayca gevşemişlerdir. Küçük bir bitki olan *Arabidopsis thaliana*'nın genomunda hücre çeperi biyosentezi ile ilgili binden fazla genin bulunması çeper konusunda pekçok şeyin bilinmediğini göstermektedir. Çeperin yalnızca küçük bir bölümünün işlevi bilinmektedir.

Bir bitkinin vücudunun oluşması, hücre grupları arasında işbirliğini gerektirir. Bitki hücreleri, hücre çeperleri sayesinde izole olmuş gibi gözükseler de, gelişmiş organizmaları oluşturmak ve yaşamlarını sürdürmek için iki şekilde etkileşirler. Bunlardan ilki, çoğu yerde, hücre çeperi su ve mineral iyonlara geçirgendir ve bu maddelerin plazma zarına ulaşmalarına




**34.6 Plazmodezmler** (A) Elektron mikroskobunda çekilmiş bir fotoğraf bitki hücre çeperlerinin içinden plazmodezmlerin geçtiğini göstermektedir (koyu boya). Yeşil nesneler hücre iskeletinin mikrotubülleridir (bakınız Kısım 5.3). (B) Plazmodezmler, birbirine komşu bitki hücrelerinin endoplazmik retikulumlarını birbirine bağlar.

ızin verir. İkincisi, komşu hücrelerin endoplazmik retikulumları (ER) **plazmodezm** olarak isimlendirilen ve içini sitoplazmanın doldurduğu kanallarla birbirlerine ile bağlantılıdır. Primer çeperden geçen plazmodezmler bitki hücreleri arasında doğrudan iletişim sağlar (Şekil 34.6). Tek bir bitki hücresi bine yakın plazmodezm ile komşu hücrelerle bağlantı kurabilir. Plazmodezmler bir hücreden diğerine proteinlerin ve hatta RNA'ların geçişine izin verirler. Bu plazmodezmlerden bazısı, hücre plağının biriktirildiği sitokinez sırasında oluşur.

Evrim, bazı bitki virüslerine, kendilerine avantaj sağlayan bu hücreler arası yolu kullanma olanağı vermiştir. Örneğin, tütün mozaik virüsü (TMV), hareket proteini olarak isimlendirilen bir proteini kodlar. Bu hareket proteini (MP), virüsün bitkiye tamamen yayılmasına yardım eder. TMV genomu, MP olmaksızın, bir hücreden diğerine geçemez. Ancak MP-RNA kompleksi, bilinmeyen bir yolla plazmodezm aracılığıyla bir hücreden diğerine kolayca geçebilmektedir.

## 34.2 ÖZET

**Bitkiler hücre bölünmesi ve büyümesi sırasında primer çeper sentezler. Bazı bitki hücrelerinde primer çeperin iç kısmında hücre büyümesi durduğunda, bir sekonder çeper oluşur. Ligninin sağlamlaştırdığı sekonder çeper yapıya ek destek sağlar.**

İçinde, karasal ekosistemlerdeki karbonun büyük bir kısmının bağlandığı bitki hücrelerinin bileşenleri nelerdir? **Bakınız ss. 723-724**

Bitki hücre çeperleri protoplastın büyümesine nasıl uyum sağlar? **Bakınız s. 724 ve Şekil 34.5**

Bitkilerin birbirleriyle etkileşmesini sağlayan iki özelliğini açıklayınız. **Bakınız ss. 724-725 ve Şekil 34.6**

Birbirinden tamamen ayrı, atasal birhücrelilerden ortaya çıkmış olmaları nedeniyle, bitkiler ve hayvanlar arasında çarpıcı farklılıkların bulunması şaşırtıcı değildir (bakınız Şekil 1.10). Bundan sonraki iki kısımda, zigot evresinden sonra erginlik evresine geçişi takiben bitkinin yapısında oluşan özgün özellikleri daha yakında inceleyeceğiz.

# 34.3 Bitki Doku ve Orga ıar; Nasıl Meydana Gel ?

Tek bir bitki hücresi (bir zigot), 100 metreden fazla boylanabilen ve binlerce yıl yaşayabilen bir sekoya ağacı gibi bir organizmayı oluşturmak için nasıl bölünür ve büyür? Bir bitki, henüz tohumun içindeyken, olgunlaşınca alacağı temel vücut planını belirler.

Bitkinin vücut planına katkı yapan iki örüntü, embriyo evresinde oluşur.

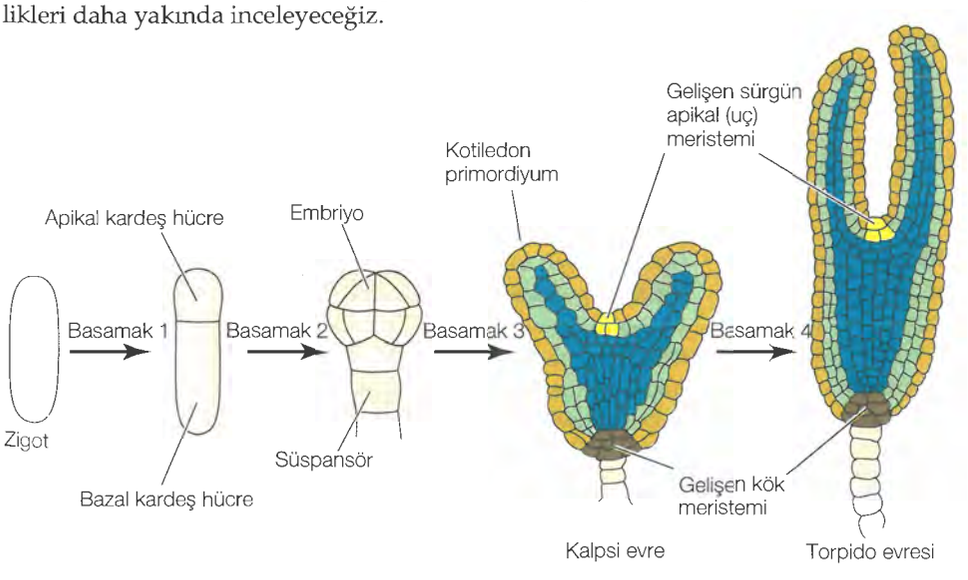
- *Bazal-apikal eksen*: Kökten sürgüne doğru, ana eksen boyunca hücrelerin ve dokuların düzenlenişi
- *Işınsal (radyal) eksen*: doku sistemlerinin dairesel düzenlenişi

Bunun yanında, embriyonik kök ve sürgün uçlarında farklılaşmamış hücrelerden oluşan iki hücre kümesi oluşur. Meristemler (Yunanca *merizein*, "bölünmek" anlamındadır) olarak isimlendirilen bu kümeler embriyo döneminden sonraki bütün gelişimi yönetir ve bitkinin yaşamı boyunca organları oluşturmasını sağlar.

Hem eksenler hem de meristemler gelişim açısından en iyi bilinmektedir. Biz burada model dikotil bir bitki olan *Arabidopsis thaliana*'da embriyogenez (embriyo oluşumu) üzerinde duracağız. Bu bitkide embriyo gelişimi çok iyi çalışılmıştır.

Bir bitki embriyosunun oluşumunda ilk basamak, zigotun bölünmesidir. Bunun sonucunda iki kardeş hücre oluşur (**Şekil 34.7, basamak 1**). Bu kardeş hücrelerin akıbetleri farklıdır (bakınız Kısım 19.4). Zigotun içinde sitoplazmanın asimetrik (eşit olmayan) dağılımı sonucunda, kardeş hücrelerden biri tam bir embriyoyu, diğeri ise **suspensor** olarak isimlendirilen, destekleyici bir yapıyı oluşturur (**Şekil 34.7, basamak 2**). Zigotun bu asimetrik bölünmesi yeni bitkinin kaide-uç ekseninin yanında, polarite de oluşturmasını sağlar. İnce suspensor ve daha yuvarlak ya da yumru biçimindeki embriyo, yalnızca dört adet mitoz bölünmeden sonunda birbirinden ayırt edilebilir. Suspensor kısa bir süre sonra uzamasını sonlandırır.

Dikotillerde ilk oluşan küresel embriyo, **kotiledonlar** ("tohum yaprakları") büyümeye başlayınca, özgün bir kalp şeklini alır (**Şekil 34.7, basamak 3**). Kotiledonların ve embriyonun ana ekseninin daha fazla büyümesi sonucunda embriyo torpido evresine geçer. Bu evrede içsel dokuların bazıları farklılaşmaya başlar (**Şekil 34.7, basamak 4**). Kotiledonlar arasında **sürgün apikal meristemi** bulunur; eksenin öbür ucunda ise **kök apikal meristemi** yer alır. Bu bölgelerin her biri, bitkinin yaşamı boyunca gelişen organları oluşturmak için bölünmesini sürdürecek olan farklılaşmamış hücreler içerir.

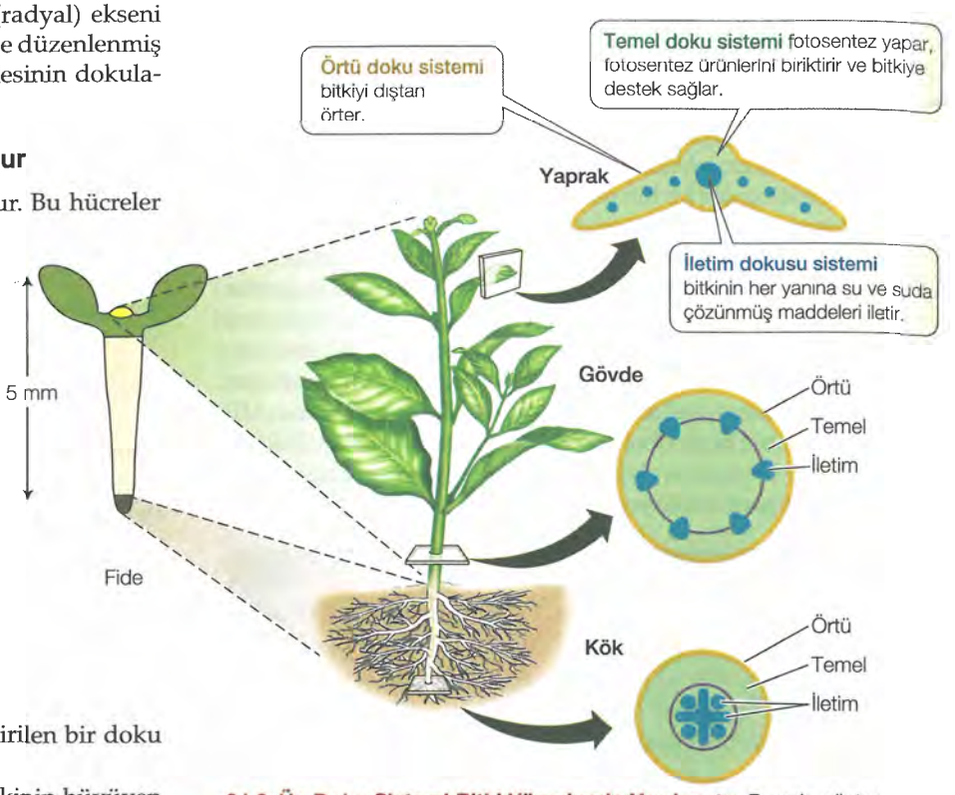



**34.7 Bitkide Embriyogenez** Model olan bir dikotil bitkinin (*Arabidopsis thaliana*) temel vücut planı birkaç basamakta oluşur. Kalpsi evreye kadar, üç doku sistemi oluşur: örtü (sarı), temel (açık yeşil) ve iletim (mavi) doku sistemi.

Embriyogenezin sonunda bitkinin ışınsal (radyal) ekseni de oluşmuş durumdadır. Embriyonik bitki, iç içe düzenlenmiş üç doku sistemi içerir; bunlar ergin bitki gövdesinin dokularını oluşturacaktır.

### Bitkinin gövdesi üç doku sisteminden oluşur

*Doku*, organize olmuş bir grup hücreden oluşur. Bu hücreler ortak özellik taşır ve yapısal ve de işlevsel bir birim olarak birlikte çalışırlar. Bitkilerde de dokular **doku sistemleri** şeklinde gruplanmışlardır. Yapıları çeşitli olmasına karşın, iletim demetli bütün bitkiler üç doku sisteminden oluşur: örtü, *iletim* ve *temel*. Bu üç doku sistemi, embriyogenez sırasında yerlerini alır ve sonuçta iç içe geçmiş şekilde bütün bitkiye yayılır (**Şekil 34.8**). Her bir doku sisteminin işlevi farklı olup, çeşitli hücre tiplerinden oluşmuştur.




**34.8 Üç Doku Sistemi Bitki Vücudunda Yayılmıştır** Burada gösterilen düzenlenme dikotiller için tipiktir, ancak sistemler, iletim demetli bütün bitkilerin gövdelerinde süreklilik gösterir.

**ÖRTÜ DOKU SİSTEMİ** Örtü doku sistemi epidermisi oluşturur. Epidermis, bir bitkiyi dıştan örten ve çoğunlukla tek hücre tabakasından oluşan dokudur. Odunsu bitkilerin gövdeleri ve kökleri periderm olarak isimlendirilen bir doku oluşturur.

Bitkinin gelişimi sırasında, epidermisin, bitkinin büyüyen yapısını örtmek için büyümesi gerekir. Epidermis hücreleri, küçük ve yuvarlak olup genellikle küçük merkezi bir kofula sahiptir ya da kofulsuzdur. Bir organın epidermisinde hücre bölünmesi durunca, epidermis hücreleri büyür. Bazı epidermis hücreleri aşağıdaki üç özelleşmiş dokudan birini oluşturmak üzere farklılaşırlar:

- Yapraklarda gaz alışverişi için stomaları (porlar) oluşturan *stoma bekçi hücreleri*
- Böceklere ve zararlı güneş ışınlarına karşı bitkiyi koruyan *trikomlar* ya da yaprak tüyleri
- Kök yüzey alanını artırarak su ve mineral besin maddelerinin alınımı için daha fazla yüzey alanı sağlayan *kök tüyleri*

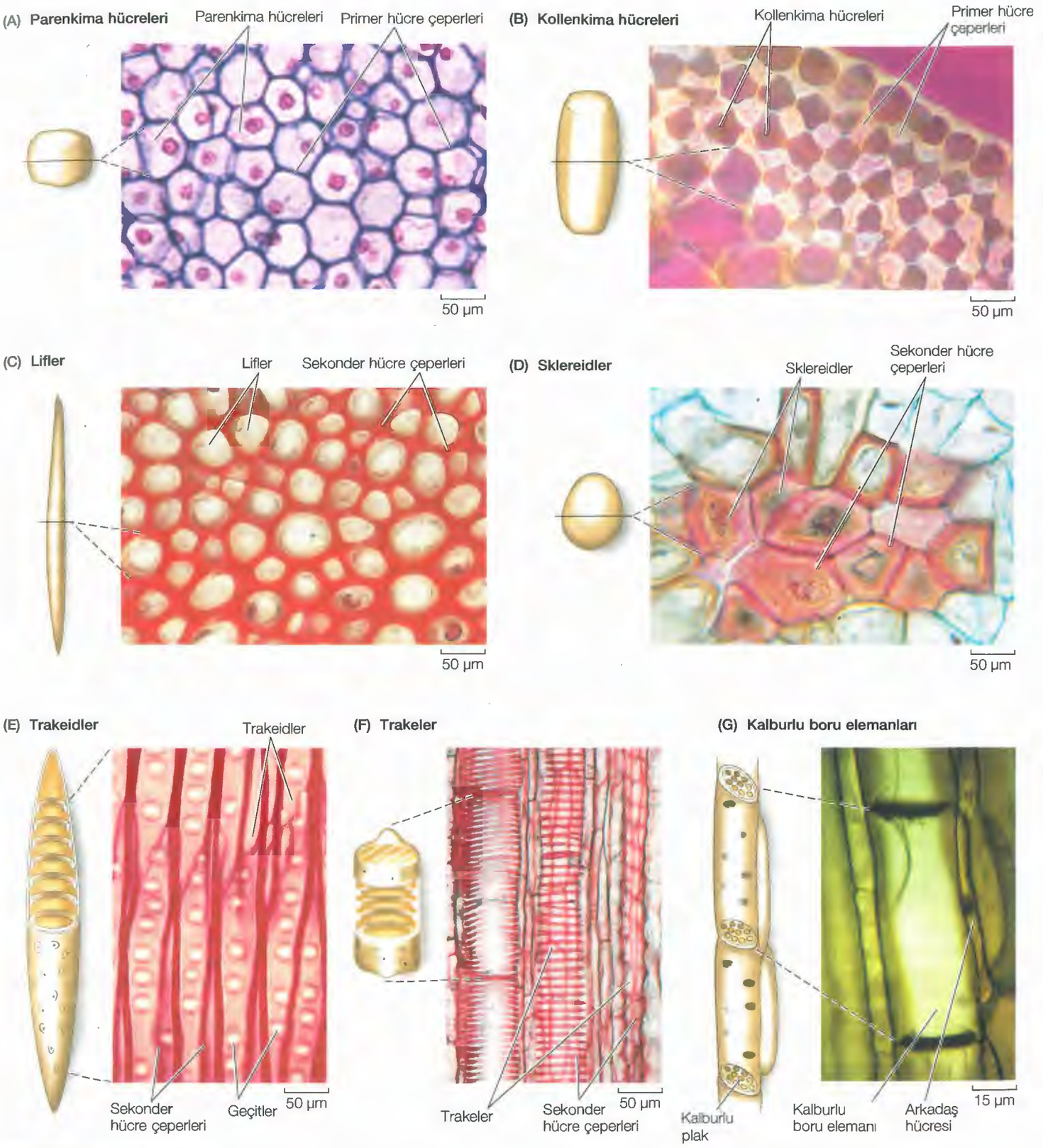
Toprak üstündeki epidermis hücreleri, **kütikula** adı verilen koruyucu bir hücre dışı salgı salgılar. Bu Kütikula, kütinden (uzun yağ asidi zincirlerinden yapılmış bir polimer) yapılmıştır. **Kütin,** mumların ve hücre çeperi polisakkaritlerinin kompleks bir karışımıdır. Kütikula su kaybını sınırlandırır, potansiyel olarak zararlı ışınları yansıtır ve patojenlere karşı bir engel oluşturur.

**TEMEL DOKU SİSTEMİ** Hem Sürgünlerde hem de köklerde örtü doku ve iletim dokusu arasında uzanan hemen hemen bütün dokular **temel doku sisteminin** bir parçasıdır. Bu nedenle bitki vücudunun büyük bir bölümünü temel doku sistemi, oluşturur. Temel doku, başlıca depolama, destek ve fotosentez işlevi görür. Temel doku, bu çeşitli işlevleri görmek için üç hücre tipini bütünleştirir: parenkima, kollenkima ve sklerenkima. Bu üç hücre tipi çeper yapılarına göre sınıflandırılır.

Bitkilerde en yaygın hücre tipi **parenkima** hücresidir (**Şekil 34.9A**). Parenkima hücreleri büyük bir kofula ve primer çeperden oluşmuş ince çeperlere ve ortak bir orta lamele sahiptir. Fotosentezde (yapraklarda) ve örneğin, protein (meyvelerde) ve nişasta (köklerde) depolanmasında önemli rol oynarlar. Pek çoğu bölünme kapasitesini korur ve bu nedenle bir yaralanma sonucu hücre çoğalmaya başlayınca, yeni hücreler oluşturabilirler.

**Kollenkima** hücreleri esneme desteği sağlamak için değişime uğramış parenkima hücrelerine benzer. Primer çeper özgün bir şekilde hücrelerin köşelerinde kalınlaşmıştır (**Şekil 34.9B**). Kollenkima hücreleri genel olarak uzamıştır. Bu hücrelerde primer çeper, kısmen pektinlerin birikimine bağlı olarak kalınlaşır, ancak sekonder çeper oluşmaz. Kollenkima; yaprak petiyollerine, odunsu olmayan gövdelere ve büyümekte olan organlara destek sağlar. Kollenkima hücrelerinden yapılmış olan doku esnek olup, gövdelerin ve petiyollerin çatırdamaksızın rüzgarda eğilmesini sağlar. Kerevizdeki "teller" esasen kollenkima hücrelerinden oluşmuştur.

**Sklerankima** hücreleri, kalın sekonder çeperlere sahiptir. Sekonder çeperler bu hücrelerin başlıca işlevlerini yapmalarını sağlar: destek. Sklerenkima hücrelerini çoğu, çeperlerinin ligninleşmesinden sonra, programlanmış hücre ölümü geçirip (apoptoz; bakınız Kısım 11.6) ölünce destekleyici işlev görürler. İki tip sklerankima hücresi vardır: uzamış **lifler** (fiberler) ve çeşitli tipteki **sklereidler**. Lifler, oduna ve bitkinin diğer kısımlarına nispeten sertlik kazandırırlar. Bu yapılar da çoğunlukla demet şeklinde düzenlenirler (**Şekil 34.9C**). Ağaçların kabuğu mekaniksel sertliğini uzun liflere borçludur. Sklereidler birlikte yoğun paketler oluştururlar. Örneğin, fındıkta ve bazı tohum kabuklarında birlikte yoğun olarak paketlenmişlerdir (**Şekil 34.9D**). Ayvalarda ve diğer bazı meyvelerde *taş hücreleri* olarak isimlendirilen izole sklerid kümeleri, bu meyvelere kumsu dokusal bir özellik kazandırır.




**34.9 Bitki Hücresi Tipleri** (A) *Coleus*'un petiyolündeki parenkima hücreleri. İnce, tekdüze hücre çeperlerine dikkat ediniz. (B) Bu ıspanak yaprak damarının dıştaki beş hücre tabakası kollenkima hücrelerinden oluşmuştur. Bu hücrelerin çeperleri köşelerde kalın, diğer kısımlarda incedir. (C) Sklerenkima: bir ayçiçeği gövdesindeki (*Helianthus*) lifler. Kalın sekonder çeperler kırmızıya boyanmıştır. (D) Sklerenkima: sklereidler. Sklereidlerin aşırı sert sekonder çeperleri tabakalar halinde uzanır. Destek ve sert kabuklu çerezler ve tohumlara sert bir yapı kazandırırlar. (E, F) Trake ve trakeidler: (E) Çam odununda trakeidler. Bu kalın sekonder çeperler koyu kırmızı boyanmıştır. (F) Bir kabak gövdesindeki trakeler. Sekonder çeperler kırmızıya boyanmıştır; halkalar ve sarmallar dahil, farklı kalınlaşma şekillerine dikkat ediniz. (G) Bir salatalık gövdesinde kalburlu boru ve arkadaş hücreleri.






Embriyog
de oluşm
üç dok
rın

...im dokusu sistemi bitkinin su te-
...dir- iletim demetli bitkilerin ayırt
...u sistemini oluşturan iki doku, yani
...ri bitkinin her yanına dağıtır. **Ksilem**
mineralleri gövde ve yapraklardaki
...r. **Flöem** ise hücresel bir gelişmişliğin
...ma, destek ve depolama dahil, bir dizi
. Bitkinin yapısındaki bütün hücreler bir
enerji ...
yapıtaşına gereksinim duyarlar. Flöem,
karbonhidratları ...tildikleri yerlerden (*kaynaklar* olarak isimlendirilir, başlıca yapraklar) kullanılacakları ya da depolanacakları (*havuzlar* olarak isimlendirilir, büyümekte olan dokular, madde depolayan yumrular ve gelişmekte olan çiçekler) yerlere taşıyarak onların gereksinimlerini karşılar.

Bu iletim dokularını oluşturan çeşitli hücre tiplerinin yapısını daha yakından inceleyelim. Bölüm 35'te bu dokuların bitkinin her yanına su ve maddelerin nasıl taşındıklarını göreceğiz.

### Ksilem hücreleri su ve çözünmüş mineralleri taşır

Ksilem, **trake** (**damar**) **elemanları** olarak isimlendirilen iletim hücrelerini içerir. Bunlar su ve çözünmüş mineralleri taşıma işlevini gerçekleştirmeden önce apoptoza uğrarlar. İki tip damar elemanı vardır: *trakeidler ve trakeler*. **Trakeidler** gymnospermlerde ve iletim demetli diğer bitkilerde bulunan iğ şeklinde hücrelerdir. Evrimsel olarak trakelerden daha eskidirler (**Şekil 34.9E**). Hücrenin ölümü sonucunda protoplazmanın bütünlüğü bozulunca, su ve mineraller bir trakeidten diğerine geçitler aracılığıyla az bir dirençle geçebilirler. Geçitler, primer çeperi kapatmaksızın sekonder çeperde oluşan kesintilerdir.

Çiçekli bitkiler *damar elemanları*ndan oluşan, su ileten bir sistem geliştirmişlerdir. Bunlar uç uca uzanan, özgün hücrelerden oluşmuştur. Bu damar elemanları **trakeler** olarak isimlendirilirler. Trakelerin de, trakeidler gibi, hücre çeperlerinde geçitler bulunur. Ancak bu geçitler genel olarak trakeidlerdeki geçitlerden daha büyüktür. Trakeler sekonder çeperlerine lignin salgıladıktan sonra, apoptoz geçirmeden önce, uç kısımlardaki çeperler kısmen parçalanır. Bunun sonucunda, pekçok trakeden oluşan içi boş bir tüp oluşur. Bu tüp, suyun iletimi için uçları açık bir boru hattı oluşturur (**Şekil 34.9F**). Angiospermlerin evrimi sırasında, trakeler kısalmış ve uçta yer alan çeperleri daha az engel oluşturmuştur. Bu da, bu hücrelerin su taşıma yeteneklerini artırmıştır. Pek çok angiospermin ksileminde trakeler yanında, trakeidler de bulunur.

### Flöem hücreleri fotosentez ürünlerini taşır

Olgun ksilemin aksine, flöemin taşıyıcı hücreleri canlıdır. Çiçekli bitkilerde, **kalburlu boru elemanları** flöemin karakteristik hücreleridir (**Şekil 34.9G**). Trakeler gibi, bu hücreler de uç uca dizilerek, uzun kalburlu boruları oluştururlar. Bu kalburlu borular karbonhidratları ve diğer pek çok maddeyi kaynaklardan bu maddeleri tüketen ya da biriktiren dokulara taşırlar. Örneğin, olgun yapraklı bitkilerde, fotosentez ürünleri yapraklardan kök dokularına taşınır.

Uçtaki çeperleri parçalanmış olan trakelerin aksine, kalburlu boru elemanları, uç kısımlarında plazmodezmler içerir. Tüp elemanları, uç kısımlarında porlar oluşturmak üzere genişlemiştir. Bu nedenle, uç çeperler kalburlara benzer ve *kalburlu plaklar* olarak isimlendirilirler. Her ne kadar, kalburlu boru elemanları canlılıklarını korusalar da, protoplazmanın bazı bileşenleri parçalanır. Kalburlu borular, arkadaş hücreleri ile bağlantılıdırlar. Arkadaş hücreleri bütün organellerini korur ve kalburlu boru elemanlar için "yaşam destek birimleri" olarak iş görür.

## 34.3 ÖZET

**Bitki embriyoları örtü, temel ve iletim olmak üzere, iç içe geçmiş üç doku istemi içeren bir embriyonik kök ve sürgüne sahiptir. Bu doku istemleri, özelleşmiş hücre tiplerinin özgün bir şekilde bir araya gelmesiyle farklı işlevler görür.**

- Bulundukları yer ve işlevleri açısından üç doku sistemi birbirinden ayıran nedir? **Bakınız ss. 726-728 ve Şekil 34.8**
- Kollenkima hücrelerini sklerenkima hücrelerine göre daha esnek yapan yapısal farklılık nedir? **Bakınız s. 726**
- Trakeidler ve trakeler arasındaki farklılıkları belirtiniz. **Bakınız s. 728 ve Şekil 34.9**

Embriyogenezin sonuna kadar, bitki embriyosu bir tohumun içinde kuşatılmış olup çimlenmeye hazırdır. Bundan sonraki bölümde tohumları ve tohumların çimlenmelerini inceleyeceğiz. Şimdi, bitkilerin yüz yüze kaldıkları yaşamın nasıl başladığını ve henüz açıkladığımız hücreler ve dokuların, embriyonun olgun bir bitkinin vücudunu oluşturmalarını nasıl sağladığını görelim.

## 34.4 Meristemler Sürekli Olarak Bir Bitkinin Büyümesini Nasıl Sağlarlar?

Bu bölümün başında belirttiğimiz gibi, bitkiler ve hayvanlar farklı gelişir ve farklı işlev görür. Hayvanlar, besin bulmak için hareketli oluşlarını kullanırlarken, bitkiler hareketsizdiler ve toprak altındaki ve üstündeki kaynakları büyüyerek elde etmeleri gerekir. Bu nedenle bitkiler, sürgünlerini büyüterek güneşe doğru, köklerini büyüterek ise topraktaki su ve çözünmüş minerallere doğru iki yönde büyürler.

Bir birey, bir embriyodan erginleşmeye doğru geliştikçe hayvan vücudunun bütün kısımları büyür. Ancak, hayvanların çoğunda bu büyüme **sınırlıdır** (**determinate**), -yani, bireyin ve uzuvlarının büyümesi, olgunluk evresine ulaşıldığında sonlanır. Bu tür bir büyüme, yapraklar, çiçekler ve meyveler gibi bazı bitki organlarına da özgündür. Bununla birlikte, sürgünler ve kökler, bitkinin yaşamı boyunca büyürler. Bu tür bir ucu açık büyüme, **sınırsız büyüme** (**indeterminate**) olarak isimlendirilir.

### Bir bitki, boyutlarını primer ve sekonder büyüme sonucunda arttırır

Bitkiler, büyüyerek toprak üstü ve toprak altındaki yüzeylerini artırırlar. Bütün bitkiler **primer büyüme** gösterirler. Primer büyüme, köklerin ve sürgünlerin uzaması ve dallanma sonucu yeni kökler ve sürgünlerin oluşması ile kendini gösterir.

Ayrıca, özellikle ağaçlar olmak üzere, pek çok gimnosperm ve dikotil sekonder büyüme gösterir. Bu organlar sekonder büyüme ile çaplarını artırırlar.

Primer ve sekonder büyüme sonucunda bitkinin yapısı ayırt edici yapılar kazanır. Primer büyüme **primer bitki yapısını**, buna karşılık sekonder büyüme ise **sekonder bitki yapısını** oluşturur. Bütün tohumlu bitkiler, bitkinin odunsu olmayan kısımlarından oluşan primer bitki yapısına sahiptirler. Pek çok otsu bitki -özellikle monokotiller- tamamen primer bitki yapısından oluşurlar. Çalılar ve ağaçlar gibi odunsu bitkiler, primer bitki yapısının yanında, odun ve kabuktan oluşan sekonder bir bitki yapısıda gösterirler. Sekonder bitki yapısının dokuları eklendikçe, gövdeler ve kökler kalınlaşırlar. Sekonder bitki yapısı, bitkinin yaşamı boyunca büyümek ve kalınlaşmak için sürer. Primer bitki yapısı da, sürgün ve kök sistemlerinin uzamasını ve dallanmasını ve de yeni yaprakların oluşmasını sağlayarak büyümenin sürmesini sağlar.

### Meristemlerin aşamalı gelişimi bitki vücudunu meydana getirir

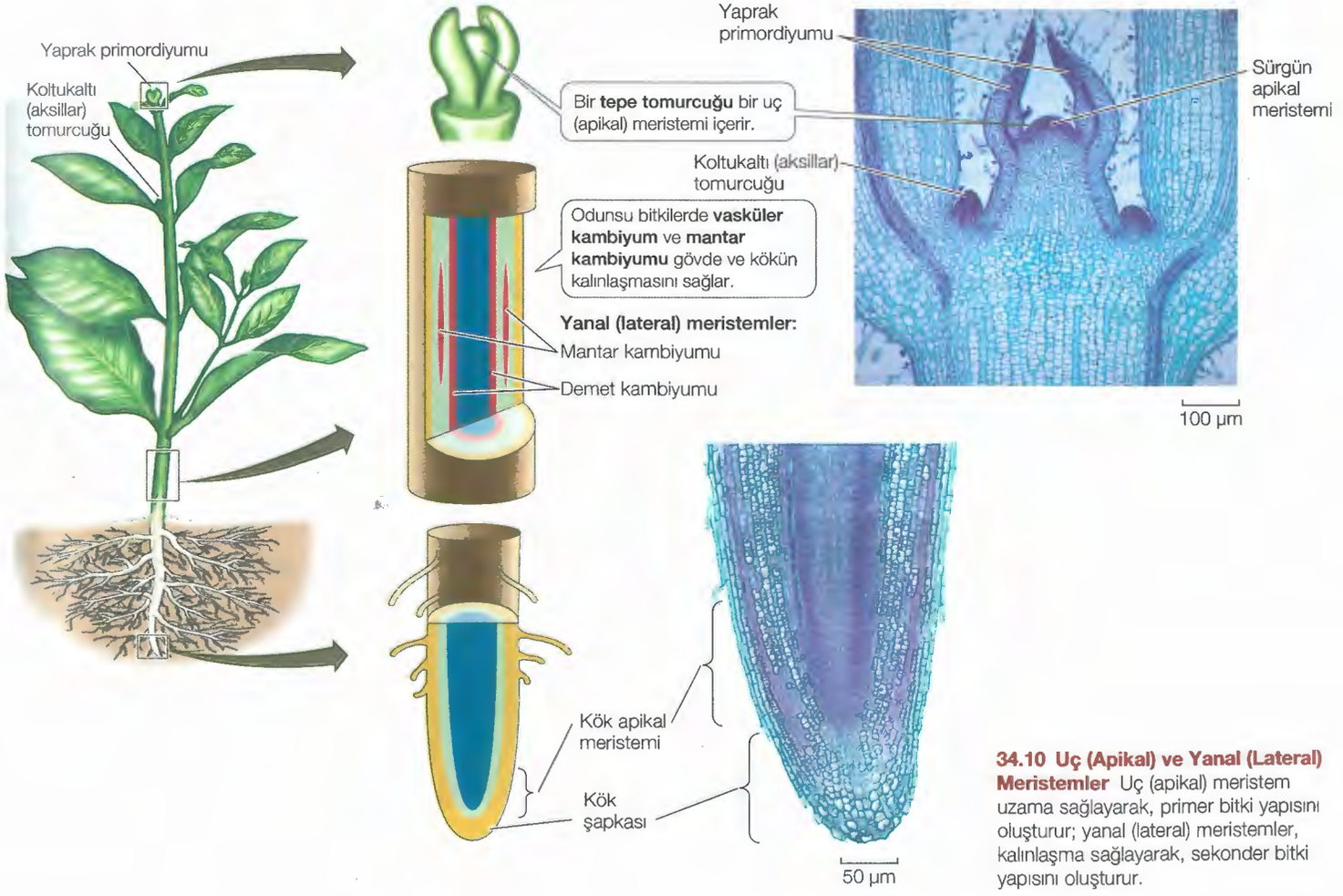
Görmüş olduğumuz gibi, meristemler, ergin bir bitkide bütün yeni organların kaynaklarını oluşturan farklılaşmamış hücrelerden oluşan yerel bölgelerdir. Tohum çimlenmeden önce bile, bitki embriyosu iki meristeme sahiptir: embriyonik sürgün ucundaki bir sürgün apikal meristemi ve embriyonik kökün ucunun yakınındaki ise kök apikal meristemi (bakınız Şekil 34.7).

Meristem hücreleri küçük olup birbirlerine yakın paketlenmiştir. Çok küçük merkezi kofulları ve ince çeperleri bulunur. Meristem hücreleri farklılaşmaz ve hep genç kalır. Böylece sonsuza kadar yeni hücreler üretme yeteneklerini korurlar. **İnisiyaller** olarak isimlendirilen, meristemleri oluşturan hücreler hayvanların kök hücrelerine benzetilebilir (Kısım 19.2'de tartışılmıştır). Bir inisiyal bölününce, kardeş hücrelerden biri, ebeveyn hücre büyüklüğünde başka bir meristem hücresi oluşturur. Diğer kardeş hücre ise, daha özelleşmiş bir hücre şeklinde farklılaşır.

Bitkinin embriyosu kök ve sürgündeki apikal meristemlerle primer büyüme gösterirken, ergin bir bitkinin büyümesi diğer meristem tiplerinin etkinliklerinin bir yansımasıdır. Embriyo sonrası büyüme ile ilgili tartışmamıza, olgun bir bitkinin yaşamı boyunca nasıl büyüdüğü ve bu büyümede meristemlerin oynadıkları kritik rolü daha yakından inceleyerek başlayacağız.

Ergin bir bitkinin büyüme ve gelişimine iki tip meristem katkı yapar (**Şekil 34.10**):

- **Uç (Apikal) meristemler** primer büyümeyi yönetir ve bunun sonucunda primer bitki yapısı oluşur. Bu büyüme, hücrenin büyümesinden sonra onun bölünmesiyle karakterize olur (dikey uzama).
- **Yanal (lateral) meristemler** sekonder büyümeyi yönetirler. *Demet kambiyumu (vasküler kambiyum)* ve *mantar kambiyumu* olmak üzere iki yanal meristem, sekonder bitki yapısının oluşmasına katkı yapar.




**34.10 Uç (Apikal) ve Yanal (Lateral) Meristemler** Uç (apikal) meristem uzama sağlayarak, primer bitki yapısını oluşturur; yanal (lateral) meristemler, kalınlaşma sağlayarak, sekonder bitki yapısını oluşturur.

**İLETİM DOKU SİSTEMİ** İletim dokusu sistemi bitkinin su tesisatı ya da taşıma sistemidir- iletim demetli bitkilerin ayırt edici özelliği. İletim dokusu sistemini oluşturan iki doku, yani ksilem ve flöem maddeleri bitkinin her yanına dağıtır. **Ksilem** köklerden alınan su ve mineralleri gövde ve yapraklardaki bütün hücrelere ulaştırır. **Flöem** ise hücresel bir gelişmişliğin bir sonucu olarak, taşıma, destek ve depolama dahil, bir dizi işlev gerçekleştirebilir. Bitkinin yapısındaki bütün hücreler bir enerji kaynağına ve yapıtaşına gereksinim duyarlar. Flöem, karbonhidratları üretildikleri yerlerden (*kaynaklar* olarak isimlendirilir, başlıca yapraklar) kullanılacakları ya da depolanacakları (*havuzlar* olarak isimlendirilir, büyümekte olan dokular, madde depolayan yumrular ve gelişmekte olan çiçekler) yerlere taşıyarak onların gereksinimlerini karşılar.

Bu iletim dokularını oluşturan çeşitli hücre tiplerinin yapısını daha yakından inceleyelim. Bölüm 35'te bu dokuların bitkinin her yanına su ve maddelerin nasıl taşındıklarını göreceğiz.

### Ksilem hücreleri su ve çözünmüş mineralleri taşır

Ksilem, **trake** (**damar**) **elemanları** olarak isimlendirilen iletim hücrelerini içerir. Bunlar su ve çözünmüş mineralleri taşıma işlevini gerçekleştirmeden önce apoptoza uğrarlar. İki tip damar elemanı vardır: *trakeidler ve trakeler*. **Trakeidler** gymnospermlerde ve iletim demetli diğer bitkilerde bulunan iğ şeklinde hücrelerdir. Evrimsel olarak trakelerden daha eskidirler (Şekil 34.9E). Hücrenin ölümü sonucunda protoplazmanın bütünlüğü bozulunca, su ve mineraller bir trakeidten diğerine geçitler aracılığıyla az bir dirençle geçebilirler. Geçitler, primer çeperi kapatmaksızın sekonder çeperde oluşan kesintilerdir.

Çiçekli bitkiler *damar elemanları*ndan oluşan, su ileten bir sistem geliştirmişlerdir. Bunlar uç uca uzanan, özgün hücrelerden oluşmuştur. Bu damar elemanları **trakeler** olarak isimlendirilirler. Trakelerin de, trakeidler gibi, hücre çeperlerinde geçitler bulunur. Ancak bu geçitler genel olarak trakeidlerdeki geçitlerden daha büyüktür. Trakeler sekonder çeperlerine lignin salgıladıktan sonra, apoptoz geçirmeden önce, uç kısımlardaki çeperler kısmen parçalanır. Bunun sonucunda, pekçok trakeden oluşan içi boş bir tüp oluşur. Bu tüp, suyun iletimi için uçları açık bir boru hattı oluşturur (Şekil 34.9F). Angiospermlerin evrimi sırasında, trakeler kısalmış ve uçta yer alan çeperleri daha az engel oluşturmuştur. Bu da, bu hücrelerin su taşıma yeteneklerini artırmıştır. Pek çok angiospermin ksileminde trakeler yanında, trakeidler de bulunur.

### Flöem hücreleri fotosentez ürünlerini taşır

Olgun ksilemin aksine, flöemin taşıyıcı hücreleri canlıdır. Çiçekli bitkilerde, **kalburlu boru elemanları** flöemin karakteristik hücreleridir (Şekil 34.9G). Trakeler gibi, bu hücreler de uç uca dizilerek, uzun kalburlu boruları oluştururlar. Bu kalburlu borular karbonhidratları ve diğer pek çok maddeyi kaynaklardan bu maddeleri tüketen ya da biriktiren dokulara taşırlar. Örneğin, olgun yapraklı bitkilerde, fotosentez ürünleri yapraklardan kök dokularına taşınır.

Uçtaki çeperleri parçalanmış olan trakelerin aksine, kalburlu boru elemanları, uç kısımlarında plazmodezmler içerir. Tüp elemanları, uç kısımlarında porlar oluşturmak üzere genişlemiştir. Bu nedenle, uç çeperler kalburlara benzer ve *kalburlu plaklar* olarak isimlendirilirler. Her ne kadar, kalburlu boru elemanları canlılıklarını korusalar da, protoplazmanın bazı bileşenleri parçalanır. Kalburlu borular, arkadaş hücreleri ile bağlantılıdırlar. Arkadaş hücreleri bütün organellerini korur ve kalburlu boru elemanlar için "yaşam destek birimleri " olarak iş görür.

## 34.3 ÖZET

**Bitki embriyoları örtü, temel ve iletim olmak üzere, iç içe geçmiş üç doku istemi içeren bir embriyonik kök ve sürgüne sahiptir. Bu doku istemleri, özelleşmiş hücre tiplerinin özgün bir şekilde bir araya gelmesiyle farklı işlevler görür.**

- Bulundukları yer ve işlevleri açısından üç doku sistemi birbirinden ayıran nedir? **Bakınız ss. 726-728 ve Şekil 34.8**
- Kollenkima hücrelerini sklerenkima hücrelerine göre daha esnek yapan yapısal farklılık nedir? **Bakınız s. 726**
- Trakeidler ve trakeler arasındaki farklılıkları belirtiniz. **Bakınız s. 728 ve Şekil 34.9**

Embriyogenezin sonuna kadar, bitki embriyosu bir tohumun içinde kuşatılmış olup çimlenmeye hazırdır. Bundan sonraki bölümde tohumları ve tohumların çimlenmelerini inceleyeceğiz. Şimdi, bitkilerin yüz yüze kaldıkları yaşamın nasıl başladığını ve henüz açıkladığımız hücreler ve dokuların, embriyonun olgun bir bitkinin vücudunu oluşturmalarını nasıl sağladığını görelim.

## 34.4 Meristemler Sürekli Olarak Bir Bitkinin Büyümesini Nasıl Sağlarlar?

Bu bölümün başında belirttiğimiz gibi, bitkiler ve hayvanlar farklı gelişir ve farklı işlev görür. Hayvanlar, besin bulmak için hareketli oluşlarını kullanırlarken, bitkiler hareketsizdiler ve toprak altındaki ve üstündeki kaynakları büyüyerek elde etmeleri gerekir. Bu nedenle bitkiler, sürgünlerini büyüterek güneşe doğru, köklerini büyüterek ise topraktaki su ve çözünmüş minerallere doğru iki yönde büyürler.

Bir birey, bir embriyodan erginleşmeye doğru geliştikçe hayvan vücudunun bütün kısımları büyür. Ancak, hayvanların çoğunda bu büyüme **sınırlıdır** (**determinate**), -yani, bireyin ve uzuvlarının büyümesi, olgunluk evresine ulaşıldığında sonlanır. Bu tür bir büyüme, yapraklar, çiçekler ve meyveler gibi bazı bitki organlarına da özgündür. Bununla birlikte, sürgünler ve kökler, bitkinin yaşamı boyunca büyürler. Bu tür bir ucu açık büyüme, **sınırsız büyüme** (**indeterminate**) olarak isimlendirilir.

### Bir bitki, boyutlarını primer ve sekonder büyüme sonucunda arttırır

Bitkiler, büyüyerek toprak üstü ve toprak altındaki yüzeylerini artırırlar. Bütün bitkiler **primer büyüme** gösterirler. Primer büyüme, köklerin ve sürgünlerin uzaması ve dallanma sonucu yeni kökler ve sürgünlerin oluşması ile kendini gösterir.

Ayrıca, özellikle ağaçlar olmak üzere, pek çok gimnosperm ve dikotil sekonder büyüme gösterir. Bu organlar sekonder büyüme ile çaplarını artırırlar.

Primer ve sekonder büyüme sonucunda bitkinin yapısı ayırt edici yapılar kazanır. Primer büyüme **primer bitki yapısını**, buna karşılık sekonder büyüme ise **sekonder bitki yapısını** oluşturur. Bütün tohumlu bitkiler, bitkinin odunsu olmayan kısımlarından oluşan primer bitki yapısına sahiptirler. Pek çok otsu bitki -özellikle monokotiller- tamamen primer bitki yapısından oluşurlar. Çalılar ve ağaçlar gibi odunsu bitkiler, primer bitki yapısının yanında, odun ve kabuktan oluşan sekonder bir bitki yapısıda gösterirler. Sekonder bitki yapısının dokuları eklendikçe, gövdeler ve kökler kalınlaşırlar. Sekonder bitki yapısı, bitkinin yaşamı boyunca büyümek ve kalınlaşmak için sürer. Primer bitki yapısı da, sürgün ve kök sistemlerinin uzamasını ve dallanmasını ve de yeni yaprakların oluşmasını sağlayarak büyümenin sürmesini sağlar.

### Meristemlerin aşamalı gelişimi bitki vücudunu meydana getirir

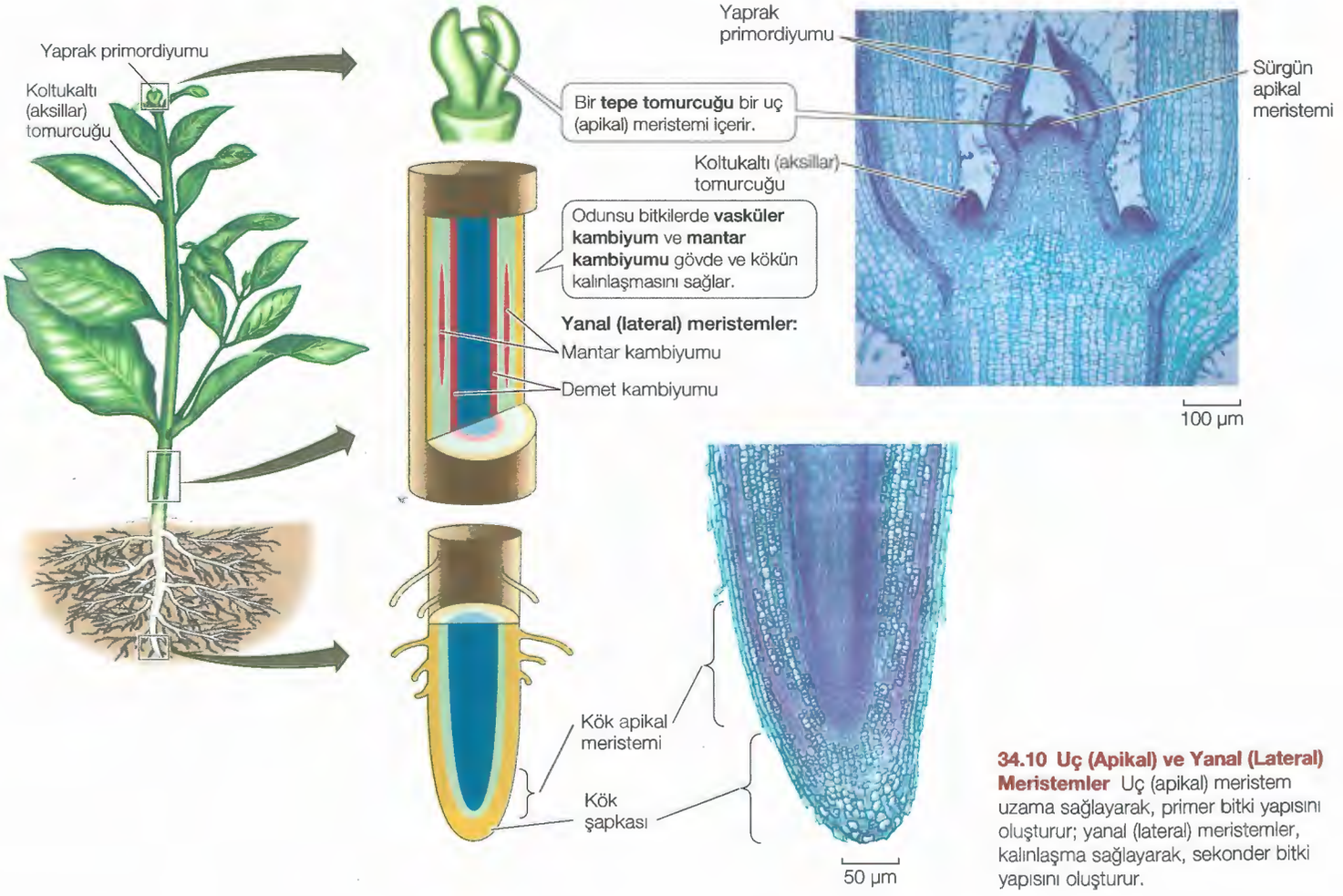
Görmüş olduğumuz gibi, meristemler, ergin bir bitkide bütün yeni organların kaynaklarını oluşturan farklılaşmamış hücrelerden oluşan yerel bölgelerdir. Tohum çimlenmeden önce bile, bitki embriyosu iki meristeme sahiptir: embriyonik sürgün ucundaki bir sürgün apikal meristemi ve embriyonik kökün ucunun yakınındaki ise kök apikal meristemi (bakınız Şekil 34.7).

Meristem hücreleri küçük olup birbirlerine yakın paketlenmiştir. Çok küçük merkezi kofulları ve ince çeperleri bulunur. Meristem hücreleri farklılaşmaz ve hep genç kalır. Böylece sonsuza kadar yeni hücreler üretme yeteneklerini korurlar. **İnisiyaller** olarak isimlendirilen, meristemleri oluşturan hücreler hayvanların kök hücrelerine benzetilebilir (Kısım 19.2'de tartışılmıştır). Bir inisiyal bölününce, kardeş hücrelerden biri, ebeveyn hücre büyüklüğünde başka bir meristem hücresi oluşturur. Diğer kardeş hücre ise, daha özelleşmiş bir hücre şeklinde farklılaşır.

Bitkinin embriyosu kök ve sürgündeki apikal meristemlerle primer büyüme gösterirken, ergin bir bitkinin büyümesi diğer meristem tiplerinin etkinliklerinin bir yansımasıdır. Embriyo sonrası büyüme ile ilgili tartışmamıza, olgun bir bitkinin yaşamı boyunca nasıl büyüdüğü ve bu büyümede meristemlerin oynadıkları kritik rolü daha yakından inceleyerek başlayacağız.

Ergin bir bitkinin büyüme ve gelişimine iki tip meristem katkı yapar (**Şekil 34.10**):

- **Uç (Apikal) meristemler** primer büyümeyi yönetir ve bunun sonucunda primer bitki yapısı oluşur. Bu büyüme, hücrenin büyümesinden sonra onun bölünmesiyle karakterize olur (dikey uzama).
- **Yanal (lateral) meristemler** sekonder büyümeyi yönetirler. *Demet kambiyumu (vasküler kambiyum)* ve *mantar kambiyumu* olmak üzere iki yanal meristem, sekonder bitki yapısının oluşmasına katkı yapar.




**34.10 Uç (Apikal) ve Yanal (Lateral) Meristemler** Uç (apikal) meristem uzama sağlayarak, primer bitki yapısını oluşturur; yanal (lateral) meristemler, kalınlaşma sağlayarak, sekonder bitki yapısını oluşturur.

### Sınırsız büyüme uç meristemler sayesinde gerçekleşir

Uç (apikal) meristemler kendilerini sınırsız çoğaltabildiklerinden, bir sürgün ya da kök uzamasını sürdürerek sınırsız büyürler; başka bir deyişle, sürgün ya da kök büyümesi sınırsızdır. Primer büyüme sürgünlerin ve köklerin uzamasını ve organların oluşumunu sağlar (bakınız Şekil 34.10). Sonuçta, bütün bitki organları apikal meristemlerdeki hücre bölünmesi ve bunu takiben, hücrenin büyüme ve farklılaşması sonucunda oluşur. Organ oluşumundan birkaç tip apikal meristem rol oynar:

- *Sürgün ucu (apikal) meristemleri* gövde ve dalların uzamasını sağlar. Böylece daha fazla yaprak oluşur ve fotosentez yapılır. Yaprakları oluşturan apikal meristemler, *vejetatif meristemler* olarak isimlendirilir. Çiçekler ise *infloresens meristemlerini* oluşturan meristemlerden oluşur (çiçeğin oluşumu ile daha fazla bilgi için bakınız Kısım 38.2)
- *Kök ucu ( apikal)* meristemleri, köklerin uzamasını sağlayan hücreler oluşturur. Böylece bitki toprağa girerek daha fazla su ve mineral bulabilir.

Hem sürgün hem de kökteki uç meristemler, bir dizi silindirik **primer meristem** oluşturur. Primer meristemler primer bitki yapısına doku üretirler. Her ikisi de silindirik organlar olan, kök ve sürgünde dıştan içe doğru **protoderm**, **temel meristem** ve **prokambiyum** gibi primer meristemler bulunur.

| Apikal meristemler → Primer meristemler → Doku sistemleri | | |
|---|---|---|
| Kök ya da sürgün apikal meristemi | Protoderm | → Örtü doku sistemi |
| | Temel meristem | → Temel doku sistemi |
| | Prokambiyum | → İletim doku sistemi |

Bitkinin yapısı, her defasında bir organ üreten hayvan vücuduna göre, çok daha değişkendir. Çünkü meristemler bitkinin yaşamı boyunca yeni organlar üretebilir. Meristemlerin nasıl iş gördüklerini anlamak için kök ucu meristeminin kök sistemini nasıl oluşturduğunu daha yakından inceleyelim.

### Kök apikal meristemi kök şapkasını ve kök primer meristemlerini oluşturur

Kök ucu meristemleri, kökün uzamasına katkı yapan bütün hücreleri üretir (**Şekil 34.11A**). Kök apikal meristeminin ucundaki bazı kardeş hücreler, bir kök şapkasının oluşumuna katkı yapar. **Kök şapkası**, kök toprağın içinde ilerledikçe, kökün büyümekte olan narin yapılı bölgelerini korur. Kök şapkası kayganlaştırıcı olarak iş gören mukopolisakkarit (salgı) salgılar. Ancak, kök şapkasını hücreleri çoğunlukla zarar görür ve aşınarak dökülür. Bu nedenle sürekli olarak yenilenmeleri gerekir. Kök şapkası aynı zamanda yerçekimini saptayan ve bu nedenle köklerin aşağı doğru büyümesini denetleyen bir yapıdır.

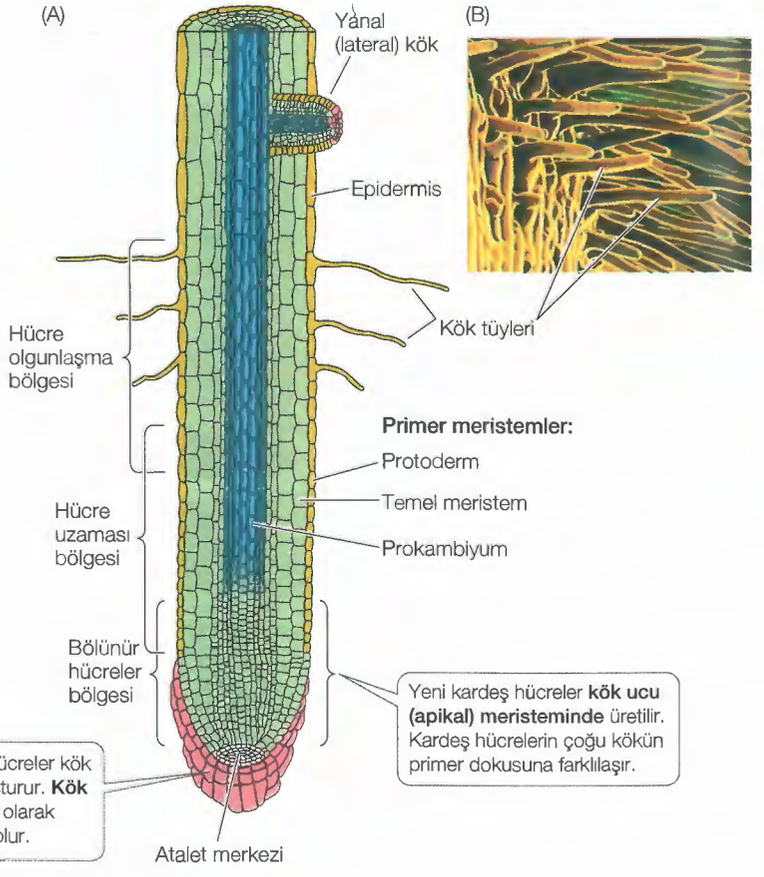
Kök ucu meristeminin ortasında hücre bölünmesinin seyrek olduğu bir atalet (quiescent) merkezi bulunur. Atalet merkezi, gerekli hallerde aktifleşebilir -örneğin zarar oluşmasından sonra. Atalet merkezinin üstünde (yani, kök şapkasından uzakta) üretilmiş kardeş hücreler silindirik yapıda üç primer meristem oluşturur: protoderm, temel meristem ve prokambiyum.

Uç ve primer meristemler, **bölünür hücreler bölgesini** oluşturur. Bu bölge kök primer dokularının bütün hücrelerinin kaynağıdır. Bu bölgenin hemen üstünde **hücre uzama bölgesi** yer alır. Bu bölge, yeni oluşmuş hücrelerin uzadıkları ve kökün toprağın derinlerine gitmesini sağladıkları bir bölgedir. Bu bölgenin üstünde **olgunlaşma bölgesi** bulunur. Bu bölgede hücreler farklılaşarak özel yapı ve işlevler kazanır. Bu üç bölge birbirinin içine girmiş olup aralarında kesin bir sınır yoktur.

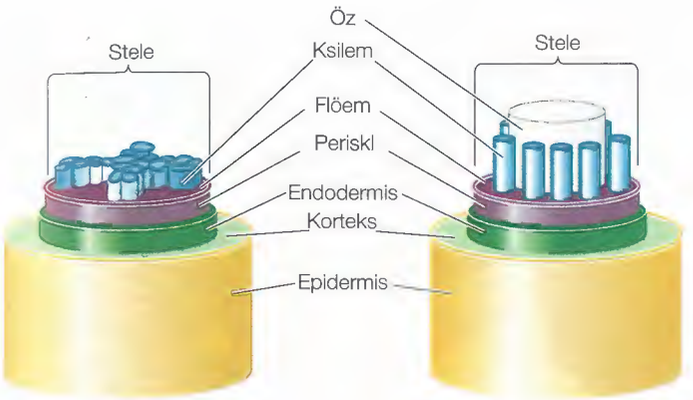
### Kök primer meristemlerinin ürünleri kök dokularını oluşturur

Primer meristemlerin ürünleri (protoderm, temel meristem ve prokambiyum) olgun kökün doku sistemleridir (**Şekil 34.12**).

Protoderm **epidermisi** oluşturur. Epidermis kökün korunması ve mineral iyonlar ile suyun absorbsiyonu için uyum sağlamış, dışta yer alan bir hücre tabakasıdır. Epidermis hücrelerinin çoğu, uzun ve narin yapılı kök tüylerini oluşturur. Kök tüyleri kökün yüzey alanını büyük ölçüde artırır (**Şekil**




**34.11 Kök Ucundaki Dokular ve Bölgeler**
(A) Aşırı hücre bölünmesi sonucunda kökün gelişmiş dokuları oluşur. (B) Kök hücrelerinin taramalı elektron mikroskobunda görüntüsü.




**34.12 Kök Primer Meristemlerinin Ürünleri** Protoderm en dış tabakayı (epidermis) oluşturur. Temel meristem korteksi oluşturur. Korteksin en iç tabakasını endodermis oluşturur. Kökün primer iletim dokuları stelede bulunur. Stele prokambiyum tarafından üretilir. Stelede dokuların düzenlenişi dikotiller ve monokotiller arasında farklılık gösterir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 34.1 • Dikotil Kök**
**Web aktivitesi 34.2 • Monokotil Kök**

34.11B). Kök tüyleri yarık ve çatlakları araştırarak toprak partikülleri arasında büyüyerek su ve mineralleri alır.

Epidermisin iç kısmında, temel meristem temel dokuyu oluşturur. Çok sayıda hücre tabakasından oluşan temel doku **korteks** olarak isimlendirilir. Korteks hücreleri görece özelleşmemiş olup, çoğunlukla ardiye deposu olarak iş görür. Korteksin en içteki hücreleri **endodermisi** oluşturur. Endodermis hücrelerinin çeperleri, daha dıştaki korteks hücrelerinin aksine, suya geçirimsiz bir madde olan *süberin* içerir. Süberinin hücre çeperinin sadece bazı kısımlarında stratejik olarak yer alması endodermis hücrelerinin oluşturduğu silindirik halkanın su ve suda çözünmüş minerallerin iletim doku sistemine geçişini kontrol etmelerini sağlar.

Endodermisten içe doğru geçince, prokambiyumun oluşturduğu vasküler silindiri ya da **steleye** rastlanır. Stele üç dokudan oluşur: periskl, ksilem ve flöem. **Periskl** görece farklılaşmamış bir ya da birden fazla hücre tabakasından oluşur: Perisiklin üç önemli işlevi vardır.

- Yanal (lateral) kökleri oluşturan dokudur (**Şekil 34.13A**).
- Kökün kalınlaşmasını sağlayan yanal meristemleri oluşturarak sekonder büyümeye katkı yapar.
- İçerdiği hücreler, taşıyıcı proteinlere sahiptir. Bunlar besin maddesi iyonlarını ksilem hücrelerine taşır.

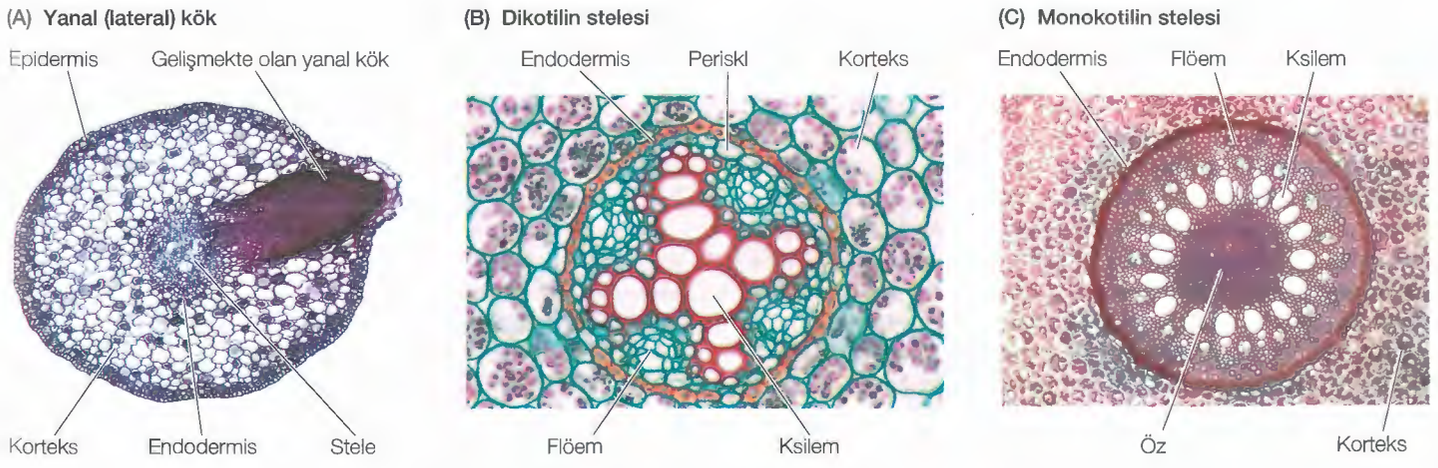
Bir dikotil kökünün en merkezinde ksilem bulunur. Ksilem, enine kesitte çeşitli noktalara sahip bir yıldız görünümdedir (**Şekil 34.13B**). Bu noktalar arasında flöem demetleri bulunur. Monokotillerde kökün merkezinde parenkima hücrelerden oluşan ve öz olarak isimlendirilen bir bölge yer alır. Ksilem ve flöem özü kuşatır (**Şekil 34.13C**). Çoğunlukla karbonhidrat depolayan öz, aynı zamanda hem dikotil hem de monokotillerin gövdelerinde bulunur.

## Gövdenin primer meristemlerinin ürünleri gövde dokularını oluşturur

Sürgünlerin fitomerler olarak isimlendirilen tekrarlanan modüllerden oluştuğunu hatırlayınız. Her fitomer bir yaprak ve yapraklar taşıyan bir nodyum, nodyumlar arasındaki internodyum ve her yaprak ve gövde arasındaki açıda yerleşmiş koltukaltı (aksiler) tomurcuklardan oluşur (bakınız Şekil 34.1). Sürgünler yeni fitomerlerin katılması ile büyür. Bu yeni fitomerler gövde uçlarında ve koltukaltı tomurcuklarında oluşan sürgün ucu (apikal) meristemlerindeki hücrelerden köken alırlar.

Kök ucu meristemi gibi, sürgün ucu meristemi de üç primer meristem oluşturur: protoderm, temel meristem ve prokambiyum. Bu primer meristemler de üç sürgün sistemi oluşturur. Sürgün ucu meristemi, tekrarlı olarak, yapraklar ve

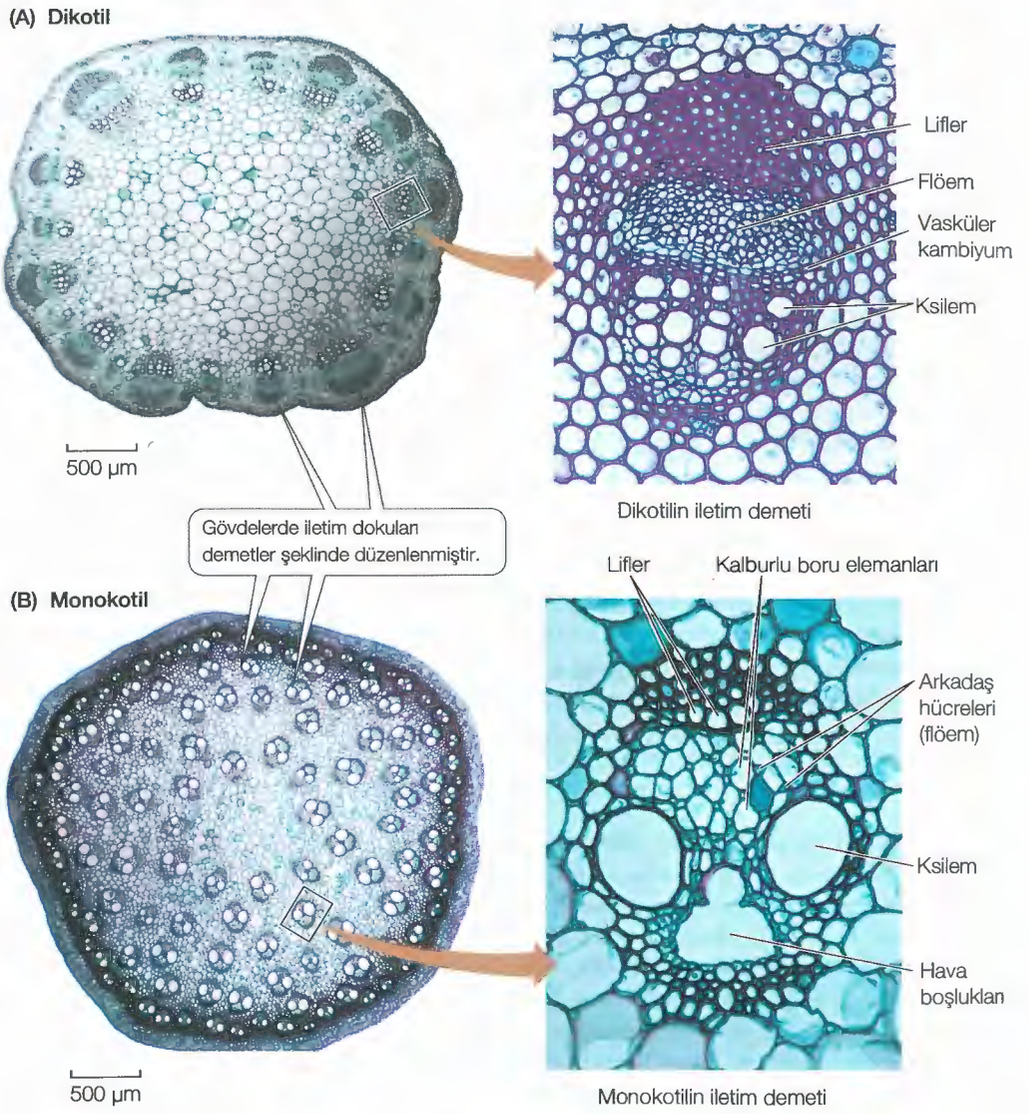
**34.13 Kök Anatomisi** (A) Bir söğüt ağacının bir yanal (lateral) kökünün ucundan alınmış bir enine kesit. Perisikldeki hücreler bölünüp farklılaşarak, bir yanal kökün dokularını oluşturur. (B, C) Örnek bir dikotilin (*Ranunculus*, düğünçiçeği) (B) ve örnek bir monokotilin (*Zea mays*, mısır) (C) stelesinin enine kesitleri primer kök dokularının düzenlenişini göstermektedir.



koltukaltı (aksiler) tomurcuklarının kökenlerini bırakır. Yapraklar, *yaprak primordiyumu* olarak isimlendirilen çıkıntılardan oluşur. Yaprak primordiyumları, sürgün ucu meristeminin iki yanındaki hücreler bölündükçe oluşur (bakınız Şekil 34.10). Tomurcuk primodiyumu yaprak primordiyumlarının kaidelerinde oluşur. Tomurcuk primordiyumları bu bölgede yeni uç meristemlere dönüşür ve yeni sürgünlerin oluşumunu başlatırlar. Büyümekte olan gövdenin kök şapkasına benzer koruyucu bir dokusu bulunmaz. Ancak yaprak primordiyumu sürgün ucu meristemini koruyan bir örtü olarak iş görebilir.

Gövdelerin su tesisatları köklerinkinden farklıdır. Bir kökte, iletim dokuları iç kısımda, derinlerde bulunur. Ksilem merkezde ya da merkeze yakın yer alır (bakınız Şekil 34.13B ve C). Bununla birlikte, genç bir gövdenin iletim dokusu, birbirinden ayrı **iletim demetleri** şeklinde bölünmüştür (**Şekil 34.14**). İletim demetlerinin her biri, hem ksilem hem de flöem içerir. Dikotillerde, iletim demetleri genel olarak bir silindir oluşturur. Ancak monokotillerde, gövdenin içinde dağınık dizilişlidirler.

İletim dokusunun yanında, gövde ayrıca diğer depolama ve destek dokuları içerir. Dikotillerde, öz, iletim demetlerinin iç kısmında yer alır. Aynı zamanda, iletim demetlerinin arasında da uzanır. Böylece öz ışınları olarak isimlendirilen bölgeleri oluşturur. Korteksin dış kısmında kalın hücre çeperli kollenkima hücreleri bulunabilir. Öz ve korteks gövdenin temel doku sistemini oluşturur. Genç gövdelerin en dışındaki hücre tabakası epidermistir.




**34.14 Gövdelerde İletim Demetleri** (A) Otsu dikotil gövdelerinde, iletim demetleri silindirik düzenlenmiştir. Bu silindirde, öz merkezde korteks ise silindirin dışında yer alır. (B) Dağınık dizilişli iletim demetleri monokotiller için tipiktir.

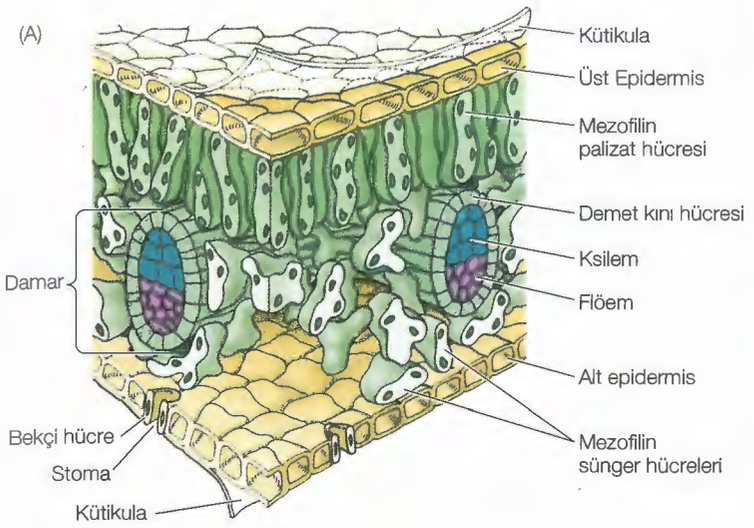
**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 34.3 • Dikotil Gövdesi**
VE **Web Aktivitesi 34.4 • Monokotil Gövdesi**

### Yapraklar sürgünün apikal meristemleri tarafından üretilen ve sınırlı büyüyen organlardır

Bir bitki, yaşamının büyük bir kısmında uç (apikal) meristemlerden yapraklar üretir. Yaprakları üreten uç meristemler **vejetatif meristem** olarak isimlendirilir. Şekil 34.10'da gösterildiği gibi, yapraklar, inisiyal hücreleri olarak uç meristemin kenarlarından üretilir. İnisiyaller yaprak primordiyumu şeklinde farklılaşır. Bir yaprağın yaprak primordiyumundan nasıl oluştuğunu düşünmek için basit olarak yapraklar yassılaşmış gövdeler olarak hayal edilmelidir. Bununla birlikte, iki büyük farklılık vardır. Bunlardan ilki, gövdelerin sınırsız büyümelerine karşın, bir yaprağın sınırlı büyüyebilmesidir. İkincisi, gövdedeki dokular ışınsal düzenlenirken, yassılaşmış bir organ olarak yaprakta belirgin üst ve alt yüz bulunur.

Yaprağın anatomisi, fotosentez yapmaya, ortam ile $O_2$ ve $CO_2$ alışverişine, evaporasyonla su kaybını önlemeye ve fotosentezle üretilen ürünlerin bitkinin diğer bütün kısımlarına gönderilmesine çok iyi uyum sağlamıştır. Şekil 34.15A'da, tipik bir dikotil yaprağının üç boyutlu yapısı gösterilmiştir.

Eudikotil yapraklarının çoğu **mezofil** olarak isimlendirilen ve fotosentez yapabilen iki parenkima dokusuna sahiptir. Mezofilin uzamış hücrelerden oluşan üst tabakası, ya da tabakaları *palizat mezofili* olarak isimlendirilen bir bölge, düzensiz şekilli hücrelerden oluşan alttaki tabaka ya da tabakalar ise *sünger mezofili* olarak isimlendirilen bir bölge oluşturur. Mezofilin içinde, bol miktarda hava boşluğu bulunur. Karbon dioksit, bu boşluklardan fotosentez yapan hücrelere difüzyonla geçebilir.




**34.15 Dikotil Yaprağı** (A) Bu üç boyutlu şekil, bir dikotil yaprağının kesitini göstermektedir. (B) Bu akçaağaç yaprağının küçük damarlarının oluşturduğu ağ mezofil hücrelerine su, bu hücrelerden uzaktaki bölgelere ise fotosentezde oluşan ürünleri taşır. (C) Karbon dioksit, buradaki bir dikotil yaprağında olduğu gibi, yaprağa stomalardan girer.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 34.5 • Dikotil Yaprağı

İletim dokusu yaprağın içinde yaygın biçimde dallanarak bir *damar* ağı oluşturur (**Şekil 34.15B**). Damarlar, birkaç hücre çapında olmak üzere, bir yaprağın bütün hücrelerine yayılır. Böylece mezofil hücrelerinin su ve mineralleri yeterince almaları sağlanır. Fotosentez ürünleri, bitkinin diğer kısımlarına gönderilmek üzere damarlara yüklenir.

Bütün yaprağın üst ve alt yüzeyini fotosentez yapmayan hücrelerden oluşan epidermis örter. Epidermis hücrelerinin üzerinde suya geçirimsiz mumsu bir madde bulunur. Her ne kadar, bu suya geçirimsizlik aşırı su kaybını önlerse de, aynı zamanda bir sorun yaratır: epidermis suyu yaprağın içersinde korurken fotosentezin diğer bir ham maddesi olan $CO_2$'nin girişine izin vermez.

Suyun korunması ve elde edilen karbon dioksitin dengede tutulması sorunu ince ayrıntılı düzenleyici bir sistemle çözümlenir. Bu sistem Kısım 35.3'te daha ayrıntılı tartışılacaktır. Stoma bekçi hücreleri, epidermis hücrelerinin değişime uğraması sonucunda oluşur. Bu hücreler, şekillerini değiştirerek, *stomalar* (tekili *stoma*) olarak isimlendirilen porların açılıp kapanmasını sağlar. Stomalar, yaprağın iç kısmı ve ortam arasındaki geçişler olarak iş görür (**Şekil 34.15C**). Stomalar açık olduğunda, karbon dioksit girer, oksijen çıkabilir. Ancak aynı zamanda su da kaybedilebilir.

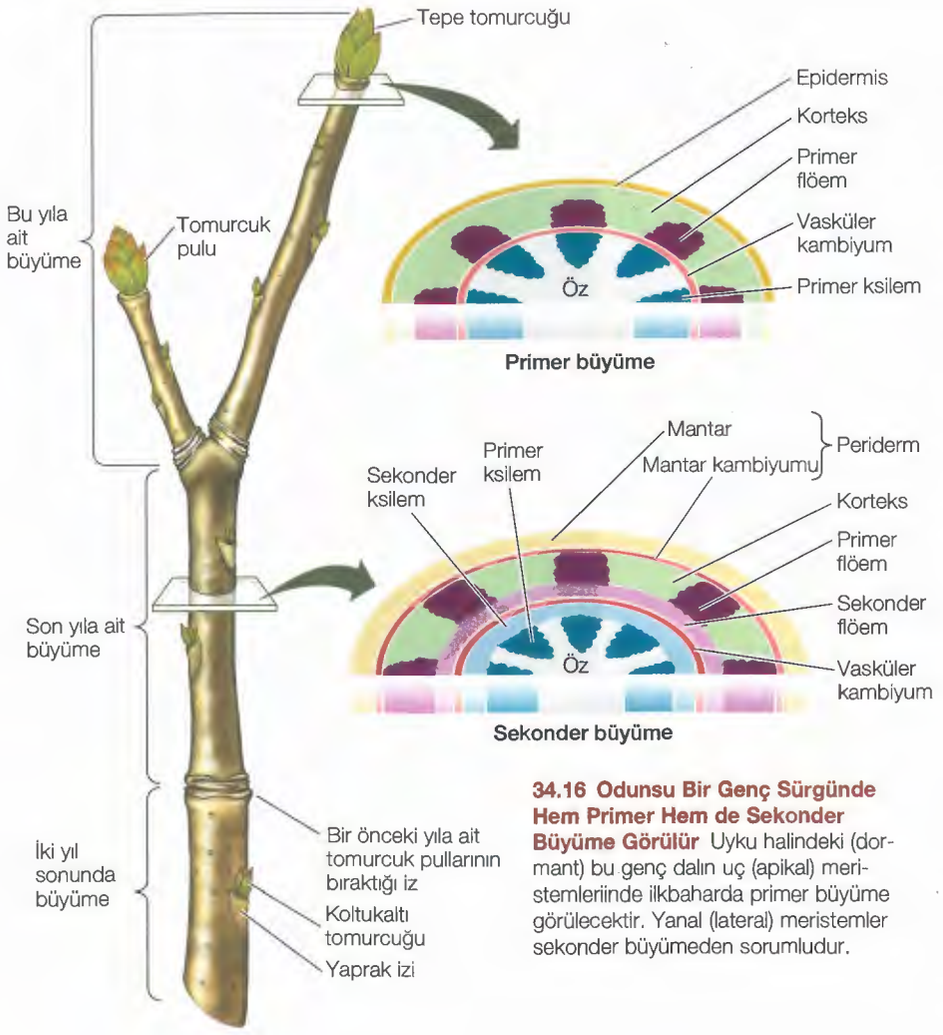
### Dikotillerin çoğunun gövde ve köklerinde sekonder büyüme görülür

Görmüş olduğumuz gibi, bazı dikotillerin kök ve gövdeleri sekonder bir bitki yapısı oluşturur. Bitkinin sekonder yapısı yaygın olarak *odun* ve *kabuk* olarak isimlendirilir. Bu dokular, vasküler kambiyum ve kabuk olmak üzere, iki yanal meristemin sekonder büyümesi sonucunda oluşur.

**Vasküler kambiyum**, ağırlıklı olarak sıklıkla bölünen uzamış hücrelerden oluşan silindirik bir dokudur. Bu doku sonuçta odunu ve kabuğu oluşturan sekonder flöem ve sekonder ksilem hücrelerini oluşturur. **Mantar kambiyumu**, esas olarak mumsu çeperli koruyucu hücreleri üretir. Kabuğu oluşturan hücrelerin bazılarını sağlar.

Her yıl, yaprak döken ağaçlar, geride kışın çıplak dallar ve sürgünler bırakarak yapraklarını kaybederler. Bu sürgünler hem primer hem de sekonder büyüme gösterirler (**Şekil 34.16**). Sürgünlerin apikal meristemleri tomurcuk pulları tarafından korunmuş olan *tomurcukların içinde* kuşatılmıştır. Tomurcuklar bahar aylarında tekrar büyümeye başladığında, tomurcuklar, geride yaprak izlerini bırakarak dökülürler. Tomurcuk izleri tomurcuğun nerede olduğunu ve her yıla ait büyümeyi anlamamıza yardım eder. Şekil 34.16'da gösterilen uyku halindeki (dormant) sürgün primer ve sekonder büyüme sonucunda oluşmuştur. Sadece tomurcuklar tamamen primer dokulardan oluşmuştur.

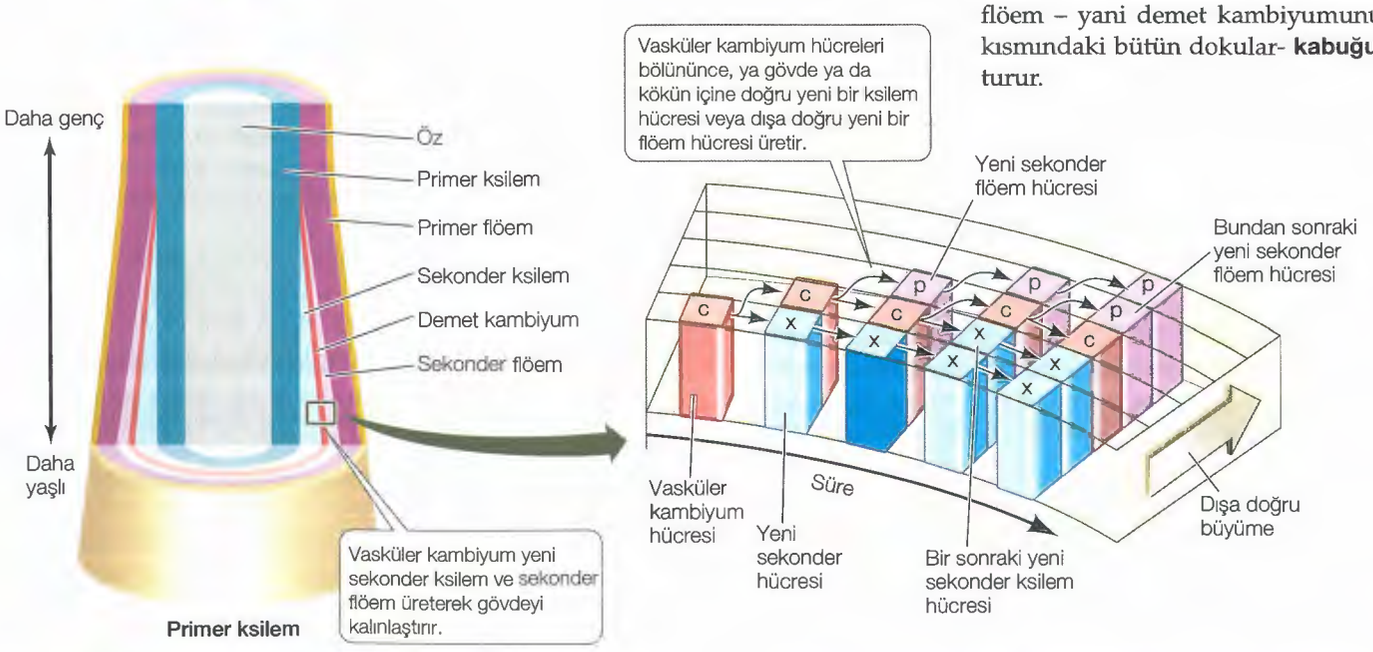
Demet kambiyumu, başlangıçta, iletim demetlerinin içinde, primer ksilem ve primer flöem arasında tek bir hücre tabakası olarak uzanır (bakınız Şekil 34.16). Kök ya da gövdenin kalınlığı, demet kambiyumunun hücreleri bölününce artar. Bunun sonucunda kök ya da gövdenin iç kısmına doğru sekonder ksilem, dışa doğru ise sekonder flöem hücreleri üretilir (**Şekil 34.17**). Gövdede, demet kambiyumunun arasındaki öz ışınlarının hücreleri de bölünür. Bunun sonucunda gövde boyunca uzanan ve süreklilik gösteren, silindir şeklinde bir demet kambiyumu oluşur. Bu silindir ise sekonder ksilemin tam silindirlerini (**odun**) ve kabuğa katkıda bulunan sekonder flöemi oluşturur. Aynı zamanda, yanal taşınma için demet ışınlarını da üretir. Bu yapı primer ksilem ve primer flöemde bulunmaz. Demet kambiyumunun başlıca hücre ürünleri, trakeler, trakeidler, sekonder ksilemdeki destek lifleri, kalburlu boru elemanları, arkadaş hücreleri, lifler ve sekonder flöemin parenkima hücreleridir.




**34.16 Odunsu Bir Genç Sürgünde Hem Primer Hem de Sekonder Büyüme Görülür** Uyku halindeki (dormant) bu genç dalın uç (apikal) meristemleriinde ilkbaharda primer büyüme görülecektir. Yanal (lateral) meristemler sekonder büyümeden sorumludur.

Gövde ve köklerde sekonder büyüme sürdükçe, genişleyen dokular esneyerek epidermis ve korteksin dış tabakalarını parçalar. Sonuçta, bu tabakalar dökülür. Daha sonra sekonder flöemden köken alan dokular, gövdenin dış kısmını oluşturur. Örtü dokuları parçalanıp dökülmeden önce, sekonder flöemin yüzeyinin yakınında uzanan hücreler bölünmeye başlayarak bir kabuk kambiyumu oluşturur. Bu meristematik doku, *mantarın* tabakalarını oluşturur. Mantar, koruyucu bir doku olup, kalın çeperleri suya geçirimsiz bir madde olan süberin içerir. Mantar kısa bir süre sonra gövde ve kökün en dış dokusunu oluşturur (bakınız Şekil 34.16). Mantar kambiyumunun faaliyeti olmaksızın, dıştaki primer dokular soyularak dökülmesi, bitkinin aşırı su kaybı ve mikroorganizmalar gibi potansiyel zararlılara maruz kalmasına neden olacaktır. Bazen mantar kambiyumu dıştaki hücrelerin yanında, iç kısımda da hücreler üretir; bu hücreler *felloderm* olarak isimlendirilen bir doku oluşturur.

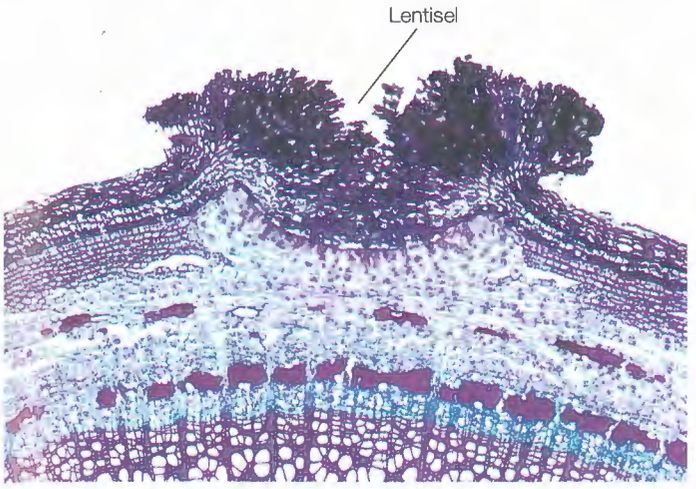
Mantar kambiyumu, mantar ve felloderm **peridem** olarak isimlendirilen sekonder bir doku oluşturur. Demet kambiyumu sekonder demet dokuları üretmeyi sürdürdükçe, bu mantarımsı tabakalar ortadan kalkar. Ancak, sekonder flöemin altında sürekli olarak yeni mantar kambiyumunun oluşması yeni mantarımsı tabakalar oluşturur. Periderm ve sekonder flöem – yani demet kambiyumunun dış kısmındaki bütün dokular- **kabuğu** oluşturur.




**34.17 Vasküler Kambiyum Gövdeleri ve Kökleri Kalınlaştırır** Gövde ve kökler, kalınlaşarak büyür. Çünkü ince bir hücre tabaksı olan vasküler kambiyum, meristematik olarak kalır. Bu oldukça diyagramatik olan görüntüler, vasküler kambiyum tarafından sekonder ksilem ve flöemin biriktirilme tarzını vurgulamaktadır.

**yourBioPortal.com**

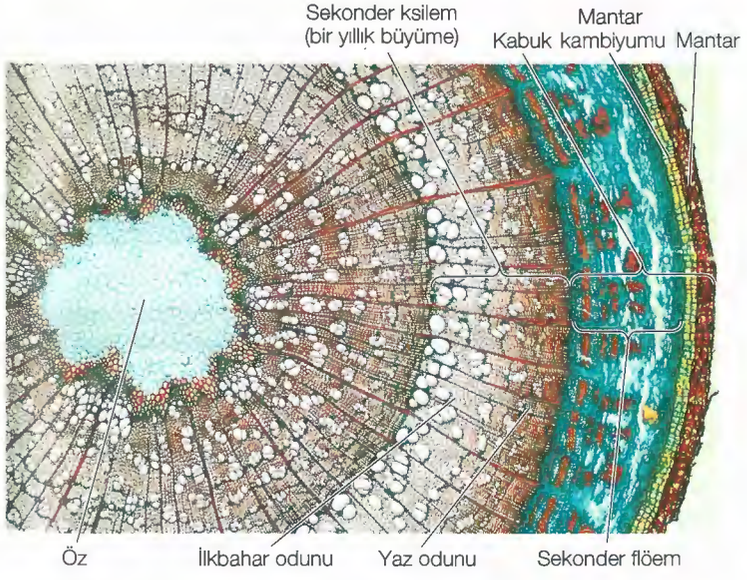
ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 34.1 • Sekonder Büyüme: Vasküler Kambiyum**




**34.18 Lentiseller, Peridermden Gaz Alış Verişine İzin Verir** Parçalanarak açılmış gözüken periderm bölgesi bir yıllık mürver (Sambucus) sürgünündeki bir lentiseldir; leniseli oluşturan sünger dokusuna dikkat ediniz.

Gövdeler ve köklerin üstünde peridem oluşunca, alttaki dokuların hala karbon dioksit yayması ve hücre solunumu için oksijen alması gerekir. Bu sorun, bu tür bir gaz değişimini sağlayan, peridermdeki süngerimsi bölgelerle aşılır. Bu bölgeler *lentisel* olarak isimlendirilir(**Şekil 34.18**).

Ilıman kuşaktaki ağaçların çoğunun kalın gövdelerinin (olgun gövdeler) enine kesitinde, odunda yaş halkaları görülür (**Şekil 34.19**). Bu yaş halkaları, mevsimsel ortam koşulları sonucunda oluşur. İlkbaharda, su görece bol olduğunda, demet kambiyumu tarafından üretilen trakeidler ya da trakelerin çapları daha büyük ve ince çeperlidir. Bu tür bir odun, su ve minerallerin iletilmesi için iyi uyum sağlamıştır. Yazın kullanılabilir su azaldıkça, daha kalın çeperli ve daha dar hücreler öretilir. Bunun sonucunda yaz odunu, daha koyu renkli ve olasılıkla ilkbaharda oluşan odundan daha yoğundur. Bunun sonucu, bir ağaç gövdesindeki her bir büyüme mevsimi net olarak görülebilir. Nemli tropiklerde büyüyen ağaçlar mevsimsel büyüme göstermezler. Dolayısıyla bu tür belirgin halkalar oluşturmazlar. Sıcaklık ya da kullanılabilir su miktarındaki değişiklikler tek yılda birden fazla "yaş halkasının" oluşmasına neden olabilir. Ancak, genellikle her yıl yeni yaş halkası ve yeni yapraklar oluşur.




**34.19 Yaş Halkaları** Sekonder ksilem bir ağaç gövdesinin bu enine kesitindeki en dikkat çekici özellik olduğuna dikkat ediniz.

Pek çok gimnospermle birlikte, yalnızca dikotiller ve monokotilerin dışında kalan angiospermler bir demet kambiyumuna ve bir mantar kambiyumuna sahiptirler; ve buna bağlı olarak sekonder büyüme gösterirler. Gövde kalınlaşması görülen birkaç monokotil –örneğin palmiyeler- bunu sekonder büyüme olmaksızın gerçekleştirirler. Palmiyeler geniş bir gövde oluşturan, çok geniş bir apikal meristeme sahiptirler ve ölü yaprak kaideleri gövdenin kalınlaşmasına katkı sağlar. Bütün monokotiller esas olarak, sekonder büyüme göstermeyen diğer angiospermler gibi, bu şekilde büyürler.

## 34.4 ÖZET

**Meristemler, olgun bir bitkide bütün yeni organların kaynağıdır. Apikal meristemler sürgün ve köklerin uzama ve dallanması ile bağlantılı olan primer büyümeden sorumludurlar. Yanal (lateral) meristemler bitkinin çapını artırırlar ve pek çok dikotilde odun ve kabuğu oluştururlar.**

- Bir apikal meristem, yaprakları oluştururken yıllarca varlığını nasıl sürdürebilir? **Bakınız s. 729 c ve Şekil 34.10**
- Kök apikal meristemlerinden hangi hücreler kökenlenir ve kök genel olarak nasıl büyür? **Bakınız ss. 730-731 ve Şekil 34.11**
- Demet kambiyumu kalın gövde ve kökleri nasıl oluşturur? **Bakınız s. 733 ve Şekil 34.16**

Meristemler tarafından bitkinin vücudunun oluşturulması bir bitkinin büyümesini değiştirerek çevreye yanıt vermesini sağlar. Böylece, aynı türe ait bireylerin şeklileri büyük değişiklik gösterir. Bu değişikliğin altında yatan nedir ve insanlar bu avantajı nasıl kullanmışlardır?

## 34.5 Evcilleştirme (Islah) Bitkinin Yapısını Nasıl Değiştirmiştir?

Bu bölümde görmüş olduğumuz gibi, gezegenimizi kaplayan çiçekli bitkilerin inanılmaz çeşitliliğinin altında basit bir vücut planı- kökleri, gövdeleri, yaprakları, meristemleri ve göreli birkaç doku ve hücre tipi olan-, yatar. Ancak, farklı türlerin üyelerinin yapısı arasında bir farklılık beklense de, aynı türün üyeleri arasında da yapı önemli bir değişiklik gösterebilir. Kalıtsal açıdan, bu gözlem, bitki yapısındaki önemli farklılıkların altında, genin miktar ya da düzenlenmesindeki küçük farklılıkların yattığını göstermektedir (Yine de, farklı bitki türleri bazen gen miktarı ve genomun düzenlenmesinde büyük farklılık gösterir.)

Yeniden Doomsday Mahzenine dönelim. Bu bölümün başında, mahzenin dünyadaki tohum bankalarının bir yedeği olarak kullanılabileceğini görmüştük. Bu tohum bankalarının pek çoğu Illinois Üniversitesi'ndeki Mısır Depolama Merkezi (mısır) ya da Filipinlerde'deki Uluslararası Çeltik Araştırma Enstitüsü (çeltik) gibi, belirli bir kültür bitkisi türü üzerine yoğunlaşmıştır. Bu tohum bankaları, kültür çeşitlerinin büyük koleksiyonları yanında, bu bitkilerin yabani akrabalarına ait populasyonlarının tohumlarını da içermektedir.

Hem kültür bitkilerinden hem de yabani akrabalarından tohum koleksiyonlarının korunmasının amacı nedir? Bazen büyük morfolojik farklılıklara rağmen, kültür bitkisi ve yabani akrabaları halen aynı türe aittir. Bu nedenle çaprazlandıklarında, canlı nesiller üretebilirler. Bu yavru ebeveynlerinin özelliklerinin yeni bir bileşimini taşır.

Günümüzdeki mısırın, şu an Meksika'da hala yetişen, teosinte isimli çimenden evcilleştirildiğine inanmak güçtür (**Şekil 34.20**). En göze çarpan farklılık, diğer yabani çimenler gibi, teosintenin de pek çok sürgünle çok dallanmış olmasıdır. Halbuki evcil mısır yalnızca bir sürgüne sahiptir. Bu morfolojik farkın nedeni, büyük ölçüde, tek bir genin aktivitesine bağlı olmasıdır. Bu gen *teosinte dallanmış 1 (teosinte branched 1 (tb1))* olarak isimlendirilir. *tb1*'in protein ürünü yanal tomurcukların büyümesini düzenler (bakınız Şekil 34.1). Islah edilmiş mısırda *tb1* dallanmayı önlerken, teosintede bu allel dallanmayı sağlar.

Hatta inanılması daha zor olanı, tek bir türün, yani *Brassica oleracea*'nın (yabani hardal), kale, brokoli, Brüksel lahanası ve lahana gibi bilinen ve morfolojik olarak farklı çok sayıda kültür bitkisinin atası olmasıdır (bakınız Şekil 21.4). Bitkilerin vücut planlarının nasıl oluştuğunun anlaşılması, bu kültür bitkilerinden her birinin nasıl evcilleştirildiklerinin algılanmasını sağlamaktadır. İnsanlar, yabani akrabaların morfolojik olarak farklı populasyonları ile başlayarak, yararlı gördükleri özellikleri taşıyan varyantların tohumlarını seçmiş ve dikmiştir. Bu çok sayıda yapay seçilimle elde edilen nesillerden, sonunda, marketlerin ve üretici pazarlarının üretim kısımlarını dolduran kültür bitkileri üretilmiştir.

Eski çiftçiler için olduğu gibi, bitkilerin genomları günümüzde de paha biçilmez bir kaynaktır. Kültür bitkileri ve yabani akrabalarındaki genetiksel çeşitlilik kültür bitkilerinin iyileştirilmesi ve değişen koşullara uyum sağlamada kullanılabilir. Kültür bitkilerinin özelliklerini geliştirilmesi dünya genelinde bitki ıslah programlarıyla gerçekleştirilmektedir. Aslında, bu programla, günümüzde eskiden hiç olmadığı kadar önemlidir. Artan insan etkinlikleri gezegenimiz dramatik bir şekilde değiştirerek, pek çok türün ortadan kalkmasına neden olmaktadır. Bu açıdan bakılınca, Doomsday Mahzeni en değerli kaynağımız olan ve bitki yapı ve işlevinden sorumlu kalıtsal çeşitliliğin kaybına karşı kültür bitkilerimizin için bir sağlık sigortasıdır.




**34.20 Günümüzdeki Mısır Teosinte isimli Yabani Çimenden Evcileştirilmiştir** Meksika'da, çiftçiler 8.000 yıl öncesinden başlayarak en az dallanma gösteren bitkileri seçmişleridir. Dalların sayısının azaltılması bitki başına koçan sayısını azaltmış, ancak koçanlar daha fazla büyümüş ve daha fazla tohum üretmiştir.

## 34.5 ÖZET

**Kültür bitkilerinin evcilleştirilmesi yabani bitki populasyonlarında bulunan bazı yararlı özelliklerin yapay olarak seçilmesini içerir. Bitkilerin temel vücut planlarının anlaşılmasıyla, bir kültür bitkisi ve yabani ebeveyni arasındaki morfolojik ilişkiler daha iyi anlaşılabilir.**

- Kültür bitkilerinin yabani akrabaların tohumları niçin değerlidir? **Bakınız s. 736 ve Şekil 34.20**

# BÖLÜM ÖZETİ

### 34.1 Bitkilerin Temel Vücut Planı Nasıldır?

- Bir **kök sistemi** oluşturan kökler ve bir **sürgün sistemi** oluşturan gövde ve yapraklar çiçekli bitkilerin vejetatif organlarıdır. **İnceleyiniz Şekil 34.1**
- Çiçekli bitkilerin iki büyük kladını oluşturan dikotiller ve monokotiller bir dizi yapısal özellik açısından birbirinden ayrılırlar. Dikotillerin çoğu bir **kazık kök sistemine** sahiptir. Monokotillerin çoğu ise bir **saçak kök sistemine** sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 34.2**
- **Gövdeler** tomurcuklar olarak isimlendirilen gelişmemiş sürgünler taşır. **Koltukaltı (aksilar) tomurcukları** yeni dalları oluşturur. **Bir tepe tomurcuğu** bir sürgünün ucunda bulunur.
- **Yapraklar** başlıca fotosentez organlarıdır. Yaprak ayası, bir **petiyolle** gövdeye bağlanmıştır.

## 34.2 Hücre Çeperi Bitki Büyümesini ve Şeklini Nasıl Destekler

- Bitki hücreleri, diğer ökaryotik hücrelerden kloroplastlar ve diğer plastidler, büyük bir **merkezi koful** ve selüloz içeren hücre çeperlerine sahip oluşuyla ayrılır.
- Bir bitki hücresinde sitokinez tamamlandıktan sonra, her bir kardeş hücre bir **primer hücre çeperi** oluşturur. İki hücrenin çeperleri bir **orta lamelle** birbirinden ayrılır. İnceleyiniz Şekil 34.4
- Primer hücre çeperi selüloz **mikrofibril** demetlerinden oluşur. Bu demetler hemisellüloz ve pektinle birbirine bağlanmıştır. İnceleyiniz Şekil 34.5
- Primer hücre çeperi sert, ancak dinamiktir. Mikrofibriller arasındaki bağlantıların gevşemesiyle hacmini bir milyon kata kadar arttırabilir.
- Bazı hücreler kalın bir **sekonder hücre** çeperi üretir. Sekonder hücre çeperindeki **lignin** alışılmadık yapısal destek sağlar.
- **Plazmodezmler** komşu bitki hücrelerini birbirine bağlar ve bu hücreler arasında doğrudan iletişim sağlar. İnceleyiniz Şekil 34.6

## 34.3 Bitki Doku ve Organları Nasıl Meydana Gelir?

- Embriyogenez sırasında, bitki vücudunun bazal-apikal ve radyal eksenleri kurulur. İnceleyiniz Şekil 34.7
- **Sürgün uç (apikal) meristemi** ve **kök ucu (apikal) meristemi** de embriyo gelişimi sırasında kurulur. Farklılaşmamış hücre kümeleri embriyo sonrası gelişimin tamamını yönetir.
- Dairesel düzenlenmiş üç **doku sistemi** bitkini her yanına uzanır: iletim demeti dokusu, örtü doku ve temel doku sistemleri. İnceleyiniz Şekil 34.8
- Örtü doku sistemi bitkinin yüzeyini korur. Örtü doku hücreleri epidermisi, odunsu bitkilerde ise peridermi oluşturur.
- **Temel doku sistemi** üç tip hücre içerir. Bazı **parenkima** hücreleri fotosentez yapar; diğerleri ise nişasta biriktirir. **Kollenkima** hücreleri esneyerek destek sağlar. **Sklerenkima** hücreleri **lifleri** ve **skleridleri** içerir. Bunlar sertlik ve mekanik destek sağlar. İnceleyiniz Şekil 34.9
- İletim doku sistemi köklerden alınan su ve mineralleri ileten **ksilemi** ve fotosentezde oluşan ürünleri bitkinin her tarafına ileten **fölemi** içerir.
- **Damar elemanları (trake elemanları)** ksilemde iletimi sağlayan **trakeidleri** ve **trakeleri** içerir. **Kalburlu boru elemanları** flöemin iletici hücreleridir.

## 34.4 Meristemler Sürekli Olarak Bir Bitkinin Büyümesini Nasıl Sağlarlar?

- Tohumlu bütün bitkiler, odunsu olmaya bir **primer bitki yapısına** sahiptirler. Tohumlu bitkiler aynı zamanda odun ve kabuktan oluşan bir **sekonder bitki yapısına** da sahiptirler. **Uç (apikal) meristemler** primer bitki yapısını, **yanal (lateral) meristemleri** ise sekonder bitki yapısını oluşturur. İnceleyiniz Şekil 34.10
- Uç (apikal) meristemler **primer büyümeden** (kök ve sürgünlerin uzaması) sorumludur. Gövdelerin ve köklerin ucundaki uç meristemler **primer meristemleri (protoderm, temel meristem** ve **prokambiyum**) oluşturur. Bunlar da primer bitki yapısının üç doku sistemini oluşturur.
- Kök ucu (apikal) meristemi **kök şapkasını** ve üç primer meristemi oluşturur. Kök ucunda iç içe geçmiş **bölünür hücreler bölgesi, uzama bölgesi** ve **olgunlaşma bölgesi** bulunur. İnceleyiniz Şekil 34.11
- Kökte iletim dokuları **stelede** toplanmıştır. Stele dikotillerde ve monokotillerde farklı düzenlenmiştir. İnceleyiniz Şekil 34.12 ve 34.13, WEB AKTİVİTELERİ 34.1 ve 34.2
- Odunsu olmayan gövdelerde, iletim dokusu **iletim demetlerine** parçalanmıştır. Bu demetlerin her biri hem ksilemi hem de flöemi içerir. İnceleyiniz 34.14, WEB AKTİVİTESİ 34.3 ve 34.4
- Dikotil yaprakları, **mezofilln**, fotosentez yapabilen iki bölgesini içerir. **Damarlar** mezofile su ve mineral sağlar. Damarlar aynı zamanda fotosentez ürülerini bitkinin diğer kısımlarına taşır. Mumsu bir **kütikula** yapraktan su kaybını önler. **Bekçi hücreleri** $CO_2$'nin girmesine izin veren, ancak, bir miktar suyun kaçışına da izin veren açıklıkları (stomalar) kontrol eder. İnceleyiniz Şekil 34.15, WEB AKTİVİTESİ 34.5
- **Vasküler kambiyum** ve **mantar kambiyumu**, yani iki yanal (lateral) meristem sekonder büyümeden sorumludur. Vasküler kambiyum sekonder ksilem ve sekonder flöemi üretir. Mantar kambiyumu **mantar** olarak isimlendirilen koruyucu bir kabuk oluşturur. İnceleyiniz Şekil 34.16, ANİMASYONLA ÖĞRENME 34.1

## 34.5 Evcilleştirme (Islah) Bitkinin Yapısını Nasıl Değiştirmiştir?

- Bitki vücut planı basit ise de, genlerdeki çok küçük değişikliklerle dramatik bir şekilde değiştirilebilir. Bunu doğal bitkilerin çeşitliliğinden görebiliriz.
- Kültür bitkilerinin evcilleştirilmesi (ıslahı), yabani populasyonların yararlı özelliklerinin yapay olarak seçilmesini içerir. İnceleyiniz Şekil 34.20

# DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi monokotiller ve dikotiller arasındaki bir farklılıktır?
   *a.* Yalnızca dikotiller fitomerlere sahiptir.
   *b.* Yalnızca monokotiller sürgün ve kök ucu (apikal) meristemlerine sahiptir.
   *c.* Monokotil gövdeleri sekonder kalınlaşma göstermez.
   *d.* D.Monokotillerin iletim demetleri çoğunlukla dairesel düzenlenmiştir.
   *e.* Dikotil embriyoları genellikle bir kotiledonludur.

2. Kökler,
   *a.* her zaman toprağı tutan bir saçak kök sistemi oluşturur.
   *b.* uçlarında bir kök şapkası bulunur.
   *c.* koltukaltı (aksilar) tomurcuklardan dallar oluşturur.
   *d.* genellikle fotosentez yaparlar.
   *e.* sekonder büyüme göstermezler.

3. Primer bitki hücresi çeperi,
   *a.* hemen plazma zarının altında yer alır.
   *b.* hücreler arasında geçirimsiz bir engel oluşturur.
   *c.* içerdiği lignin ya da süberin nedeniyle her zaman suya geçirimsizdir.
   *d.* her zaman, bir orta lamelle birbirinden ayrılan primer çeper ve sekonder çeper içerir.
   *e.* selüloz ve diğer polisakkaritleri içerir.

4. Parenkima hücreleri ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* İşlevsel halde ölüdürler.
   *b.* Tipik bir sekonder çeper içermezler.
   *c.* Çoğunlukla ardiye depoları olarak iş görürler.
   *d.* Bitkinin yapısındaki en yaygın görülen hücrelerdir.
   *e.* Yalnızca gövdelerde ve köklerde bulunurlar.
5. Trakeidler ve trakeler,
   *a.* işlev gösterebilmek için ölmeleri gerekir.
   *b.* bütün tohumlu bitkilerde önemli bileşenleridir.
   *c.* sekonder çeper içermezler.
   *d.* yanlarında her zaman arkadaş hücreleri bulunur.
   *e.* yalnızca sekonder bitki yapısında bulunurlar.
6. Meristemlerle ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Embriyogenez sırasında oluşurlar.
   *b.* Sekonder çeperlere sahiptirler.
   *c.* Küçük bir merkezi bir koful içerirler.
   *d.* Farklılaşmamış hücrelerden oluşan kümelerdir.
   *e.* Yeni hücre oluşturma yeteneklerini sonsuza kadar sürdürebilirler.
7. Periskl,
   *a.* korteksin en içteki tabakasıdır.
   *b.* içinden, yanal (lateral) köklerin kökenlendiği bir dokudur.
   *c.* oldukça farklılaşmış hücrelerden oluşur.
   *d.* kökün en merkezinde yıldız şeklinde bir yapı oluşturur.
   *e.* süberin içerdiğinden suya geçirimsizdir.
8. Aşağıdaki ifadelerden hangisi, primer büyüme için değil, ancak sekonder büyüme için doğrudur?
   *a.* Dikotillerde ve monokotillerde oluşur.
   *b.* Dallanma sonucu köklerin ve sürgünlerin çoğalmasını içerir.
   *c.* Demet kambiyumu ve mantar kambriyumundan kökenlenir.
   *d.* Palmiyelerde oluşur.
   *e.* Sürgün apikal meristeminden kökenlenir.
9. Periderm,
   *a.* gaz alışverişini sağlayan lentiselleri içerir.
   *b.* primer büyüme sırasında üretilir.
   *c.* kalıcıdır; bitki yaptığı sürece devam eder.
   *d.* bitkinin en iç kısmıdır.
   *e.* iletim demetlerini içerir.
10. Yaprak anatomisi ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
    *a.* Stomaların açılması bekçi hücreler tarafında sağlanır.
    *b.* Kütikula epidermis tarafından salgılanır.
    *c.* Damarlar ksilem ve flöemi içerir.
    *d.* Mezofil hücreleri birlikte paketlenerek, hava boşluklarını en aza indirir.
    *e.* Kaktüslerin dikenleri aslında değişime uğramış yapraklardır.

## TARTIŞMA

1. Bir meşe 5 m uzunluğundayken, düşüncesiz biri, yerden 1.5 metre yükseklikte ağacın gövdesindeki inisiyalleri oymuştur. Bugün ağaç 10 m uzunluğundadır. O insisiyaller yerden kaç metre yüksekliktedir? Yanıtınızı bitki büyümesi açısından veriniz.
2. Primer hücre çeperi ve sekonder hücre çeperi arasındaki farkı belirtiniz. Sekonder çeper ne zaman oluşur? Hangi hücre tiplerinde sekonder çeper bulunmaz?
3. Yapı ve işlev açısından kollenkima ve sklerenkima hücreleri arasındaki farkı belirtiniz.
4. Primer ve sekonder büyüme arasındaki farkı açıklayınız. Angiospermlerin hepsi sekonder büyüme gösterir mi? Açıklayınız.
5. Bir bitkinin suyu tutmasını hangi anatomik özellikler sağlar? Bu süreçte yer alan bitki dokularını ve bu dokuların nasıl ve ne zaman oluştuklarını açıklayınız.
6. Doomsday Mahzeni'nde hem evcilleştirilmiş hem de yabani bitki tohumlar bulunmaktadır. Hem evcil hem de yabani bitki tohumlarının koleksiyonlarının korunması neden önemlidir? Doomsday mahzeni'nden tohum alınması hangi koşullarda gerekebilir?
7. Bir köylü pazarı ya da marketin ürün kısmında bir yürüyüş yapalım. Bitki büyüme ve işlevi konusundaki bilgilerinizi, sevdiğiniz sebzelerin istenen özelliklerinden hangisinin seçildiği göstermek için kullanınız.

## EK ARAŞTIRMA

*Arabidopsis thaliana*'nın dizisi belirlenmiş yaklaşık 20.00 geninin 1.000'den fazlası, hücre çeperi biyosentezinde yer almaktadır. Hücre çeperlerinin bileşimi, büyümesi ve işlevine dayalı olarak bu genlerin hangi tip proteinleri kodlamasını beklersiniz?

# 35 Bitkilerde Taşıma

## Suyu koruyan kültür bitkilerinin mühendislik yoluyla eldesi

Herkes bitkilerin büyümek için suya gereksinimi olduğunu bilir. Bununla birlikte, kültür bitkilerinin kültürünün diğer bütün insan aktivitelerinden daha fazla su tüketmesi şaşırtıcı gelebilir. Dünya genelinde suya gereksinim kaynakların tükenmesiyle eş zamanlı artmaktadır. Bu durum, bitkilerin ne denli çok su kullandıklarını ve suyu daha verimli kullanan bitkileri ıslah etmemizin gerek bir zorunluluk olduğunu göstermektedir.

Bitkilerin büyümeleri sırasında ne kadar su kullandıkları Cambridge Üniversitesi profesörlerinden John Woodward tarafından 1690'da yanıtlanmıştır. Bu araştırmacı, 77 günde ağırlığını 1 g artıran bir bitkinin 76,000 gr su kullandığını rapor etmiştir. Araştırıcı, bitkiler tarafından alınan suyun büyük bir bölümünün "yukarı çekilip", yapraklardaki porlardan atmosfere atıldığını öne sürmüştür.

Kuşkusuz, bitkiler büyüdükçe kazandıkları kütlenin atmosferdeki $CO_2$'nin net fiksasyonuna bağlı olduğunu biliyoruz. Ancak, Woodward yaşamsal bir sezi ortaya atmıştır: bitkiler büyümek için çok fazla sıya gereksinim duyar. Bitki biyologları, fotosentezdeki gerçekleştirilen net karbondioksit fiksasyonunun su alınımına oranını *su kullanma verimliliği* olarak isimlendirmişlerdir.

Kuraklıklar ve su kaynaklarının azalması dünya genelinde çiftçilere büyük bir tehdit oluşturmaktadır. Çeltik, bütün kültür bitkileri arasında suyu en verimsiz kullanan çok önemli bir bitkidir. Çeltik, buğday ve mısıra göre, 3 kat daha fazla su kullanır. Suya çok bağımlı çeltik üretimindeki risk 1997-2003 yılları arasında Hindistan'da dramatik şekilde kendini göstermiştir. Bu süreçte kuraklık, çeltik üretimini 5 milyon tondan daha fazla düşürmüştür -bazı çiftçiler ürünlerinin %50'sini kaybetmişlerdir.

Açıkçası, suya daha az gereksinim duyan bir çeltik ırkı dünya genelinde çeltiğin kuraklığa duyarlılığını azaltmakla kalmayıp, diğer kullanımlar için de suyun korunmasına yardımcı olacaktır. Virigina Politeknik'ten Andrew Pereira liderliğinde moleküler biyologlar, bitki fizyologları ve kültür bitkisi bilimcileri tamamen farklı bir bitki- model bitki *Arabidopsis thaliana*- üzerinde çalışarak, bu tür bir çeltik ırkını elde etmek için araştırmalara başlamışlardır. Bu araştırıcılar, *Arabidopsis*'in, su kullanma verimliliği arttırılmış olan genetik varyantları üzerinde çalışmaktadırlar. Çalışmak için seçilen varyantlar-



**Susuz Yaşamayan Çeltik** Asya'da en önemli kültür bitkisi olan çeltik kültürü çok fazla su gerektirir.



**Bitkilerde Su Kullanma Verimliliğinin Arttırılması Gerekmektedir** Suyu daha verimli kullanan çeltiğin kuraklığa karşı duyarlılığı azalcak ve hatta daha fazla ürün verecektir.

dan birini, kök sisteminin yoğun oluşu nedeniyle (su tutma kapasitesinin yüksek olduğunun bir göstergesi) topraktan çekip çıkarmak özellikle zor olmuştur. Bu bitki, bol miktarda fotosentez dokusu içeren (verimli bir fotosentezin göstergesi) kalın yapraklara sahiptir. *Arabidopsis*'te yapılan moleküler ve fizyolojik çalışmalar, bu varyantın su kullanma verimliliğinin, tek bir gendeki mutasyon ile bağlantılı olduğunu göstermiştir. Bir transkripsiyon faktörünü kodlayan bu gen (*HARDY* olarak isimlendirilmiştir) izole edilip rekombinant DNA teknolojisi ile çeltik bitkisine aktarıldığında, çeltik bitkilerinin de verimlikleri artmış ve normal bitkilere göre topraktaki kuraklığı daha iyi tolere edebilmişlerdir. *HARDY* geni, kültür bitkilerinin su kullanma verimliliklerini artırabilir ya da artırmayabilir; ancak, dünyadaki pekçok laboratuvarda kültür bitkilerinin su kullanma verimlilikleri ve diğer önemli özelliklerinin geliştirilmesinde kullanabilecek genleri izole etmek için *Arabidopsis* kullanmaktadır.

**BU BÖLÜMDE** su ve minerallerin topraktan alınımı ve bu maddelerin ksilemde yukarıya doğru taşınmasını inceleyeceğiz. Ayrıca, yapraklardan evaporasyonla su kaybı ve çözünmüş maddelerin flöemde taşınmalarını da (bir yerden diğer bir yere taşınma) göreceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


35.1 Bitkiler Suyu ve Çözünmüş Maddeleri Nasıl Alırlar?

35.2 Su ve Mineraller Ksilemde Nasıl Taşınırlar?

35.3 Stomalar Su kaybını ve $CO_2$'nin Alınmasını Nasıl Kontrol Ederler?

35.4 Maddeler Flöemde Nasıl Taşınırlar?


# 35.1 Bitkiler Suyu ve Çözünmüş Maddeleri Nasıl Alırlar?

Karasal bitkilerin su ve mineralleri topraktan genellikle kökleri ile almaları gerekir. Kökler de karbonhidratları ve diğer önemli maddeleri yapraklardan alırlar (**Şekil 35.1**). Su, yapraklarda karbonhidratların üretimi (bakınız Kısım 10.1), bitki organları arasında çözünmüş maddelerin taşınması, bitkinin soğuması ve bitkinin yapısını destekleyen içsel basıncın geliştirilmesi için gereklidir.

Bu bölümün açış hikayesinde de belirtildiği gibi, bitkiler evaporasyonla büyük miktarlarda su kaybederler. Bu kaybı dengelemek için, aynı büyük miktarda suyun kökler tarafından absorblanması, yukarıya, gövdeye doğru ilerlemesi ve yapraklara taşınması gerekir. Bir bitkinin gereksinim duyduğu mineraller su ile birlikte taşınırlar. Bu bölümde su ve minerallerin taşınmasında yer alan bazı basamakları inceleyeceğiz. Bu kısımda gezintimizin ilk bölümü üzerinde yoğunlaşacağız- su ve minerallerin köklerden alınması ve ksilemde taşınması.

### Suyun hangi yönde hareket edeceğini su potansiyelindeki farklılıklar belirler

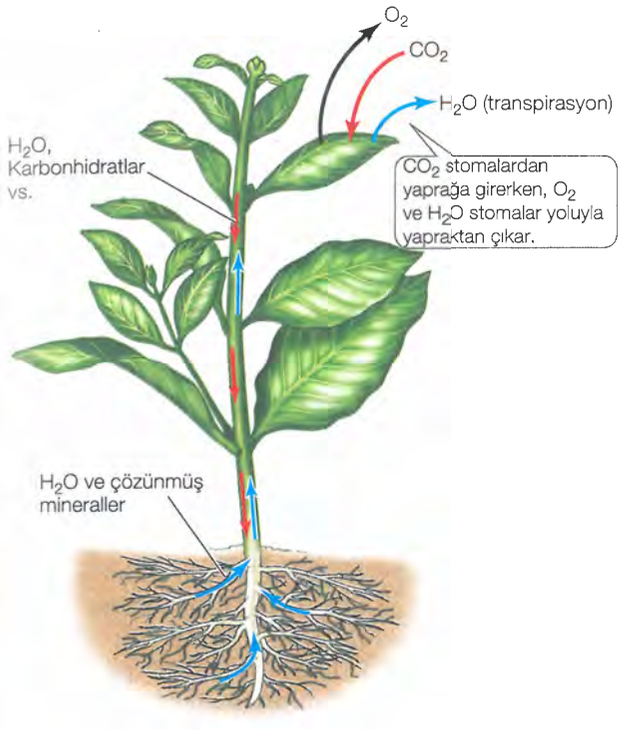
Bitkiler tarafından suyun alınma süreci, suyun en az bir olmak üzere, genellikle pekçok hücre zarından geçmesini gerektirir. Bu nedenle, suyun taşınması ile ilgili tartışmamıza suyun zarlardan taşınmasını belirleyen kuralları inceleyerek başlayacağız. Kısım 6.3'te anlatıldığı gibi, suyun bir zardan difüzyon yasalarına bağlı olarak geçişi *osmoz* olarak isimlendirilir.

Bir çözeltinin, bir zar aracılığıyla, saf sudan suyu alma eğilimi **su potansiyeli** olarak isimlendirilir. Su potansiyeli Yunanca bir harf olan psi ("sigh" olarak telafuz edilir) $\Psi$ olarak gösterilir. Bir çözeltinin su potansiyeli bu çözeltinin çözünmüş madde potansiyeli ($\Psi_s$) (negatif) ve basınç potansiyelinin ($\Psi p$) (çoğunlukla pozitif) toplamı olarak ölçülür:

$$\Psi = \Psi_s + \Psi_p$$

Suyun osmoz ile hareket ettiği her durumda aşağıdaki kural işler: *su seçici geçirgen bir zardan daima su potansiyeli düşük olan (daha negatif) bölgeye taşınır.*

Çözünmüş madde potansiyelini, basınç potansiyelini ve su potansiyelini bir basınç birimi olan megapaskal ($MP_a$) cinsinden ölçebiliriz. Bir atmosferlik atmosferik basınç yaklaşık 0.1 $MP_a$ ya da her inch (2,54 cm) karede 14.7 pound'tur; tipik bir otomobil lastiğinin basıncı yaklaşık 0.2 $MP_a$'dır.



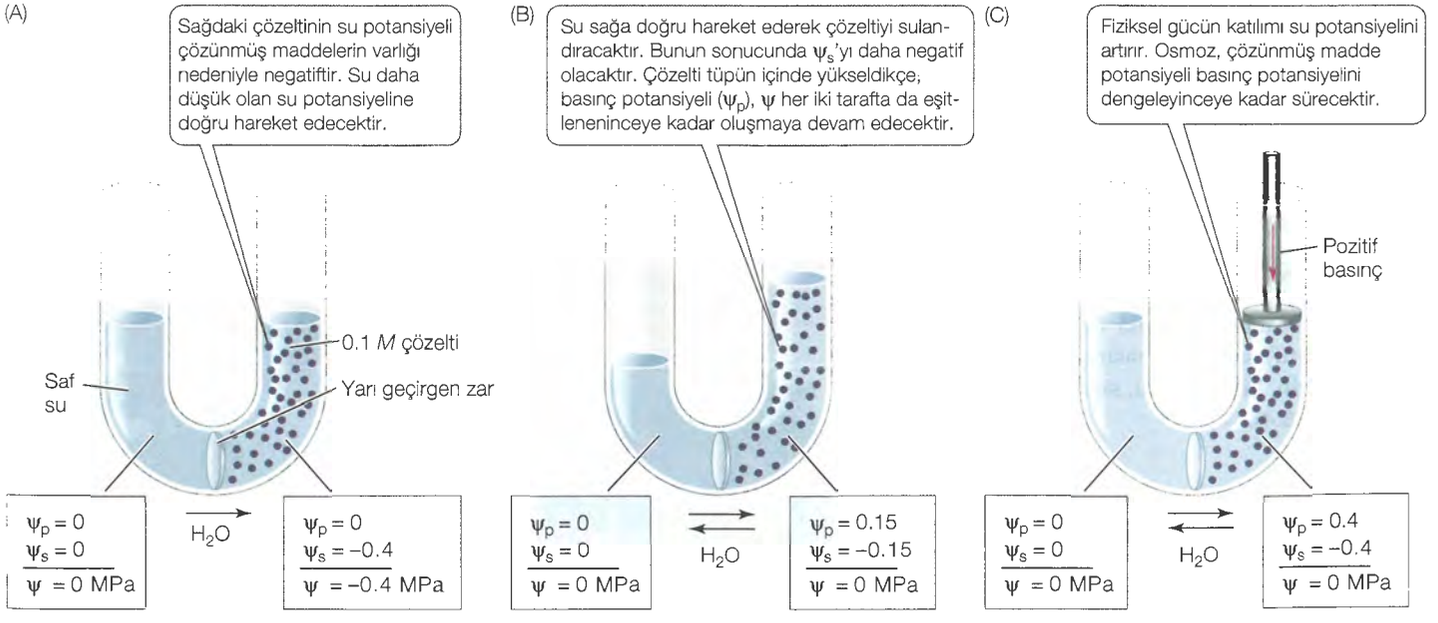

**35.1 Bir Bitkide Su ve Çözünmüş Maddelerin Taşınım Yolları** Su topraktan atmosfere geçer; sadece küçük bir bölümü bitki tarafından kullanılır.

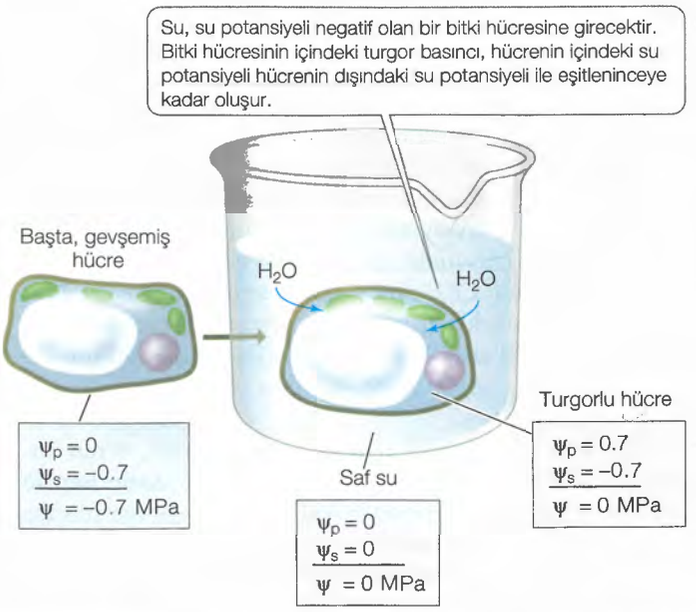
Su potansiyelinin en anlama geldiği, **Şekil 35.2**'de görülebilir. Şekil 35.2'de $\Psi_s$ ve $\Psi p$ değerleri verilmekte ve bu parametrelerin değerindeki değişikliklerin, su potansiyelini nasıl değiştirdiği ve yarı geçirgen bir zarla ayrılmış iki bölme arasındaki (örneğin, bir bitki hücresinin iç kısmında ve dışında) suyun hareket yönünü nasıl belirlediği gösterilmiştir.

Bir çözeltinin çözünmüş **madde potansiyeli** ($\Psi_s$ aynı zamanda ozmotik potansiyel olarak da isimlendirilir), çözünmüş maddelerin çözeltinin ozmotik davranışı üzerinde etkisinin bir ölçüsüdür. Çözünmüş maddelerin katılması serbest suyu çözeltiden uzaklaştırır. Çünkü çözünmüş madde molekülleri su moleküllerini kendi yüzeylerine bağlar. Bunun sonucunda $\Psi_s$ daha negatif bir değer alır (bizim örneğimizde -0.4 MPa; bakınız Şekil 35.2A). Bu negatif değer su potansiyelini düşürür ($\Psi$= –0.4 MPa) ve suyun bir zardan, $\Psi$'nin düşük olduğu bir bölgeye geçmesine neden olur. Zarın her iki tarafında $\Psi$'de farklılık ortadan kalktığında, eşitliğe ulaşılır (bakınız Şekil 35.2B). Şimdi bu aynı kuvvetlerin suyun bitki hücrelerinden akış yönünü nasıl belirlediğini görelim.

Gelişmesini tamamlamış bitki hücreleri genellikle çözünmüş maddelerle dolu büyük bir merkezi koful içerir. Çözünmüş maddeler kofula genellikle taşıyıcı proteinlerle pompalanır. Çözünmüş maddelerin aktif olarak birikimi suyun kofula alınması için ozmotik kuvvet sağlar. Bitki hücreleri nispeten katı bir hücre çeperi ile kuşatılmıştır. Hücre çeperi, çeperin altındaki protoplazmanın genişlemesine direnç gösterir. Hücre çeperinin yarattığı basınç, Şekil 35.2C'de gösterilen ideal bir örnekteki su sütunu üzerinde pistonun yarattığı pozitif basınca eşittir. Basınç potansiyeli, çözünmüş madde potansiyeline eşitlenince su zardan hareket etmez.

**35.2 Su potansiyeli, Çözünmüş Madde Potansiyeli ve Basınç Potansiyeli** Bu ideal örneklerden de görebileceğinizi gibi, su, çözünmüş madde potansiyeli ($\Psi_s$) ve basınç potansiyelinin ($\Psi_p$) toplamı olan, su potansiyeli ($\Psi$) düşük olan bölgelere doğru akar. Uygulanan basınç yokluğunda, bu parametrelerin üçü de saf su için sıfırdır.






**35.3 Turgor** Hücre, genişlemeye karşı giderek daha fazla karşı koydukça, hücrenin içinde turgor basıncı oluşur.

Bir bitki hücresinin çeperi içteki protoplazma üzerinde basınç yaratmadığında, hücrenin gevşer (Şekil 35.3, solda). Bu eşitlikte,

$\Psi$=0.7 MPa ve $\Psi$p=0MPa

Dolaysıyla, $\Psi=\Psi s+\Psi p$=-0.7 MPa'dır.

Gevşemiş (turgorunu kaybetmiş) bir hücre, saf suya konduğunda, su ilk olarak negatif çözünmüş madde potansiyeli nedeniyle hücreye doğru hareket eder (Şekil 35.3, sağda). Ancak birlikte hücre genişleyemez. Çünkü hücre çeperiyle kuşatılmıştır; dolayısıyla, su girdikçe, hücrede iç basınç artar ve suyun daha fazla girişine karşı koyar.

$\Psi$s-0.7 MPa ve $\Psi$p-0.7 MPa

Dolayısıyla, $\Psi$=0

Oluşan bu zıt basınç, bitkilerde **turgor basıncı** olarak isimlendirilir. Turgor basıncı Şekil 35.2C'de pistonun yarattığı basınç potansiyeline ($\Psi$p) eşittir. Su, basınç potansiyeli çözünmüş madde potansiyelini tam olarak dengeleyinceye kadar bitki hücrelerine girecektir. Bu noktada, hücre **turgorludur**; yani, pozitif basıncı önemli ölçüde yüksektir. Birçok bitkinin fiziksel yapısının korunmasını hücrelerindeki basınç potansiyeli (basınç pozitif) sağlanır; basınç potansiyeli düşerse (örneğin, bitki yeterli, suyu almazsa) bitki *solar* (Şekil 35.4).




**35.4 Solmuş Bir Bitki** Bir bitki, içerdiği hücrelerin basınç potansiyelleri sıfır olduğunda solar.

Canlı bitki dokularında su bir hücreden diğer hücreye su potansiyeli gradiyenti (derecelenmesi) yönünde geçer. Uzun mesafelerde, ksilemden trakeler ve flöemdeki kalburlu borular gibi içleri boş borularda suyun ve çözünmüş maddelerin akışını su potansiyeli değil, *bir basınç gradiyenti yürütür*. Bir çözeltinin basıncının yüksek olduğu bir bölgeden düşük olduğu bir bölgeye hareketi **kitle akışı** olarak isimlendirir. Ksilemde kitle akışının (gerilim), *negatif* basınç potansiyelleri birbirinden farklı, flöemdeki kitle akışının ise pozitif (turgor) basınç potansiyelleri birbirinden farklı olan bölgeler arasında oluştuğunu göreceğiz.

### Akuaporinler zarlardan suyun geçişini kolaylaştırırlar

Yapraklardan buharlaşmayla kaybedilen büyük miktarlardaki suyun köklerden alınan su ile dengelenmesi gerekir. Ancak, sızıntı halindeki su, hücre zarlarındaki fosfolipid çift tabakalarının hidrofobik ortamından geçebilir. Bitkiler bu sızıntıyı fışkıran bir artezyene nasıl dönüştürürler? Bu sorunun yanıtı, suyun, hücre zarlarından esas olarak **akuaporinler** olarak isimlendirilen kanallardan difüzyonla geçmesidir (bakınız Şekil 6.13). Akuaporinler bitki hücrelerinin hem plazma zarında hem de tonoplastında (koful zarı) bulunur. Akuaporinler suyun ortamdan bir hücreye ve bir hücreden diğerine hızlı geçmesini sağlar. Bir bitki hücresinde akuaporinlerin bulunuşu, hücrenin su alma ve koruma gereksinimine göre, çevresel koşullara bağlı olarak değişiklik gösterir. Bazı akuaporinlerin geçirgenlikleri de düzenlenebilir. Akuaporin bolluk ve geçirgenliğindeki değişiklikler zardaki osmozun hızını da değiştirebilir. Ancak, su akuaporinlerden her zaman pasif olarak geçer ve suyun hareket yönü değişmez.

### Mineral formundaki iyonların alınması, taşıyıcı zar proteinlerinin varlığını gerektirir

Su moleküllerinin akuaporinler aracılığıyla zardan geçebilmesine karşın mineral iyonlar genellikle geçemezler. Zardaki hidrofobik iç bölge elektron yükü taşıyan iyonları durdurur. Bu iyonlar akuaporinlerden geçemeyecek büyüklüktedirler.

Bu nedenle, mineral iyonlar zarlardan genel olarak iyon kanalları ve taşıyıcı proteinler dahil, aktarma proteinleri aracılığıyla geçerler (bakınız Kısım 6.3 ve 6.4)

Suyun, su potansiyelinin konsantrasyonuna bir yanıt olarak suya geçirgen bir zardan taşınımını henüz görmüştük. Diğer moleküller ve iyonlar da, zarın özelliklerine bağlı olarak kendi derişim gradiyentlerini izlerler. Yüklü iyonların topraktaki derişimleri bitkininkinden daha yüksek olduğunda, taşıyıcı proteinler bu iyonları kolaylaştırılmış difüzyonla taşırlar. Bu pasif bir işlemdir. Bununla birlikte, toprak çözeltisinde çoğu iyonun derişimi bitkinin gereksinim duyduğundan daha düşüktür. Bu durumda bitkinin, bu iyonları derişim gradiyentlerinin *aksi yönünde* alması gerekir -bu enerji gerektiren bir işlemdir.

Mineral iyonların alınımında, elektrik yük farklılıkları da rol oynar. Örneğin, negatif yüklü bir bölmeye taşınan negatif yüklü bir iyon *elektriksel bir gradiyente* karşı hareket etmektedir ve bu enerji gerektirir. Konsantrasyon ve elektriksel gradiyent bir *elektrokimyasal gradiyent* oluşturmak için birleşirler. Bir elektrokimyasal gradiyente karşı maddenin alınma işlemi, *aktif taşımadır*. Özel taşıyıcı proteinler gerektiren aktif taşıma, gerekli duyulan enerjiyi hücre solunumu ile üretilen ATP'den alır.

Hayvanların aksine, bitkilerde aktif taşıma için sodyum potasyum pompası bulunmaz (bakınız Kısım 6.4), bunun yerine bitkiler bir **proton pompası** içerirler. Bu proton pompası ATP enerjisini kullanarak, protonları derişimlerinin düşük olduğu bir bölgeden yüksek olduğu bir bölgeye pompalar (**Şekil 35.5, basamak 1**). Protonlar ($H^+$) pozitif yüklü olduklarından, hücre dışında biriktiklerinde iki olay gerçekleşir:

- Bir elektriksel gradiyent oluşur. Bunun sonucunda hücrenin dışında içine göre, pozitif yük artar.
- Bir proton konsantrasyonu gradiyenti oluşur. Hücrenin dışındaki proton konsantrasyonu içine göre artar.

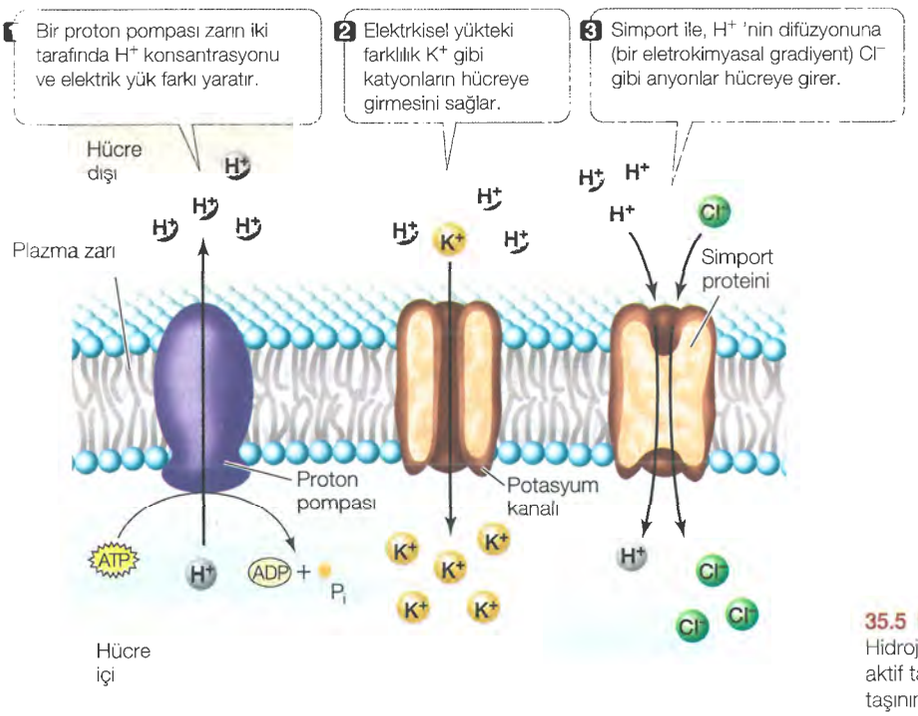
Bu olayların her ikisinin, diğer iyonların taşınması için sonuçları vardır. Hücrenin dışına göre, içi daha negatif olduğundan, potasyum ($K^+$) gibi katyonlar, kendilerine ait özel katyon kanallarından kolaylaştırılmış difüzyonla hücreye girerler (**Şekil 35.5, basamak 2**). Ayrıca, oluşan konsantrasyon proton gradiyenti sekonder aktif taşıma için kullanılabilir. Sekonder aktif taşıma, sırasında klor ($Cl^-$) gibi anyonlar (negatif yüklü iyonlar) bir simport (aynı yönde taşıyan) protein ile bir elektrokimyasal gradiyente karşı hücreye taşınır. Bu simport proteini, $H^+$ iyonunu hücreye taşırken kloru da birlikte taşır (**Şekil 35.5, basamak 3**).

Özetle, bitki hücre zarlarından su molekülleri ve mineral iyonların dinamik bir geçişi söz konusudur. Bu trafikte, özel zar kanalları, taşıyıcı proteinler, hem pasif hem de aktif süreçler yer alır. Şimdi, geri dönecek ve zardaki bu taşıyıcı proteinlerin su ve besin maddelerinin topraktan ksileme taşınmasında nasıl yer aldıklarını göreceğiz.

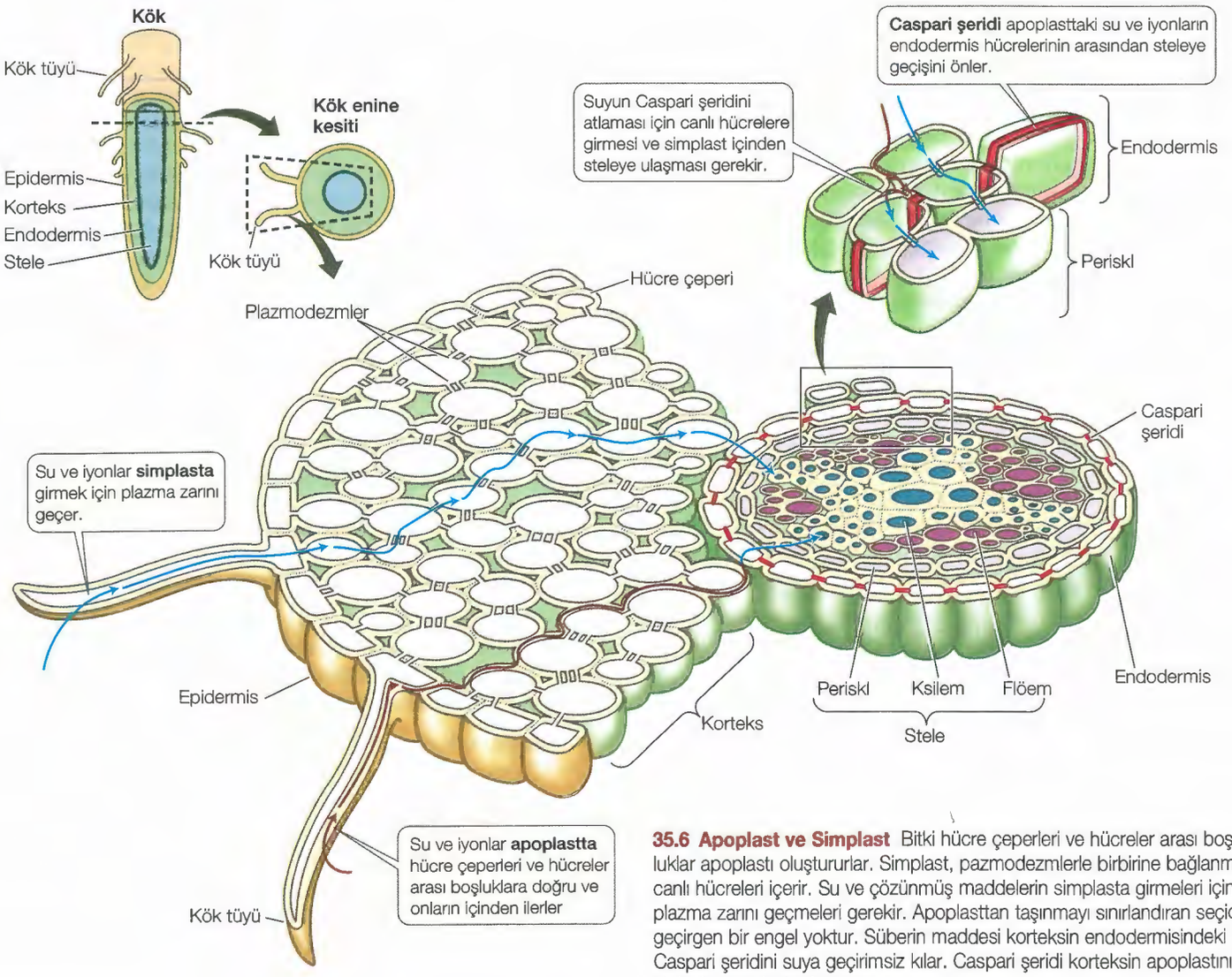
## Su ve iyonlar ksileme apoplast ve simplasttan geçerler

Su ve iyonların kökler aracılığıyla topraktan ksileme geçişleri iki yoldan biri ile olur. Bunlardan biri hızlı kulvar (*apoplast* olarak isimlendirilir), diğeri ise yavaş kulvar (*simplast* olarak isimlendirilir) (**Şekil 35.6**):

- **Apoplast** (Yunanca *apo* " ondan uzakta"; *plast* "canlı madde") hücre çeperlerinden oluşur. Apoplast, hücre zarlarının dış kısmında ve pekçok bitki dokusunda yaygın olan hücreler arası alanları (hücrelerin arasındaki boşluk) içerir. Apoplast süreklilik gösteren bir ağ örgüsüdür. Su ve maddeler bu ağ örgüsü aracılığıyla hiçbir şekilde bir zardan geçmeksizin akabilirler. Bu nedenle, maddelerin apoplasttan taşınmaları düzenlenmez ve hızlıdır- bu durum, endodermisteki *Kaspari şeritlerine* ulaşıncaya kadar sürer.
- **Simplast** (Yunanca *sym*, "birlikte") plazmodezmlerle birbirine bağlanmış canlı hücrelerin süreklilik gösteren sitoplazmalarından geçer. Kök hücrelerinin bu seçici geçirgen plazma zarları simplasta su ve madde alınımı kontrol eder. Dolayısıyla, su ve çözünmüş maddelerin simplasttan taşınmaları çok sıkı denetlenir.




**35.5 $K^+$ ve $Cl^-$ Taşınımında Proton Pompası**
Hidrojen iyonlarının ($H^+$) proton pompasıyla (1) hücrenin dışına aktif taşınımı, hem katyonların (1) hem de anyonların (3) hücreye taşınımını yürütür.




**35.6 Apoplast ve Simplast** Bitki hücre çeperleri ve hücreler arası boşluklar apoplastı oluştururlar. Simplast, pazmodezmlerle birbirine bağlanmış canlı hücreleri içerir. Su ve çözünmüş maddelerin simplasta girmeleri için plazma zarını geçmeleri gerekir. Apoplasttan taşınmayı sınırlandıran seçici geçirgen bir engel yoktur. Süberin maddesi korteksin endodermisindeki Caspari şeridini suya geçirimsiz kılar. Caspari şeridi korteksin apoplastını stelenin apoplastından ayırır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** **Web Aktivitesi 35.1 • Kökün Apoplast ve Simplastı**

Apoplast aracılığıyla toprak çözeltisinden geçen su ve mineraller kök korteksinin en iç tabakasını oluşturan endodermise kadar gidebilir. Endodermis, temel dokunun geri kalanından **Caspari şeridine** sahip olmasıyla farklılık gösterir. Endodermiste hücre çeperinin bu mumsu ve süberin içeren bölgesi, suyu geçirmeyen (hidrofobik) bir kuşak oluşturur. Suya geçirimsiz bu kuşak her bir endodermis hücresinin, diğer endodermis hücrelerine temas ettiği yerde oluşur. Caspari şeridi, su ve iyonların hücreler arasında hareketini önleyen bir mühür olarak iş görür (bakınız Şekil 35.6).

Endodermisin Caspari şeridi, korteksin apoplastını stelenin apoplastından ayırır. Buna uygun olarak, su ve iyonlar steleye ancak simplasttan girebilirler -yani, endodermis hücrelerinin sitoplazmasına girerek ve oradan geçerek. Önceden simplasta girmiş olan su ve iyonlar endodermis hücrelerine plazmodezmlerden girebilir. Ancak apoplastta bulunanların mutlaka endodermis hücrelerinin plazma zarlarını geçmesi gerekir (bu mümkündür, çünkü Caspari şeritleri endodermis hücrelerinin iç ya da dış yüzeylerini tıkamaz. Dolayısıyla, epidermis ve korteks hücrelerinin (simplasttan hareket eden mineral iyonlar) ve endodermis hücrelerinin (apoplasttan taşınanlar) plazma zarları steleye hangi mineral iyonun hangi hızda geçeceğini belirler.

Su ve mineraller endodermis engelini geçince, periskl ya da ksilemdeki parenkima hücrelerine ulaşıncaya kadar geride geçmeleri gereken simplast kalır. Daha sonra bu hücreler mineral iyonları steleye aktif olarak gönderirler. Mineral iyonlar stelenin hücre çeperlerindeki çözeltiye taşındıkça, apoplasttaki su potansiyeli negatifleşir; bunun sonucunda, su osmoz ile hücrelerin dışına ve apoplasta taşınır. Başka bir deyişle, iyonlar aktif olarak taşınırlar; bunu suyun pasif taşınması izler. Bunun sonucu, su ve mineraller ksileme alınır ve o bölgede ksilem özsuyunu oluştururlar.

## 35.1 ÖZET

**Suyun topraktan bitkinin stelesine ozmotik geçişini su potansiyelindeki farklılıklar belirler; bu pasif bir işlemdir. Topraktan minerallerin alınımı bir elektrokimyasal gradiyent boyunca gerçekleşir. Bu nedenle, enerji ve zardaki taşıyıcı proteinlere gereksinim duyulan aktif bir süreçtir. Su ve mineraller köke ya apoplast ya da simplasttan girebilir. Ancak ksileme ulaşması için simplasta girmesi ve çıkması gerekir.**

- Su potansiyelini, çözünmüş madde potansiyelini ve basınç potansiyelini birbirinden ayıran nedir? **Bakınız ss. 740-741 ve Şekil 35.2**
- Hücre çeperi suyun taşınma yönünün belirlenmesinde niçin çok önemlidir? Açıklayınız. **Bakınız ss.741-742**
- Akuaporinler nedir? Neden gereklidirler? **Bakınız s. 742**
- Apoplast ve simplast arasındaki farklılıkları açıklayınız. **Bakınız s. 743 ve Şekil 35.6**

Şu ana kadar su ve minerallerin bitki köklerine taşınmasını ve kökte ksileme girişini gördük. Kök ksilemindeki özsu ksilemde nasıl taşınmaktadır?

## 35.2 Su ve Mineraller Ksilemde Nasıl Taşınırlar?

Ksileme ulaşan suyun tamamı oradan yukarıya çıkacak mıdır? Suyun yapraklara ulaşmasını incelemeden önce, ksilemi oluşturan hücreleri, yani trake ve trakeidleri tekrar hatırlayalım (bakınız Şekil 34.9 E ve F). Bu kısımda, ksilemdeki trake ve trakeidlerin özelliklerinin su ve çözünmüş maddelerin etkili bir şekilde uzun mesafelere taşınmasını sağladıklarını göreceksiniz. Ksilemdeki damar elemanlarının ölü ve hücre içeriğinden yoksun olduklarını hatırlayınız. Ksilemdeki trake ve trakeidlerin uçları birleşerek, ksilemde uzun, boru şeklindeki kamışa benzeyen damar elemanlarını oluştururlar. Bu ligninleşmiş hücre çeperleri hem yapısal destek hem de basınç gradiyentini korumak için gerekli olan sertliği sağlarlar.

Bir bitkide *büyük miktarlarda suyun uzun mesafeli taşınmasında* ksilemin ne denli büyük başarısının olduğunu düşünelim. 15 m uzunluğundaki tek bir akçaağaçta yaklaşık 177.000 yaprak bulunduğu hesaplanmıştır. Bu yaprakların toplam alanı 675 metre karedir -bir basketbol sahasının yarısı büyüklüğünde. O ağaç, bir yaz gününde, yapraklarından buharlaşmayla atmosfere saatte 220 litre su kaybeder. Ksilemin solmayı önlemek için, köklerden yapraklara saatte 220 litre su taşıması gerekir. (Karşılaştırılacak olursa, 50 galonluk bir fıçı 189 litre alır.) En uçtaki yapraklar köklerin çok uzağında bulunur. En uzun boylu gimnosperm olan sekoya, *Sequoia sempervirens* ve en uzun angiosperm olan Avustralya'da yetişen *Eucalyptus regnans* 110 m'den uzundur. Ksilemde suyun taşınması ile ilgili herhangi başarılı bir kuramın suyun bu denli çok yükseklere nasıl taşınabildiğini açıklayabilmesi gerekir.

Bilim insanları ksilem özsuyunun yukarı doğru taşınmasını açıklamak için çeşitli modeller ileri sürmüşlerdir. İlk olarak eski modelleri kabul etmeyen bazı aydınlatıcı deneyleri inceleyeceğiz. Daha sonra mevcut modeli destekleyen kanıtları göreceğiz.

### Ksilem özsuyu canlı hücreler tarafından pompalanmaz

Ksilemde özsuyun yükselmesi ilgili ilk açıklamalardan bazıları, gövdedeki canlı hücrelerin bir pompalama işlemiyle özsuyu yukarı gönderebileceğini ileri sürmüştür. Ancak, 1983'te, Alman Botanikçi Eduard Strasburger, bu tür modelleri tamamen dışlayan deneyler gerçekleştirmiş ve yayınlamıştır.

Strasburger yaklaşık 20 metre uzunluğundaki ağaçlar üzerinde çalışmıştır. Araştırıcı, her bir ağacın gövdesini kaidesinden kesmiş ve kesik ucu bakır sülfat gibi bir zehirli çözeltiye daldırdıktan sonra çözeltinin gövdede yükseldiğini görmüştür. Çünkü kabuğun giderek daha üst kısımları ölmüştür. Çözelti yapraklara ulaşınca, çözeltinin taşınımının durduğu noktalarda yapraklar da ölmüştür (kovada, dökülmenin durduğu sıvı seviyesinin de gösterdiği gibi).

Bu basit deney üç önemli noktayı ortaya koymuştur:

- Canlı "pompalayıcı" hücreler çözeltinin yukarı yönlü hareketinden sorumlu değildi. Çünkü çözeltinin kendisi temas ettiği canlı hücreleri öldürmüştür.
- Yapraklar taşınma olayında yaşamsal roller oynamaktadır. Yapraklar canlı kaldıkları sürece, çözelti yukarı yöndeki hareketine devam etmiştir; yapraklar ölünce, hareket durmuştur.
- Kökler bu taşıma olayına katılmamışlardır, çünkü daha önce gövde köklerden tamamen ayrılmıştır.

### Kök basıncı tek başına ksilemdeki taşınmayı açıklayamaz

Ksilemde taşınma ile ilgili ikinci bir hipotez, **kök basıncına** -sıvının ksilemde yukarıya yükselmesini sağlayan, kökteki dokuların yarattığı basınç- dayandırılır. Kök basıncının temeli, toprak çözeltisine göre ksilemdeki özsuyunda madde konsantrasyonunun daha yüksek ve dolayısıyla su potansiyelinin daha negatif olmasıdır. Bu su potansiyeli, suyun steleye girmesini sağlar; su steleye girdikten sonra gidecek başka bir yeri olmadığından, ksilemdeki trake ve trakeidlerde yukarı doğru yükselir.

Kök basıncı kesinlikle vardır. Örneğin, kök basıncı *gutasyondan* sorumludur ve gutasyon sırasında, sıvı su yaprakların kenarlarındaki özel açıklıklardan dışarıya atılır. Gutasyon, sadece atmosferdeki nem yüksek ve toprakta su bol olduğunda oluşur. Bu koşullar, geceleri en yaygındır. Kök basıncı, bazı bitkilerin uç kısımları kesildiğinde bu bitkilerin kesik kısımlarından, özsuyun dışarıya sızmasının da kaynağıdır.

Bununla birlikte, kök basıncı ağaçlarda özsuyun yükselmesini açıklayamaz. Kök basıncı nadiren 0.1-0.2 MPa'ı (1-2 atmosfer) aşabilir. Eğer kök basıncı ksilemde özsuyunu yükseltmiş olsaydı, ksilemde her zaman pozitif bir basınç görebilirdik. Aslında, şimdi göreceğimiz gibi, çoğu ağaçta özsuyu yükselirken *gerilim* altındadır -*negatif* bir basınç potansiyeline sahiptir. Bunu dışında, Strasburger'in daha önce göstermiş ol-

duğu gibi, maddeler, kökler uzaklaştırıldığında bile ksilemde yukarı doğru çıkabilir. Eğer özsuyunu yukarı doğru ksilem itmiyorsa, bu yükselme nasıl oluşmaktadır?

### Ksilemde taşınma, transpirasyon,-kohezyon-gerilim (tansiyon) mekanizması ile açıklanmaktadır

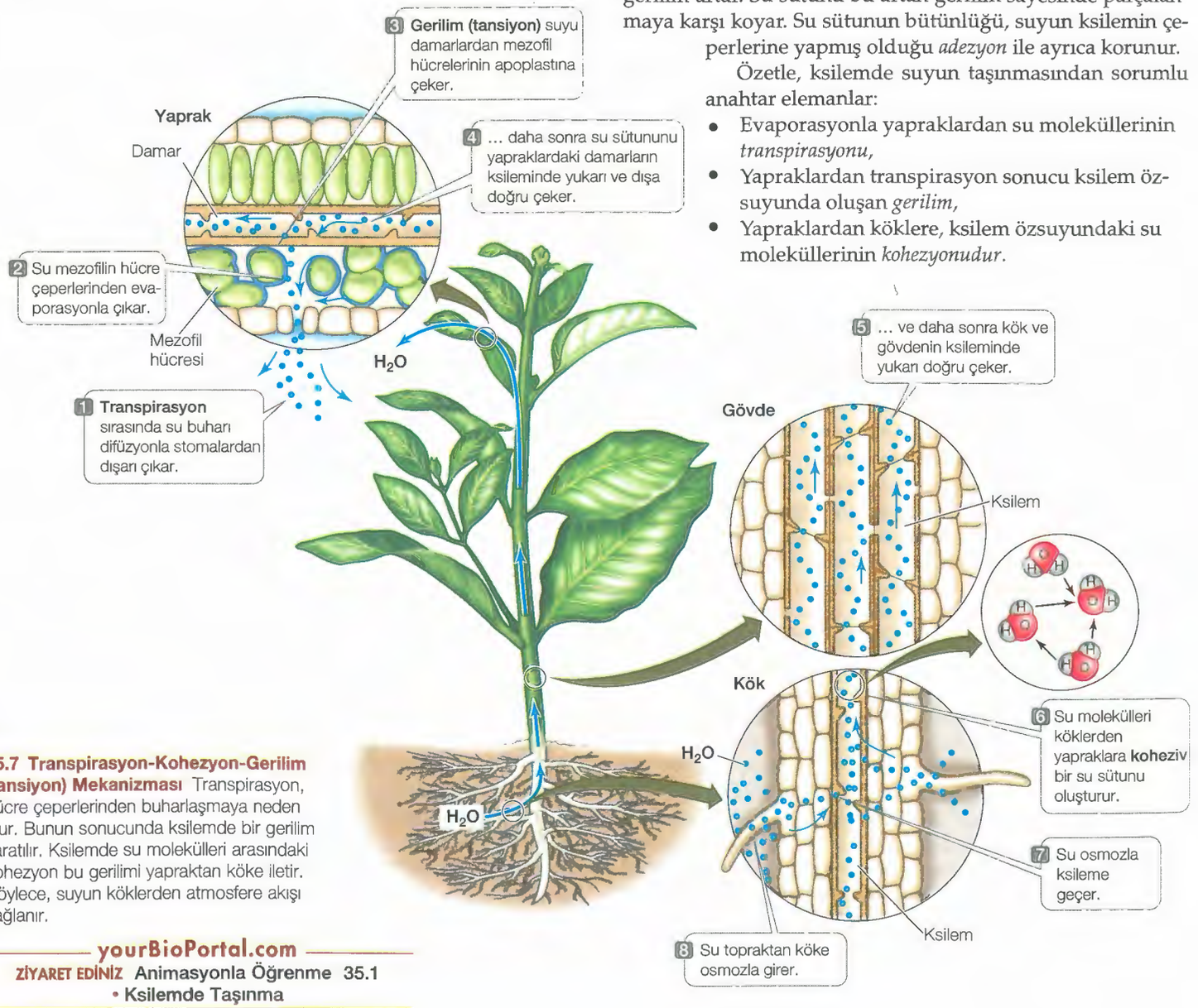
Ksilemde taşınma ile ilgili şu an geçerli model, itmeye karşı bir alternatife dayanmaktadır: bu alternatif çekmedir. Yapraklardan evaporasyonla suyun kaybı yaprakların apoplastındaki suyun üstünde dolaylı bir çekici kuvvet -**gerilim** (tansiyon)- yaratır. Bu çekici kuvvet, ksilem özsuyunun yukarıya çeker. Su molekülleri arasındaki hidrojen bağları, ksilemdeki özsuyu kohezyonla gerilime karşı dirençli hale getirir ve kitlesel akışla suyun yükselmesini sağlar. Şimdi bu sürecin nasıl işlediğini görelim (**Şekil 35.7**).

Atmosferdeki su buharı derişimi, yapraktakinden daha düşüktür. Bu farklılık nedeniyle, su buharı yaprağın hücrelerarası boşluğundan stomalar (daha sonra ayrıntılı inceleyeceğiz) aracılığıyla dıştaki havaya difüzyonla geçer. Bu işlem **transpirasyon** olarak isimlendirilir. Yaprak ayasının içinde, mezofil hücrelerinin nemli yüzeylerindeki su evaporasyonla buradan ayrılarak hücrelerarası boşluğa girer. Su, hücreleri örten sıvı tabakadan (filmden) buharlaşmayla (evaporasyonla) ayrıldıkça, bu tabaka (film) hücre çeperlerindeki çok küçük boşluklara geri çekilir. Bu, suyun yüzeyindeki eğimi ve dolayısıyla yüzey gerilimini artırır. Yüzey filmindeki bu gerilim artışı (negatif basınç potansiyeli), daha fazla suyun hücre çeperlerine doğru çekilmesini sağlar. Böylece kaybedilen suyun yenilenmesi sağlanır. Mezofilde oluşan gerilim, en yakın damardan, mezofili kuşatan apoplastta suyun çekilmesini sağlar. Suyun damarlardan uzaklaştırılması ise, ksilemin içindeki bütün su sütunun üzerinde gerilim yaratır. Böylece, sütun köklerden yukarı doğru çekilir.

Su, küçük borucuklar içerisinde yukarı çekilir. Bu suyun belirgin **kohezyonuna** -su moleküllerini hidrojen bağlarıyla birbirlerine yapışma eğilimi (bakınız Kısım 2.4 ve Şekil 35.7, Basamak 6)- bağlıdır. Borucuk darlaştıkça, su sütunundaki gerilim artar. Su sütunu bu artan gerilim sayesinde parçalanmaya karşı koyar. Su sütunun bütünlüğü, suyun ksilemin çeperlerine yapmış olduğu *adezyon* ile ayrıca korunur.

Özetle, ksilemde suyun taşınmasından sorumlu anahtar elemanlar:

- Evaporasyonla yapraklardan su moleküllerinin *transpirasyonu*,
- Yapraklardan transpirasyon sonucu ksilem özsuyunda oluşan *gerilim*,
- Yapraklardan köklere, ksilem özsuyundaki su moleküllerinin *kohezyonudur*.




**35.7 Transpirasyon-Kohezyon-Gerilim (tansiyon) Mekanizması** Transpirasyon, hücre çeperlerinden buharlaşmaya neden olur. Bunun sonucunda ksilemde bir gerilim yaratılır. Ksilemde su molekülleri arasındaki kohezyon bu gerilimi yapraktan köke iletir. Böylece, suyun köklerden atmosfere akışı sağlanır.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 35.1
• Ksilemde Taşınma

**Transpirasyon-kohezyon-gerilim mekanizması** olarak açıkladığımız su taşınma süreçleri, *bitkinin iş yapmasını gerektirmez (yani enerji harcanmaz).* Toprak ve atmosfer arasında her bir basamakta su pasif olarak hareket eder; önce su potansiyelinin daha düşük olduğu bölgeye ve daha sonra basınç potansiyelinin daha düşük olduğu bir bölgeye doğru. Kuru havanın, su potansiyeli en negatiftir (oransal nem %50 olduğunda -95 MPa). Toprak çözeltisinin su potansiyelinin negatifliği ise en azdır (-0.01 ve -3MPa arasında). Ksilem özsuyu, kök korteks hücrelerininkinden daha negatif bir su potansiyeline sahip olmakla birlikte, yapraktaki mezofil hücrelerininkinden daha az negatiftir.

*Sequoia* gibi 110 metrelik en uzun boylu ağaçlarda, sütunun üstü ve kaidesi arasındaki basınç potansiyelindeki farklılık 3 MPa'a kadar çıkabilir. Bu değeri, kök basıncı ve nadiren 0.2 MPa'dan daha yüksek olan tipik bir otomobil lastiğinin basıncı ile karşılaştırın. Ksilemdeki suyun kohezyonu, en uzun boylu ağaçlarda gelişen dev gerilimlere karşı koyabilecek büyüklüktedir.

Ksilem özsuyundaki mineral iyonlar, su kökten yaprağa doğru yükseldikçe, pasif olarak suyla birlikte yükselir. Bu yolla sürgünün besin gereksinimi karşılanır. Yapraklara ulaşan minerallerin bir kısmı daha sonra flöem ile bitkinin diğer kısımlarına dağıtılır. Fakat, köklerden ilk olarak ksilem ile ayrılırlar.

Transpirasyonun, minerallerin taşınmasını artırmasının yanında, bitkinin yapraklarını serinletmesi gibi yararları da vardır. Mezofil hücrelerinden suyun evaporasyonla kaybı ısıyı tüketerek yaprak sıcaklığını düşürür. Bir çiftçi, bir yaprağın sıcaklığını anlamak için, baş ve işaret parmağının arasına alır; eğer yaprak soğuk olarak hissedilmiyorsa, bu, transpirasyonun oluşmadığı ve sulama zamanının geldiğinin bir işaretidir.

Buharlaşmanın soğutucu etkisi (terlediğimizde cildimizin soğumasında olduğu gibi) bitkilerin sıcak ortamlarda yaşayabilmelerinde önemli olabilir. Bununla birlikte, transpirasyon yaprağın soğumasını sağlarken, bu etki, transpirasyonun bir nedeni değil, transpirasyon gereksiniminin bir sonucudur.

### Bir basınç odacığı, ksilem özsuyundaki gerilimi ölçebilir

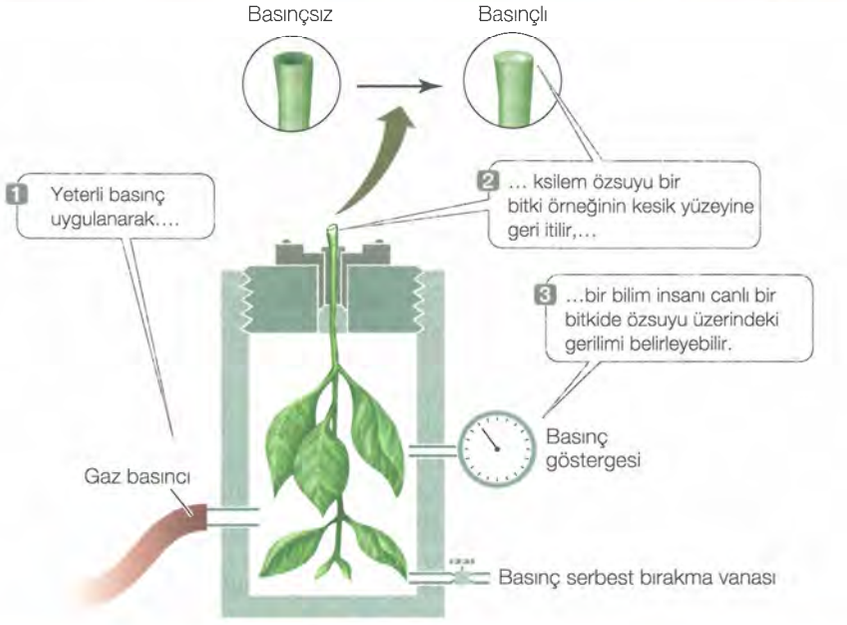
Transpirasyon-kohezyon-gerilim modeli, eğer ksilemdeki özsuyu gerilim altında (bir negatif basınca sahip olunca) ise gerçekliğini korur. Bu gerilimin varlığı ve bunun uzun ağaçlarda ksilem özsuyunun yükselmesi için yeterli olduğu biyolog Per Scholander tarafından mükemmel bir biçimde gösterilmiştir. Bu araştırıcı **basınç odacığı** olarak isimlendirilen bir cihaz ile gövdelerdeki gerilimi ölçmüştür (**Şekil 35.8**).

Scholander, çeşitli koşullar altında yetişen, farklı ortamlara ait düzinelerce bitki türü üzerinde çalışmış ve ksilem özsuyunun yükselme hızının her zaman aynı olmadığını gözlemiştir. Transpirasyonun düşük olduğu ya da hiç olmadığı geceleri, ksilem özsuyu akışı gözlenememiştir. Gündüzleri, özsuyu yükselince, yükselmenin hızı bazı faktörlere bağlıdır. Bu faktörler, sıcaklık, ışık şiddeti ve rüzgar şiddetidir. Bütün bu faktörler transpirasyon hızını ve buna bağlı olarak özsuyunun yükselme hızını etkiler. Scholander, ayrıca, gelişmekte olan damarlarda ksilem özsuyunun yapraklar oluşuncaya dek gerilim altında olmadıklarını bulmuştur. Yapraklar gelişince, gerilim artmakta ve ksilemde taşınma başlamaktadır.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

**35.8 Bir Basınç Odası ile Ksilem Özsuyunun Basıncının Ölçülmesi**

Ksilem özsuyu kesik bir gövdeden çekilir. Çünkü sağların bir ksilemdeki basınç atmosferinkinden daha düşüktür. Bitkide önceden bulunan negatif basınç potansiyeli bir basınç odasında ölçülebilir. Bu basınç odasında basınç arttırılabilir. Kesik yüzey odanın dışında kalır. Gaz basıncı arttıkça, ksilem özsuyu kesik yüzeye geri itilir. Özsuyu tekrardan kesik yüzeyde ilk gözüktüğünde, odadaki basınç kaydedilir. Bu basınç büyüklük açısından eşit, ancak, ksilemde daha önce mevcut olan gerilimin zıttıdır (negatif basınç potansiyeli).




## 35.2 ÖZET

**Transpirasyon-kohezyon- gerilim mekanizması, ksilem özsuyunun yükselmesini açıklar. Transpirasyon, suyu yaprakların dışına çeker, bunun sonucunda, ksilemde suyun çeken bir gerilim oluşur. Su molekülleri arasındaki kohezyona bağlı olarak, su süreklilik gösteren sütunlarda, kilemdeki trake ve trakitlerde pasif olarak çekilir. Su, her zaman basınç potansiyeli daha düşük olan bir bölgeye doğru çekilir.**

- Ksilemde taşınma olayında transpirasyon, kohezyon ve gerilimin rolleri nelerdir? **Bakınız s. 746 ve Şekil 35.7**
- Su moleküllerinin hangi özellikleri kohezyon ve gerilime katkı yapar? **Bakınız s 746**
- Mineral iyonlar köklerden yapraklara nasıl ulaşır? Açıklayınız. **Bakınız s. 747**

Her ne kadar transpirasyon ksilemde su ve minerallerin taşınması için sürükleyici bir kuvvet oluştursa da, bu sırada bitkiden çok büyük miktarlarda su kaybına neden olur. Bitkilerin bu su kaybını nasıl kontrol ettiklerini bundan sonraki kısımda göreceğiz.

## 35.3 Stomalar Su Kaybını ve $CO_2$'inin Alınmasını Nasıl Kontrol Ederler?

Yapraklar ve gövdelerdeki epidermis mumsu bir kütikula salgılayarak transpirasyonla su kaybını en aza indirir. Mumsu kütikula suya geçirimsizdir. Bununla birlikte, kütikula aynı zamanda karbon dioksite de geçirimsizdir. Bu bir sorun yaratır: bitki suyu koruma gereksinimini fotosentez için gerekli $CO_2$'i alma gereksinimi ile nasıl dengeleyebilir?

Bitkilerin yapraklarındaki epidermisite mükemmel bir uzlaştırıcı ortaya çıkmıştır. Por yapısında olan bu uzlaştırıcı yapılar **stoma** (çoğulu *stomata*) olarak isimlendirilir. **Bekçi hücreleri** olarak isimlendirilen bir çift özelleşmiş epidermis hücresi her bir stomanın açılma ve kapanmasını kontrol eder (**Şekil 35.9A**). Stomalar açık olduğunda, $CO_2$ yaprağa difüzyonla girer –fakat, bu sırada su buharı difüzyonla yapraktan çıkar. Kapalı stomalar, su kaybını önler, fakat, aynı zamanda yapraktan $CO_2$ çıkışını da önler.

Bitkiler stomalarını genellikle yalnızca, ışık şiddeti, orta ölçekte fotosentez yapılmasına yetecek kadar olduğunda açarlar. Karanlığın fotosentezi durdurduğu geceleri ise stomalar kapalıdır; Bu sırada $CO_2$ gerekmez ve su korunur. Hatta eğer su çok büyük hızda kaybedilirse, stomalar gündüzleri bile, kapanır.

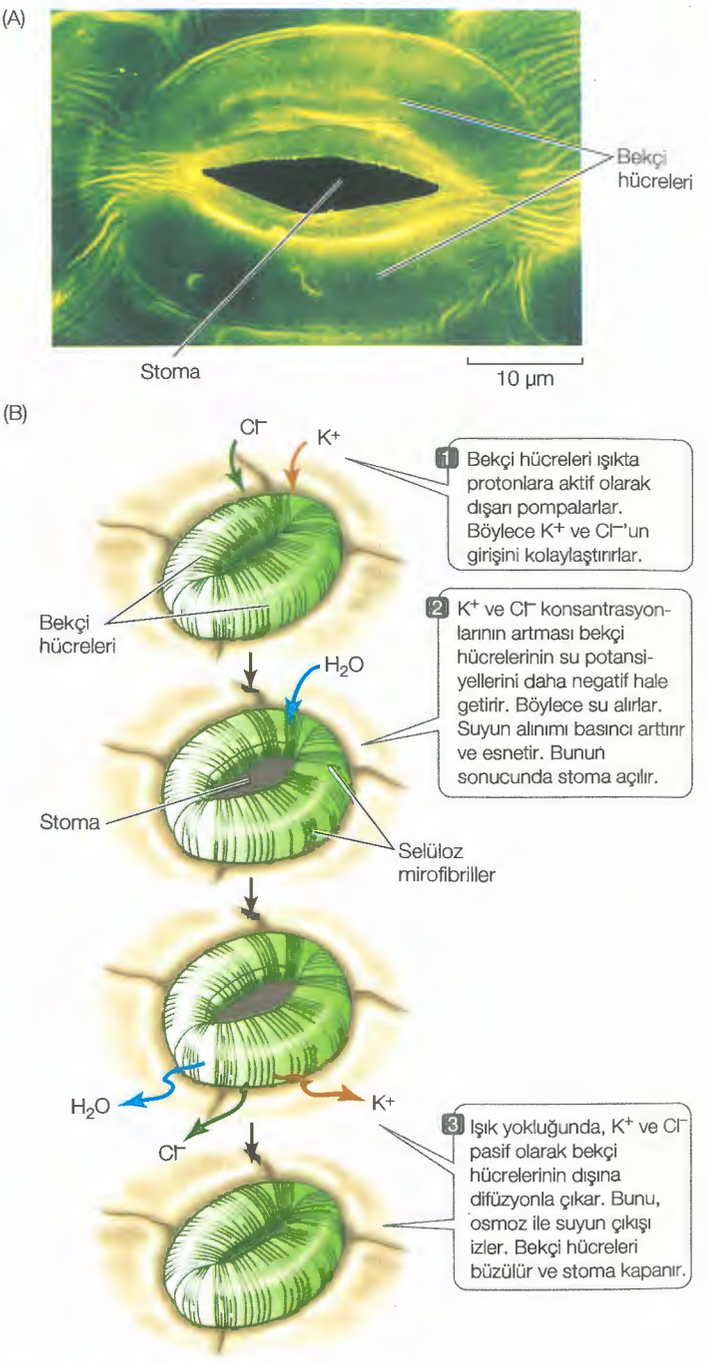
Stomalar 400 milyon yıldan daha eski bitki fosillerinde bulunan eski yaşlı yapılardır. Bu nedenle, yaprakların evriminden önce ortaya çıktıkları sanılmaktadır. Stomalar iletim demetli bütün bitkilerde ve karayosunları dahil (ancak ciğerotları hariç; bakınız Bölüm 28) çok sayıda iletim demetsiz bitkide bulunmaktadır.

Şekil 35.9A'da görülen stomalar ve bekçi hücreleri, dikotiller için tipiktir. Monokotiller tipik olarak özelleşmiş epidermis hücrelerine sahiptirler. Bu epidermis hücreleri, bekçi hücreleriyle yan yana bulunurlar. Bununla birlikte, şimdi daha ayrıntılı açıklayacağımız stomaların çalışma ilkesi, hem monokotil hem de dikotil stomaları için ortaktır.

### Bekçi hücreleri stoma açıklığını kontrol eder

Işık, pekçok bitkinin stomalarının açılmasına neden olur. Böylece fotosentez için $CO_2$ girişi sağlanır. Yaprağın içinde hücrelerarası boşluklardaki $CO_2$'in düzeyi stomaların açılmasını sağlayan diğer bir sinyaldir. $CO_2$ düzeyinin düşük olması stomaların açılmasına, böylece daha fazla $CO_2$ alınmasına neden olur.

Stomalar, ışık ve $CO_2$'teki değişikliklere dakikalar içerisinde yanıt verebilir. Böylesi önemli bir biyolojik işlem nasıl bu denli hızlı gerçekleşebilmektedir? Bunun yanıtı, stomaların açılma ve kapanmasının, bekçi hücrelerinin turgor basıncındaki değişikliklerle kontrol edilmesidir. Turgor basıncındaki değişiklikler ise, bekçi hücrelerinde $K^+$ konsantrasyonundaki değişiklere bağlı oluşur. Bekçi hücresinin plazma zarında-




**35.9 Stomalar** (A) Sosis şeklindeki iki adet bekçi hücresinin oluşturduğu açık bir stomanın elektron mikroskobundaki görüntüsü (B) Potasyum iyonu konsantrasyonu bekçi hücrelerinin su potansiyellerini etkileyerek, stomaların açılmasını ve kapanmasını kontrol eder. $K^+$'ya eşlik eden negatif yüklü iyonlar (yani $Cl^-$) elektriksel denge sağlar ve stomayı açan ve kapatan su potansiyelindeki değişikliklere katkı yapar.

ki bir pigment tarafından absorblanan mavi ışık, bir proton pompasını aktifleştirir. Bu proton pompası $H^+$'i bekçi hücrelerinin dışına ve onu kuşatan epidermisin apoplastına aktif olarak pompalar. Oluşan elektrokimyasal gradiyent, $K^+$'un bekçi hücrelerine girerek, orada birikmesini sağlar (**Şekil 35.9B**). $K^+$'un içsel derişiminin artışı bekçi hücrelerinin su potansiyel-

lerini daha fazla negatifleştirir. Negatif yüklü klor iyonları ve organik iyonlar da potasyum iyonları ile birlikte bekçi hücrelerini içine ve dışına taşınırlar. Bunun sonucunda, elektriksel denge korunur ve bekçi hücrelerin çözünmüş madde potansiyellerine katkı yaparlar. Su, osmozla (bekçi hücre zarları özellikle akuaporin olarak isimlendirilen protein kanallarınca zengindir) girerek bekçi hücrelerinin basınç potansiyellerini artırır. Bekçi hücrelerinin çeperlerinde selülozik mikrofibriller (bakınız Şekil 34.5), basınç potansiyelindeki artışa yanıt vermek için şekil değiştirmelerine izin verir. Böylece aralarındaki bir açıklık –stomalar– oluşur.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

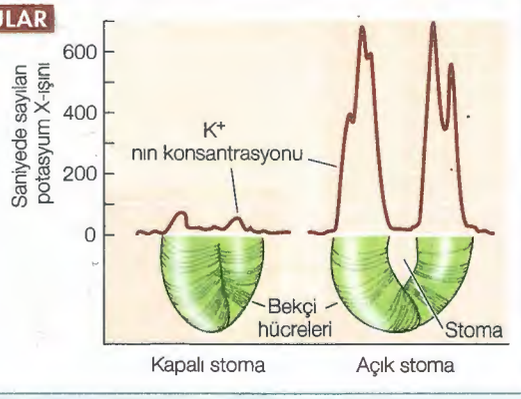
### 35.10 Bekçi Hücrelerinden Potasyum İyonu Konsantrasyonunun Ölçülmesi

G.D Humble ve Klaus Raschke, bahçe fasulyesinin stomalarını incelemek için elektron problu bir mikroanalizör kullanmışlardır. Elektron problu mikroanalizlerde, örneğin elektron bombardımanına maruz bırakılması, onun X ışınları yaymasına neden olur. X-ışınları spektrumunda çizgilerin dalga boyu ve şiddeti, örnekteki elementleri ve derişimleri belirlemek için analiz edilebilir.

**HİPOTEZ** **Açık stomaların bekçi hücreleri kapalılarınkine göre, daha fazla potasyum iyonu içerir.**

**YÖNTEM**
1. Karanlıkta (stomalar kapalı iken) ve ışıkta (stomalar açık iken) bahçe fasulyesinin yapraklarından epidermis kalıpları çıkarın.
2. Stomaların yerini belirlemek için bu kalıpları inceleyin.
3. $K^+$ derişimini ölçmek için, bekçi hücrelerini bir elektron problu mikroanalizör ile tarayın.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **Açık bir stomayı kuşatan $K^+$ konsantrasyonunun kapalı bir stomayı kuşatanınkinden çok daha büyük olduğu bulunmuştur.**

**EK ARAŞTIRMA :** Stoma açılma mekanizmasını incelemek için diğer hangi iyon ya da iyonlarla çalışırdınız?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz

Mavi ışık yokluğunda stomalar kapanırlar. Proton pompalarının aktiviteleri azalır. Potasyum iyonları bekçi hücrelerinin dışın pasif olarak çıkar. Bunu osmoz ile suyun çıkışı izler, basınç potansiyeli azalır ve bekçi hücreleri çöker ve stoma kapanır. Bir stomanın açılması için bekçi hücrelerine ne kadar potasyum girdiğini göstermek zor olsa da başarılmıştır. Tipik bir bekçi hücresi çok küçüktür. Stoma kapandığında toplam hacmi 0.03 nanolitreden daha azdır. Açıldığında ise yaklaşık 0.05 nanolitredir. Bu sorunu çözen bilim insanları bir *elektron prob mikroanalizörü* kullanmışlardır. Bu aygıt normalde metalurijistler tarafından kalayın yüzeyindeki ince yapıların incelenmesinde kullanılır (**Şekil 35.10**).

Stomalar çok küçük olup, bitkiler büyük miktarlarda su kaybederler (tek bir mısır bitkisi günde 2 kuart (bir kuart 0.95 litreye eşittir) kaybedebilir); öyle olsa bile yaprağın her bir inç karesinde 250.000 stoma olabileceğini bulmak şaşırtıcı gelebilir. Bitkiler yaşamlarını sürdürmek için, iki farklı yolla stomalarını kontrol ederek su kaybını sınırlandırırlar:

- Stoma porunu açıp kapatarak
- Toplam stoma sayısını kontrol ederek

Stomaların açılıp kapanması birkaç çevresel ve içsel faktör tarafından düzenlenir. Örneğin, su stresi, özellikle sıcak ve rüzgarlı günlerde bitkileri için yaygın bir sorundur. Bu koşullara yanıt olarak, bitkiler güneş parlasa bile, stomalarını kapatacaktır. Mezofil hücrelerinin su potansiyelleri bu koruyucu yanıtın verilmesi için bir sinyaldir. Eğer mezofil çok su kaybetmişse -yani, mezofilin su potansiyeli çok fazla negatif ise- mezofil hücreleri absisik asit olarak isimlendirilen bir hormon salgılarlar. Bekçi hücrelerinin stomaları kapatması ve su kaybını önlemesini absisik asit sağlar. Bu yanıt fotosentezi azaltır, ancak bitkiyi korur. Stomalar, mezofilin boşluklarında $CO_2$ düzeyleri yüksek olunca da, çoğu bitkide kapanır. Bunun biyolojik açıdan neden anlamlı olduğuna ilişkin bir neden bulabilir misiniz?

Bir bitki, su kıt olduğunda toplam stoma sayısını da azaltır. Ağaçlar bunu, yapraklarından bazılarını kaybederek yaparlar. Diğer bitkiler yeni ürettikleri yapraklar üzerindeki stoma sayısını azaltırlar. Örneğin, model bitki *Arabidopsis* yüksek $CO_2$ düzeylerine maruz bırakılınca, bitkide oluşan yeni yapraklar, normal koşullarda sahip olduklarından daha az stoma içermektedirler. Bu bir avantaj sağlayabilir mi?

## 35.3 ÖZET

**Stomalar olarak isimlendirilen yapraklardaki porlar fotosentez için gerekisinim duyulan $CO_2$ girişine ve aynı zamanda transpirasyonla suyun çıkışına da izin verirler. Bekçi hücreleri su kaybını düzenlemek için stomaları açılabilir ya da kapatabilir.**

- Bekçi hücrelerinin işlev görmesinde $K^+$ iyonlarının rolü nedir? **Bakınız s. 748 ve Şekil 35.9**
- Dış ortam ($CO_2$ düzeyleri ve ışık şiddeti dahil), bitkilerin yaşamları boyunca stomaların işlev ve sayılarını nasıl etkiler? Açıklayınız. **Bakınız s.749**

Stomalar normal olarak gün ışığında açıktırlar. Bu şekilde $CO_2$'nin fikse edilerek fotosentez ürünlerine dönüştürülmesini sağlarlar. Bundan sonraki kısımda, bu ürünlerin, büyümeyi desteklemek üzere, bitkinin diğer kısımlarına nasıl aktarıldıklarını göreceğiz.

## 35.4 Maddeler Flöemde Nasıl Taşınırlar?

Fotosentez esas olarak yaprakta gerçekleşir (bakınız Şekil 10.1). Fotosentezin karbonhidrat ürünleri (başlıca sakkaroz) en yakındaki küçük damara (ksilem ve flöemden oluşmuş) difüzyonla geçer. Burada aktif olarak kalburlu boru elemanlarına taşınır. Karbonhidratların ve diğer çözünmüş maddelerin bitkinin flöeminde taşınması **translokasyon** (**aktarma**) olarak isimlendirilir. Flöemin içeriğinin, *flöem özsuyu*, *fotosentat* ve *asimilat* dahil, birkaç ismi vardır.

Flöemde maddeler *kaynaklardan havuzlara* aktarılır.

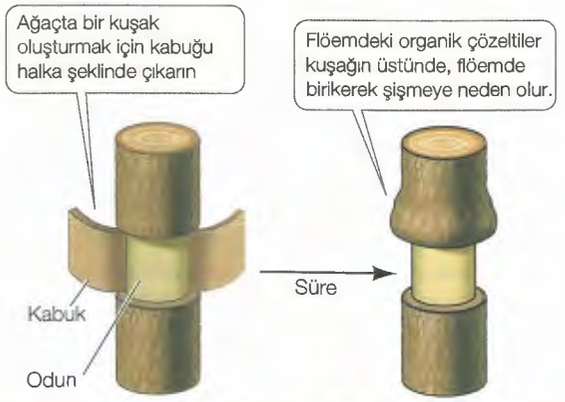
- Bir **kaynak**, gereksinim duyduğundan daha fazla şeker üreten (fotosentezle ya da depo besinlerin parçalanmasıyla) bir organdır (yaprak ya da depo kök gibi).
- Bir **havuz**, kendi büyümesi ve depolamak için şekerleri *tüketen* bir organdır (kök, gelişmekte olan meyve ya da yumru, ya da olgunlaşmamış yaprak).

Flöemde şekerler (başlıca sakkaroz), amino asitler, bazı mineraller ve bir dizi diğer çözünmüş madde, kaynaklar ve havuz arasında aktarılır. Bununla birlikte, havuz işlevi gören bir organ bir kaynağa dönüşebilir. Örneğin, depo kökler (tatlı patates gibi) karbonhidratları biriktirdiklerinde havuz, bitkideki diğer organların beslenmesi için depolanmış besinlere gereksinim duyulduğunda ise kaynaktır.

Bu tür organik çözünmüş maddelerin, ksilemden çok, flöemde taşındıklarını nerden biliyoruz? İtalyan bilim insanı Marcello Malpighi, 300 yıl önce klasik bir deney yapmıştır. Bu deneyde, bir ağacın gövdesinden kabuğu halka şeklinde çıkarmıştır -yani ağaçta bir *kemer* oluşturmuştur (**Şekil 35.11**). Zamanla, kemerin üzerindeki kabuk bölgesi şişkinleşmiştir. Bu şişkinleşmenin ağacın üst kısımlarından gelen organik çözeltilerin birikimi sonucu oluştuğunu ve flöemin bozulmuş olması nedeniyle, artık, aşağılara geçemediklerini biliyoruz. Daha sonra, kemerin altındaki kabuk, yapraklardan şeker alamadığı için ölmüştür. Sonuçta, kökler ve daha sonra da ağacın kendisi ölmüştür.

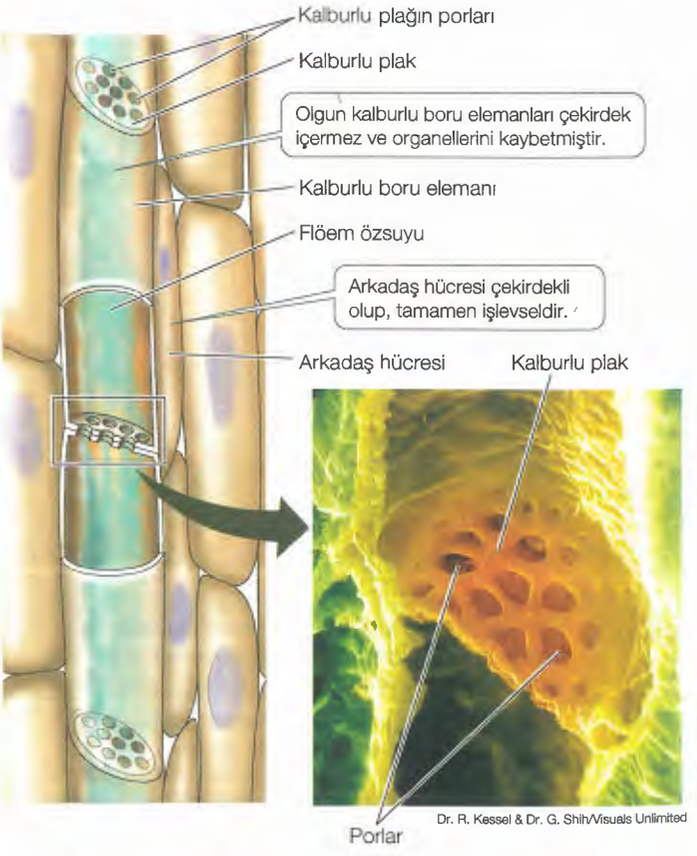
Organik çözünmüş maddelerin aktarımı ile ilgili ortaya atılan herhangi bir görüşün birkaç önemli gözlemi açıklaması gerekir:

- Eğer flöem dokusu ısıtma ya da diğer yöntemlerle öldürülürse, aktarım durur; dolayısıyla mekanizmanın ksilemdeki taşınma olayından farklı olması gerekir. Ksilemin ölü hücrelerden oluştuğunu hatırlayınız.
- Aktarımın sıklıkla her iki yönde olması gerekir -flöemde taşınmanın bir kısmı gövdede yukarı yöndedir; ve gövdedeki flöemle aşağı yöndeki taşınmaya paraleldir. Yön, kaynaklar ve havuzların yerleşimine bağlıdır.
- Aktarım, solunumu engelleyen ve dolayısıyla kaynakta ATP üretimini sınırlandıran bileşikler tarafından engellenir. Dolayısıyla ksilemin aksine, flöemde taşıma enerji gerektirir.




**35.11 Kabuktan Kuşak Şeklinde Bir Halka Çıkarmak Flöemde Madde İletimini (Translokasyonu) Durdurur** Malpighi, bir kuşak oluşturarak –flöemi içeren kabuktan bir halka çıkararak- bir ağaçtaki organik çözeltilerin aktarımını durdurmuştur. Kuşağın aşağısındaki kabuk, artık besinleri alamadığı için ölmüştür; sonuçta bütün ağaç ölmüştür.

Flöemin nasıl işlev gördüğünü anlamak için ilk olarak flöemin yapısını görelim. Bölüm 34'den, **kalburlu boru elemanlarının** flöemin karakteristik hücreleri olduklarını hatırlayınız (bakınız Şekil 34.9G). Trakeler gibi bu hücreler de uç uca dizilmişlerdir. Bununla birlikte, olgunluk evresinde, uçtaki çeperlerini parçalayan trakelerin aksine, kalburlu boru elemanlarının uç çeperlerinde plazmodezmler bulunur. Kalburlu borunun gelişimi sırasında, bu plazmodezmlerin çapları por oluşturmak üzere 10-100 kat artar. Böylece, komşu hücreler arasında bağlantı fazlalaşır. Bunun sonucunda, uçtaki çeperler, **kalburlu plakalar** olarak isimlendirilen kalbura benzerler (**Şekil 35.12**).




**35.12 Kalburlu Borular** Her bir kalburlu boru elemanı uzun borucuklar oluşturmak için birleşir. Bu uzun borular flöemde bitkinin her yanına karbonhidratları ve diğer molekülleri iletir. Her bir kalburlu boru elemanın ucunda kalburlu plaklar oluşur ve flöem özsuyu bu kalburlu plakların porlarından geçer.

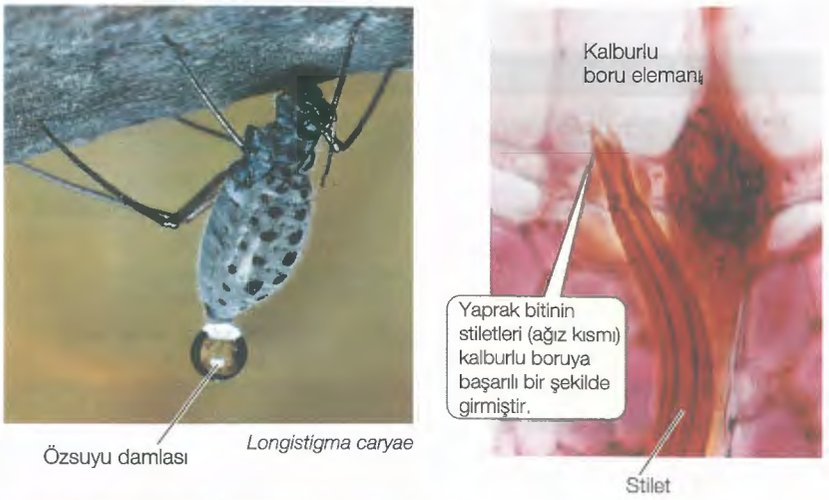
Kalburlu plaklardaki boşluklar genişledikçe, hücrelerin çoğu, çekirdek, Golgi aygıtı ve ribozomlar ve hücre iskeletinin büyük bir bölümü dahil, içeriklerini kaybederler. Kalburlu boruların bu özellikleri, onları, doğadaki alışagelmedik hücrelerin arasında çok belirgin yapar. Buna rağmen, kalburlu boru elemanları ağaçlarda bütün bir büyüme mevsimi ve bazı durumlarda on yıllarca canlı kalır. Bu hücreler çekirdek olmaksızın bu denli uzun bir süre nasıl yaşayabilmektedirler? Sorunun yanıtı, her kalburlu elemanının bir ya da fazla **arkadaş hücresine** sahip olmasıdır (bakınız Şekil 35.12). Arkadaş hücreleri, ebeveyn bir hücre bölündüğünde, kalburlu boru elemanı ile birlikte kardeş hücreler olarak üretilir. Arkadaş hücresi ile kalburlu boru hücresi arasında çok sayıda plazmodezm bağlantısı kurulur. Arkadaş hücreleri sahip oldukları organelleri korur ve çekirdeklerinin aktivitesi ile kalburlu boru elemanlarının yaşamlarını sürdürmeleri için gerekli bütün işlevleri sağlar –arkadaş hücreleri, kalburlu boru hücrelerinin "yaşam destekleme sistemleri" olarak düşünülebilirler.

Olgun bir kalburlu boru elemanının içi flöem özsuyu ile doludur. Flöem özsuyu; su, çözünmüş şeker ve diğer çözünmüş maddeleri içerir. Bu çözelti simplast içinde kalburlu borularda taşınır. Bir hücreden diğerine uzayan plazmodezm ile geçer. Bununla birlikte, canlı kalburlu boruların özgün yapısal özellikleri nedeniyle, flöem özsuyu kitle akışı ile hızlı bir şekilde taşınabilir (ksilem özsuyu gibi).

Flöemin yapısını daha iyi anlamış bulunuyoruz. Şimdi, flöemin işlevi ile ilgili şu anki bilgilerimizi sağlayan deneyleri inceleyelim.

Bitki fizyologları aktarımı incelemek için, tek bir kalburlu boru elemanından saf özsuyu örneği elde etme gereği duymuşlardır. Bu iş, yaygın bir bahçe zararlısı olan bir yaprak bitinin, bitkilerle özelleşmiş ve *stilet* (iğne) olarak isimlendirilen bir beslenme organını bir kalburlu boruya sokarak beslendiğinin bulunmasıyla zor olmaktan çıkmıştır. Kalburlu borunun içindeki basınç bitkinin dışındakinden büyük olduğundan, kalburlu borudaki besleyici özsuyu iğnenin içinden yaprak bitinin sindirim organına girmeye zorlanmıştır. Basınç çok büyük olduğundan, şekersi sıvı böceğin vücudu ve anüsünden itilir (**Şekil 35.13**). Bu çalışır, çünkü ksilemdeki özsuyun negatif basınç potansiyelinin aksine, flöemdeki özsuyu kuvvetli bir pozitif basınç altındadır. (Flöemdeki taşınımın altında yatan kuvvetleri bu kısımda birazdan tartışacağız.)

Bitki fizyologları yaprak bitlerini flöem özsuyunu toplamak için kullanmışlardır. Sıvı yaprak bitinin karnında belirdiğinde, bu, böceğin bir kalburlu boruya temas ettiğini gösterir. Fizyologlar bundan sonra yaprak bitini hızla dondurur ve stiletin (iğne) dışında kalan vücut kısmını keserek uzaklaştırırlar. Stilet kalburlu boru elemanında kalır ve saatlerce flöem özsuyunu dışarı verir. Bu tür bir stiletten toplanan flöem özsuyu kimyasal olarak analiz edilince, tek bir kalburlu boru elemanın içerdiği maddeleri ortaya çıkar. Ayrıca, fizyologlar farklı maddelerin taşınma hızları ile de ilgilenmişlerdir. Bunun için, bir yaprağa radyoaktif bir madde uygulayarak, bu etiketli maddenin yapraktan farklı uzaklıktaki stiletlerde hangi sürede görüldüğünü ölçerek anlayabilmişlerdir.




**35.13 Yaprak Bitleri Özsuyu Toplarlar** Yaprak bitleri bir kalburlu borudan çektikleri özsu ile beslenirler. Bunun için stilet olarak isimlendirilen değişime uğramış bir organı kalburlu boruya sokarlar. Kalburlu borunun içindeki basınç, özsuyunu yaprak bitinin sindirim organına girmeye zorlar.

Bir gövdenin flöeminde maddelerin birbirine zıt yönlerde taşınabileceklerini hatırlayınız. Yaprak bitlerinin stiletleri (ağız kısımları) ile yapılan çalışmalar, herhangi bir kalburlu borunun içerdiği bütün maddelerin aynı yönde taşındıklarını göstermiştir. Dolayısıyla, flöemde iki yönlü taşımanın oluşması için, farklı kalburlu boruların özsuyunu zıt yönlerde taşımaları gerekir. Bu ve diğer gözlemler, flöemde madde taşınmasına bir açıklama getirmek için, genel bir *basınç akış modelinin* ortaya konmasını sağlamıştır.

### Basınç akış modeli flöemdeki taşınma olayını açıklar

Yukarıda kısaca belirtildiği gibi, flöem özsuyu kalburlu borulardan pozitif basınç altında akar. Bu akış sırasında, zarlardan geçmeksizin, kalburlu plaklardan kitle akışı ile bir kalburlu elemandan diğerine taşınır. Flöemdeki taşınmayı anlamak için bu basıncın nasıl oluşturulduğunu anlamamız gerekir.

Taşınma olayında iki basamak enerji gerektirir:

- Sakkaroz ve çözünmüş diğer maddelerin kaynaklardan kalburlu borulara taşınması; *yükleme* olarak isimlendirilir.
- Çözünmüş maddelerin kalburlu borulardan havuzlara taşınması; *boşaltma* olarak isimlendirilir

Flöemde taşınmayla ilgili **basınç akış modeline** göre, sakkaroz bir kaynakta kalburlu boru elemanlarına aktif olarak taşınır. Böylece bu hücrelerdeki sakkaroz derişimi, komşu hücrelerdeki sakkaroz derişimine göre, artar (su potansiyelinin daha düşük olduğunu düşünün- $\Psi_s$ daha negatif). Bu nedenle, su osmozla ksilemden kalburlu boru elemanlarına girer. Bu su girişi kalburlu borunun kaynak yakınındaki ucunda basınç (turgor basıncı) potansiyelini artırır. Bunun sonucunda, kalburlu borunun içerdiği bütün sıvı borunun havuz yakınındaki ucuna doğru itilir-başka deyişle, özsuyu bir basınç gradiyentine göre kitle akışıyla taşınır (**Şekil 35.14**). Havuzda, sakkaroz hem pasif hem de aktif taşınma ile boşaltılır ve su ksilem elemanlarına geri döner. Bu yolda flöem özsuyunun taşınma için gerekli olan çözünmüş madde potansiyeli gradiyenti ve basınç potansiyeli korunur.

Flöemde taşınmanın basınç akış modeli, **Tablo 35.1**'de gösterilen ksilemdeki transpirasyon-kohezyon-gerilim modeli ile çelişir.

## TABLO 35.1

### Bitki İletim Dokularında Özsu Akışının Mekanizması

| | KSİLEM | FLÖEM |
|---|---|---|
| Kitle akışı için itici kuvvet | Yapraklardan yapılan transpirasyon | Kaynakta sakkarozun aktif taşınması |
| Kitle akışının yapıldığı yer | Cansız trakeler ve trakeidler | Canlı kalburlu boru elemanları |
| Özsuyunda basınç potansiyeli | Negatif (yukardan çekme; gerilim) | Pozitif (kaynaktan itme; basınç) |

### Basınç akış modeli deneysel olarak test edilmiştir

Basınç akış modeli ilk olarak yarım yüzyıl önce öne sürülmüş olsa bile, bazı yönleri hala tartışmalıdır. Kalburlu borularda taşınmayı açıklamak için diğer mekanizmalar öne sürülmüşse de, bunların bazılarının yanlış olduğu gösterilmiş, diğerleri ise basınç akış modeli kadar destek bulmamıştır.

Basınç akış modelinin geçerli olabilmesi için iki gereksinimin karşılanması gerekir:

- Kalburlu plaklar tıkanmamalıdır. Böylelikle bir kalburlu boru elemanından diğerine kitlesel akış mümkün olacaktır.
- Sakkaroz ve çözünmüş diğer maddelerin flöeme yüklenmesi ve havuz dokularda boşaltılması için etkili bir yöntem olmalıdır.

Bu gereksinimlerin karşılanıp karşılanmadığını görelim.

**KALBURLU PLAKALARA AÇIK MIDIR?** Bitkilerden alınan flöem örnekleri üzerinde yapılan ilk elektron mikroskobik çalışmaların basınç akış modeli ile çeliştiği gözlenmiştir. Kalburlu plakalardaki porların her zaman ipliksi bir protein kütlesi ile kapatıldığı gözlenmiştir. Bu da, kalburlu borunun içerdiği maddelerin serbestçe akamayacağını düşündürmüştür.

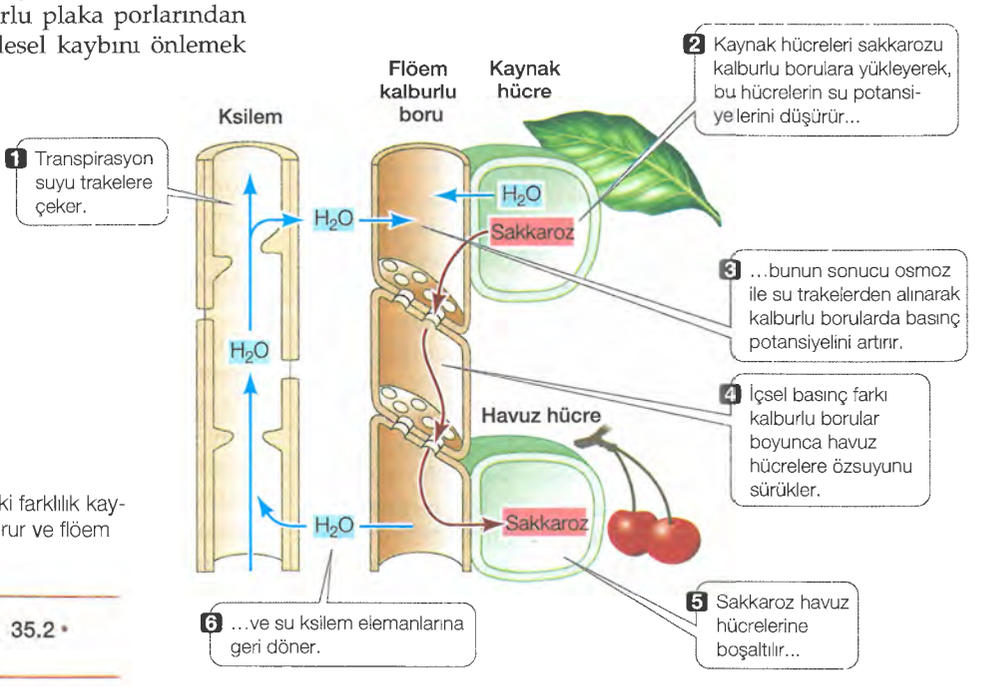
Ancak, ilk elektron mikroskobik fotoğraflarda görülen ipliksi proteinin yaralanmaya karşı bitkinin verdiği normal bir yanıt olduğu anlaşılmıştır. Flöem kesildiğinde, kalburlu boru elemanlarının içerdiği maddeler kalburlu plaka porlarından dışarı atılmıştır. Flöem özsuyunun kitlesel kaybını önlemek için arkadaş hücrelerinde ipliksi bir protein olan P-proteini sentezlenir. Bu protein daha sonra plazmodezmler aracılığıyla kalburlu elemanlara girer ve onları örter. Bu kısa süreli çözüm bitkiye *kalloz* olarak isimlendirilen bir polisakkariti sentezleyerek, yaralanan bölgeyi onarmasını için süre kazandırır. Kalloz hücre çeperini güçlendirir.

Yaralanmaya karşı verilen yanıtı önleyici, hızlı dondurma işlemine dayalı son çalışmalar porların açık olduğunu göstermektedir (bakınız Şekil 35.12).

**KALBURLU BORU ELEMANLARI NASIL YÜKLENİR VE BOŞALTILIR?** Eğer basınç akış modeli doğru ise, şekerlerin ve çözünmüş diğer maddelerin kaynak bölgelerinde yüklenmesi, havuz bölgelerinde ise boşaltılması ile ilgili mekanizmaların varlığı gerekir.

Şekerler ve çözünmüş diğer maddelerin, mezofil hücrelerinden flöeme taşınırken gidebilecekleri iki genel yol bulunur: *apoplastik* ve *simplastik*. Ayrıntılar tam olarak bitki türleri arasında büyük değişiklik gösterir. Pekçok bitkide, şekerler ve diğer çözünmüş maddeler *apoplastik yolu* izler; yani, mezofil hücrelerinden ayrıldıktan sonra, kalburlu elemanlara ulaşmadan önce, apoplasta girerler. Özel şekerler ve amino asitler, daha sonra aktif olarak flöem hücrelerine taşınırlar ve bu yolda tekrar simplasta girerler. Çözünmüş maddeler apoplastik yolda en azından bir seçici zardan geçmek zorunda olduklarından, hangi özel maddelerin flöeme gireceğini belirlemek için seçici taşınma kullanılabilir. Diğer bitkilerde ise, çözünmüş maddeler bir *simplast yolu* izler; çözünmüş maddeler mezofil hücrelerinden kalburlu boru hücrelerine kadar bütün yol boyunca simplastta kalırlar. Simplastik yolda zarlardan geçiş söz konusu olmadığından, sakkarozu flöeme yüklemek için zardan taşınmanın olmadığı bir mekanizma kullanılır.

Apoplastik yolda, sakkaroz, sakkaroz-proton taşıyıcısı ile arkadaş hücrelerine ve kalburlu borulara aktif olarak yüklenir. Bu bir sekonder taşınma mekanizmasıdır. Bir proton pompası aktif olarak protonları hücrenin dışına pompalayarak protonların apoplasttaki konsantrasyonunu arttırır. Daha sonra protonlar sakkaroz- proton simport proteinleri ile flöem hücrelerine difüzyonla geri döner. Bu dönüş sırasında beraberinde sakkarozu da getirirler.




**35.14 Basınç Akış Modeli** Su potansiyelindeki farklılık kaynaklardan havuzlara bir basınç gradiyenti oluşturur ve flöem özsuyunun kitle halinde akmasını sağlar.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 35.2 • Basınç Akış Modeli

Havuzlarda, çözünmüş maddeler kalburlu boru elemanlarının *dışına* ve çevredeki dokulara aktif olarak taşınırlar. Bu boşaltma, iki amaca hizmet eder: bir çözünmüş madde potansiyeli gradiyentinin ve dolayısıyla kalburlu borularda basınç potansiyelinin sürdürülmesine yardım eder; ve gelişmekte olan meyveler ve tohumlar gibi depo organlarında şekerlerin ve nişastanın yüksek konsantrasyonlara ulaşmasını sağlar. Böylece, basınç akış modelinin ikinci gereksinimi karşılanmış ve model desteklenmiş olur.

## 35.4 ÖZET

**Fotosentezle üretilen karbonhidratlar bir basınç akış mekanizması ile flöemde kaynaktan havuza taşınırlar.**

- Bir kaynak ve havuz arasındaki farkı açıklayınız. **Bakınız s. 750**
- Kaynakta, sakkarozun yüklenmesi havuza doğru bir kitle akışını nasıl yaratır? **Bakınız s. 751 ve Şekil 35.14**

# BÖLÜM ÖZETİ

### 35.1 Bitkiler Suyu ve Çözünmüş Maddeleri Nasıl Alırlar?

- Su, biyolojik zarlardan osmoz ile taşınır ve daima su potansiyeli daha düşük (negatif) olan bölgelere hareket eder. Bir hücrenin ya da çözeltinin **su potansiyeli** ($\Psi$), çözünmüş madde ve **basınç potansiyelinin** toplamıdır. **İnceleyiniz Şekil 35.2**
- **Turgorlu** bitki hücreleri önemli bir pozitif basınca sahiptirler. Çünkü sert hücre çeperi protoplastı geriye iter. Bu pozitif basınç (**turgor basıncı**) pekçok bitki hücresinin fiziksel yapısını korur; Basınç potansiyeli düşerse, bitki *solar*. **İnceleyiniz Şekil 35.3 ve 35**
- Bir çözeltinin, bir bitki hücresinin iki bölgesi arasında basınç potansiyelindeki bir farklılığa bağlı olarak taşınması **kitle akışı** olarak isimlendirilir.
- **Akuaporinler,** biyolojik zarlardan suyun taşınmasını kolaylaştıran kanal proteinleridir.
- Mineraller alınması için taşıyıcı proteinlere gereksinim duyulur. Bazı mineraller kolaylaştırılmış difüzyonla bitkiye pasif olarak girer; diğerleri ise aktif taşınmayla girer. Bitkilerde çok sayıda mineral iyonun zarlardan aktif taşınmayla geçişi için bir **proton pompası** enerji sağlar. **İnceleyiniz Şekil 35.5**
- Su ve mineraller topraktan köke **apoplast** ve **simplast** yoluyla geçer. Ancak endodermisi geçmek ve ksileme girmek için simplasttan geçmeleri gerekir. Endodermisteki **Caspari** şeridi apoplasttan su ve minerallerin taşınmalarını durdurur. **İnceleyiniz Şekil 35.6, WEB AKTİVİTESİ 35.1**

### 35.2 Su ve Mineraller Ksilemde Nasıl Taşınırlar?

- **Kök basıncı,** gutasyondan ve kesik gövdelerden özsuyunun sızmasından sorumlu olmakla birlikte, ağaçlarda ksilem özsuyunun yükselmesini sağlayamaz.
- Ksilemdeki su taşınması, **transpirasyon, kohezyon** ve **gerilimin** birlikte etkileri sonucunda gerçekleşir- **transpirasyon-kohezyon-gerilim mekanizması.** Yaprakta oluşan evaporasyon mezofil hücrelerinde gerilim yaratır. Bu gerilim bir su sütununu -kohezyonla bir arada tutulan- kökten ksileme yukarıya çeker. **İnceleyiniz Şekil 35.7, ANİMASYONLA ÖĞRENME 35.1**
- Ksilemde taşınma kitle akışıyla gerçekleşir. Enerji harcanmasını gerektirmez. Çözünmüş mineraller suda pasif olarak taşınırlar.

### 35.3 Stomalar Su kaybını ve $CO_2$'nin Alınmasını Nasıl Kontrol Ederler?

- **Stomalar** suyun korunması ve karbon dioksit alınımını arasında bir uzlaşma sağlar.
- Bir çift **bekçi hücre** stoma açıklığının boyutunu kontrol eder. Işığın aktifleştirdiği bir pompa protonları bekçi hücrelerinin dışına, çevredeki epidermis hücrelerinin çeperlerine pompalar. Böylece, bir elektrokimyasal gradiyent oluşur. Bu elektrokimyasal gradiyent potasyum iyonlarının bekçi hücrelerine girmesini sağlar. Daha sonra bunu ozmotik olarak suyun girmesi izler. Su girişi bekçi hücrelerinin şişmesini ve böylece stomaların açılmasını sağlar. **İnceleyiniz Şekil 35.9 ve 35.10**
- Mezofil hücreleri su kaybı tehdidine maruz kalınca, absisik asit salgılarlar. Bu absisik asit ışıkta bile stomaların kapanmasına neden olur.

### 35.4 Maddeler Flöemde Nasıl taşınırlar?

- Bazı mineraller kadar, fotosentez ürünleri **canlı kalburlu boru elemanları** yoluyla flöemde kalburlu borulardan taşınır. **İnceleyiniz Şekil 35.12**
- Flöemde **taşınma (madde aktarımı),** her ne kadar herhangi bir kalburlu boruda yalnızca bir yönde gerçekleşse de, gövdede de her iki yönde de gerçekleşebilir. Bu taşıma ATP gerektirir.
- Flöemde taşınma **basınç akış modeliyle** açıklanır: **kaynaklar** ve **havuzlar** arasında çözünmüş madde konsantrasyonundaki farklılık kalburlu borularda bir basınç potansiyeli farklı yaratır (pozitif). Bunun sonucunda kitle akışı oluşur. **İnceleyiniz Şekil 35.14 ve Tablo 35.1'i, ANİMASYONLA ÖĞRENME 35.2**

# DENEME TESTİ

1. Osmoz,
   *a.* ATP gerektirir.
   *b.* Saf suya konan bitki hücrelerinin patlamasına neden olur.
   *c.* Bir hücrenin turgorlu hale geçmesine neden olur
   *d.* Çözünmüş madde derişiminden bağımsız gerçekleşir.
   *e.* Basınç potansiyelleri su potansiyelini eşitleyinceye kadar sürer.

2. Su potansiyeli,
   *a.* Çözünmüş madde potansiyeli ve basınç potansiyeli arasındaki farklılıktır.
   *b.* Bir otomobil lastiğindeki hava basıncına eşittir.
   *c.* Bir zardan suyun taşınmasıdır
   *d.* Hücreler arasında suyun taşınma yönünü belirler
   *e.* Basınç uygulanmaksızın, saf su için 1.0 MPa olarak ifade edilir

3. Akuaporinler ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru değildir?
   *a.* Zardaki taşıyıcı proteinlerdir.
   *b.* Akuaporinlerden su daima aktif taşınır.
   *c.* Bazı akuaporinlerin geçirgenlikleri düzenlenmeye tabidir.
   *d.* Çevresel koşullara bağlı olarak bollukları değişiklik gösterir.
   *e.* Suyun, hidrofobik bir ortamla karşılaşmadan, fosfolipid çift tabakadan geçişini sağlarlar.
4. Bitkilerin plazma zarlarından proton pompalanması ile ilgili olarak, aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru değildir.
   *a.* ATP gerektirir.
   *b.* Zarın iç tarafındaki bölge, dış taraftaki bölgeye göre pozitif olarak yüklenir.
   *c.* $K^+$ iyonlarının hücrenin dışına taşınmasını sağlar.
   *d.* Protonları hücrenin dışına, bir proton gradiyentine karşı atılımını sağlar.
   *e.* Negatif yüklü iyonların sekonder aktif taşınmalarını yürütür.
5. Aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Simplast, canlı hücrelerin birbirleri ile bağlantılı sitoplazmalarından oluşmuştur.
   *b.* Su, steleye simplasta girmeksizin girer.
   *c.* Caspari şeritleri suyun endodermis hücreleri arasında taşınmasını önler.
   *d.* Endodermis korteksteki bir tabakadır.
   *e.* Su, hücrelere girmeden serbestçe apoplastta taşınabilir.
6. Ksilemde;
   *a.* fotosentez ürünleri gövdede aşağı yönde taşınır.
   *b.* canlı, pompalayıcı hücreler özsuyun yukarı yönde yükselmesini sağlar.
   *c.* sürükleyici güç köklerde bulunur.
   *d.* özsuyu gerilim altındadır.
   *e.* özsuyun kalburlu plaklardan geçmesi gerekir.
7. Aşağıdakilerden hangisi terleme-kohezyon-gerilim mekanizmasının bir bölümünü *oluşturmaz*?
   *a.* Su, mezofil hücrelerinin çeperlerinden buharlaşmayla çıkar.
   *b.* Suyun ksilemden uzaklaştırılması su sütunun üzerinde bir çekim yaratır
   *c.* Su çok belirgin olarak kohezyon yapar
   *d.* Boru genişledikçe, içindeki su daha büyük gerilimlere karşı koyar.
   *e.* Her bir basamakta, su, suyun potansiyelinin yüksek olduğu bölgeye taşınır.
8. Stomalar;
   *a.* bekçi hücrelerin açıklıklarını kontrol eder.
   *b.* epidermisin diğer kısımlarına göre çevreye daha az su çıkışı sağlar.
   *c.* yaprağın içinde $CO_2$ düzeyi yüksek olduğunda açılır.
   *d.* ışığa yanıt vermez
   *e.* büyük miktarlarda su kaybedildiğinde kapanır.
9. Flöemde taşınma ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Kalburlu borularda gerçekleşir.
   *b.* Çözünmüş maddelerin kaynakta flöeme yüklenmesi ile ilgili mekanizmaya bağlıdır.
   *c.* Flöem, yüksek sıcaklık uygulanarak öldürüldüğünde durur.
   *d.* Kalburlu borularda yüksek bir basınç potansiyeli korunur.
   *e.* Havuzda, çözünmüş maddeler kalburlu boru elemanlarına aktif olarak taşınırlar.
10. Kalburlu boru elemanlarındaki lifli protein;
    *a.* bir bitki zarar gördüğünde sızıntıları tıkayabilir.
    *b.* her zaman kalburlu plakları kapatır.
    *c.* kalburlu plakları asla kapatmaz.
    *d.* işlevi bilinmemektedir.
    *e.* flöemde taşınmanın gerçekleşmesi için sürükleyici kuvvet sağlar.

## TARTIŞMA

1. Epidermis, hücreleri aşırı su kaybına karşı korur. Bu işlevi nasıl yerine getirirler? Gövdelerde, köklerde ve yapraklarda epidermisin yapısında ne tür farklılıklar bulmayı beklersiniz?
2. Flöem maddeleri kaynaklardan havuzlara taşır. Her biri için örnek veriniz. Yıl boyunca kaynakların ve havuzların dağılımı nasıl değişebilir?
3. Bir su molekülünün stele yoluyla toprak çözeltisinden atmosfere geçmesi için gereken minimum plazma zarı sayısı kaçtır?
4. Transpirasyon, ksilemdeki su sütunun üzerinde kuvvetli bir çekim kuvveti yaratır. Transpirasyonun ne zaman çok hızlı gerçekleşeceğini beklersiniz? Niçin? Çekici kuvvetin kaynağını açıklayınız.

## EK ARAŞTIRMA

Bu bölümün başındaki öyküde, *HARDY* genindeki bir mutasyonun *Arabidopsis* bitkilerinde, yabani tip bitkilere göre, daha yaygın bir kök sistemi ve daha kalın yaprakların oluşmasına neden olduğunu görmüştük. *HARDY* geni izole edildiğinde, bu genin su kullanma verimliliğini artıran genlerin ifadesini uyartan bir transkripsiyon faktörünü kodladığı bulunmuştur. *HARDY* genindeki ne tür bir mutasyon *Arabidopsis* bitkilerinin suyu daha verimli kullanabilmelerini sağlamıştır? Stomalarda *HARDY* mutasyonunun etkisini nasıl araştırırsınız? Ne tür bir sonuç elde etmeyi beklersiniz?

# 36 Bitki Besleme

## Toprak Uçup Yok Olunca

Yanlış toprak kullanımını sonucunda son dönemlerin en büyük iki felaketinden biri yaşanmıştır. Bu felaketlerden biri 1930'da Kuzey Amerika'da ortaya çıkmış, diğeri şu an Haiti'de yaşanmaktadır.

1930'lu yılların başında, tarıma açılarak değişime uğratılmış bir kara parçası ile birlikte uzun süren bir kuraklık Kuzey Amerika'nın düzlüklerini Toz Fırtınalarına dönüştürmüştür. Ondokuzuncu yüzyılda Plains States'de doğal bitki örtüsü doğuda uzun çimenler, batıda ise kısa çimenlerden oluşmaktaydı. Sığır yetiştiricileri sürülerini görünüşte sonsuz besin bulabilecekleri yerlere götürmüşlerdi. Ancak aslında, kaynak sonsuz değildi. Bir bölge aşırı otlanınca, sürü geride zarar görmüş topraklar bırakılarak yeni alanlara götürüldü. Halk, "bu iflas etmiş karardan" sonra, bir de sabanlarıyla toprağı işlemiş, kültür bitkisi dikmiş ve yüzyıllarca sürmüş olan bitki örtüsü döngülerini bozmuştu.

Yirminci yüzyılın başlarında, Plain States'de çiftçiler hem iyi hem de kötü toprakları işleyerek buğday yetiştirmeye başlamıştır. Ancak buğday, doğal çimenlere göre daha fazla su gerektirmiştir. 1920'lerde düzensiz yağışlar görülmüştü. 1932'de yağış neredeyse hiç olmamış ve 1939'a kadar yeterli düzeye ulaşmamıştı.

Su olmayınca, kültür bitkileri -büyümeye başlasalar bile- yok olmuşlardır. Birleşik Devletler'in düzlükleri rüzgarlı bölgelerdir. Rüzgar estiğinde, bitki kökleri olmaksızın toprağı tutacak hiçbir şey bulunmamaktaydı. Aslında, çiftçiler uçup gitmekteydiler. Çiftçiler son paralarını tahıl yetiştirmeye harcadılar, ancak bir kurak yılı başka bir kurak yıl izlemekteydi. Yoksul çiftçiler, yaşamları çiftçilere bağımlı olan yakınlarıyla birlikte, batı yakasına göç ettiler. Ancak, Büyük Buhranda oluşan olaylarla karşılaştıkları için daha büyük zorluklarla karşılaştılar.



**Hayaller Bir Toz Fırtınasında Yok oldular** Toz Fırtınasının yer değiştirdiği bir aileyi gösteren bu fotoğraf 1936 kışında Dorothea Lange tarafından çekilmiştir. Aile göçmen işçi olarak çalışmak için Kuzey Kaliforniya'ya gitmiştir. Lange, "Aç ve çaresiz bir anne gördüm ve yaklaştım" ... ismini ve geçmişini sormadım. Bana, çevredeki tarlalarda yetişen donmuş sebzeler ve çocuklarının avladığı kuşlarla beslendiklerini söyledi. Anne, yiyecek almak için arabasının tekerleklerini satmıştı.

Maalesef, Tuz Fırtınası koşulları yalnızca geçmişte oluşmamıştır. Günümüzde dünya genelinde pekçok ülke toprak kullanımı sorunlarıyla uğraşmaktadır. Hisponiola'nın Karayip adasında başta ormansızlaşma olmak üzere, karalar kötü kullanılmaktadır. Bu ada, toprak kaynakları yanlış kullanılan Haiti ve toprağı olmayan Dominik Cumhuriyeti tarafından paylaşmaktadır. Bu ülkeler arasındaki 120 mil uzunluğundaki sınırı bir uçağın



**Ölüm ile Yaşamın Arasını Bir Sınır Belirlemektedir** Haiti (solda) ve Dominik Cumhuriyeti (sağda) arasındaki sınırın havadan görüntüsü Haiti'de ormansizlaşmanın boyutlarını acı bir biçimde göstermektedir.

penceresinden görmek mümkündür. Dominik tarafı yeşil ve ormana sahip, buna karşın Haiti bitkisiz olup, toprağının çoğunu kaybetmiştir.

Haiti'nin nüfusu, Batı Yarıküre'de en fakir ülkede yaşamanın yanı sıra, ağaç ve topraklarının kaybı için büyük bir bedel ödemiştir. Dağlık bölgelerde toprağın kararlılığını koruyan çok az sayıda bitki kökü bulunduğundan yağmur, toprağı denize sürüklemiştir. Toprak kaybı yalnızca tarıma zarar vermemiş, aynı zamanda akışlar kıyıdaki resiflere ve balıkçılara büyük bir zarar vermiştir. Tropik fırtınalar durumu daha da kötüleştirmiştir. Bu fırtınalar felaketle sonuçlanan toprak kaymalarına neden olmuştur. 2004'teki bu toprak kaymalarından biri 2.600 kişinin ölümüne neden olmuştur.

İnsanların etkinliği arttıkça, ekolojik felaketler yaygınlaşmıştır. Günümüzde, Afrika'nın Sahra'sında tarım toprakları, yanlış toprak kullanımı, nüfus artışı ve iklimsel zorluklar nedeniyle kaybedilmektedir. Bunun sonucunda kaçınılmaz olarak, tarım yapılamamakta, açlık ve büyük göçler oluşmaktadır.

**BU BÖLÜMDE** Sağlıklı ve sürdürülebilir bitki büyümesi sağlayan beslenme koşullarını inceleyeceğiz. Bitkiler için kesinlikle gerekli olan besin maddelerini ve bitkilerin bu besin maddelerini nasıl elde ettiklerini açıklayacağız. Bitkilerin gereksinim duydukları besin maddelerini çoğu topraktan geldiğinden, toprağın oluşumunu ve bitkilerin toprak üzerindeki etkilerini inceleyeceğiz. Fosfor ve azotun bitkiler tarafından alınmasında fungus ve bakterilerin oynadıkları role bir bölüm ayırdık. Bu bölümü karnivor ve parazitik bitkileri inceleyerek bitireceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


**36.1** Bitkiler Besin Maddelerini Nasıl Elde Ederler?

**36.2** Bitkiler Hangi Mineral Besin Maddelerine Gereksinim Duymaktadır?

**36.3** Toprağın Yapısı Bitkileri Nasıl Etkiler?

**36.4** Funguslar ve Bakteriler Bitki Kökleri Tarafından Besin Maddesi Alınımını Nasıl Artırırlar?

**36.5** Karnivor ve Parazitik Bitkiler, Dengeli Bir Diyeti Nasıl Elde Ederler?


# 36.1 Bitkiler Besin Maddelerini Nasıl Elde Ederler?

Her canlı - ve bitkiler bunun dışında değildir- bulunduğu ortamdan ham maddeleri elde etmelidir. Bu **besin maddeleri** makromolekülerin başlıca bileşenlerini olan karbon, hidrojen, oksijen ve azotu içerir. Bitkiler *ototrof* olup, karbonu, fotosentezin karbon fikse eden reaksiyonlarıyla atmosferdeki karbondioksitten alırlar (bakınız Bölüm 10). Hidrojen ve oksijen esas olarak sudan gelir. Dolayısıyla bu elementler, yeterli bir su kaynağında bol miktarda bulunur. Bu bölümde daha sonra göreceğiniz gibi azot, bitkilere esas olarak bakterilerin yardımıyla girer.

Canlı organizmalar diğer **mineral besin maddelerine** de gereksinim duyarlar. Bitkiler bunların çoğunu topraktan alırlar. Örneğin, proteinler kükürt (S) içerirler, nükleik asitler fosfor (P), klorofil magnezyum (Mg), sitokromlar demir (Fe) içerirler. Hücrenin sinyal iletimi için ise kalsiyum(Ca) gerekir. Bu ve diğer mineraller toprağın içersinde iyonlar halinde saf ya da çözünmüş olarak bulunur ve bitki kökleri ile temas eden bir çözelti –**toprak** çözeltisi olarak isimlendirilir- oluştururlar.

### Hareketsiz bir organizma besin maddelerini nasıl bulur?

Pekçok organizma gereksinim duyduğu besin maddelerini elde etmek için yer değiştirebilir. *Sesil* olarak isimlendirilen, hareketsiz bir organizmanın besin maddelerini bir ölçüde ona getiren kaynaklardan elde etmesi gerekir. $CO_2$'deki karbon ve oksijen hariç, bir bitkininin besin maddesi kaynakları büyük ölçüde yereldir. Bu nedenle, bir bitki büyüdükçe, ortamdaki su ve mineral besin maddelerini kullanması gerekir. Bir bitki yetersiz bir besin maddesi kaynağı ile nasıl başa çıkabilir?

Bölüm 34'te tartıştığımız gibi, bitkiler bütün yaşamları boyunca büyüyebilmeleriyle hayvanlardan ayrılırlar. Aslında, büyüme bir bitkinin hareket etme şeklidir. Örneğin, kökler bitkinin gereksinim duyduğu mineral besin elementlerinin büyük bir kısmını elde ederler. Kök toprağın içinde büyüyerek yeni mineral besin maddeleri ve su kaynaklarını arar. Gövdelerin ve yaprakların büyümesi bir bitkinin ışık ve karbondioksiti güvenceye almasına yardım eder. Bütün bunlar, köklerin toprakta büyümelerini sürdürmelerini sağlar.

Bir bitki -hatta tek bir kök- büyüdükçe, değişken bir ortam ile başa çıkması gerekir. Hayvansal artıklar yerel azot konsantrasyonlarının düzeyini arttırır. Bir kalsiyum karbonat parçacığı, bir toprakta çok küçük bir alanı alkalileştirir. Ölü organik madde ise bunun yakınındaki bir alanı asidikleştirebilir. Bu tür mikro ortamlar bir kök sisteminin çoğalmasını cesaretlendirebilir ya da cesaretini kırabilir ve büyümenin yönlendirilmesine katkı yapar.

## 36.1 ÖZET

**Bitkiler karbonu fotosentezden, mineral besin maddelerini ve suyu ise topraktan elde eden ototroflardır.**

- Bitkiler fosfora neden gereksinim duyarlar? Azota neden gereksinim duyarlar? **Bakınız s. 756**
- Bitkilerin yaşam boyunca büyüyebilme yetenekleri besin maddelerini aramalarını nasıl yardımcı olur? **Bakınız s. 756.**

Bitkilerin kendi büyümelerini desteklemek için besin maddelerine gereksinim duyduklarını biliyoruz. Şimdi bitkilerin gereksinim duydukları özel mineral besin maddelerini daha yakından inceleyelim.

## 36.2 Bitkiler Hangi Mineral Besin Maddelerine Gereksinim Duymaktadır?

Bitkiler pekçok mineral besin maddesine gereksinim duyarlar (**Tablo 36.1**). Azot dışındaki mineral besin maddeleri kayaçlardan köken alır. Bu besin maddeleri genellikle toprak çözeltisinden alınırlar. Bir besin maddesinin yokluğu, bitkinin normal büyüme ve üremesini bozarsa, o besin maddesi **esansiyel element** olarak isimlendirilir. Esansiyel bir elementin yerini başka bir element alamaz.

Esansiyel elementler, bitkiler tarafından gereksinim duyulan miktara göre kabaca iki sınıfa ayrılırlar-*makrobesin maddeleri* ve *mikrobesin maddeleri* (bakınız Tablo 36.1).

- Bir bitkinin kuru ağırlığına göre, kilogram başına en az, 1 gram **makrobesin maddesi** alması gerekir.
- Bir bitki, kuru ağırlığına göre, kilogramda 100 miligramdan daha düşük konsantrasyondaki **mikrobesin maddesine** gereksinim duyar.

Bir bitkinin belirli bir besin maddesinden yeterli miktarda alıp almadığını nasıl anlayabiliriz?

### Eksiklik semptomları (belirtileri) besin maddesi yetersizliğini gösterir

Bir bitki gerekli bir element eksikliği nedeniyle ölmeden önce, genellikle **eksiklik belirtileri** (**semptomları**) gösterir. Tablo 36.1'de bazı yaygın görülen mineral eksiklik belirtileri verilmiştir. Bunlardan biri, **Şekil 36.1**'de de gösterilmiştir. Bu tür belirtiler, bahçe bitkileri yetiştiricilerinin bitkilerdeki besin maddesi eksikliklerini belirlemelerine yardım eder. Uygun bir teşhis ile eksik besin maddesi (leri) **gübre** (mineral besin maddesi kaynağı) şeklinde bitkiye verilir.

Tablo 36.1'de listelenen elementlerin bütün bitkilerin yaşamı için zorunlu olduğunu biliyoruz. Biyologlar hangi elementlerin esansiyel olduğunu nasıl keşfetmektedirler?

## TABLO 36.1

### Bitkilerin Gereksinim Duydukları Mineral Besin Elementleri

| ELEMENT | ABSORBLANMIŞ FORMU | BAŞLICA İŞLEVLERİ | EKSİKLİK BELİRTİLERİ |
|---|---|---|---|
| Azot (N) | $NO_3^-$ ve $NH_4^+$ | Proteinlerde ve nükleik asitlerde bulunur | En yaşlı yapraklar sararır ve erkenden ölür; bitkinin boyu kısalır |
| Fosfor (P) | $H_2PO_4^-$ ve $HPO_4^{2-}$ | Nükleik asitler, ATP, fosfolipidlerde bulunur | Bitkiler koyu yeşil, damarlar mor ve boyu kısalmış |
| Potasyum (K) | $K^+$ | Enzim aktifleşmesi; su dengesi; iyon dengesi; stoma açılması | Yaşlı yaprakların kenarları ölür |
| Kükürt (S) | $SO_2^{4-}$ | Proteinlerde ve koenzimlerde bulunur | Genç yapraklar sarı ve beyaz ile sarı arası, kenarları sararmış |
| Kalsiyum (Ca) | $Ca^{2+}$ | Hücre iskeletini, zarları ve pekçok enzimi etkiler; ikincil mesajcı | Büyüyen uç kısımlar ölür; genç yapraklar sararır ve dalgalıdır |
| Magnezyum (Mg) | $Mg^{2+}$ | Klorofilde bulunur; pekçok enzim gereksinim duyar; ribozomların kararlılıklarının korunmasını sağlar. | Yaşlı yapraklarda damarlar arasında sarı şeritler oluşur. |
| **MİKROBESİN MADDELERİ** | | | |
| Demir (Fe) | $Fe^{2+}$ ve $Fe^{3+}$ | Pekçok redoks enziminin ve elektron taşıyıcısının aktif bölgesi | Genç yapraklar beyazlaşır ya da sararır |
| Klor (Cl) | $Cl^-$ | Fotosentez; iyon dengesi | Yaprak uçları solar; yapraklar sararır ve ölür |
| Mangan (Mn) | $Mn^{2+}$ | Pekçok enzimin aktifleşmesi için gerekir | Genç yapraklar yeşil damarlı ve mat renkli görünür |
| Bor (B) | $B(OH)_3$ | Hücre çeperinin normal oluşumu ve genişlemesi | Yapraklar ve köklerde büyüme zayıflar |
| Çinko (Zn) | $Zn^{2+}$ | Enzim aktifleşmesi; oksin sentezi | Genç yapraklar anormal derecede küçük; yaşlı yapraklar pekçok ölü noktaya sahip |
| Bakır (Cu) | $Cu^{2+}$ | Pekçok redoks enzimi ve elektron taşıyıcısının aktif bölgesi | Yeni yapraklar koyu yeşil, ölü benekler bulunabilir |
| Nikel (Ni) | $Ni^{2+}$ | Üre enziminin aktifleşmesi | Yaprak uçları ölür; eksikliği az görülür |
| Molibden (Mo) | $MoO_4^{2-}$ | Nitrat indirgenmesi | Yaprakların damarlar arası sararır; yaşlı yapraklar ölür |



**36.1 Demir Eksikliği Belirtileri** Kültür bitkilerinde, mineral eksiklikleri, bu mevsim bitkisi yaprağında olduğu gibi, genellikle yapraklarda görülür. Demir eksikliğinde olgun yapraklar normal gözükürken, genç yapraklar sararır.

Bu deneysel yaklaşımla kesinlikle zorunlu olan *mikrobesinler* daha zor tanımlanmıştır. Bitki beslenmesinde ondokuzuncu yüzyılda kullanılan kimyasallar bazen çok saf olmayabiliyorlardı. Araştırıcılar, bu nedenle, bu kimyasalların mikrobesin maddelerini içermediklerini düşünmüşlerdir. Diğer yandan, bazı mikro besin maddelerine çok küçük miktarlarda gereksinim duyulur. Bu gereksinim, tohum tarafından embriyoya ve ondan gelişen bitkiye, yaşamı boyunca mikrobesin maddelerinin sağlanmasıyla karşılanabilir. Hatta mikrobesinler üçüncü nesil bitkilere geçirilmeye yetecek miktarda olabilirler. Beslenme deneyleri bu zorluklar nedeniyle, özel hava filtreleri bulanan laboratuvarlarda gerçekleştirilmelidir. Bu tür filtreler havadaki mikroskobik tuz partiküllerini dışta tutabilmektedir. Ayrıca, kimyasalların en saf olanları kullanılmalıdır.

Demir, 1840'larda kesinlikle zorunlu olduğu açık olarak gösterilmiş ilk mikrobesin maddesidir. Kesinlikle gerekli olduğu belirlenen son mikrobesin elementi nikeldir. Nikelin zorunlu bir element olduğu 1983'te gösterilmiştir (ilgili deney **Şekil 36,3**'te açıklanmıştır).

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonlu Öğrenme 36.1 • Azot ve Demir Eksiklikleri**

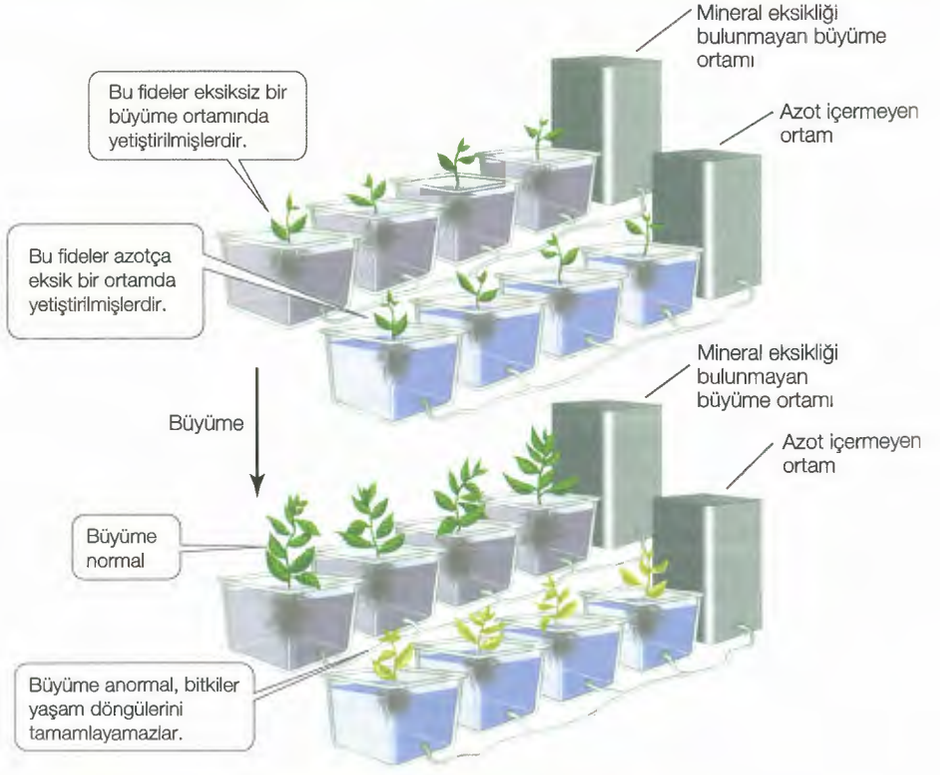
### Hidrofonik ortam deneyleri gerekli elementlerin tanımlanmasını sağlamıştır

Eğer bir bitki, ilgili elementin eksikliği ya da yetersizliğinde yaşam döngüsünü tamamlayamaz ya da anormal büyüme gösterirse, o element kesinlikle gerekli (esansiyel) bir element kabul edilir. Bitkiler için kesinlikle zorunlu elementler, bitkileri **hidrofonik olarak** büyütmek suretiyle belirlenmiştir- yani, bitkiler, kökleri toprak yerine, besin çözeltisine daldırılarak büyütülmüştür (**Şekil 36.2**). Bitkilerin bu şekilde büyütülmeleri, besin maddesi bulunabilirliğinin, toprak gibi karmaşık bir ortamdakine göre, daha fazla kontrol edilmesini sağlar. Bir buçuk asırdan önce gerçekleştirilen bu tip ilk başarılı deneylerde, bitkiler görünüşte, yalnızca kalsiyum nitrat [$Ca(NO_3)_2$], magnezyum sülfat ($MgSO_4$) ve potasyum fosfat ($KH_2PO_4$) içeren çözeltilerde normal büyümüşlerdir. Ancak bitkiler, bu bileşiklerden herhangi birinin eksik olduğu çözeltilerde normal büyüyememişlerdir. Bu elementlerin çeşitli karışımlarını içeren diğer bileşiklerle yapılan deneyler kısa bir sürede altı makro elementin –kalsiyum, azot, magnezyum, kükürt, potasyum ve fosfor- gerekli element olduğunu göstermiştir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

**36.2 Bitkilerin Hidrofonik Olarak Büyütülmesi**

Hidrofonik, bitkilerin topraksız ortamda büyütülmesinde kullanılır. Bitkiler için gerekli besin maddelerinin tanımlanmasında kullanılan klasik bir işlemdir. Burada örnek olarak azot kullanılmıştır.



## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 36.3 Nikel Bitki Büyümesi İçin Esansiyel bir Element midir?

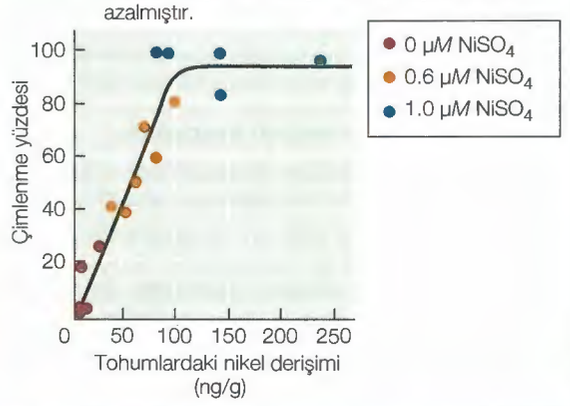
Patrick Brown ve arkadaşları büyüme ortamında oldukça saflaştırılmış tuzlar kullanarak, arpanın nikel yokluğunda hayatını tamamlayıp tamamlayamayacağını incelemişlerdir. Diğer araştırıcılar, diğer hiçbir elementin nikelin yerine geçemeyeceğini göstermişlerdir.

**HİPOTEZ** **Nikel, bir bitkinin yaşam döngüsünü tamamlaması için esansiyel bir elementtir.**

**YÖNTEM**

1. Arpa bitkilerini 3 nesil boyunca 0, 0.6 ve 1.0 μM $NiSO_4$ içeren besin çözeltisinde büyütün.
2. Her bir grupta 5 ile 6 adet üçüncü nesil bitkiden tohum toplayın.
3. Her bir bitkideki nikel derişimini belirleyin.
4. Nikelsiz ortamda yetiştirilen bitkilerden elde ettiğiniz diğer tohumları çimlendirin ve bir grafikte nikel derişimine karşı çimlenme başarısını gösterin.

**BULGULAR** Çimlenme ve tohumdaki nikel derişimi arasında pozitif bir ilişki bulunmuştur. En düşük nikel konsantrasyonlarında çimlenme büyük oranda azalmıştır.




**SONUÇ** **Arpa bitkileri çimlenmek ve yaşam döngülerini tamamlamak için nikele gereksinim duymaktadır.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniZ.

## 36.2 ÖZET

**Bitkiler için kesinlikle gerekli olan mineral besin maddeleri gereken miktara göre, makrobesin maddeleri ve mikrobesin maddeleri olarak sınıflandırılırlar. Mikrobesin maddelerine çok küçük miktarlarda gereksinim duyulduğundan, bu besleyicilerin kesinlikle zorunlu olup olmadıkları, yalnızca çok üst düzeydeki kimyasal deneylerle belirlenebilir.**

- Bitkilerde görülen özel mineral eksiklik belirtilerinden bazıları nelerdir? **Bakınız s. 757 ve Tablo 36.1**
- Bir elementin bir bitki için kesinlikle esansiyel olup olmadığını belirlemek için bir deneysel yöntem açıklayınız. **Bakınız Şekil 36.2 ve 36.3**

Görmüş olduğumuz gibi, bütün bitkiler büyümek için besin maddelerine gereksinim duyarlar. Bitkiler besin maddelerin iki yolla alırlar. Ormanlar ve açık alanlar gibi doğal yerleşimlerde büyüyen bitkiler mineralleri topraktan alırlar. Hızlı büyümeyi desteklemek için, genellikle büyük miktarlarda besin maddesine gereksinim duyan kültür bitkilerine bu besin maddeleri gübre şeklinde verilir. Bununla beraber, her iki durumda da, toprağın bitkilerin yaşamında oynadığı tek rol beslenme değildir.

## 36.3 Toprağın Yapısı Bitkileri Nasıl Etkiler?

Karasal bitkilerin çoğu toprakta büyür. Toprak,

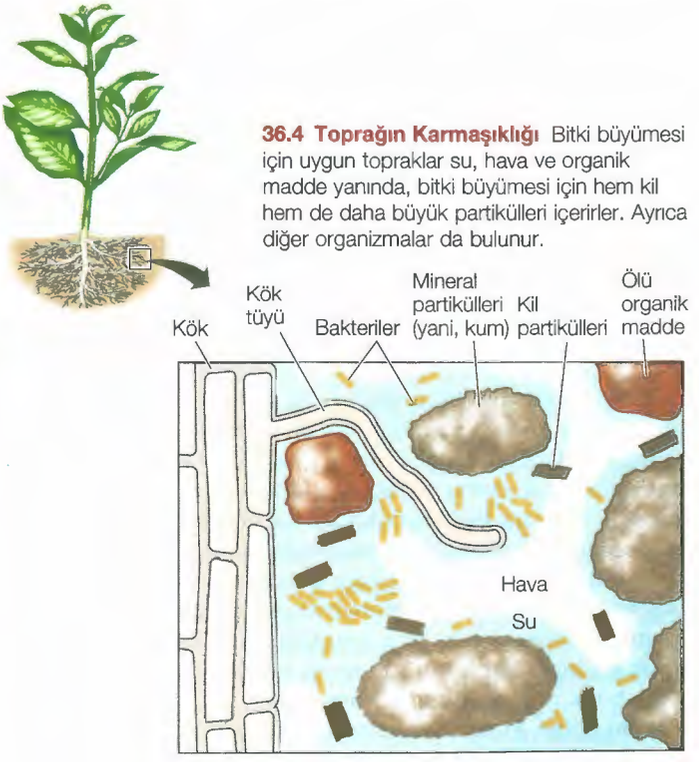
- mekanik destek sağlar
- toprak çözeltisinden alınan mineral besin maddelerini ve suyu sağlar
- solunumu için köke $O_2$ sağlar.

Ayrıca, topraklar pek çok bakteri ve diğer organizmayı barındırır; bunların bir kısmı bitki yaşamı için yararlı; ancak diğerleri zararlıdır. Bazı topraklar kadmiyum, krom ve kurşun gibi metal iyonlarını toksik düzeylerde içerirler (bakınız Bölüm 399).

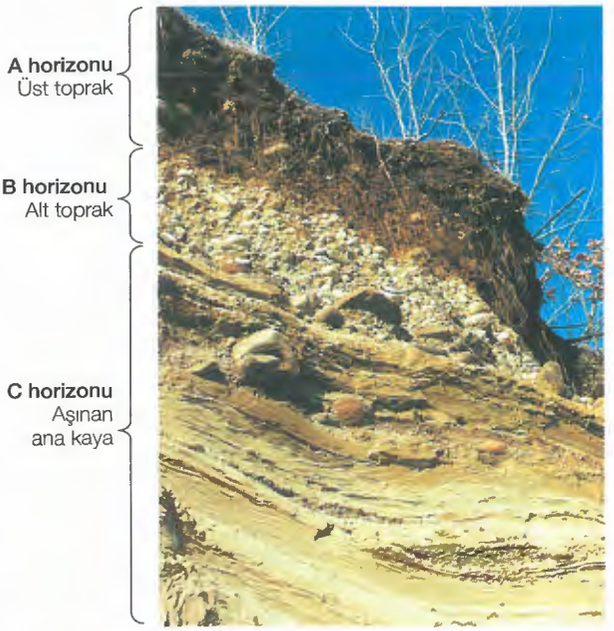
Topraklar yağmur, yüksek ve düşük sıcaklıklar gibi doğal olaylar, bitkiler ve hayvan aktiviteleri ve de insanların etkinlikleri -özellikle tarım- sonucunda değişime uğratılmaktadır. Bu kısımda, bitki beslenmesindeki rollerinin yanında, toprağın bileşimi, yapısı ve oluşumunu inceleyeceğiz.

### Toprakların yapısı karmaşıktır

**Topraklar** canlı ve cansız ögeler içerirler (**Şekil 36.4**). Canlı ögeler bakteri, fungus, toprak solucanları ve böcekler gibi hayvanların yanı sıra bitki köklerini içerir. Toprağın cansız kısmı, boyutları büyük kaya parçalarından, kumlara ve mille-




**36.4 Toprağın Karmaşıklığı** Bitki büyümesi için uygun topraklar su, hava ve organik madde yanında, bitki büyümesi için hem kil hem de daha büyük partikülleri içerirler. Ayrıca diğer organizmalar da bulunur.




**36.5 Toprak Profili** Bazen yol kesiklerinde Avustralya'daki gibi, A, B ve C horizonları, görülebilir. Daha koyu üst toprak (A horizonu) toprakta yaşayan pekçok canlı organizma için bir barınak oluşturur.

re değişebilen ve sonuçta 2 µm ya da daha küçük olabilen *kil* partiküllerini içerir. Toprak ayrıca su, çözünmüş mineral besin maddeleri, hava boşlukları ve ölü organik maddeler içerir. Topraktaki hava boşlukları $O_2$ içerir.

Topraklar büyük değişiklik gösterseler de, yaklaşık hepsi bir *toprak profiline* sahiptir. Toprak profili birbirinden ayırt edilebilen birkaç yatay tabakadan oluşur. **Horizon** olarak isimlendirilen bu yatay tabakalar birbirlerinin üzerinde uzanır. Toprak bilimcileri, tipik bir toprakta başlıca üç *horizon* -A, B ve C olarak isimlendirilir-bulunduğunu kabul ederler (**Şekil 36.5**).

**Toprağın en üst katmanını A horizonu oluşturur.** Bu horizon topraktaki, canlı ve ölü organik maddenin büyük bir kısmını içerir. Başarılı bir tarım uygulaması, uygun bir A horizonunun varlığını gerektirir; A horizonu Kum Fırtınası (bu bölümün başında gördüğümüz gibi) sırasında Birleşik Devletler'in düzlüklerinde rüzgar erozyonuyla yok olan kısımdır.

Toprak üst katmanı kum, mil ve kil oranlarına göre büyük değişiklik gösterir. Bu durum toprağın bitkiyi destekleme yeteneğini etkiler. Örneğin, mineral besin maddeleri toprak üst horizonlarından **yıkanarak süzülme** eğilimindedir -yağmur ve sulama suyunda çözünmüş olarak bitki köklerinin kullanamayacakları daha derin horizonlara geçerler. Kum parçacıkları nispeten büyük oldukları ve suyu tutamadıkları için, çözünmüş mineraller kumlu topraklardan kolaylıkla süzülür. Killer, kumlara göre, daha fazla su bağlarlar ve kil partiküllerinin yüklü yüzeyleri sonuçta bitki köklerince alınacak olan mineral iyonlara bağlanır. Ancak kil partikülleri çok küçük olup sıkıca paketlenir ve aralarında az boşluk bırakır. **Tın**, kum, mil ve kilin optimum karışımından oluşan bir topraktır. Dolaysıyla bitkilerin yararlanabilecekleri yeterli hava, su ve besin maddeleri içerir. Tınlı topraklar organik madde de içerirler. Bu topraklar tarım için en iyi topraklardır.

A horizonunun altında **B horizonu**, ya da **alt toprak** bulunur. Bu bölge, yukarıdan sızan maddelerin süzülerek biriktirildiği bir bölgedir. Daha altta ise ana kayacın oluşturduğu **C horizonu** bulunur. Ana kayaç toprak oluşturmak için parçalanır. Derinlere uzanan bazı kökler su ve mineralleri, elde etmek için B horizonuna uzanırlar, ancak, kökler C horizonuna nadiren ulaşırlar.

### Topraklar kayanın aşınmasıyla oluşur

Kayalar iki yolla **aşınarak** toprak partiküllerine parçalanırlar: Bunlardan ilki, *mekanik aşınmadır*. Bu yol, maddelerin nemlenme, kuruma ve donma ile fiziksel olarak parçalanmasıdır. İkincisi, *kimyasal aşınmadır*. Bu, kayalardaki maddelerin kimyasal olarak değişimini içerir. Birkaç tip kimyasal aşınma oluşur. Bunların hepsi mineral besin maddelerinin kullanılabilirliklerini etkiler:

- Atmosferik oksijenle *oksidasyon*
- *Hidroliz* (su ile reaksiyon)
- *Asitlerle* reaksiyon (özellikle karbonik asit)

Ana kayaç ve geçirdiği aşınma, bir toprağın temel yapısı ve kimyasal bileşimini belirler. Bununla birlikte, besin maddelerinin bulunabilirliği bitkiler için kilit konumdaki bir toprak özelliğidir. Besin maddelerinin bitkiler tarafından alınabilmesi için toprak çözeltisinde çözünmesi gerekir. Kimyasal aşınma sonucu negatif yüklü kimyasal grup taşıyan kil partikülleri oluşur. Kildeki bu negatif yüklü kimyasal gruplar pozitif yüklü mineral besin maddelerine bağlanır (**Şekil 36.6**). Kökler bu mineral besin maddelerini nasıl elde ederler?

### Topraklar bitki beslenmesinin kaynağıdır

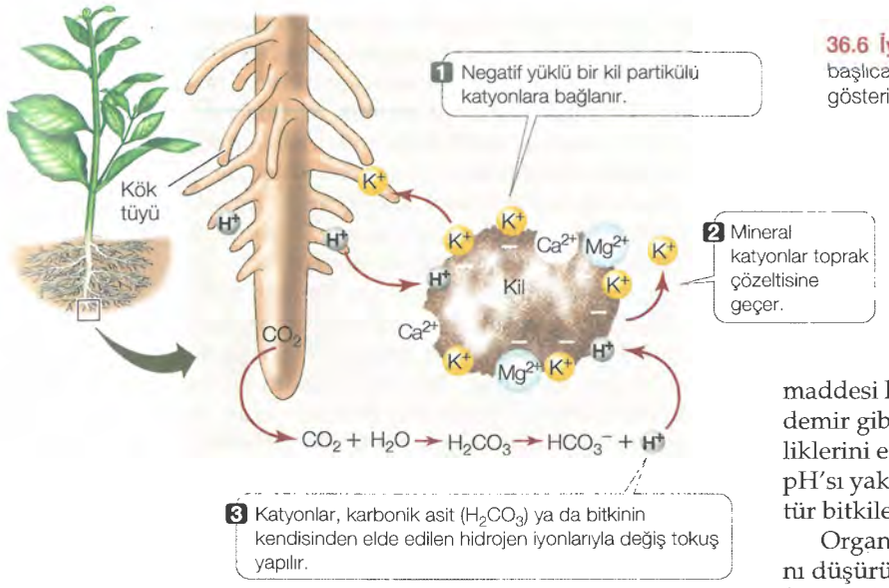
Negatif yüklü kil partikülleri (bakınız Kısım 2.2), potasyum ($K^+$), magnezyum ($Mg^{2+}$) ve kalsiyum ($Ca^{2+}$) gibi bitki beslenmesi için önemli olan çok sayıda mineralin pozitif yüklü iyonları (katyonlar) ile bağ oluşturur. Bu katyonların bitkiler ya da diğer organizmalar tarafından kullanılabilmesi için kil partiküllerinden ayrılmaları gerekir.

Kök yüzeyinin kök tüyü hücreleri ile örtüldüğünü hatırlayınız (bakınız Şekil 34.11). Bu hücrelerin plazma zarındaki protein yapısındaki taşıyıcılar, protonları ($H^+$) hücrenin dışına aktif olarak pompalar. Bunun yanı sıra, köklerdeki hücresel solunum sonucu $CO_2$ açığa çıkar. $CO_2$ toprak suyunda çözünür ve karbonik asit oluşturmak üzere toprak ile reaksiyona girer. Bu asit, bikarbonat ve serbest protonları oluşturmak üzere iyonlaşır:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

Hem kök tarafından proton pompalanması hem de karbonik asidin iyonlaşması sonucu kökü kuşatan toprakta proton derişimi artar. Protonlar, mineral katyonlara göre, kil partiküllerine daha sıkı bağlanır; işin özü, **iyon alış verişi** olarak isimlendirilen bir işlemle katyonlar ile yer değiştirirler (bakınız Şekil 36.6). İyon alış verişi, önemli katyonların toprak çözeltisinde serbest kalmasını sağlar. Önemli katyonlar, toprak çözeltisinde kökler tarafından alınmaya elverişlidir. Bir toprağın bitki büyümesini destekleme kapasitesi *toprak verimliliği* olarak isimlendirilir. Toprak verimliliği, kısmen bu yolla, besin maddelerini sağlama yeteneği tarafından belirlenir.

Negatif yüklü iyonların bağlanması ve serbest bırakılmasını sağlayan benzer bir mekanizma yoktur. Bu nedenle, nitrat ($NO_3^-$) ve sülfat ($SO_4^{2-}$) gibi -sırasıyla, doğrudan azot ve kükürt kaynağı olan- önemli anyonlar A horizonundan hızla sızabilirler.




**36.6 İyon Alış verişi** Bitkiler, mineral besin maddelerini topraktan başlıca pozitif iyonlar şeklinde elde ederler. Bu örnekte potasyum ($K^+$) gösterilmektedir.

## Tarımda gübreler ve kireç kullanılır

Tarımsal topraklarda, çoğunlukla bir ya da daha fazla esansiyel element eksiktir. Sulama ve yağmur suyu topraktan minerallerin süzülmesine neden olur. Kültür bitkilerinin hasat edilmesiyle bitkinin büyüme sırasında topraktan aldığı besin maddeleri topraktan uzaklaştırılır. Toprak yenilenmezse, kültür bitkisinin verimliliği azalır. Mineral besin maddeleri **gübrelerin** eklenmesiyle yenilenebilir: çeşitli tiplerde inorganik gübre ya da kompost veya çürütülmüş hayvan dışkısı gibi organik gübreler.

**İNORGANİK VE ORGANİK GÜBRELER** Azot (N), fosfor (P) ve potasyum (K) tarım yapılan topraklara katılan en yaygın üç elementtir. Ticari inorganik gübreler içerdikleri "N-P-K" yüzdelerine göre tanımlanırlar. Örneğin, 5-10-10'luk bir gübre, ağırlığa göre (N, P ve K elementlerinin ağırlığına göre değil, besin maddesini içeren bileşiktekine göre ) yüzde 5 azot, yüzde 10 fosfat ($P_2O_5$) ve yüzde 10 potas ($K_2O$) içerir. Bazen topraklara amonyum sülfat formunda kükürt de uygulanır.

Hayvan dışkısı ya da bitki kalıntıları gibi organik gübreler de mineral besin maddesi kaynağı olarak kullanılır. Organik gübrelerin inorganik gübrelere gör avantajları ve dezavantajları vardır. Avantajları arasında:

- Organik gübreler, besin maddelerini yavaşça serbest bırakırlar. Bu da, bir inorganik gübrenin bir defalık uygulamasına göre, süzülmeyle mineral kaybını azaltır.
- Toprağın yapısını iyileştiren bitki ya da hayvansal madde kalıntılarını içerirler. Bu kalıntılar, hava hareketi, kök büyümesi ve drenaj sağlar.

Bununla birlikte, organik gübrelerdeki besin maddeleri, inorganik gübrelerdeki gibi, hemen absorbe edilemez. Ayrıca, organik gübrelerin aksine, inorganik gübreler belirli bir toprak ve kültür bitkisinin özel gereksinimlerine göre formüllendirilmiştir.

**pH'NIN BESİN MADDELERİ ÜZERİNE OLAN ETKİSİ** Toprakta doğal bulunsun ya da gübre olarak uygulanmış olsun, besleyici iyonların kullanılabilirlikleri toprağın pH'sına bağlıdır. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, proton derişimi, besin maddesi katyonların kil partiküllerine bağlanmasını ve ayrıca demir gibi diğer elementlerin toprak çözeltisinde çözünebilirliklerini etkileyebilir. Çoğu kültür bitkisi için optimum toprak pH'sı yaklaşık 6.5'tir. Ancak yaban mersini gibi asit seven kültür bitkileri 4'e yakın bir pH'yı tercih eder.

Organik maddelerin ayrışması ve yağmur, toprağın pH'sını düşürür. Bunun sonucunda, toprak, bazen bitki büyümesini engelleyecek kadar asidikleşir. Bu tür bir asidikleşme kireçleme ile tersine döndürülebilir –kalsiyum karbonat, kalsiyum hidroksit ya da magnezyum karbonat gibi, yaygın olarak kireç olarak bilinen bileşiklerin uygulanması. Bu bileşiklerin toprağa katılması sonucu $H^+$ topraktan uzaklaşır. Bu işlem aynı zamanda bitkilerin kullanabilecekleri kalsiyumu da artırır.

Diğer yandan, bazen bir toprak bir kültür bitkisi için yeterince asidik olmayabilir. Bu durumda, toprağa element formundaki kükürt uygulanabilir. Topraktaki bakteriler bu kükürtü sülfirik aside dönüştürür. Demir ve diğer bazı elementler, bitkiler için hafif asidik bir pH'da daha elverişlidirler. Toprak pH'sı toprak verimliliği için çok önemlidir. Bu nedenle, pH'nın ölçülmesi, genellikle bahçecilik ve tarımda topraklara hangi iyileştirmenin uygulanacağına karar verilmesinde ilk basamağı oluşturur.

**BESİN MADDELERİNİN PÜSKÜRTME İLE UYGULANMASI** Bir besin çözeltisinin yapraklara püskürtülerek uygulanması, büyüyen bitkiler için zorunlu olan bazı elementleri sağlamanın bir diğer yoludur. Bitkiler bakır, demir ve manganı, topraktakine göre, yapraklara püskürtme yoluyla daha fazla alır. Yapraktan uygulamaların pek çoğu kimyasalları içerir. Bu kimyasallar, besin maddesi alınımını artırmak için yaprak hücrelerinin koruyucu örtüsünü (kütikula) kısmen çözer.

## Bitkiler toprağın verimliliğini ve pH'sını etkiler

Bitkiler ve topraklar arasındaki ilişki, tek taraflı değildir -topraklar bitkileri, bitkiler de toprağı etkiler. Belirli bir yerde oluşan toprak yalnızca alttaki ana kayaya değil, mekanik aşınma ve diğer faktörlere bağlıdır. Ayrıca o bölgede yetişen bitkilere de bağlıdır. Örneğin, ölü organik madde, **humus** oluşturmak için parçalanan karbonca zengin maddenin en büyük bölümünü sağlar. Humus, koyu renkli organik toprak bileşenidir. Humus oluşturan her bir partikül, çıplak gözle görülemeyecek kadar küçüktür. Toprak bakterileri ve funguslar bitki artıkları (dökülen yapraklar ve ölü kökler gibi), hayvan dışkıları, ölü organizmalar ve diğer organik maddeleri parçalayarak humus üretirler. Humus, özellikle azot (hayvan çıktılarından) olmak üzere, mineral besin maddelerince zengindir. Humus, aynı zamanda, köklerin absorbe etmesi için su ve oksijeni tutarak, bitkinin büyümesini kolaylaştırır.

Bitkiler, içinde büyüdükleri toprağın pH'sını da etkilerler. Kökler elektrik yük dengesini korurlar. Eğer kökler, anyonlara göre daha fazla katyon absorblarsa, $H^+$ iyonunu dışarı atarak, pH'ı düşürürler. Katyonlardan daha fazla anyon absorbladıklarında, $OH^-$ ya da $HCO_3^-$ iyonunu dışarı vererek toprağın pH'sını artırırlar. Kökler de sitrik asit ve malik asit gibi, organik asitleri yayarak onları çevreleyen ortamın pH'sını aktif olarak değiştirirler. Bu asitler toprağı asitleştirerek ferrik formundaki demir ($Fe^{3+}$) gibi iyonların alınımını kolaylaştırırlar. Büyük resme bakıldığında, bitkinin başarılı bir şekilde büyümesinin, bitkinin daha da büyümesini kolaylaştıran koşullar yarattığı görülür.

## 36.3 ÖZET

**Karasal bitkiler toprağa tutunarak yaşarlar. Su ve mineralleri topraktan alırlar. Bitkiler, içinde büyüdükleri toprağın mineral içeriği ve kullanılabilirlikleri, pH ve humus miktarı dahil, pekçok özelliğini etkilerler. Daha sonra bunların çoğu bitki büyümesi için katkı yapar.**

- Mekanik ve kimyasal aşındırma kayaçlardan toprağın oluşmasını sağlar. **Bakınız s. 760**
- Toprak verimliliği iyon değiş tokuşu işlemiyle nasıl arttırılır? **Bakınız s. 760 ve Şekil 36.6**

Şu ana kadar, minerallerin bitki kökleri tarafından alınması üzerine odaklandık. Bununla birlikte, topraktan bitkilerin besin maddelerini nasıl elde ettikleri, bakteriler ve funguslar dahil, toprakta yaşayan *mikropların* rolleri dikkate alınmadan eksik kalacaktır. Bundan sonraki kısımda, bitkilerle bu organizmaların ilişkilerine odaklanacağız. Bu organizmalar karasal bitkilerin büyük bir bölümünün başarısı için gereklidir.

## 36.4 Funguslar ve Bakteriler Bitki Kökler Tarafından Besin Maddesi Alınımını Nasıl Artırırlar?

Her ne kadar çıplak gözle görülmeseler de, bir gram toprak 6.000-50.000 bakteri *türü* ve 200 *metreye* ulaşan fungus hifi (fungusun uzun dallanmış hücreleri) içerir. Bölüm 39'da, bitkilerin, zararlı toprak mikroplarının enfeksiyonunu önlemek için kullandıkları stratejileri açıklamıştık. Bitkilerin birkaç bakteri ve fungus türünü kökleri enfekte etmeleri ve hatta kök hücrelerini kuşatmaları için aktif olarak uyarmaları sizi şaşırtabilir. Bu kısımda, oluşan "hücre içi alışveriş ilişkilerini" ele alacağız. Bu ilişkide; bitkiler ve az sayıda özel toprak mikrobunun karşılıklı yararı için ürünler karşılıklı olarak alınıp verilir.

### Mikorizalar bitkilerin kök sistemlerinin yüzeyini genişletirler

Fungusların köklerle oluşturdukları birlik çok belirgin olduğundan, kendine ait bir isim almıştır: **mikorizalar** (tekili, *mikoriza*) (Yunanca *mycos*, "fungus", *rhiza* ise "kök" anlamına gelir.) Bölüm 30'dan, çok hücreli bir fungusun **miselyum** (çoğulu miselyumlar) olarak isimlendirildiğini ve **hif** olarak isimlendirilen ve çok hızlı büyüyen tek tüpsü iplikçiklerinden oluştuklarını hatırlayınız. Bölüm 30'da iki tip mikoriza tanıtılmıştır (bakınız Kısım 30.2). *Ektomikoriza*'da, fungusun hifi köke dolanır (bakınız 30.11), ancak hücrelerin içine girmez. Bu kısımda daha yaygın ve daha yakın bir birliğin özelliklerini inceleyeceğiz: *arbüsküler mikoriza*. Arbüsküler mikorizada fungusun hifi köke girer ve kök hücrelerinin içinde arbüsküler (ağaç benzeri) yapılar oluşturur (bakınız Şekil 30.11B). Bu evrimsel olarak eski bir birliktir. Bu ilişkinin bu denli uzun sürmesini sağlayan nedir? Her iki taraf ne tür bir yarar sağlamaktadır?

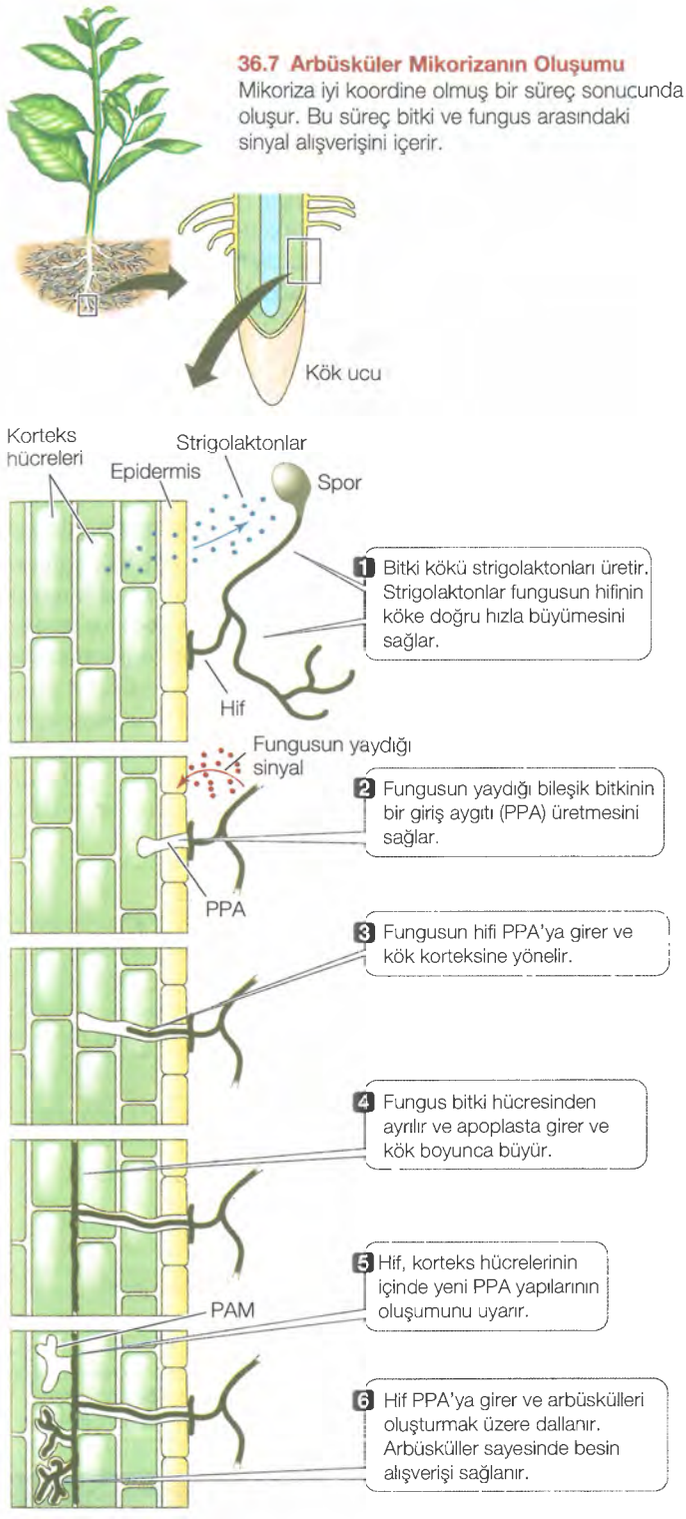
Çoğu durumda, kökler iletim demetli bitkinin büyümesi için beslenme gereksinimini tek başlarına sağlayamaz- basitçe söylemek gerekirse, kökler toprakta elverişli olan bütün besin maddelerine ulaşamaz. Mikoriza, kökün yüzey alanını 10 ile 1000 kat artırarak, besin maddelerinin elde edilebilmek için taranacak toprak miktarını artırır. Ayrıca hifler, köklerden çok daha ince olduklarından, köklerin giremedikleri porlara girebilir. Böylece, mikoriza besin maddesi için büyük miktarda toprağa girebilir ve bu besin maddelerini kök korteks hücrelerine gönderebilir.

Bir mikorizal ilişkiden bitkinin sağladığı başlıca besin maddesi fosfordur. Buna karşılık, fungus büyük ölçüde, basit şeker şeklinde bir enerji kaynağı elde eder. Aslında, karasal bitkilerin fotosentez ürünlerinin yüzde 20'si arbüsküler mikorizaya gönderilir ve tüketilir. Bu tür birlikler mükemmel bir *mutualizm* örneğidir. Mutualizm her iki türün yarar sağladığı, iki tür arasındaki bir ilişkidir (ek tartışma için bakınız Bölüm 56). Bu birlikler aynı zamanda *simbiyoz* örnekleridir. Bu simbiyotik ilişkide, iki tür, yaşamlarının önemli bir bölümünde birbiri ile temas halindedir.

Arbüsküler mikoriza oluşumunu sağlayan olaylar, **Şekil 36.7**'de gösterilmiştir. Bitki kökleri **strigolaktonlar** olarak isimlendirilen bileşikler üretir. Strigolaktonlar fungusun hifinin hızla köke doğru büyümesini sağlar. (Bu bölümün sonunda strigolaktonlara tekrar döneceğiz.) Buna karşılık, fungus, bitki-simbiyoz ilişkili genlerin ifadesini uyaran sinyaller salgılar. Bu genlerin bazı ürünleri ön *giriş aygıtı* (*prepenetration apparatus*, PPA) oluşturur. Bu aygıt, fungusun hifine, kökün korteksine doğru büyümesi için yol gösterir. Kökün korteks hücrelerinin içinde oluşan arbüsküller, fungus ve bitki arasında besin maddesi alış verişinin yapıldığı bölgelerdir. Bu birliğin yakın temas halinde olmasına karşın, bitki ve fungusun sitoplazmaları birbirlerine asla karışmaz -bu ikisi, fungusun plazma zarı ve bitkinin plazma zarının bir devamı olan *periarbüsküler zar* (PAM) olmak üzere, iki zarla birbirilerinden ayrılmıştır. Bu yapıya ve bakterilerin uyardığı kök nodülleri ile ortak özelliklerine bir sonraki kısımda döneceğiz.

### Havadaki azotun bitki hücrelerine sağlanmasında toprak bakterileri bir zorunluluktur

Yaygın olarak, azot hem doğal hem de tarımsal ortamlarda kıt olan, kesinlikle gerekli bir mineral besin maddesidir. Bu şaşırtıcıdır. Çünkü element halindeki azot ($N_2$) dünya atmosferinin yaklaşık beşte dördünü oluşturur. Bununla birlikte, bitkiler $N_2$'yi bir besin maddesi olarak doğrudan kullanamazlar. İki azot atomu arasındaki üçlü bağ, çok kararlı olup bunun parçalanması için büyük miktarda enerji gerekir; dolaysıyla $N_2$ çok reaktif değildir. Öyleyse, bitkiler proteinlerin ve nükleik asitlerin sentezi için kullanılabilir azotu nasıl elde ederler?




**36.7 Arbüsküler Mikorizanın Oluşumu**
Mikoriza iyi koordine olmuş bir süreç sonucunda oluşur. Bu süreç bitki ve fungus arasındaki sinyal alışverişini içerir.

Birkaç bakteri türü bir enzime sahiptir. Bu enzim bu bakterilerin $N_2$'yi daha reaktif ve biyolojik olarak kullanışlı bir forma dönüştürülebilmelerini sağlar. Bu süreç **azot fiksasyonu** olarak isimlendirilir. Bu prokaryotik organizmalar-azot *fikse ediciler* $N_2$'yi amonyuma ($NH_3$) dönüştürürler. Herne kadar, nispeten az sayıda azot fiksasyonu yapıcılar bulunsa ve bunlara bağımlı organizmalarınki ile karşılaştırıldığında biyolojik kütleleri küçükse de bu akıllı prokaryotlar, bilindiği gibi, biyosfer için önemlidirler.

## Azot fikse ediciler diğer bütün yaşamların sürmesini sağlar

Şu ana kadar dünyada fikse edilen toplam azotun en büyük bölümü, **azot fikse eden bakteriler** tarafından biyolojik olarak elde edilir. Bu bakteriler yılda yaklaşık 170 milyon metrik ton azot fikse ederler. İnsanlar ise sanayide 80 milyon metrik ton azot fikse etmektedirler. Yılda yaklaşık 20 milyon metrik ton tutarında, daha az miktardaki azot ise şimşek, volkanik patlamalar ve orman yangınları gibi biyolojik olmayan yollarla atmosferde fikse edilmektedir. Atmosferde oluşan ürünler yağmurla yeryüzüne ulaşırlar.

Birkaç bakteri grubu azot fikse etmektedir. Okyanuslarda, siyanobakteriler dahil, fotosentez yapan çeşitli bakteriler azot fikse ederler. Tatlı sularda ise, siyanobakteriler başlıca azot fikse edicilerdir. Karalarda serbest yaşayan toprak bakterileri, azot fiksasyonuna belli bir ölçüde katkı yapar. Ancak bu bakteriler, aslında yalnızca kendi kullanımları için fiksasyon yaparlar ve fikse ettikleri azot, öldüklerinde, serbest kalır.

Azot fikse eden bakterilerin önemli grupları, bitki kökleri ile yakın birlik oluşturur. Bitki, fikse edilmiş azotu bakteriden elde eder. Bakteri ise bitkiden enerji kaynaklarını sağlar. Arbüsküler mikorizalardaki gibi bitkilerin azot fikse eden bakterilerle ilişkisi, hem mutualistik hem de simbiyotiktir.

Daha sonra azot fikse eden simbiyozları ayrıntılı olarak inceleyeceğiz. Ancak ilk olarak: biyolojik azot fiksasyonu nasıl gerçekleşmektedir?

## Nitrojenaz azot fiksasyonunu katalizler

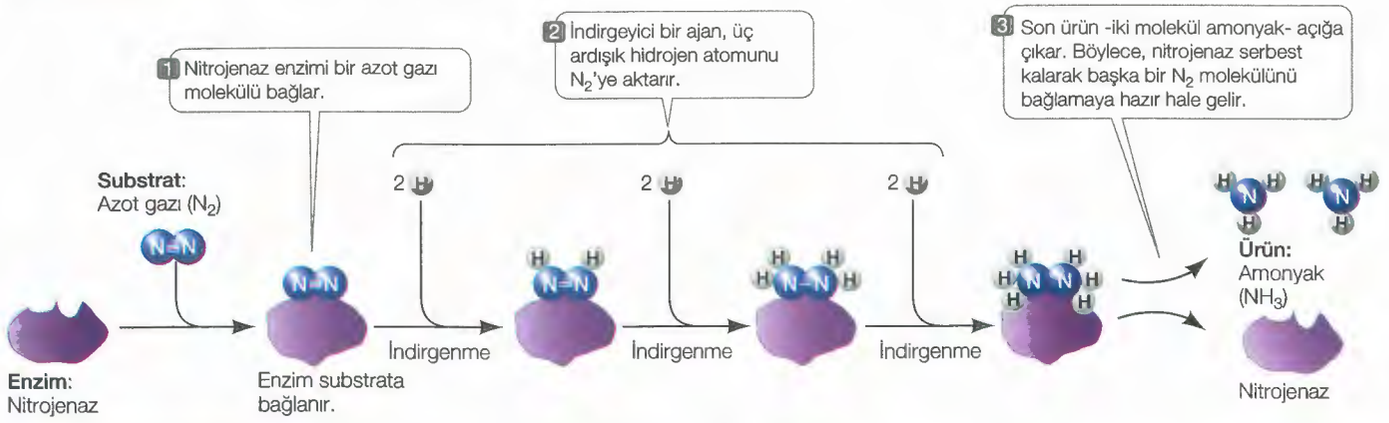
Azot fiksasyonu azot gazının *indirgenmesidir* (bakınız Kısım 9.1). Bu süreçte üç çift hidrojen atomu basamak basamak $N_2$'ye katılır (Şekil 36.8). Bu reaksiyonlarda, $N_2$ yanında, üç şeye daha gereksinim duyulur:

- Hidrojen atomlarını (protonlar ve elektronlar) $N_2$ ve reaksiyonun ara ürünlerine aktarmak için kuvvetli bir indirgeyici ajan
- Büyük miktarda ATP enerjisi
- Reaksiyonu katalizleyen **nitrojenaz** enzimi

Azot fikse edici türe bağlı olarak, gerekli indirgeyici ajan ve ATP, solunum ya da fotosentezden sağlanır.

Oksijen nitrojenazı çok fazla engeller. Azot fikse edici organizmaların çoğu, az oksijen ya da $O_2$'siz ortamda yaşayan anaerobik organizmalardır. Ancak rhizobiumlar aerobiktirler ve azotu aerobik bitki köklerinde fikse ederler. Nitrojenaz bu koşullar altında nasıl iş görür?

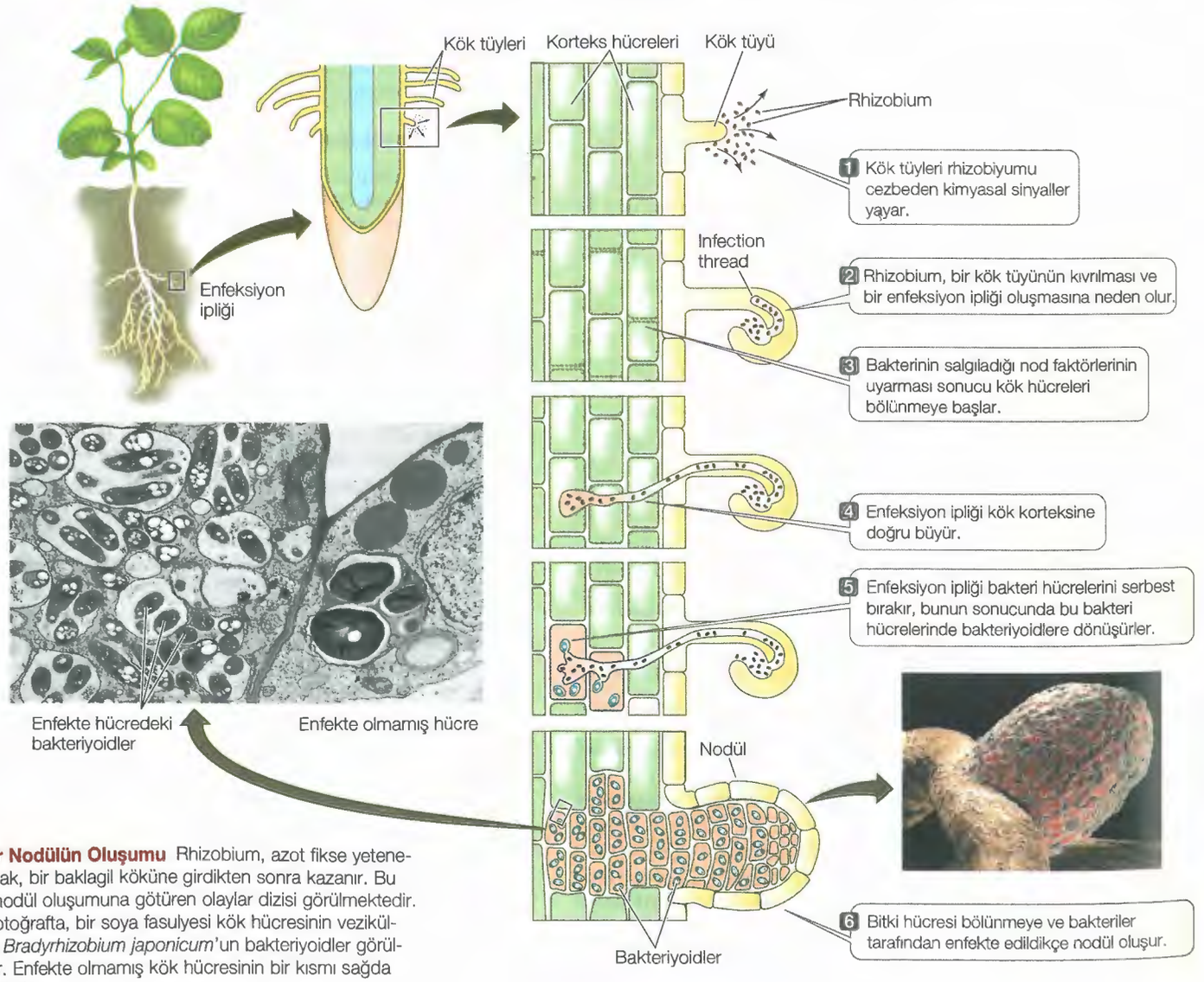
Bitkiler azot fikse eden bakterileri kökteki özel yapılarda barındırır. Bu yapılar **nodül** olarak isimlendirilir. Bir nodülün içinde, $O_2$ düzeyi düşük tutulur. Ancak bu düşük düzey solunum için yeterli olmasına karşın, nitrojenazı etkinleştiremez. Nodüldeki hücrelerin sitoplazmaları **leghemoglobin** olarak isimlendirilen ve bitki tarafından üretilen bir protein içerir. Leghemoglobin bir $O_2$ taşıyıcısıdır. Leghemoglobin, hayvanlardaki oksijen taşıyan kırmızı pigment hemoglobinin yakın bir akrabasıdır. Dolayısıyla evrimsel olarak eski bir moleküldür. Bazı bitki nodülleri, iç kısımları parlak pembe görünecek kadar leghemoglobin içerebilir. Demir içeren hem gruplu leghemoglobin, azot fikse eden bakterilere solunumlarını sürdürmelerine yetecek oranda oksijen taşır. Ancak, nitrojenazı korumak için serbest oksijen derişimlerini yeterince düşük tutar.




**36.8 Nitrojenaz Azot Fikse Eder** Azot fiksasyonunun kimyasal reaksiyonları sırasında reaksiyona giren maddeler, nitrojenaz enzimine bağlanırlar. İndirgeyici bir ajan hidrojen atomlarını azota aktarır. Sonuçta, son ürün -amonyak- açığa çıkar. Bu reaksiyon büyük miktarda enerji gerektirir: her reaksiyonda yaklaşık 16 ATP kullanılır.

## Bazı bitkiler ve bakteriler azot fikse etmek için birlikte çalışır

Birlikte **rhizobiumlar** olarak bilinen (tekili *rhizobium*) bazı bakteri cinsleri (genus) azot fikse eder. Bu fiksasyonu, baklagillere ait bitkilerin kökleri ile yakın bir mutualistik bir ilişki kurarak yaparlar. Bezelyeler, soya fasulyeleri, üçgül, yonca ve tropiklerde yetişen çok sayıda çalı ve ağaç bu tür baklagillerdendir.




**36.9 Bir Nodülün Oluşumu** Rhizobium, azot fikse yeteneğini, ancak, bir baklagil köküne girdikten sonra kazanır. Bu şekilde nodül oluşumuna götüren olaylar dizisi görülmektedir. Küçük fotoğrafta, bir soya fasulyesi kök hücresinin vezikül-lerindeki *Bradyrhizobium japonicum*'un bakteriyoidler görülmektedir. Enfekte olmamış kök hücresinin bir kısmı sağda gösterilmiştir.

Bakteriler, kökleri enfekte eder ve kökler de buna yanıt olarak bakterilerin barındığı nodülleri oluşturur. Baklagiller azot fikse eden birlikler oluşturma yetenekleri nedeniyle, çoğunlukla ürün rotasyonlarında kullanılırlar; örneğin, çiftçiler toprakta kullanılabilir azot içeriğini artırmak için bazen üçgül ya da yonca yetiştirirler.

Baklagil-rhizobium birliği, azot fikse eden tek simbiyoz değildir. Bazı siyanobakteriler; funguslar (likenlerdeki) ya da eğreltiler, sikaslar ya da iletim demetsiz bitkilerle birlik oluşturarak azot fikse ederler. Çeltik üreticileri, içi su dolu çeltik tarlalarında *Azolla* isimli bir eğreltiyi yetiştirerek ürün miktarını artırabilirler. *Azolla* isimli eğrelti azot fikse eden bir siyanobakteriyi barındırır. İpliksi aktinobakterilerden oluşan diğer bir bakteri grubu ise akçaağaç ve dağ leylakları gibi odunsu türlerle birlik oluşturarak azotu fikse eder.

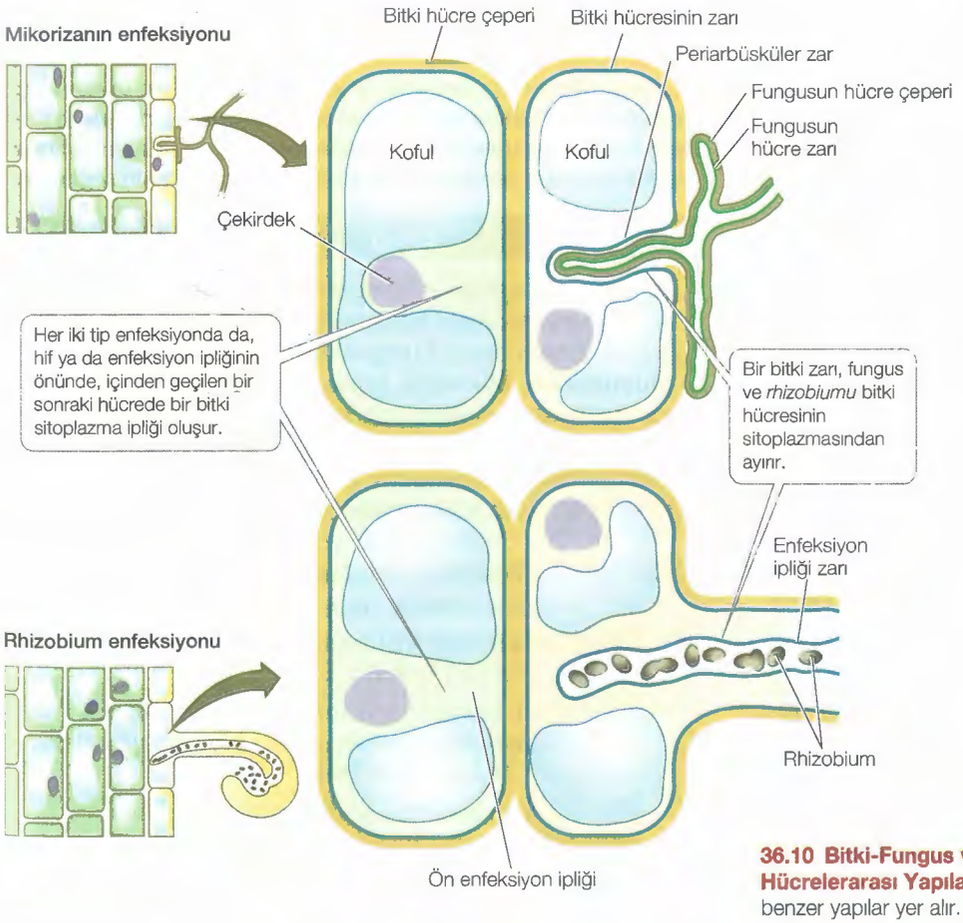
### Baklagiller ve rhizobiumlar kimyasal sinyallerle iletişim kurarlar

Ne serbest yaşayan rhizobiumlar ne de enfekte olmamış baklagiller azot fikse edemezler. İlgili reaksiyon, bu canlıların her ikisi de kökteki nodüllerde bir arada bulunduklarında gerçekleşir. Bir rhizobium ve bir baklagil arasında bu tür bir simbiyotik ilişki karmaşık bir dizi basamak sonucunda kurulur. Bu etkileşime hem bakteri hem de bitki kökü aktif bir şekilde katılır (**Şekil 36.9**). Kök ilk olarak flavonoidleri ve diğer kimyasal sinyalleri yayar. Bu sinyaller toprakta yaşayan rhizobiumları kökün yakınına çeker. Flavonoidler bakterilerde *nod* genlerinin açılmasını sağlar. Bu genlerin ürünleri nod (nodül oluşumu) faktörlerini sentezler. Bakterilerin salgıladığı faktörler kök korteksindeki hücrelerin bölünmesine neden olur. Bu bölünme sonucu primer nodül meristemi oluşur. Bu meristem, kök nodüllerini oluşturan bitki dokusunu oluşturur.

Bakteri köke enfeksiyon ipliğinden girerek nodülün iç kısmındaki hücrelere ulaşır. Bakteriler o bölgede nodül hücrelerinin sitoplazmasına serbest bırakılır. Nodül hücreleri bitkiden kökenlenmiş zar kesecikleriyle kuşatılmıştır. Bakteriler veziküllerin içinde **bakteroidler** -bakterinin azot fikse edebilen formu- şeklinde farklılaşır.

Baklagil-rhizobium ilişkisi çok özgündür. Örneğin, rhizobiumun yalnızca bir türü yonca ile azot-fikse eden bir birlik oluşturur; diğer bir rhizobium yalnız üçgülü enfekte eder. Bu ilişkinin özgünlüğü, kısmen, bitki ve bakteriler arasındaki alınıp verilen kimyasal sinyallerle belirlenir. Toprak, belli bir kültür bitkisine özgü bakteriyi içermeyebilir. Bu nedenle, çiftçiler ve bahçe bitkisi yetiştiricileri, baklagil tohumlarını tarlaya ekmeden önce genellikle uygun rhizobiumlar ile kaplarlar.

Nodül oluşumunda, mikorizanın oluşumunda da yer alan bazı ortak gen ve mekanizmaların etkili olduğunu gösteren kanıtlar artmaktadır. Örneğin, her iki süreçte de, plazma zarı içe doğru girinti yaparak, fungusun hifinin ya da rhizobiumun girişine izin vermektedir. Mikoriza ve nodül oluşumu sırasında oluşan yapıların benzerliği ve simbiyozun, farklı iki *alemin* (fungus ve bakteriler) üyelerini içerdiği düşünüldüğünde, bu özellikle dikkat çekicidir (**Şekil 36.10**).

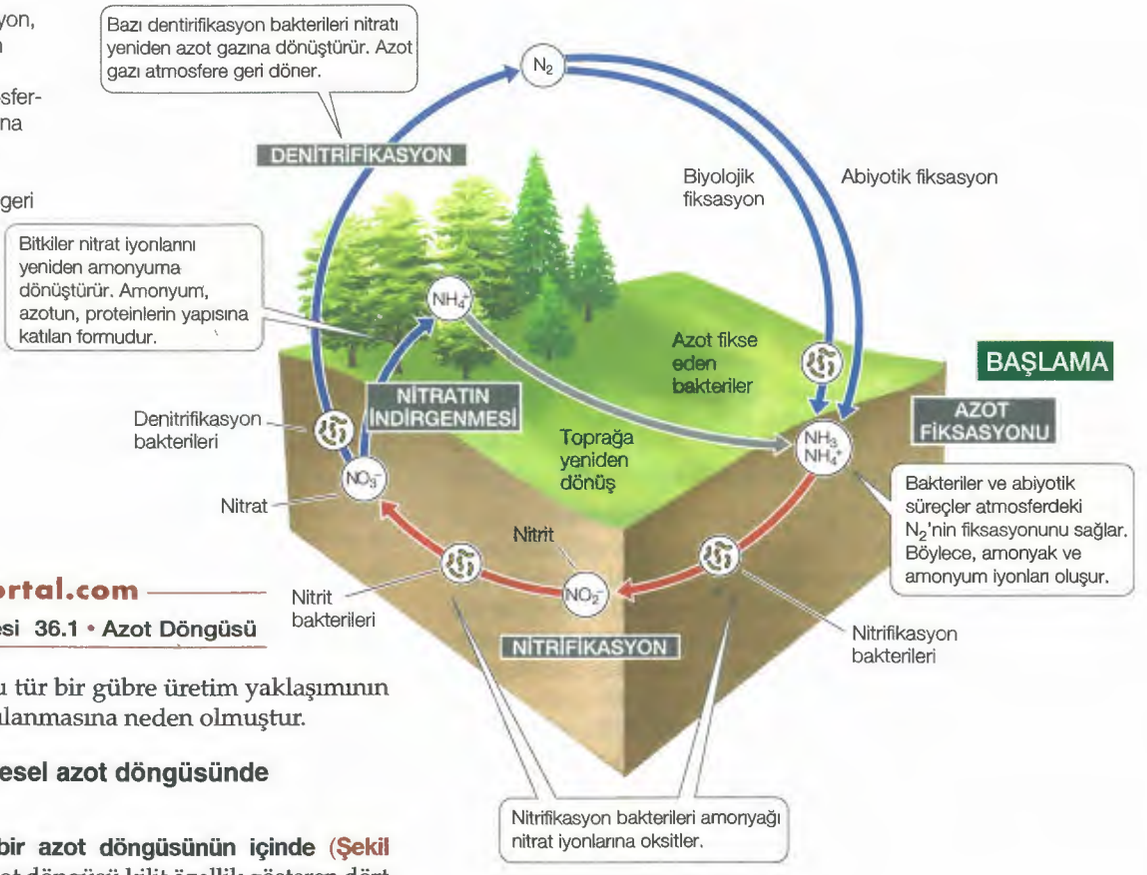



**36.10 Bitki-Fungus ve Bitki-Rhizobium Simbiyozlarında Hücrelerarası Yapılar** Mikoriza ve nodül oluşumundaki basamaklarında benzer yapılar yer alır.

### Biyolojik azot fiksasyonu her zaman tarımın gereksinimlerini karşılamaz

Bakterilerin yaptığı azot fiksasyonu tarımdaki gereksinimi her zaman karşılayamaz. Geleneksel çiftçiler, mısır ile birlikte ölü balık kullanmışlardır; parçalanan balık gelişmekte olan mısırın kullanabileceği azotu sağlamıştır. Günümüzde, çiftçiler hızla büyüyen populasyonun besin gereksinimini karşılamak için sanayideki azot fiksasyonu ile üretilen inorganik gübreleri kullanmaktadırlar.

Sanayide gerçekleştirilen azot fiksasyonunun büyük bir bölümü *Haber işlemi* ile yapılır. Haber işlemi büyük miktarda enerji gerektiren bir kimyasal indirgenmedir. (Biyolojik azot fiksasyonunun çok sayıda ATP gerektirdiğini hatırlayınız- fikse edilen N başına yaklaşık 16 ATP; bakınız Şekil 36.8.) Şu an Birleşik Devletlerde, tarımın diğer sektörlerine göre, azotlu gübrelerin üretilmesi için- başlıca doğal gaz ve hidroelektrik- daha fazla enerji harcanmaktadır. Maliyet artışları ve enerji




**36.11 Azot Döngüsü** Nitrifikasyon, nitrat döngüsü ve dentirifikasyon önemli bir kimyasal döngünün bileşenleridir. Bu döngü ile atmosferdeki azot gazı amonyum iyonlarına ve nitrat iyonlarına - azotun bitkiler tarafından alınan formları- dönüştürülür ve $N_2$'e atmosfere geri verilir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 36.1 • Azot Döngüsü**

kaynaklarının azalması, bu tür bir gübre üretim yaklaşımının sürdürülebilirliğinin sorgulanmasına neden olmuştur.

### Bitkiler ve bakteriler küresel azot döngüsünde yer alırlar

Azot, biyosferde **küresel bir azot döngüsünün içinde (Şekil 36.11)** dolaşır. Bu küresel azot döngüsü kilit özellik gösteren dört basamak içerir:

1. Bakteriler ve abiyotik süreçlerle atmosferdeki $N_2$'nin $NH_3$' ve $NH_4^+$'e *fiksasyonu*
2. Bu moleküllerin bakteriler tarafından nitrat formunda *nitrifikasyonları*
3. Bitkiler tarafından *nitratın indirgenmesi*
4. Bakteriler tarafından nitratın $N_2$'ye *denitrifikasyonu*. Daha sonra $N_2$, başka bir döngüye girmek üzere atmosfere verilir.

Azot, azot fiksasyonu sonucunda, toprakta esasen amonyak ($NH_3$) ve amonyum iyonları ($NH_4^+$) formunda serbest kalır. Amonyak dokularda biriktiğinde, bitkilere zehir etkisi yapabilir. Ancak, düşük konsantrasyonlardaki amonyum iyonları güvenle alınabilir. **Nitrat bakterileri** olarak isimlendirilen toprak bakterileri amonyumu nitrat iyonlarına ($NO_3^-$) – bitkilerin alabilecekleri diğer bir form- oksitler. Bu süreç **nitrifikasyon** olarak isimlendirilir. Azotun bitkiler tarafından hangi formda alınabileceğini toprak pH'sı belirler: tercihen nitrat iyonları daha asidik, amonyum iyonları ise daha bazik koşullarda alınırlar. Bir bitkinin nitratı kullanabilmek için nitratı amonyuma indirgemesi gerekir. Bu, **nitrat indirgenmesi** olarak isimlendirilir. İki basamakta gerçekleşen bu işlem, enzimler tarafından katalizlenir. Birinci basamakta, nitrat ($NO_3^-$) nitrite ($NO_2^-$) dönüştürülür. Bu basamak sitoplazmada gerçekleşir. İkinci basamakta ise nitrit ($NO_2^-$) amonyuma ($NH_4^+$) dönüştürülür. Bu basamak ise plastidlerde gerçekleşir. Bitki amonyumu amino asitlerin üretiminde kullanır. Bitki proteinleri ve azot içeren diğer bütün bileşikler bu amino asitlerden oluşturulur. Hayvanlar azotu indirgeyemez. Bu nedenle, indirgenmiş azotlu bileşikler için bitkilere bağımlıdırlar.

Azot döngüsü, dünyada yaşamın sürmesi için önemlidir: azot içeren bileşikler bir bitkinin toplam kuru ağırlığının yüzde 5-30'unu içerirler. Hayvanlardaki azot içeriği daha da fazla olup bu canlılar azotun tamamını bitkiler aleminden sağlarlar.

## 36.4 ÖZET

**Toprakta yaşayan mikroplar ile gerçekleştirilen iki mutualistik ilişki karasal bitkilerin başarılarında büyük önem taşır. Funguslar ve bitkiler mikoriza oluştururlar. Mikoriza, köklerin besin maddeleri için tarayabilecekleri toprak alanını büyük ölçüde artırır. Topraklar ve kök nodüllerindeki bakteriler, atmosferdeki hareketsiz azotu, bitkilerin, sonuçta da hayvanların kullanabilecekleri şekillerde fikse ederler. Ölü organizmalar ve hayvansal atıklardaki azot denitrifikasyon sonucunda atmosfere geri verilir. Böylece küresel azot döngüsü sürdürülür.**

- Mikorizada bitkiler ve funguslar arasında ne tür bir alışveriş görülür? **Bakınız s. 762**
- Azot gazını bitkilerin kullanabilecekleri bir forma dönüştürmek için nitrojenaza ek olarak ne gereklidir? **Bakınız s. 763 ve Şekil 36.8**
- Bir baklagilin kökünde nodül ve bir arbüsküler mikoriza oluşumu arasında ne tür bir benzerlik bulunur? **Bakınız s. 765 ve Şekil 36.10**

şimdi yeniden, alışagelmedik bir yaşam biçimi sürdüren bitki türlerinde görülen, özel, besin maddesi elde etme mekanizmalarına dönelim.

## 36.5 Karnivor ve Parazitik Bitkiler Dengeli Bir Diyeti Nasıl Elde Ederler?

Bitkilerin çoğu mineral besin maddelerini toprak çözeltisinden (fungusların yardımı ile) elde eder. Ancak, diğer bazı bitkiler başka kaynakları kullanırlar. Karnivor ve parazitik bitkiler bu tür bitkilerdendir.

### Karnivor Bitkiler besin maddelerini kendileri sağlar

Bazı bitkiler azot kaynaklarını, sinekleri ve diğer böcekleri yakalayıp sindirerek artırırlar. Yaklaşık 500 adet **karnivor bitki** türü bilinmektedir. Bunların en iyi bilinenleri, Venüs böcekkapanı (*Dionaea*; **Şekil 36.12A**), güneşgülü (*Drosera* cinsi; **Şekil 36.12B**) ve suibriği (*Sarracenia* cinsi) türleridir.

Karnivor bitkiler genellikle asidik ve besin maddesince fakir olan bataklıklarda yaşarlar. Bu bitkiler fazladan azot elde etmek için hayvanları yakalar, proteinleri sindirir ve amino asitleri absorblar. Suibriğinin yaprakları az miktarda yağmur suyu toplayan ibrik şeklindedir. Böcekler ve hatta küçük kemirgenler parlak renkler ya da çekici kokular tarafından ibriklerin içine çekilirler. İbriğin içindeki, yapışkan ve aşağıya yönelmiş tüyler bu canlıların ibrikten çıkışına izin vermez. Sonuçta bu hayvanlar ölür ve bitkinin enzimleri ve suyun içindeki bakteriler tarafından ayrıştırılırlar. *Drosera* yaprakları açık, yapışkan, şekerimsi sıvı salgılayan tüylerle örtülüdür. Böcekler bu tüylere saplanırlar. Böcekleri içerde tutmak için böceğin üzerine daha fazla tüy kıvrılır. Bitki tarafından salgılanan enzimler böceği sindirir. Sinekkapan bitkisinin yaprakları katlanır ve iki yarımdan oluşur. Bir böcek bir yapraktaki tüylere dokununca, iki yarım hızla bir araya gelir, tüylü kenar kısımları birbirinin içine geçer ve böcek kaçamadan tutsak edilir. Daha sonra yaprak, ayrıştırıcı enzimler salgılar.

Sinekkapanın yaprağının kapanması, bitkiler dünyasındaki en hızlı harekettir. Bu hareket yalnızca 0.1 saniyede gerçekleşir. Dr. Lakshminarayanan Mahadevan ve arkadaşları bu hareketin nasıl gerçekleştiğini bulmak için sinekkapanın yaprak yüzeyinde noktalar oluşturmuşlardır. Bu noktalar, floresans yapan boyalarla boyanmıştır. Ayrıca, tüyler dokunma ile uyarıldığında, tuzağın nasıl kapandığını kaydetmek için yüksek hıza sahip bir kamera kullanmışlardır. Daha sonra, hareketin nasıl gerçekleştiğinin anlaşılmasına yardım eden matematiksel bir model oluşturmuşlardır. Bu modelde, noktaların hareketlerini kaydetmek için bilgisayar analizi kullanmışlardır. Araştırıcılar, ilk basamağı, yaprağın dış yüzeyindeki hücrelerin uzamasının oluşturduğunu bulmuşlardır. Yalnızca bir tarafının genişlemesi, yaprağı konveks bir yapıdan konkav bir şekle dönüştürmektedir.

Karnivor bitkiler böceklerle beslenmek zorunda olmamakla birlikte, karnivorluk, doğal ortamlarında büyüme hızlarını arttırmaktadır. Bu bitkiler, daha fazla protein, klorofil ve azot içeren diğer bileşikleri üretmek için böcekten fazladan azot sağlarlar.

### Parazit bitkiler, kendilerine diğer bitkilerden avantaj sağlarlar

Çiçekli bitkilerin yaklaşık yüzde biri, su, besin maddesi ve hatta bazen fotosentezde üretilen maddelerin bir kısmını ya da hepsini diğer bitkilerden sağlar. Bu **parazitik bitkilerde** absorbsiyon yapıcı bir organ gelişmiştir. Bu organ, **hostoriyum** (**emeç**) olarak isimlendirilir. Hostoriyum konukçuyu kuşatarak kök ya da gövdenin iletim dokularından madde alır.

Parazit bitkiler konukçuları ile olan beslenme ilişkilerine göre iki büyük sınıfa ayrılırlar. **Yarıparazitler** fotosentez yapabilir, ancak su ve mineralleri diğer bitkilerin canlı vücutlarından alırlar. Ökseotlarının birkaç cinsi, belki de en bilinen yarı parazit bitkiler arasındadır. Ökseotları yeşil olup fotosentez yaparlar, ancak su ve diğer mineral besin maddeleri için diğer bitkilerde parazit yaşarlar. Fotosentez ürünlerini de, üzerlerinde parazit olarak yaşadıkları bitkilerden sağlayabilirler. Cüce ökseotu (*Arceuthobium americanum*) Birleşik Devletlerin batısındaki ormanlarda ciddi bir parazittir. Bu bitki, yılda 3 milyardan fazla keresteyi yok etmektedir.

**Holoparazitler** tamamen parazit olup fotosentez yapmazlar. Taksonomik ve morfolojik olarak çeşitlilik gösterirler. Cinsaçı ailesi üyeleri gibi bazıları, küçük yaprak kalıntısı ve çiçeklere sahip olup, bitki görünümündedirler (**Şekil 36.13**). Bazı holoparazitlerde yapraklar ve gövdeler bulunmaz. Çünkü bunlar yaşamlarının büyük bir bölümünü yeraltında geçirir ve çiçek oluşturmak için toprak üstüne çıkarlar.

Birkaç parazitik bitkide normalde kloroplast genomunda bulunan genler bulunmaz (kloroplast genomunda kloroplastların geliştiği orijinal endosimbiyonttaki genomdan yalnızca bir kalıntı bulunur; bakınız Kısım 5.5 ve 27.1). Fotosentez için gerekli olan bu genler kaybedilmiştir. Çünkü bu genleri korumayı gerektirecek hiçbir evrimsel baskı yoktur. Dolayısıyla,

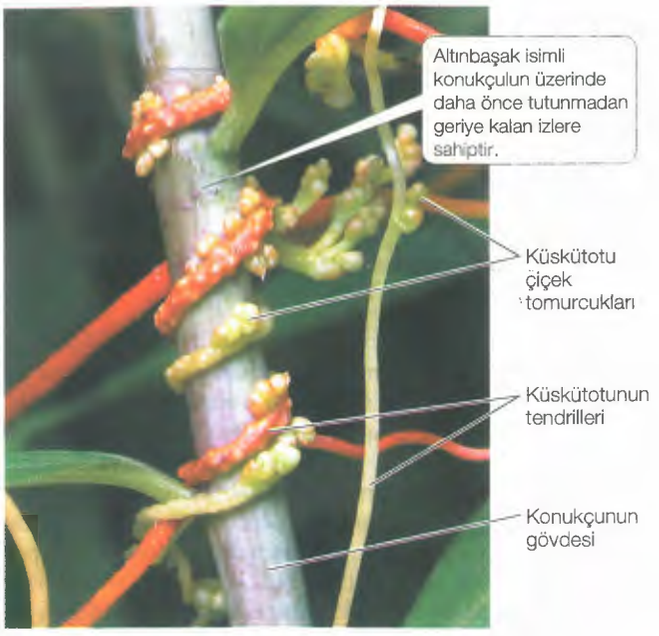
(A) *Dionaea muscipula*



(B) *Drosera rotundifolia*



**36.12 Karnivor Bitkiler** Bazı bitkiler karnivorlar olarak azotça fakir ortamlara uyum sağlamışlardır. (A) Sinekkapan menteşelerini kapatınca, yakalanan böceğin vücudundan azotu alır. (B) Güneş gülü (böcekkapan), böcekleri yapışkan tüyleri üzerinde yakalar. Salgıladığı enzimler leşi dışta sindirir.




**36.13 Parazitik Bir Bitki** Küskütotunun (Cuscuta *genusu*) tendrilleri bir altınbaşak bitkisinin (Solidago *genusu*) gövdesini kuşatır. Parazitik küskütotu; su, şeker ve diğer besin maddelerini konukçu bitkinin yüzeyine giren kök benzeri çıkıntılar aracılığıyla alır.

parazitik yaşam şekli, serbest bir biniş olarak görülse de bazı bitkiler için tek yönlü bir bilet olup, kendi kendine yetmeye dönüş olanağı yoktur.

### Bitki-parazit ilişkileri bitki-fungus ve bitki-bakteri birliklerine benzerlik gösterir

Bitki-bakteri ve bitki-fungus ilişkilerinin her ikisi de iki tür arasında karşılıklı bir sinyali içerir (bakınız Şekil 36.7 ve 36.9). Besin maddelerini elde etmek için parazit bitkilerin de yanlarındaki bitkileri tanımaları gerekir. Ancak bu konukçu bir bitki için dezavantajdır. Parazit bir bitkide ilginç bir mekanizma gelişmiştir. Bu parazit bitki bitkilerin yararlı fungusları cezp etmek için ürettiği kimyasal sinyalleri tanıyabilmektedir.

Bir holoparazit olan *Striga*, Afrika'daki tahıllar için ciddi bir tehdittir (bakınız Bölüm 30'un başındaki açılış hikayesi). Bu bölümde daha önce, arbüsküler fungusların bitki kökleri tarafından strigolaktonlar olarak isimlendirilen bileşiklerle cezp edildiklerin öğrenmiştiniz. *Striga* dahil, benzer moleküllerden biri, bazı parazit bitkilerde çimlenme uyarıcısı olarak 60 yıl önce keşfedilmiştir. Bilimciler bunun bir tesadüf olmadığı kanısındadırlar. Mikorizal ilişki çok eski olup (400 milyon yıllık) ve parazit bitkilerin evriminden önce ortaya çıkmıştır. Bu nedenle, bilim insanları, günümüz *Striga*'larının atalarında bir bileşiği tanıma mekanizması geliştirdikleri ve bu bileşiğin, daha önce topraktaki mikropları cezp etmek için üretildiği, hipotezini öne sürmüşlerdir.

Dolayısıyla, bir *Striga*'da "evrim fırsatçılığının" bir örneği görülmektedir -yani, yeni işlemlerin keşfedilmesinden çok, önceden var olan süreçlerin yeniden kullanılmak üzere tasarlanması. Bu bölümde bu olayla ilk kez karşılaşmış değiliz. *Rhizobium*ların, nodülleri oluşturmak için, arbüsküler fungusların bitki hücresine yerleşmede kullandıkları mekanizmalardan bazılarını kullandıklarını hatırlayınız (Bakınız Şekil 35.10). Bu durum, iki simbiyoz arasında evrimsel bir bağlantının bulunduğunu göstermektedir.

## 36.5 ÖZET

**Karnivor bitkiler besin gereksinimlerini, ilgili maddeleri hayvanlardan alarak karşılarlar. Bu bitkilerin bazıları avlarını yakalamak için hızlı refleksler geliştirmiştirlerdir. Diğer yandan, parazitik bitkiler gereksinimlerinin bir kısmını ya da hepsini diğer bitkilerden sağlar. Aşırı holoparazitler ototrof olarak iş göremezler. Bunlar, fotosentetik makineyi kodlayan kloroplast genlerini kaybetmişlerdir. Parazitik bitkilerden en azından biri, konukçu bitkinin, fungusu cezbetmek için kullandığı sinyal molekülünün aynısına yanıt verir.**

- Karnivor bitkiler hayvanları niçin yerler? **Bakınız s. 767**
- Holoparazitik bitkilerin gereksinimleri, karnivor bitkilerinkinden ne tür bir farklılık gösterir? **Bakınız s. 767**
- Bitki-parazit, bitki–fungus ve bitki-bakteri birlikleri arasında ne tür ortak özellikler bulunur?

## BÖLÜM ÖZETİ

### 36.1 Bitkiler Besin Maddelerini Nasıl Elde Ederler?

- Bitkiler fotosentetik organizmalar olup, organik moleküllerin hepsini karbon dioksit, su ve minerallerden sağlarlar.
- **Mineral besin maddelerini toprak çözeltisinden** elde edilir.
- Kök büyümesi sesil (hareketsiz) olan bitkilerin mineral kaynaklara ulaşmalarını sağlar.
- Asidik ve bazik alanlar gibi toprak içindeki mikro ortamlar kök büyümesinin yönünü etkiler.

### 36.2 Bitkiler Hangi Mineral Besin Maddelerine Gereksinim Duymaktadır?

- Bitkiler **kesinlikle zorunlu** 14 elemente gereksinim duyarlar. Bunlardan altısı **makrobesin elementidir**, sekizi ise **mikrobesin elementidir**. **Eksiklik belirtileri** (semptomları) bir bitkide eksik olan zorunlu elementi gösterir. **İnceleyiniz Tablo 36.1 ve Şekil 36.1**
- Zorunlu elementler , bitkileri herhangi bir elementi içermiyen hidroponik çözeltilerde yetiştirerek keşfedilmiştir. **İnceleyiniz Şekil 36.2 ve 36.3, ANİMASYONLU ÖĞRENME 36.1**

### 36.3 Toprağın Yapısı Bitkileri Nasıl Etkiler?

- **Topraklar** su, hava ve inorganik ve organik maddeleri içerir. Topraklar canlı (biyotik) ve cansız (abiyotik) ögelere sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 36.4**
- Toprak, **horizon** olarak isimlendirilen, iki ya da üç yatay zondan oluşur. Üst toprak **A horizonunun** en üst kısmını oluşturur. Mineraller **üst topraktan süzülmeyle** kaybedilebilir. **Tınlı topraklar**

çok değerli tarım toprakları olup, kum, mil, kil ve organik maddenin uygun karışımlarını içerir. **İnceleyiniz Şekil 36.5**

- Topraklar kayaçların mekanik ve kimyasal **aşınması** sonucu oluşurlar. Kimyasal aşınma sonucunda mineral besin maddeleri **kil** partiküllerine katılır. Bitki döküntüsü ve diğer organik madde **humusu** oluşturmak için parçalanır. Bitkiler bazı mineral besin maddelerini toprak çözeltisi ve kil minerallerinin yüzeyi arasındaki iyon **alışverişi** ile elde ederler. **İnceleyiniz Şekil 36.6**
- Çiftçiler gübreleri topraktaki mineral besin içeriğindeki eksiklikleri gidermek için kullanırlar. Kireç uygulaması asidikleşmeyi tersine döndürür.
- Bitkiler, üzerinde büyüdükleri toprağın pH dahil, çeşitli özelliklerini etkilerler.

## 36.4 Funguslar ve Bakteriler Bitki Kökleri Tarafından Besin Maddesi Alınımını Nasıl Artırırlar?

- Mikoriza, simbiyotik kök-fungus birlikleridir. Bu birlikler, özellikle fosfor olmak üzere, bitkiler tarafından su ve minerallerin absorbsiyonunu arttırırlar. Bitkilerin yüzde 80'inde mikoriza görülür.
- Fungusun **miseli** kök kortek hücrelerini kuşatarak, arbüsküller oluşturur. Arbüsküller, bitki ve fungus arasında besin maddesi alışverişinin yapıldığı bölgelerdir. **İnceleyiniz Şekil 36.7**
- Mikorizanın en erken evresinde, arbüsküler fungusun hifi **strigla**ktonlara doğru büyür. Strigolaktonlar bitki kökleri tarafından üretilen bileşiklerdir.
- Bazı **azot fikse eden bakteriler** toprakta serbest yaşar; diğerleri ise bitki köklerinde **bakteroidler** olarak simbiyotik yaşar. **Azot fiksasyonunda**, azot gazı ($N_2$) **nitrojenaz** tarafından katalizlenen bir reaksiyonla amonyağa( $NH_3$) ya da amonyum iyonlarına ($NH_4^+$) indirgenir. **İnceleyiniz Şekil 36.8**
- Nitrojenaz anaerobik koşullara, kök **nodüllerindeki** bakteroidler ise oksijene gereksinim duyar. Gereksinim duyulan oksijeni **leghemoglobin** sağlar.
- Bir kök nodülünün oluşması için bir baklagilin kök sistemi ve **rhizobium** arasındaki ilişki kurulması gerekir. **İnceleyiniz Şekil 36.9**
- Kök nodülleri ve arbüsküllerin oluşumundaki birkaç basamak benzerlik gösterir ve olasılıkla bu basamaklarda bazı bitki genlerine gereksinim duyulur. **İnceleyiniz Şekil 36.10**
- Tarımda, biyolojik azot fiksasyonunun ticari azot gübrelerle desteklenmesi gerekir. Bu gübreler Haber işlemi ile üretilirler.
- Bitkiler ve bakteriler **küresel azot döngüsünde** karşılıklı etkileşirler. Küresel azot döngüsü azot içeren moleküllerin bir dizi indirgenme ve oksitlenmesini içerir. **İnceleyiniz Şekil 36.11 ve WEB AKTİVİTESİ 36.1**
- Bakterilerin yaptığı **nitrifikasyon** sonucunda amonyum toprakta nitrata dönüştürülür. **Nitrat** bitkinin enzimlerince **indirgenir.** Bu enzimler bitkilerin kendilerine ait azotlu bileşikleri üretmesini sağlar. Hayvansal atıklar ve ölü organizmalardaki azot **denitrifikasyonla** atmosfere geri verilir.

## 36.5 Karnivor ve Parazitik Bitkiler, Dengeli Bir Diyet Nasıl Elde Ederler?

- **Karnivor bitkiler** düşük azot kaynağını, böcekler ya da diğer küçük hayvanlarla beslenerek, destekleyen ototroflardır.
- **Parazitik bitkiler,** su, mineral ve fotosentez ürünlerine olan gereksinimlerini diğer bitkilerden giderirler.
- Ökseotu gibi **yarıparazitler (hemiparazitler)** fotosentez yapabilir. Aşırı **holoparazitler** okzotroflar olarak iş göremezler. Çünkü fotosentetik aygıtının (artık, gereksinim duymadıkları) bileşenlerini kodlayan kloroplast genlerini yitirmişlerdir.
- Bir strigolakton -bitkilerin mikorizal fungusları cezbetmek için kullandıkları aynı gruptan bir bileşik- *Striga* dahil, bazı parazit bitkilerin çimlenmesini de uyarır.
- Bilim insanları günümüzde yaşayan *Striga*'nın atalarında bir mekanizmanın geliştiğini öne sürmüşlerdir. Buna göre, *Striga*, bitkilerin daha önce arbüsküler mikorizayı cezp etmek için kullandıkları bir bileşiği tanımlayabilmektedir.

# DENEME TESTİ

1. Makrobesin maddeleri,
   *a.* mikrobesin elementlerinden daha zorunlu oldukları için bu şekilde isimlendirilirler.
   *b.* diğerlerinin yanı sıra, mangan, bor ve çinkoyu içerir.
   *c.* katalizörler olarak iş görürler.
   *d.* 1 kg bitki kuru maddesi başına en az 1 gramlık bir derişimde gereklidir.
   *e.* fotosentezle elde edilirler.

2. Aşağıdakilerden hangisi bitkiler için zorunlu bir element *değildir*?
   *a.* Potasyum
   *b.* Magnezyum
   *c.* Kalsiyum
   *d.* Kurşun
   *e.* Fosfor

3. Gübreler,
   *a.* genellikle N-P-O yüzdeleri olarak belirtilir.
   *b.* kültür bitkilerinin sıkça uzaklaştırılması halinde gerekmez.
   *c.* toprak için gerekli mineralleri iyileştirirler.
   *d.* bitkiler için karbon, hidrojen ve oksijen sağlamak için gereklidirler.
   *e.* topraktaki zararlıları yok etmek için gereklidirler.

4. Tipik bir toprakta,
   *a.* üst toprak süzülmeyle mineralleri kaybetme eğilimindedir.
   *b.* dört ya da daha fazla horizon bulunur.
   *c.* C horizonu genellikle tınlı topraktan oluşmuştur.
   *d.* ölü ve ayrışan organik madde bu horizonunda toplanır.
   *e.* daha fazla kil, daha fazla hava boşluğu ve dolayısıyla köklere daha fazla oksijen sağlanması anlamına gelir.

5. Aşağıdakilerden hangisi arbüsküler için *geçerli* değildir?
   *a.* Bitkiler ve funguslar arasındaki eski birliklerdir.
   *b.* Bitkilerin etkili kök alanlarını genişleterek bitkinin su alınımını arttırırlar.
   *c.* Bitkiler için fikse edilmiş önemli azot kaynağıdırlar.
   *d.* Bitkiler için önemli fosfor kaynağıdırlar.
   *e.* Karasal bitkilerin çoğunda bulunurlar.

6. Azot fiksasyonu,
   *a.* yalnızca bitkiler tarafından gerçekleştirilir.
   *b.* azot gazının oksidasyonudur.
   *c.* nitrojenaz enzimi tarafından katalizlenir.
   *d.* tek basamaklı bir kimyasal reaksiyondur.
   *e.* $N_2$'nin çok reaktif bir madde olması nedeniyle gerçekleşir.
7. Nitrifikasyon,
   *a.* yalnızca bitkiler tarafından gerçekleştirilir.
   *b.* amonyum iyonlarının nitrat iyonlarına indirgenmesidir.
   *c.* nitrat iyonlarının azot gazına indirgenmesidir.
   *d.* nitrojenaz enzimi tarafından katalizlenir.
   *e.* topraktaki bazı bakteriler tarafından katalizlenir.
8. Hem arbüsküllerin hem de kök nodüllerinin oluşumunda aşağıdakilerden hangisi ilk basamağı oluşur?
   *a.* bir fungus tarafından bir bitkinin kuşatılması
   *b.* bir bakteri tarafından bir bitkinin kuşatılması
   *c.* kökler tarafından üretilen strigolaktonların mikrop tarafından tanımlanması
   *d.* Kök hücreleri kuşatılır, ancak bitki ve mikrobun hücre içeriği arasında doğrudan temas yoktur.
   *e.* Kök hücreleri kuşatılır ve bitki ve mikrobun hücre içeriği arasında doğrudan temas vardır.
9. Aşağıdakilerden hangisi bir parazittir?
   *a.* Sinekkapan
   *b.* Su ibriği
   *c.* Güneş gülü
   *d.* Küsküta
   *e.* Tütün
10. Bütün karnivor bitkiler,
    *a.* parazittirler.
    *b.* karbon kaynağı olarak hayvanlara bağımlıdırlar.
    *c.* fotosentez yapamazlar.
    *d.* tek fosfor kaynağı olarak hayvanlara bağımlıdırlar.
    *e.* gerekli azotun bir kısmını hayvanlardan karşılarlar.

## TARTIŞMA

1. Belirli bir elementin zorunlu olup olmadığını belirleme yöntemi bir asırdan daha uzun bir süredir bilinmektedir. Bu yöntemler çok iyi bilinmesine karşın, bazı elementlerin zorunlulukları neden çok yeni öğrenilmiştir?
2. Eğer bir sinekkapan topraktaki sülfatın açlığını çeker ve bu nedenle sistein ve methionin amino asitlerini sentezleyemezse protein eksikliğinden ölür mü? Açıklayınız.
3. Topraklar dinamik sistemlerdir. Toprak yıllarca nispeten kurak kaldıktan sonra tarım yapmak için aşırı sulanırsa ne tür değişiklikler görülebilir? El değmemiş bir yaprak döken orman kesilir ve her yıl hasat edilen kültür bitkisi ile yer değiştirirse toprakta ne tür değişiklikler oluşur? Ülkeler aynı adayı paylaşsalar da, tayfunlar Dominik Cumhuriyeti'nde değil, neden Haiti'de genellikle yaşam kayıplarına daha fazla neden olmaktadır?
4. Önemli pozitif yüklü iyonlar kil partikülleri tarafından toprakta tutulur. Ancak, aynı önemde olmak üzere, negatif yüklü iyonlar toprak derinliklerindeki B horizonuna süzülür. Süzülme toprakta neden bir elektrik dengesizliğine neden olmaz? (İpucu: suyun iyonlaştığını düşünün.)
5. Bilindiği gibi, Dünya biyosferi azot fikse eden birkaç prokaryot türünün varlığına bağımlıdır. Bu türlerden bir ortadan kalkarsa ne olmasını beklersiniz? Eğer hepsi ortadan kalksaydı?
6. Holoparazitik bitkiler ototrofik bir yaşam şekli için gerekli morfolojik ve genetiksel pekçok özelliği kaybetmişlerdir. Evrimsel açıdan, bunun nasıl oluştuğu hakkında ne söylenebilir? (İpucu: seçilim baskısını düşünün.)

## EK ARAŞTIRMA

Çalımsı görünümlü olan (sürgünleri yabani tip bitkilerinkinden çok daha fazla dallanmış) *Arabidopsis* bitkisinin bazı mutantları strigolaktonlar için gerekli bir gendeki mutasyon nedeniyle strigolaktonları üretemez. Eğer bir araştırıcı strigolaktonları bitkilere uygularsa, bu bitkiler normal büyümektedirler. Bu deney, bitki büyümesinde strigalaktonların rolüne ilşkin ne tür bir bilgi vermektedir? Bu, arbüsküler ve parazitik bitkilerde sinyallerle ilgili hikâyeye ne tür bir katkı yapar?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com SİTESİNİ ZİYARET EDİNİZ)

**Nikel bitki büyümesi için zorunlu bir element midir?** Çalımsı görünümlü olan (sürgünleri yabani tip bitkilerinkinden çok daha fazla dallanmış) *Arabidopsis* bitkisinin bazı mutantları strigolaktonlar için gerekli bir gendeki mutasyon nedeniyle strigolaktonları üretemez. Eğer bir araştırıcı strigolaktonları bitkilere uygularsa, bu bitkiler normal büyümektedirler. Bu deney, bitki büyümesinde strigalaktonların rolüne ilşkin ne tür bir bilgi vermektedir? Bu, arbüsküler ve parazitik bitkilerde sinyallerle ilgili hikâyeye ne tür bir katkı yapar?

# 37 Bitki Büyümesinin Düzenlenmesi

## Bitki gelişimini düzenleyerek milyonların yaşamının kurtarılması

Tıpta Nobel Ödülü verildiği halde uygulamalı biyolojinin diğer bir dalı olan tarımda verilmemektedir. Bu, bitki biyolojisinin önemsiz olduğundan değil, bu ödülüde verenin isteğinde bunun belirtilmemiş olmasındandır. Ancak bu alanda bir Nobel Ödülü verilmiştir: bitki genetikçisi Norman Borlaug milyarca insanın hayatını kurtardığı belirtilen buğday üzerindeki araştırmaları nedeniyle Nobel Ödülünü almıştır. Biyologlar, artan nüfusa daha fazla besin üretmek için çiftçilere yardım ederek, bitki başına daha fazla dane (daha fazla ürün) üreten kültür bitkileri geliştirmişlerdir. Ancak, bir bitki pekçok tohum ürettiğinde, yukardan dikine gelen yük gövdenin kıvrılmasına, hatta kırılmasına neden olabilir. Bu durum tohumların hasat edilmesini imkansızlaştırır: bir kısmı önceden filizlenmiş tohumları yerden toplasaydınız, aileniz için yeterli besin elde etmenin ne kadar zor olacağını, bir düşünün.

Birleşik Devletler ordusu, 1945'te, II. Dünya savaşı sırasında yenilen Japonya'yı geçici olarak işgal etti. Savaş sırasında, bir ada ülkesi olan Japonya kuşatıldı ve besin ithal edemedi. Japonlar insanlarını beslemek için yeterli tahılı nasıl yetiştirebilmişlerdir? Bu sorunun yanıtı tarlalarda aranmalıdır: Japonlar, çeltik ve buğdayın yeni ırklarını geliştirmişlerdir. Bu ırklar, kıvrılmayan ve kırılmayan, verimliliği yüksek daneleri taşıyabilen kısa ve kuvvetli gövdeye sahiptiler. Bu yenilik Birleşik Devletlerin önde gelen tarım danışmanının üzerinde önemli bir etki yaratmış ve Japon ırklarının tohumları Birleşik Devletlere geri verilmiştir.

On yıl sonra, o sırada Meksika'da çalışan Borlaug genetik çaprazlamalara başlamıştır. Bu amaçla Japonya'nın yarı cüce bir buğday bitkilerini hızlı büyüyebilen, çeşitli iklimlere uyum sağlayabilen ve fungus hastalıklarına dirençli varyeteleri ile çaprazlamıştır. Bunun sonucunda, ilk olarak Meksika ve daha sonra ise 1960'tan beri Hindistan ve Pakistan'da rekor ürün veren genetik ırklar elde edilmiştir. Yaklaşık aynı zamanlarda, benzer bir stratejiyi kullanan Filipinlerdeki bilim insanları aynı başarılı sonuçlar veren yarı cüce çeltik çeşitleri geliştirmişledir. Açlık sınırında yaşayan insanlar şu an yeterli besin üretebilmek-



**Norman Borlaug** Yarı cüce buğday tarlasında görülen bitki genetikçisi Norman Borlaug, bir genetik melezleme programı gerçekleştirmiştir. Bu melezleme programı sonucunda yüksek ürün veren çeşitler elde edilmiş ve milyonlarca insan açlıktan kurtarılmıştır.



**Yarı-Cüce Pirinç** Pirincin kısa boylu çeşidi, uzun boylu çeşitlere (sağda) göre, daha fazla dane üretir. İkisinin arasındaki farklılık uzun boylu çeşidin gibberellin hormonuna yanıt verebilmesidir.

tedirler. Diğer Ülkerlerden yapılan besin yardımına bağımlı ülkeler, şu an fazlasını ihraç edebilecek kadara çok tahıl üretmektedirler. Bu yarı-cüce tahılların geliştirilmesi "Yeşil Devrim" olarak isimlendirilmiştir.

Bilim insanları, yarı cüce buğday ve çeltik çeşitlerinin kısa gövdeli olduklarını yeni keşfetmişlerdir. Normal bitkilerde, gibberellin olarak isimlendirilen bir hormon gövde uzamasını uyarır. Ancak, gibberellin, yarı cüce bitkilerde sinyal iletim mekanizmasını etkiler. Bunun sonucu gövde hücreleri gibberelline yanıt vermez ve büyüme zayıflar. Sayısız insanın hayatı bu hormonun sinyal iletiminin bozulmasıyla kurtarılmıştır.

**BU BÖLÜMDE** çiçekli bir bitkinin yaşamı ve gelişimle ilgili basamaklar hakkında kısa bir bilgi vereceğiz. Çevresel uyarıların özelliklerini, fotoreseptörleri ve bitkinin büyüme ve gelişimini düzenleyen hormonları (gibberellin dahil) inceleyeceğiz. Aynı zamanda bu farklı unsurlar arasındaki roller ve bu rollerin etkileşimleri ele alacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


**37.1** Bir Bitki Nasıl Gelişir?
**37.2** Gibberellinler Ne Tür Roller Oynarlar?
**37.3** Oksin Ne Tür bir Rol Oynar?
**37.4** Sitokininler, Etilen ve Brassinosteroidlerin Etkileri Nelerdir?
**37.5** Fotoreseptörler Bitki Büyümesinin Düzenlenmesinde Nasıl Yer Alırlar?


# 37.1 Bir Bitki Nasıl Gelişir?

Bölüm 34'te açıklandığı gibi bitkiler gereksinim duydukları besinleri toprağın altında ve üstünde aramaları gereken, hareketsiz organizmalardır. Bitkilerin büyüme ve üremek için gereksinim duydukları kaynakları elde edebilmesini en üst düzeye çıkaran özellikler aşağıda verilmiştir:

- *Meristemler.* Bitkiler kalıcı kök hücre (farklılaşmamış, sürekli bölünen hücreler) topluluklarına sahiptirler. Bunlar bitkilerin yaşamları boyunca büyümelerini sürdürmelerini sağlarlar (bakınız Kısım 34.4).
- *Embriyo sonrası organ oluşumu.* Hayvanların aksine, bitkiler yaşamları poyunca yapraklar ve çiçekler gibi yeni organlar oluşturabilirler.
- *Büyümenin farklılaşması.* Bitkiler içerdikleri kaynakları en fazla yararlanacakları organların büyümesini attıracak şekilde dağıtırlar; örneğin, güneş ışığını toplamak için daha fazla yaprak, su ve mineralleri elde etmek için ise daha fazla kökler.

Bitkilerin büyüme olgusundan en üst düzeyde avantaj sağlamak için çevrelerini sürekli izlemeleri ve büyümelerini yeniden yönlendirmeleri gerekir. Normal koşullarda, bir bitkinin çevresi asla tamamen kararlı değildir. Örneğin, ışık miktarı gündüzden geceye ve bir mevsimden diğerine değişiklik gösterir. Bunun yanında, diğer bitkiler çoğunlukla ışığın bulunduğu ortamda ışık için rekabet ederler. Bu nedenle bitkilerin bu değerli kaynak için komşularıyla rekabet edebilmek için büyümelerini düzenlemeleri gerekir. Bu bölümde göreceğiniz gibi, çevrelerini algılamak ve uygun büyüme yanıtları başlatmak için bitkiler bazı mekanizmalar geliştirmişlerdir.

Bir bitkinin *gelişimi*- bitkinin yaşamı boyunca gerçekleşen ardışık değişiklikler dizisi- pekçok yolla düzenlenir. Bitki büyüme ve gelişiminin düzenlenmesinde kilit faktörler aşağıda verilmiştir:

- Gün uzunluğu gibi çevresel faktörler
- Bir bitkinin çevresel uyarıları algılamasını sağlayan *reseptörler*. Işık absorblayan fotoreseptörler ve patojenlerin varlığının sinyalini ileten kemoreseptörler gibi (bakınız Bölüm 39)
- *Hormonlar*- reseptörler tarafından algılananlar dahil, çevresel uyarıların etkilerine aracılık eden kimyasal sinyaller.
- Gelişimle ilgili biyokimyasal reaksiyonları katalize eden düzenleyici proteinler ve enzimleri kodlayan bitki *genomu*

Bu düzenleyici mekanizmaları bu bölümde daha sonra inceleyeceğiz. Öncelikle bitki gelişiminin –tohumdan tohuma-

ilk basamaklarını ve bu başmaklara rehberlik eden içsel ve dış uyarıları görelim.

### Gelişimin ilk evresinde tohum çimlenerek büyüyen bir fide oluşturur

Eğer bir tohumda, koşullar uygun olduğunda bile, gelişimle ilgili aktivite askıya alınmışsa, tohumun **dormant** (uyku halinde) olduğu söylenir. Dormanside olan tohumlar bölünmezler, hacimlerini arttırmazlar ya da farklılaşmazlar. Embriyonun gelişmeye başlaması için, tohumda Dormansinin bu kısımda tartışılan mekanizmalardan biri tarafından kırılması gerekir.

Tohum çimlenmeye başladıkça -fide oluşturmak için- su alır. Daha sonra büyüyen embriyo, tohumda depolanmış polisakkaritleri, proteinleri ve yağları - parçalayarak gelişimi için kimyasal yapı taşlarını – karbonhidrat, amino asitler ve lipid monomerleri- elde eder. Daha sonra göreceğimiz gibi, bazı bitki embriyoları bu kaynakların taşınmasını yöneten hormonlar salgılarlar. **Radikula** (embriyonik kök) tohumdan çıktıktan sonra çimlenme tamamlanır. Bundan sonra bitki **fide** (**genç bitki**) olarak isimlendirilir.

Eğer tohum yeraltında çimlenirse, yeni fidelerin hızla uzamaları (doğru yönde) ve yaşamlarının bir bölümünü karanlıkta ya da loş ışıkta geçirmeleri gerekir. Gelişimin bu evresini bir dizi fotoreseptörün yönetmesi ve fideleri ışıkta büyümeye hazırlaması gerekir.

Sürgün gelişiminin başlangıç evreleri çiçekli bitkilerde değişiklikler gösterir. **Şekil 37.1**'de monokotiller ve dikotillerde sürgün gelişiminin özellikleri gösterilmiştir.

### Çevresel uyarılar tohum çimlenmesini başlatabilir

Bazı bitki türlerinin tohumları olgunlaştıktan hemen sonra çimlenebilir. Bu tohumların çimlenme için gerek duydukları tek şey sudur. Ancak, pekçok türün tohumu olgun evrede dormanttır. Tohumun saklanması ve dormansi haftalar, aylar, yıllar ya da hatta, Bölüm 29'un açılış hikayesinden de anlaşılacağı gibi, asırlarca sürebilir: 2005'te bir botanikçi İsrail'de Masada'da 2000 yıllık bir tohum ambarından bir hurma tohumunu çimlendirebilmiştir. Tohumda dormansiye neden olan mekanizmalar çok sayıda ve çeşitlidir, ancak bunlardan üçü çok stratejiktir:

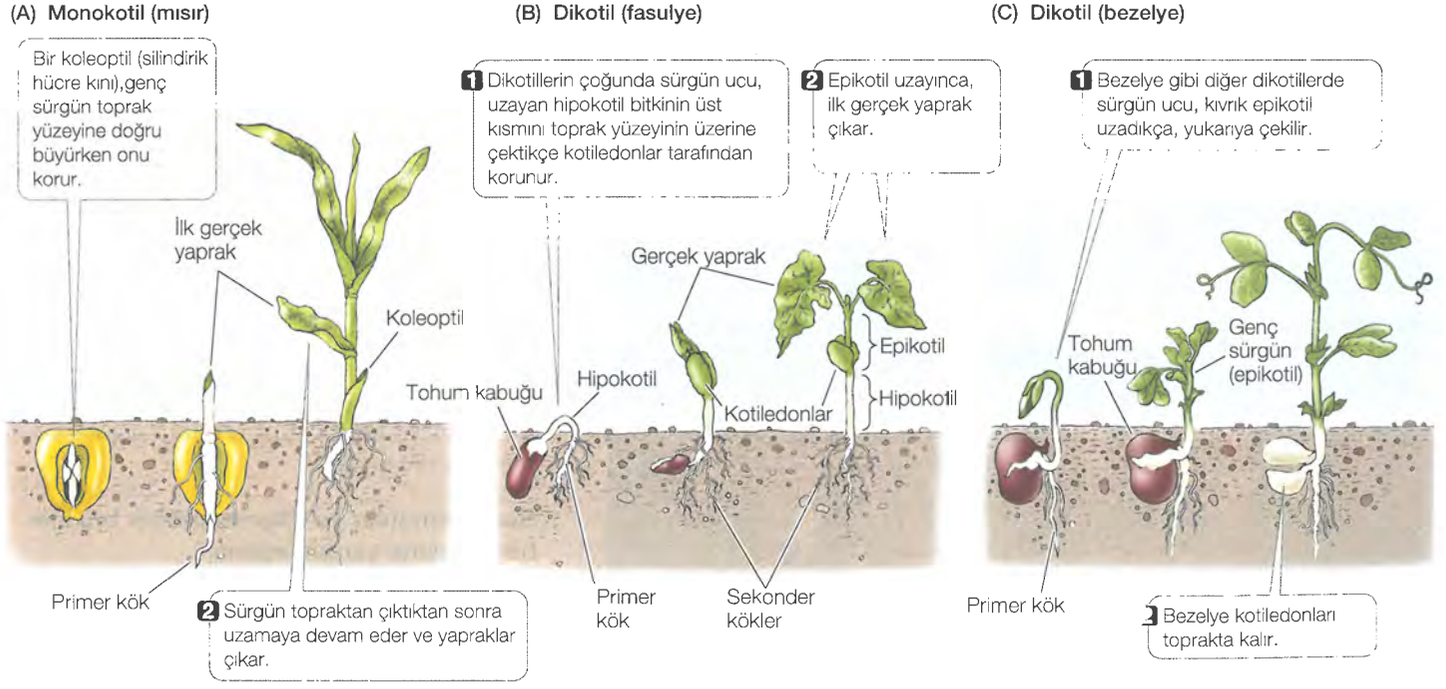
- Geçirimsiz bir tohum kabuğu ile embriyonun *su ve oksijen alınımının engellenmesi*
- Sert bir tohum kabuğu ile *mekanik bir sınırlandırma* oluşturulması
- Çimlenmenin *kimyasal olarak* engellenmesi

Tohumda dormansinin çimlenme başlamadan önce kırılması gerekir. Tohum kabukları geçirimsiz olan tohumlarda dormansi kabuğun aşınması halinde kırılabilir. Örneğin, bir tohum bir akarsuyun yatağından yuvarlanırken ya da bir hayvanın sindirim sisteminden geçerken aşınabilir. Toprak mikroorganizmalarının yapabildikleri gibi, dondurup ve çözündürmeye dayalı döngüler de tohum kabuğunu geçirgen hale getirebilir. Yangın, tohum kabuklarındaki suya geçirimsiz mumu eritip, suyun embriyoya ulaşmasını sağlayarak tohumda dormansiyi sonlandırabilir. Yangın ayrıca tohum

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web aktivitesi 37.1 • Monokotil Sürgünün Gelişimi** VE **Web Aktivitesi 37.2 • Dikotil Sürgünün Gelişimi**

**37.1 Erken Sürgünün Gelişim Modelleri** (A) Çimenlerde ve diğer bazı monokotillerde, büyüyen sürgünler toprak yüzeyine ulaşılıncaya kadar koleoptiller tarafından korunur. (B) Dikotillerin çoğunda, sürgünün büyüme noktası kotiledonların içinde korunur. (C) Bazı dikotillerde, kotiledonlar toprakta kalır ve uç kısım gerçek yapraklar tarafından korunur.



kabuğunu kırarak mekanik kısıtlamayı da ortadan kaldırır. Yıkama –uzun süre suya tutarak suda çözünebilir kimyasalların parçalanması ve difüzyonla uzaklaşması– dormansiyi kırmanın bir diğer yoludur.

### Tohum dormansisi adaptasyon açısından avantajlıdır

Tohumda dormansinin potansiyel avantajları nelerdir? Pekçok bitki türü, uygunsuz koşullar sırasında dormansiye girer. Koşullar büyüme için uygun olduğunda çimlenmeyi başlatır. Örneğin, bazı tohumlar çimlenmeden önce uzun bir soğuk döneme (kış) gereksinim duyarlar. Bunu yaz sonundaki kurak günlerde çimlenmeyi önlemek için yaparlar. Diğer tohumlar, muamele edilme şekillerine bağlı olmaksızın, belli bir süre geçmeden çimlenmezler. Bu strateji, diğerleriyle birlikte, tohumlar ana bitkinin üzerindeyken çimlenmeyi önler. Tohumları çimlenmek için yangına gereksinim duyan bitkiler, diğer bitkilerle rekabet etmemek için bir bölge yangın sonucu tamamen çıplaklaşınca çimlenirler. Dormansi ayrıca tohumların uzun mesafelere yayılmasına ve dolayısıyla bitkilerin yeni bölgelere yerleşmelerine de yardımcı olur.

Bazı tohumlarda dormansi ışık uygulamasıyla kırılır. Toprağın yalnızca yüzeyinde ya da yüzeyin yakınında çimlenen bu tohumlar genel olarak küçük ve az miktarda besin kaynağına sahiptirler. Bu tür tohumlardan oluşan fideler toprağın derinliklerinde çimlenmeleri halinde ışığa ulaşmak için yeterli besin içermezler. Bunun aksine, diğer bazı tohumların çimlenmesi ışık tarafından engellenir; bu tohumlar yalnızca derine gömüldüklerinde çimlenirler. Işık tarafından engellenen tohumlar çoğunlukla büyük olup bol besin depolarlar.

Dormansi aynı zamanda uygun ekolojik yerleşimlerde bir tohumun çimlenmesini artırabilir. Örneğin, bazı servi ağaçları durgun suda büyürler ve tohumları, yalnızca çimlenme engelleyicileri suyla yıkandığında, çimlenirler (**Şekil 37.2**).



**37.2 Dormansinin Kırılması** Nemli ya da sulu ortamlara uyum sağlamış bir ağaç olan kel servinin tohumları ancak suyla yıkandıktan sonra çimlenir. Bu, tohumların büyümek için uygun bir yerde çimlenmesini sağlar.

### Tohum çimlenmesi suyun alınması ile başlar

Tohumlar dormansi kırılınca ve çevre koşulları uygun olunca çimlenmeye başlar. Çimlenmede birinci basamak **imbibisyon** (*imbibe*, "içmek" demek) olarak isimlendirilir. Dormant bir tohum çok az su içerir; yüzde 80 ila 95 su içeren diğer bitki kısımları ile karşılaştırıldığında, bir tohumun ağırlığının yalnızca yüzde 5'i ila 15'i sudur. Tohumlar aynı zamanda selüloz ve nişasta gibi polar moleküller içerirler. Bu maddeler polar su moleküllerini çeker ve onlara bağlanırlar. Bunun bir sonucu olarak bir tohumun su potansiyeli çok negatiftir (bakınız Kısım 35.1) ve eğer tohum kabuğu geçirgen ise suyu alacaktır. Hacimlerini birkaç kat artıran tohumları imbibisyona uğratarak yaratılan kuvvet tohum su potansiyelinin büyüklüğünü gösterir. Dulavratotunun tohumlarını imbibisyona uğratılması 1.000 atmosferlik bir basınç yaratabilir (inç başına yaklaşık 100 kilopaskal ya da 15.000 pound)!

Bir tohum su aldıkça, metabolik değişiklikler geçirir: enzimler su alınımına bağlı olarak aktifleşirler, RNA ve daha sonra proteinler sentezlenir, hücresel solunum hızı artar ve diğer metabolik yollar aktifleştirilir. Pekçok tohumda, çimlenmenin erken evrelerinde hücre bölünmesi döngüsü başlamaz. Bunun yerine, büyüme yalnızca önceden oluşmuş hücrelerin genişlemesi sonucu oluşur. DNA yalnızca, radikula büyümeye başlayıp tohum kabuğunu parçaladıktan sonra sentezlenir.

### Embriyonun kaynakları kullanması gerekir

Embriyonun, metabolik aktivitelerine enerji sağlamak için tohumda biriktirilmiş enerji kaynaklarını ve ham maddeleri kullanmaları gerekir. Genç bitkiler fotosentez yapıncaya kadar **kotiledonlarda** ya da **endosperm** (özelleşmiş besin dokusu)'de depolanmış bu kaynaklara bağımlıdır (bakınız Şekil 37.1). Buğday gibi pekçok tohumda başlıca enerji ve karbon kaynağı nişastadır. Ayçiçeği gibi diğer tohumlar yağları depolar. Tohumların aminoasit rezervleri serbest aminoasitlerden çok, proteinlerdir.

Kullanılmadan önce, nişasta, lipitler ve proteinlerin embriyonun büyümesini desteklemek için enzimler tarafından parçalanması gerekir. Nişastanın parçalanması sonucu oluşan glukoz enerji metabolizması, selüloz ve diğer çeper bileşenlerinin sentezinde kullanılır. Depolanmış amino asitlerin parçalanması embriyoya kendi proteinlerini sentezlemek için amino asit sağlar. Lipitler gliserol ve yağ asitlerine parçalanır. Bu ikisi de enerji için metabolize edilir. Aynı zamanda, gliserol ve yağ asitleri de glukoza dönüştürülerek yağ depolayan bitkilerin büyüme için gereksinim duydukları bütün yapıtaşlarını üretmelerini sağlar.

### Bazı hormonlar ve fotoreseptörler bitkinin büyümesine yardım ederler

Bitki gelişiminin başlangıç evreleri bitkinin büyümesinin çok sayıda iç ve dış uyartıdan etkilendiğini göstermektedir. Bu uyartılara karşı bir bitkinin verdiği yanıtlar iki tip düzenleyici

(regülatör) tarafından başlatılır ve sürdürülür: *hormonlar* ve *fotoreseptörler*.

**Hormonlar**, üretildikleri yerden uzakta, çok düşük konsantrasyonlarda iş gören düzenleyici moleküllerdir. Vücutlarının içindeki, özel hücrelerde, her bir hormonu üreten hayvanların aksine, bitkilerde çok çeşitli hücreler hormonları üretirler. Her bir bitki hormonu birden fazla düzenleyici rol oynar. Dolayısıyla bitki gelişiminin birkaç yönünü etkileyebilir (Tablo 37.1). Bu hormonlar arasındaki ilişkiler karmaşık olabilir. Birkaç hormon fide aşamasından erginlik evresine kadar bitki büyümesini düzenler. Diğer hormonlar herbivorlara ve mikroorganizmalara karşı bitki savunmasında yer alırlar (Bölüm 39'da tartışılmıştır).

Hormonlar gibi **fotoreseptörler** de bitkilerde gelişim ile ilgili pekçok süreçte yer alırlar. Bununla birlikte, küçük moleküller olan bitki hormonlarının aksine, bitki reseptörleri proteinlerle birleşmiş olan *pigmentlerden* (ışığı absorblayan moleküller) oluşur. Işık doğrudan fotoreseptörler üzerinde etkili olur. Fotoreseptörler de, genç bir fidenin çimlenerek topraktan çıkmasında olduğu gibi, ışığa verilmesi gereken gelişimle ilgili yanıtları düzenler.

### Sinyal iletim yolları bitki gelişiminin bütün evrelerinde yer alır

Diğer organizmalar gibi, bitkiler de *sinyal iletim yollarını* yaygın olarak kullanırlar. Sinyal iletim yolları bir hücrenin bir uyarıya karşı bir yanıt vermesini sağlayan biyokimyasal reaksiyonlar dizisidir (bakınız Bölüm 7). Bitki gelişimi ile ilgili sinyal iletiminde hücre genel olarak bir reseptör (bir hormon ya da ışık için) ve bir sinyal iletim yolu içerir. Protein kinaz reaksiyon serileri diğer organizmalarda olduğu gibi, bitkilerde sinyallere verilen yanıtları çoğunlukla artırır (Bakınız Şekil 7.12). Bu bölümün geri kalan kısmında bitki sinyal iletim aşamalarını daha ayrıntılı inceleyeceğiz.

Bitki gelişimini hangi uyarılar düzenlerse düzenlesin, sonunda bitki gelişiminin sınırlarını bitkinin genomu belirler. Genom bir master planını kodlar, ancak yorumlanması çevre koşullarına bağlıdır. Biyologlar birkaç on yıl bitki gelişimini kontrol eden hormonlar ve fotoreseptörleri belirlemeye odaklanmışlardır. Ancak moleküler genetikteki son gelişmeler sinyal iletimi gibi gelişimi düzenleyen işlemlerin belirlenmesini sağlamıştır.

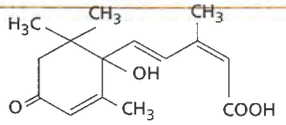
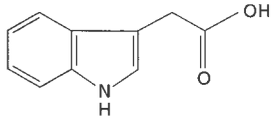
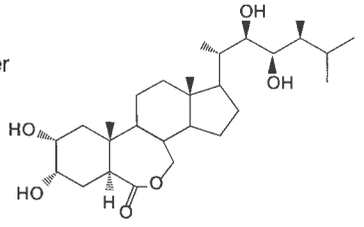
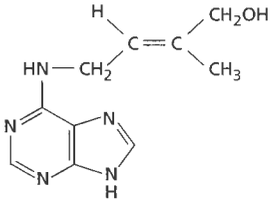
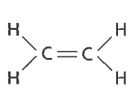
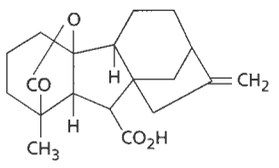
### *Arabidopsis thaliana* üzerinde yapılan çalışmalar bitki sinyal iletimindeki bilgilerimizi artırmıştır

Bitki büyüme ve gelişiminin anlaşılmasındaki son gelişmelerin çoğu *Arabidopsis thaliana* üzerinde yapılan çalışmalardan elde edilmiştir. *A. thaliana* hardalgiller familyasının bir üyesidir. Bu bitki araştırıcılar tarafında model organizma olarak kullanılmaktadır. Çünkü bu bitkinin yapısı ve tohumları küçük, çekirdek genomu çoğunlukla bir çiçekli bitki için küçük (125 milyon baz çifti) olup çimlendikten sonra haftalar içerisinde çok sayıda tohum (bitki başına 10.000'e kadar olabilen) üretebilmektedir. Bundan başka, genomunun (çekirdek, plastid ve mitokondriyal) gen dizisi tamamen belirlenmiş olup, araştırıcılar bitkide bütün genleri değerlendirebilmektedir.

Bölüm 19'da genetiğin gelişim sırasında, gelişimin basamaklarının tanımlanmasında nasıl kullanılabildiğini görmüştük. Bu deneylerin konularını hatırlayacaksınız: *Belli bir biyokimyasal süreç ile ilgili bir mutasyon gelişimle* ilgili bir *olayı bozar-*

## TABLO 37.1

### Bitki Büyüme Hormonları

| HORMON | YAPI | TİPİK AKTİVİTELER |
|---|---|---|
| Absisik asit* |  | Tohumun dormansiye girmesini sağlar; stomaları kapatır |
| Oksin (örneğin indol-3-asetik asit) |  | Gövde uzamasını, adventif kök gelişimini ve meyve büyümesini teşvik eder; aksiler (yanal) tomurcuk büyümesini, yaprakta absisyonu ve kök uzamasını engeller |
| Brassinosteroidler |  | Gövde ve polen tüpü uzamasını artırırlar; iletim dokusu farklılaşmasını teşvik ederler. |
| Sitokininler |  | Yaprak senesensini engellerler; hücre bölünmesi ve aksiler (yanal) tomurcuk büyümesini teşvik ederler, kök büyümesini etkilerler. |
| Etilen |  | Meyve olgunlaşmasını ve yaprak absisyonunu teşvik ederler; gövde uzamasını ve gravitropizmayı engellerler. |
| Gibberellinler |  | Tohum çimlenmesi, gövde büyümesi ve meyve gelişimini teşvik ederler; kış dormansisini kırarlar; çimen tohumlarında besin depolarını harekete geçirirler. |

*Bkz. BÖLÜM 38.

*sa, biyokimyasal sürecin gelişimle* ilgili olay için önemli olması gerekir. Benzer şekilde, genetik, bitkilerde reseptörün aktifleşmesi ve sinyal iletimi ile ilgili yolların analiz edilmesinde kullanılabilir: Eğer bir mutant ırkta, uygun bir sinyal oluşmazsa, mutant genin sinyal iletim sürecinde yer alması gerekir. Mutant genin haritalanması ve moleküler fenotipinin belirlenmesi sinyal iletiminin anlaşılmasının başlangıcıdır.

**Şekil 37.3**'de, bir bitkide sinyal iletim yolunda yer alan genlerin tanımlanmasına ilişkin bir teknik gösterilmiştir. **Genetik tarama** olarak isimlendirilen bu işlem mutant koleksiyonlarının oluşturulması ve çalışılan yolda bir kusuru olan bireylerin tanımlanmasına dayanır. Genler rastgele iki şekilde mutasyona uğratılabilir:

- Bir transpozonun yerleştirilmesi (bakınız Kısım 17.2)
- Çoğunlukla etil metan sülfonat gibi bir kimyasal mutajen ile nokta mutasyonunun yaratılması

Daha sonra, her iki durumda da, mutasyona uğratılmış çok sayıda bitki özel bir fenotip açısından incelenir. Bu özellik genellikle kolay görülebilir ve kolay ölçülebilir bir özelliktir (örneğin, boyu uzunluğu). Tarama için kullanılan büyüme koşulları ve bitki özellikleri, dikkatli seçilmelidir. Bu, seçilen bitkilerin araştırılan yolla ilgili bir kusura sahip olma şanslarını artıracaktır. Mutasyona uğratılmış bitkiler seçilince, genotipleri ve fenotipleri yabani tip bitkilerle karşılaştırılır. Gelişimsel özellikleri değişmiş *Arabidopsis* mutantları, bitkilerde bulunan hormonlar, hormon mekanizmaları ve fotoreseptörlerin etkilerine ilişkin çok fazla yeni bilgi sağlamıştır.

## 37.1 ÖZET

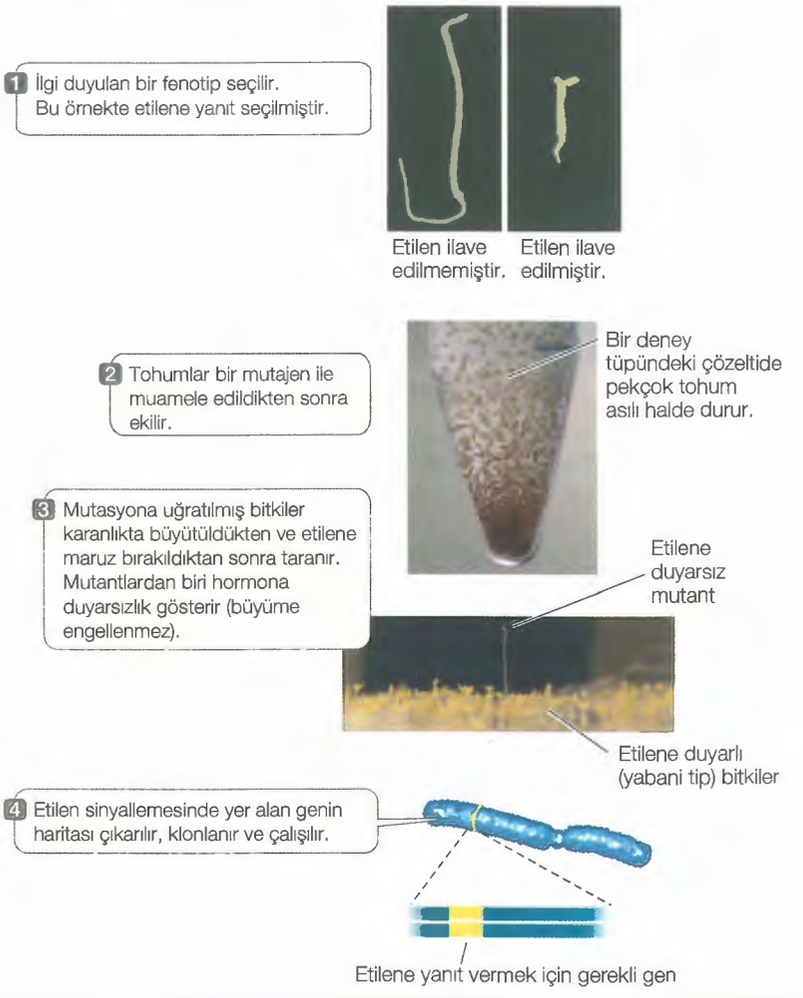
**Bitki gelişimi içsel hormonların yanında dıştaki çevresel uyarıların kontrolü altındadır. Her iki durumda sinyal iletim yolları bitki gelişimini düzenler. Model bitki *Arabidopsis thaliana*'da sinyal iletim yollarının anlaşılmasında genetik taramalar kullanışlıdır. Tohumda dormansi çoğunlukla tohum çimlenmesinden önce gelir.**

- Monokotillerin ve dikotillerin gelişiminin erken evreleri ne tür bir değişiklik gösterir. **Bakınız s. 773 ve Şekil 37.1**
- Tohum dormansisi hangi koşullar altında avantajlıdır? **Bakınız s. 774**
- Genç bir bitki embriyosunun fotosentez yapmaya başlamadan önce metabolik aktivitesine enerji nerden sağlanır? **Bakınız s. 774**
- Genetik bir tarama nedir ve bitki gelişimini düzenlemek için nasıl kullanılabilir? **Bakınız s. 776 ve Şekil 37.3**

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 37.3 Bir Genetik Tarama

Model bitki *Arabidopsis thaliana* 'nın genetiği bir sinyal iletim yolunun basamaklarının tanımlanmasında kullanılabilir. Eğer bir mutant ırk bir hormona yanıt vermezse (bu durumda, etilen), karşılık gelen yabani tip genin o yol (bu örnekte, etilene yanıt) için önemli olması gerekir. Bu yöntem bitkilerde büyümenin düzenlenmesinin anlaşılmasında bilim insanları için bir araçtır.




Şu an, bitki gelişim ve büyümesinin başlangıç evrelerini ve bu işlemleri çevrenin nasıl etkilediğini görmüş bulunuyorsunuz. Bitkisel hormonlar gelişimin içsel düzenlenmesi için çok önemlidir. Şimdi bu konuyu ele alacağız. Hormonların nasıl keşfedildiklerini ve bitkiler üzerinde hangi fizyolojik etkiler gösterdiklerini göreceğiz. Genetik taramalar ve diğer yöntemlerin bitki hormonlarının etkisinin moleküler düzeyde nasıl daha derin anlaşılmasını sağladığını göreceğiz.

## 37.2 Gibberellinler Ne Tür Roller Oynarlar?

Asya'da çeltik üreticileri "sersem fide hastalığını" (Japonca *bakanae*) yüzyıllardan beri bilmektedirler. Bu hastalıktan etkilenen fideler sağlıklı komşu bitkilerden daha hızlı büyürler, ancak bu hızlı büyüme sonucunda, pirinç daneleri üretmeden ölen, ince ve uzun boylu bitkiler oluşur. İlk başta bu, bitkinin kendine ait kalıtsal bir kusura bağlanmıştır. Fakat yirminci yüzyıla kadar, hastalığa bir ascomycete grubuna ait *Gibberella*

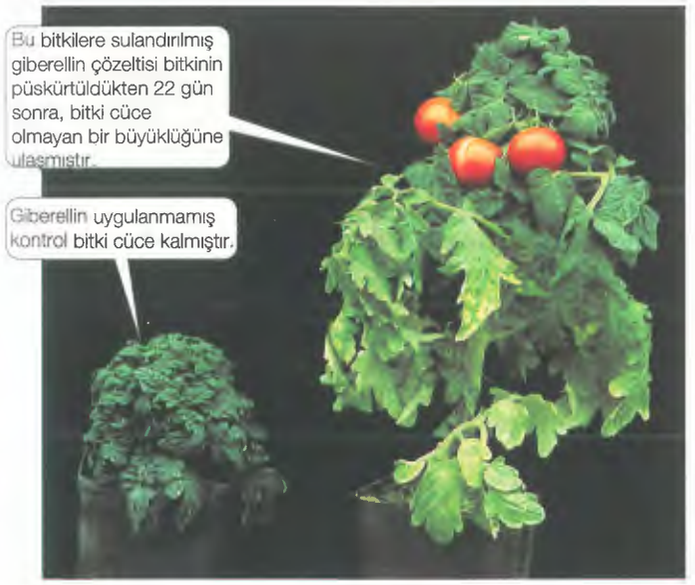
*fujikuroi* isimli bir fungusun bulaşmasının neden olduğu saptanmıştır. Bu enfeksiyon, bu hastalığa nasıl yol açmaktadır?

Sersem fide hastalığının gizemi, 1925 yılında Japon biyolog Eiichi Kurosawa tarafından çözülmüştür. Bu araştırıcı, fungusun bitkinin aşırı büyümesini uyaran bir kimyasal yaydığı hipotezini ileri sürmüştür. Araştırıcı bu maddeyi izole etmek için, fungusu sıvı bir ortamda büyütmüş ve daha sonra fungusu süzerek ortamdan uzaklaştırmıştır. Geride herhangi bir fungus kalmasını önlemek için süzülmüş ortamı ısıtmış, fakat geriye kalan ısıtılmış süzüntünün de çeltik fidelerinde hızlı bir büyümeyi uyardığını bulmuştur. Fungusu hiçbir zaman içermeyen bir ortam böyle bir etki yaratamamıştır. Bu deney, *G. fujikuroi*'nin büyümeyi artıran kimyasal madde ürettiğini göstermiştir. Kurosawa bu maddeyi **gibberellin** olarak isimlendirmiştir. Kısa bir süre sonra gibberellin izole edilmiş ve kimyasal yapısı tanımlanmıştır (bakınız Tablo 37.1)

### Gibberellinler bitki hormonlarıdır

Dışarıdan uygulanan gibberellinin çeltik bitkisinin büyümesini etkilediği gösterildikten sonra, bir soru ortaya atılmıştır: *bir bitki kendi büyümesini düzenlemek için bu molekülün aynısını ya da benzerini yapmakta mıdır?* Biyologlar bu soruya yanıt bulmak için genetik bir yaklaşım uygulamışlardır. Bu amaçla gövdeleri anormal ölçüde kısa olan cüce mısır ve domates ırklarını çalışmışlardır. Bitkilerin diğer kısımları normal görünse bile, gövdeler zor büyümüştür. Bu, çok fazla gibberellinin (fungusların etkilediği çeltik bitkilerindeki gibi) gösterdiği etkinin tam tersi olduğundan, biyologlar cüce bitkilerin çok *az* gibberelline sahip oldukları hipotezini ortaya atmışlardır. Bu hipotez iki şekilde test edilmiştir:

- Cüce bitkilere gibberellin uygulanmıştır. Bunun sonucunda, boyları normal uzamıştır (**Şekil 37.4**).
- Gibberellin seviyesi yabani tip ve cüce bitkilerde ölçülmüş ve yabani bitkilerin daha fazla gibberellin içerdikleri bulunmuştur.




**37.4 Cüce Bitkiler Üzerinde Giberellimlerin Etkisi** Bu fotoğraftaki her iki cüce domates bitkisi, sağdakine giberellin uygulandığında aynı büyüklükteydi.

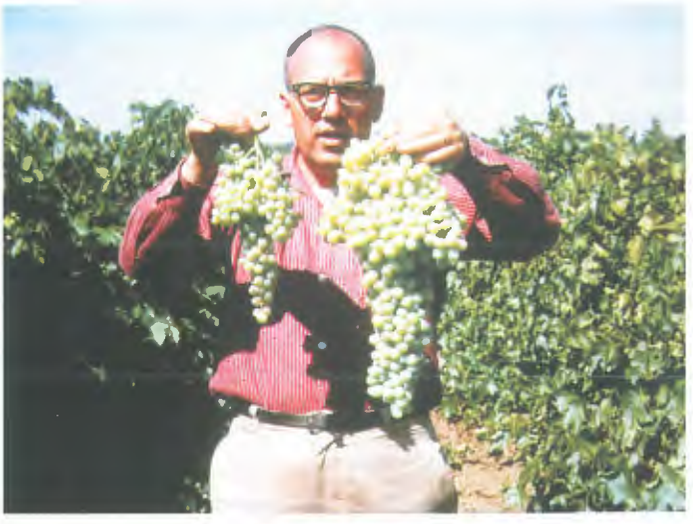
Bu deneyler açık bir şekilde gibberellinin bitkiler tarafından üretildiğini ve gövde uzamasının uyarılmasını etkilediğini göstermiştir. Birbiri ile akraba çok sayıda gibberellin bulunmaktadır. Bunların hepsi *diterpenler* olarak isimlendirilen ortak bir aileye üyedir.

### Gibberellinler bitki büyüme ve gelişimi üzerinde çok sayıda etkiye sahiptir

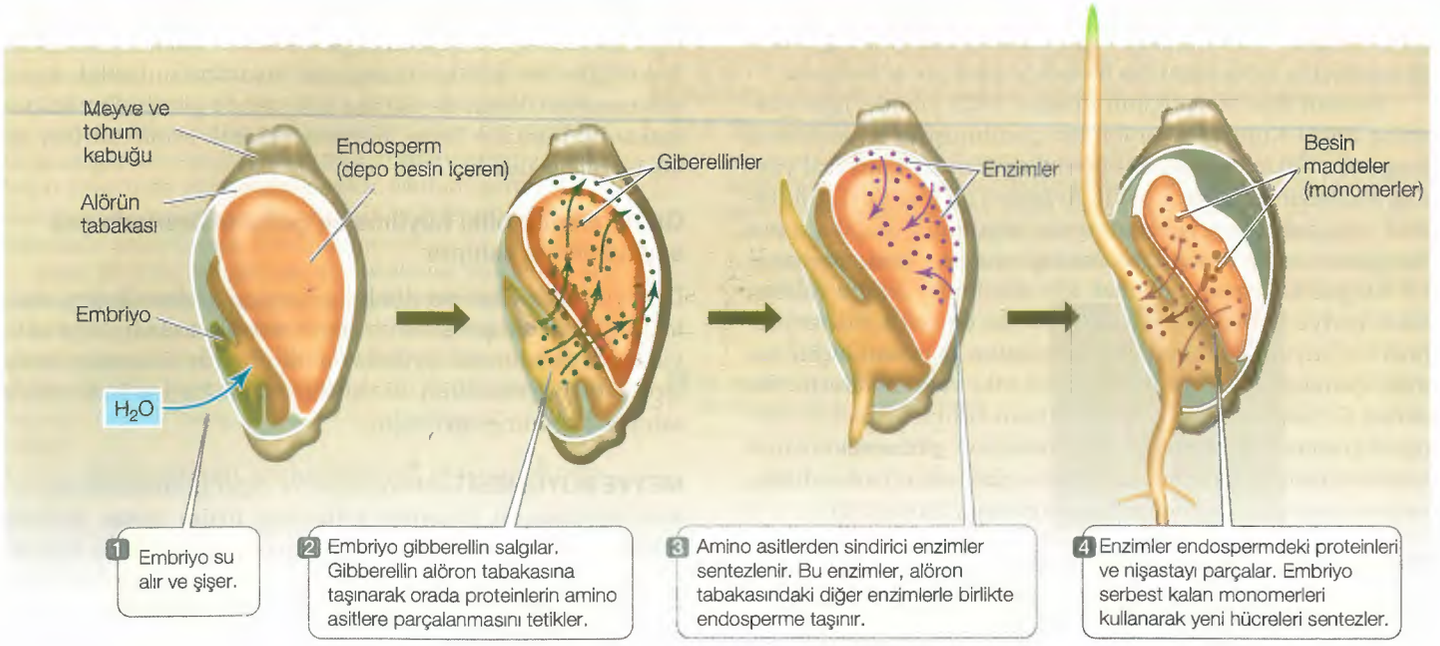
Deneysel olarak gibberellinlerin işlevleri gibberellinleri azaltarak ya da bitki gelişiminin çeşitli noktalarında onların aktivitelerini durdurarak aydınlatılabilir. Bu tür deneyeler bitkilerin bitki büyümesinin düzenlenmesinde birden fazla etkiye sahip olduğunu göstermiştir.

**MEYVE BÜYÜMESİ** Gibberellinler ve diğer hormonlar meyvelerin büyümesini düzenler. Tohumsuz üzüm üreten asmaların meyveleri tohumlu üzüm üreten çeşitlerden daha büyüktür. Bu olguyu açıklamak isteyen biyologlar olgunlaşmamış üzümlerden tohumları uzaklaştırmış ve bunun normal meyve büyümesini önlediğini bulmuşlardır. Bu durum, tohumların bir büyüme düzenleyicisinin kaynağı olduğunu göstermektedir. Biyokimyasal çalışmalar gelişmekte olan tohumların, olgunlaşmamış meyve dokularına taşınan gibberellin ürettiklerini göstermiştir. Genç tohumsuz üzümlere gibberellin çözeltisi püskürtülünce, tohum içeren meyveler kadar büyüyebilmişlerdir. Bu uygulama şu an ticari olarak yapılmaktadır (**Şekil 37.5**).

**TOHUM REZERVLERİNİN TAŞINMASI** Tohum gelişiminin erken evrelerinde nişasta, proteinler ve lipitlerin depo kaynaklarını parçalamak için hidrolitik enzimler üretilmektedir. Arpa ve diğer tahılların çimlenmekte olan tohumları su almaya başladıktan hemen sonra embriyo gibberellinleri salgılar. Hormonlar, endosperm aracılığıyla **alöron tabakası** olarak isimlendirilen, çevredeki bir dokuya geçerler. Alöron tabakası tohum kabuğunun hemen altında yer alır. Gibberellinler



**37.5 Giberellin ve Meyve Büyümesi** Gelişen tohumsuz üzümlere giberellin püskürtülmesi (sağda), giberellin uygulanmamışlara göre (solda) büyüklüklerini arttırmıştır.




**37.6 Embriyo, İçerdiği Kaynakları Harekete Geçirir** Tahıl çimenlerinde tohum çimlenmesi sırasında, gibberellinler bir dizi olay başlatır. Bu aşamalar sonucunda nişasta ve protein depoları gelişen embriyonun kullanabildiği monomerlere dönüştürülür.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 37.3 • Tohum Çimlenmesi Olayları**

alöron tabakasında ardışık olaylar başlatır. Böylece, Alöron tabakası endospermde depolanmış proteinleri ve nişastayı parçalayan enzimleri sentezler ve salgılar (**Şekil 37.6**). Bu gözlemlerin uygulamaya dönük sonuçları vardır: bira mayalama sanayiinde, gibberellinler arpadan "malt oluşumunun" (çimlenme) artırılmasında ve alkole fermente olan şeker oluşturmak üzere, endospermin parçalanmasında kullanılır.

**GÖVDE UZAMASI** Yabani bitkiler üzerinde gibberellin etkileri cüce bitkiler üzerindeki kadar olağanüstü değildir. Bununla birlikte, gibberellinler aslında yabani bitkilerde de aktiftir. Çünkü gibberellin biyosentez inhibitörleri gövde uzamasında azalmaya neden olur. Bu tür inhibitörlerin pratikte kullanımları vardır. Örneğin, seralarda büyüyen krizantemler gibi bitkiler genellikle çok uzun boylu olurlar; ancak maalesef uzun bitkiler müşteriler tarafından pek kabul görmez. Bu nedenle çiçek üreticileri boylanmalarını kontrol etmek için bu bitkilere gibberellin biyosentezi engelleyicileri uygularlar. Bazı buğdaylara da kısa boylu kalmaları için benzer püskürtmeler yapılmakta ve bunun sonucu buğdaylar dane ürettiklerinde yere düşmemektedirler- bu özellikle, bu bölümün başında açıklanan yarı-cüce genetik çeşitlerin kimyasal yol uyarılmış versiyonları için önemlidir. Lahana gibi bazı bitkilerin yapraksı baş kısmı yere yakın olup, yere çömelmiş bir görünümdedir. Bununla birlikte, uygun çevresel sinyaller altında, bitkiler çiçekleri olan uzun bir gövde oluşturarak dikleşirler. Bu yanıta gibberellinler neden olur.

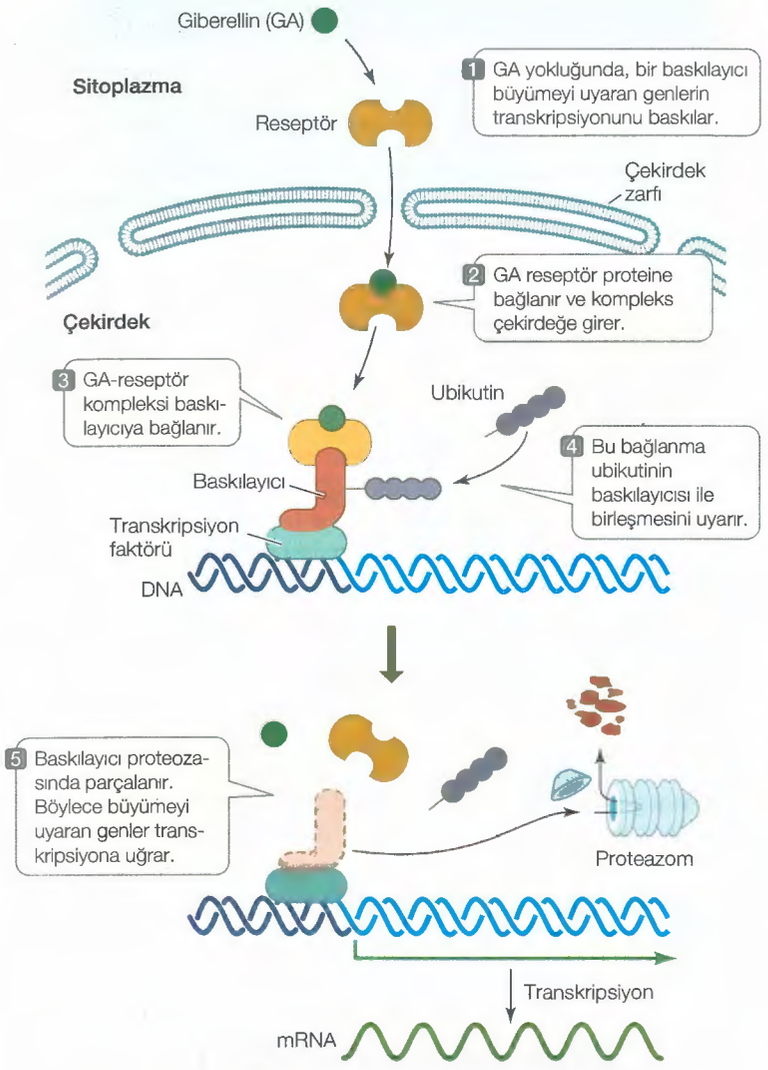
### Gibberellinler transkripsiyonel baskılayıcıların parçalanmasını başlatarak etki gösterirler

Gibberellin etkisinin altında yatan moleküler mekanizmalar genetik tarama yardımı ile araştırılmıştır. Biyologlar işe, büyümeleri ve gelişimleri gibberellinlere *duyarsız* olan mutant bitkileri tanımlayarak başlamışlardır; yani, bu bitkiler gibberellinlerden etkilenmemektedirler. Bu tür bazı mutantlar bulunmuştur- genetik taramalar sonucunda hem doğal mutant ırkları ve hem de uyarılmış mutantlar seçilmiştir- . Bu mutantlar iki genel grupta toplanırlar:

- *Aşırı uzun bitkiler*. Bu bitkiler aşırı gibberellin uygulanan yabani tip bitkilere benzerler. Aşırı gibberellin uygulandığında, boyları uzamaz. Bu bitkiler, gibberellin sentezi engelleyicileri uygulandığında bile, uzun boyludurlar. Hormonun yokluğunda bile, her zaman gibberelline yanıt verirler. Mutant genin normal allelinin bir gibberellin sinyal yolu engelleyicisini kodladığı varsayılmaktadır. Yabani bitkilerde, bu yol "kapalıdır", ancak mutant bitkilerde yol "açık" olup bitkilerin boyları uzar.
- *Cüce bitkiler*. Bu bitkiler gibberellin sentezleyemeyen domates ya da mısır bitkilerine benzemekle birlikte, dışarıdan uygulanan gibberelline yanıt vermezler. Bu mutantlarda, gibberellinin bulunup bulunmamasına bağlı olmaksızın, gibberellin yolu her zaman "kapalıdır"

Yukarda açıklanan iki mutasyon tipi *aynı proteini etkiler*. Bu protein büyümeyi artıran genlerin bir *baskılayıcısıdır*. Baskılayıcı protein önemli iki domaine (bölgeye) sahiptir. Bu durum, aynı proteindeki mutasyonların nasıl zıt etkilere sahip olabildiğini göstermektedir.

- *Baskılayıcı proteinin bir bölgesi transkripsiyonu engellemek için transkripsiyon kompleksine bağlanır*. Bu, aşırı uzun bitkilerde mutasyona uğramıştır: büyümeyi artıran genler her zaman "açıktır". Çünkü baskılayıcı transkripsiyon kompleksine bağlanmaz.
- *Baskılayıcı proteinin diğer kısmı, transkripsiyon faktörünün transkripsiyon kompleksinden ayrılmasına neden olur*. Cüce bitkilerde mutasyona uğrayan bu bölgedir: büyümeyi artıran genler her zaman "kapalıdır". Çünkü baskılayıcı her zaman komplekse bağlıdır.




**37.7 Giberellinler Nasıl Çalışırlar** Giberellinler bir baskılayıcı proteini etkisiz hale getirerek gen transkripsiyonunu uyarıcı etki yaparlar. Bu, bitki hormon faaliyetinde yaygın bir mekanizmadır.

Gibberellin bu sistemde nasıl iş görmektedir? *Gibberellin baskılayıcının transkripsiyon faktöründen ayrılmasını sağlayarak iş görür* (**Şekil 37.7**). Gibberellin bunu, baskılayıcıya bağlanan reseptör proteine bağlanarak yapar. Gibberellinin reseptör kompleksine bağlanması, baskılayıcının poli-ubikatinasyonuna başlatır. Böylece, reseptörün proteazomlar tarafından parçalanması sağlanır (bakınız Şekil 16.24). Gibberellin reseptör kompleksi **F-kutusu** (**F-box**) olarak isimlendirilen bir bölgeyi içerir. F-box, proteinin parçalanması için gerekli protein-protein etkileşimini başlatır. Hayvan genomları birkaç adet F-box içeren proteine sahip olmalarına karşın, bitki genomunda bunlardan yüzlercesi bulunur. Bu da, bu tür bir gen düzenlenmesinin bitkilerde yaygın olduğunu göstermektedir. Göreceğiniz gibi, bu düzenleyici mekanizma bir diğer önemli bitki hormonu olan oksinin etkilerinin önemini vurgular.

## 37.2 ÖZET

**Giberellinler gövde büyümesi, meyve boyutu, tohum çimlenmesi ve bitki gelişiminin diğer pekçok özelliğini etkileyen bitki hormonlarıdır; etkiler türden türe değişir.**

- Giberellinlerin bitki hormonu olduğu nasıl gösterilmiştir? **Bakınız s. 777**
- Giberellinler arpa tohumlarının çimlenmesine nasıl katkı yapar? **Bakınız Şekil 37.6**
- Giberellinlerin moleküler düzeyde nasıl iş gördüğünü açıklayınız. **Bakınız ss. 778-779 ve Şekil 37.7**

Diğer pekçok hormon gibi gibberellinler de bitkide birden fazla etkiye sahip olup bitki gelişimini düzenlemek için bir başka hormon ile etkileşirler. Örneğin, gövde uzamasının düzenlenmesinde şimdi göreceğimiz oksin ile etkileşirler.

# 37.3 Oksin Ne Tür Bir Rol Oynar?

**Oksin** fototropizma ile ilgili çalışmaların sonucunda keşfedilmiştir. **Fototropizma** bitkilerin ışığa doğru (sürgünlerdeki gibi) büyümesi ya da ışıktan uzaklaşmasıdır (köklerdeki gibi). En meraklı biyolog, Charles Darwin bitkilerin bir ışık kaynağına doğru nasıl kıvrıldığını öğrenmek istemiştir. 1880'de Darwin ve oğlu Francis bir bitkinin hangi kısmının ışığı algıladığına ilişkin elde ettikleri bulguları yayınlamışlardır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 37.1 • Tropizma

Darwinler karanlıkta büyüyen kanarya otu (*Phalaris canariensis*) üzerinde çalışmışlardır. Genç bir çimen fidesi bir **koleoptile** sahiptir- koleoptil toprağın içinde ilerleyen narin yapılı sürgünü koruyan birkaç hücre kalınlığında silindir şeklindeki bir kılıftır (bakınız Şekil 37.1A). Fide toprak yüzeyine ulaşınca, koleoptil büyümesini durdurur ve sürgün zarar görmeksizin toprak üstüne çıkar. Çimenlerin koleoptilleri, fototropiktir -yani, ışığa doğru büyür.

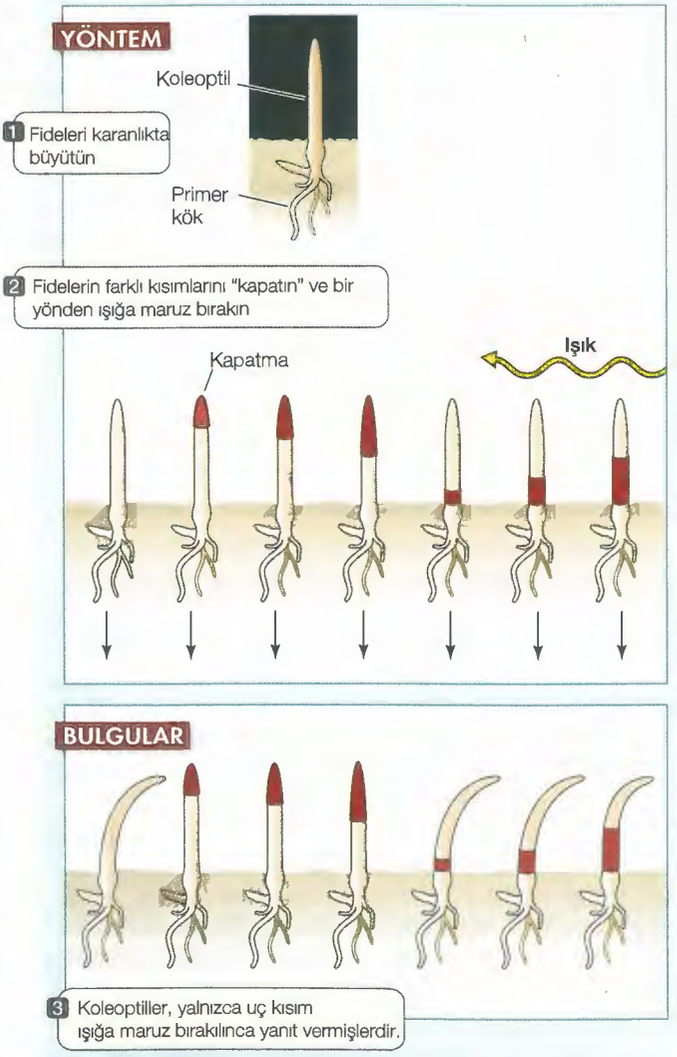
Darwin, koleoptilin ışığı algılayan bölgesini bulmak için karanlıkta büyüyen kanarya otunun koleoptillerini çeşitli yerlerini "kapatmış" ve daha sonra koleoptilleri tek yönden ışıklandırmıştır (**Şekil 37.8**). Koleoptilin uç kısmı ışığa her maruz kaldığında, koleoptil ışığa doğru yönelmiştir. Ancak, koleoptilin üstten birkaç milimetrelik kısmının ya da daha fazlasının ışık alması engellendiğinde, koleoptil fototropik bir yanıt vermemiştir. Darwinler bu nedenle koleoptilin uç kısmının ışığa yanıt veren fotoreseptörü içerdiği sonucuna varmışlardır. Ancak, ışığa doğru kıvrılma uç kısmın altındaki birkaç milimetrelik bir büyüme bölgesinde görülmektedir. Bu nedenle, Darwinler, *belirli tipteki bir sinyalin koleoptilin ucundan büyüme bölgesine geçmesi gerektiğini* öne sürmüşlerdir. Daha sonra, diğer araştırıcılar, bu kimyasalın jelatin gibi geçirgen bir maddeden geçebildiğini, ancak metal levha gibi geçirimsiz maddelerden geçemediğini göstererek, bu sinyalin bir kimyasal madde olduğunu ortaya koymuşlardır

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 37.8 Darwinlerin Fototropizma Deneyleri

Charles Darwin ve oğlu Francis, bitkilerin ışığa doğru nasıl yöneldiklerini öğrenmek istemişlerdir. Bu araştırıcılar kanarya otu fidelerini (koleoptillerini) karanlıkta yetiştirmişlerdir. Koleoptilin hangi kısmının ışığa yöneldiğini saptamak için, her bir koleoptilin farklı kısımlarını kapatmışlar ve daha sonra fideleri tek yönden ışıklandırmışlardır. Darwinler, fidelerin uç kısımlarının ışığı algıladıklarını büyümenin uç kısmın altında gerçekleştiğini bulmuşlardır. Bu gözlemler, araştırıcıların, koleoptil ucu tarafından üretilen büyümeyi teşvik eden bir sinyalin varlığını öne sürmelerine neden olmuştur.

**HİPOTEZ** **Fototropizmayı tetikleyen ışığı, koleoptillerin yalnızca bir kısmı algılar.**




**SONUÇ** **Işık koleoptilin uç kısmında algılanmakta ve sinyal buradan büyüme bölgelerine gönderilmektedir.**

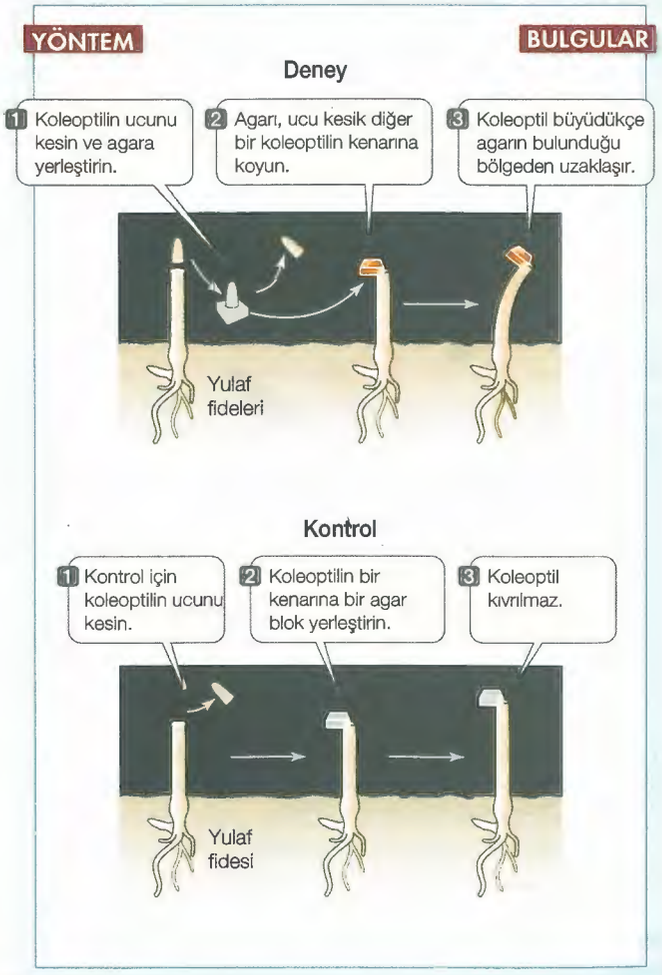
Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 37.9 Went'in Deneyleri

Daha önceki deneyler, bir koleoptilin ucunun büyümeyi teşvik eden bir madde ürettiğini göstermiştir. Went, bu sonucu, uzu kesik bir koleoptilin bir tarafına koleoptilin ucunun içerdiği maddeyi içeren agar bloklar yerleştirerek doğrulamıştır. Işık yokluğunda, koleoptil maddenin bulunduğu tarafın karşı tarafında doğru kıvrılmıştır. Daha sonra bu maddenin oksin olduğu bulunmuştur.

**HİPOTEZ** **Bir koleoptil ucundan bir büyüme hormonu izole edilebilir.**




**SONUÇ** **Uçtan agara, agardan da diğer bir bitkiye bir büyüme hormonu geçmiştir. Bu büyüme hormonu, koleoptil ucununkine benzer şekilde, bitkinin büyümesi üzerinde bir etki yaratmıştır.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ • Animasyonla Öğrenme • Went Deneyi

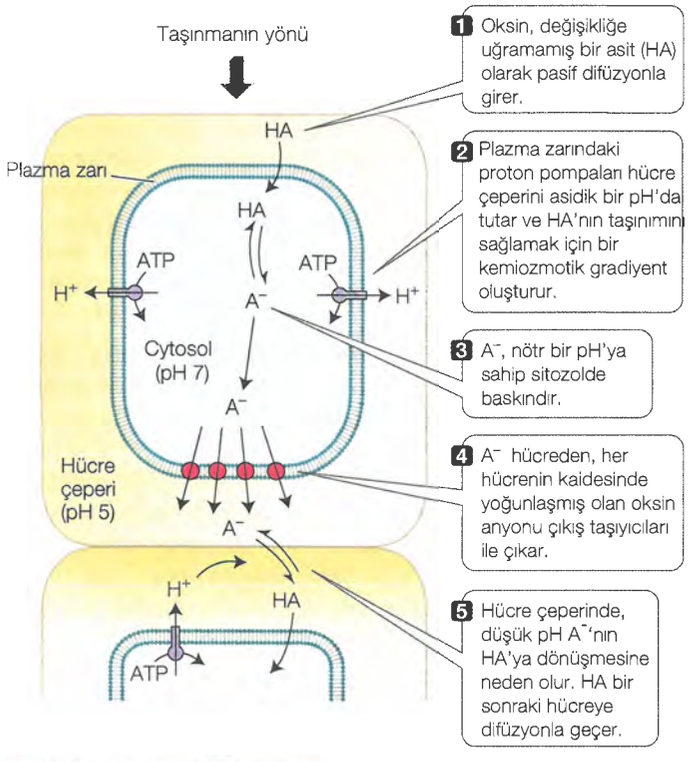
1920'de, Hollandalı botanikçi Frits Went, Darwin'in deneylerini sürdürmüştür. Bu araştırıcı koleoptilin uç kısımlarını keserek agar bloğun üzerine yerleştirmiştir. Daha sonra, agar bloğu ucu kesik koleoptillerin üzerine koymuştur yalnızca bir tarafını kapatacak şekilde konumlandırmıştır (**Şekil 37.9**). Koleoptiller büyüdükçe, agarın bulunduğu tarafın aksi yöne doğru kıvrılmışlardır. Bu durum, agarın koleoptilin bulunduğu tarafta yer alan hücrelerin uzamasını uyaran bir madde içerdiğini göstermiştir. Bu madde izole koleoptil uçlarından agar bloğa geçmiştir. Sonuçta, benzer agar bloklardan indol-3-asetik asit hormonu (bakınız Tablo 37.1) izole edilmiş ve *oksin* olarak (Latince "artırmak") isimlendirilmiştir.

### Oksin polar taşınır ve taşıyıcı proteinlerin varlığını gerektirir

Yukarıda gördüğümüz deneyler koleoptilde oksinin önemli ölçüde polar taşındığını göstermiştir-yani, taşınım uçtan kaideye doğru bir hat boyunca tek yönlüdür. Oksin taşınımı diğer organlarda da polardır. Örneğin, yaprak ayasını gövdeye bağlayan bir yaprak petiyolünde, oksin yaprak ayasının ucundan gövdeye doğru taşınır. Köklerde, oksin tek yönlü olarak kök uçlarına doğru taşınır. Bu tek yönlü taşınım nasıl oluşmaktadır?

Polar taşınım, daha önceki bölümlerden bilinmesi gereken, dört biyokimyasal koşula bağlıdır (Şekil 37.10):

- *Bir plazma zarından difüzyon.* Polar moleküler polar olmayan moleküllere göre plazma zarından daha zor geçerler.
- *Zar protein asimetresi.* Oksinin aktif taşınmasını sağlayan taşıyıcılar plazma zarının yalnıza kaidesinde yerleşmişlerdir.




**37.10 Oksinin Polar Taşınması** Proton pompaları bir ozmotik gradiyent oluşturur. Bu ozmotik gradiyent $A^-$'yı oksinin hücrenin kaidesinde yerleşmiş olan aktif taşıyıcılara yönelmesini sağlar.

- *Proton pompalanması/ kemiozmoz.* ATP ile çalışan bir pompa hücreden $H^+$'leri uzaklaştırarak hücre içinin pH'sını artırır, hücre çeperinin pH'sını ise düşürür. Ayrıca, proton pompalanması elektrokimyasal gradiyent (derecelenme) oluşturur. Bu elektrokimyasal gradiyent oksinin yukarda belirtilen taşıyıcılarla taşınmasını sağlar.
- *Zayıf bir asidin iyonlaşması.* İndol-3-asetik asit (oksinin kimyasal ismi dolduğunu hatırlayınız; bakınız Tablo 37.1) zayıf bir asittir:

$$A^- + H^+ \longrightarrow HA$$

pH düşük olduğunda, artan $H^+$ konsantrasyonu bu reaksiyonu sağa çeker ve HA (iyonize olmamış oksin) başlıca formu oluşturur. pH daha yüksek olduğunda, daha fazla $A^-$ bulunur (iyonlaşmış oksin).

### Oksin taşınımı ışık ve yerçekimine karşı verilen yanıtlara aracılık eder

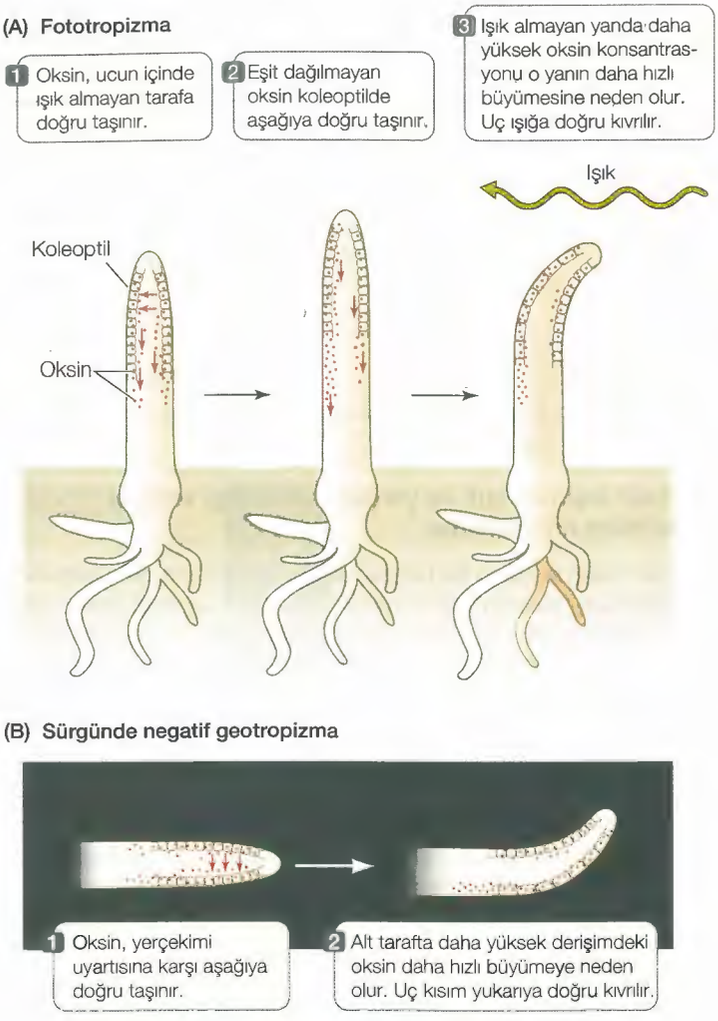
Polar oksin taşınımı bu hormonu bitkinin uzun ekseni boyunca dağıtırken, oksinin eşit olmayan *yanal* (bir taraftan diğer tarafa) dağılımı bitki hareketlerinden sorumludur. Bu eşit olmayan dağılımı oksin taşıyıcı proteinler sağlar. Bu taşıyıcı proteinler hücrenin kaidesinden hücrenin bir yanına doğru hareket eder; Bu nedenle, oksin kaideden çok, hücrenin yalnızca o tarafından çıkar ve doku içinde yanlardan taşınır.

Işık bir çimen koleoptiline bir yandan çarpınca, uçtaki oksin gölge tarafa doğru yanal olarak taşınır. Oluşan bu asimetrik polar taşınım, oksin koleoptilden aşağıya polar olarak taşındıkça korunur. Dolayısıyla, büyüme bölgesinin altında oksin derişimi ışık almayan tarafta en yüksektir. Böylece hücre uzaması o tarafta hızlanır ve bunun sonucunda koleoptil ışığa doğru kıvrılır (**fototropizm; Şekil 37.11A**). Bir ev bitkisinin bir pencereye doğru kıvrıldığını fark ettiyseniz, fototropizmayı gözlüyorsunuz demektir.

Işık, oksinin eşit olmayan dağılımına neden olan tek sinyal değildir. Oksin yan yatırılmış bir sürgünün alt tarafına taşınarak alttaki yanın daha fazla büyümesini sağlar ve bunun sonucunda sürgün yukarı doğru kıvrılır. Yerçekimi tarafından belirlenen bu tür bir büyüme **gravitropizma** olarak isimlendirilir (**Şekil 37.11B**). Sürgünlerin yukarı doğru verdiği bu gravitropik yanıt *negatif gravitropizma* olarak isimlendirilir; köklerin aşağı doğru kıvrılması ise *pozitif gravitropizmadır*.

Bir bitki hücresi ışığı ve yerçekimini nasıl algılar ve oksini asimetrik dağıtarak bunlara nasıl yanıt verir? Bu sorularla ilgili olarak farklı mekanizmalar ileri sürülmüştür:

- *Fototropik yanıt.* Bu bölümde daha sonra göreceğiniz gibi, bitkiler mavi ışığı absorblayan ve fototropin olarak isimlendirilen bir zar reseptörüne sahiptir. Bu reseptör, ışığa yönelemeyen mutant bitkileri belirlemek için *Arabidopsis*'te yapılan bir tarama sırasında bulunmuştur. Reseptör aktifleşince, bir sinyal iletim yolu oksin taşınmasında yer alan taşıyıcıların eşit olmayan dağılımına neden olmaktadır. Bunun sonucunda, hormon ışık almayan taraftaki hücrelere taşınmakta ve böylece ışığa doğru kıvrılma oluşmaktadır (bakınız Şekil 37.11).
- *Gravitropik yanıt.* Bazı bitki hücreleri amiloplastlar olarak isimlendirilen ve büyük plastidlerde biriktirilen nişasta içerir. Bu plastidler, yerçekimine yanıt olarak bir hücre-



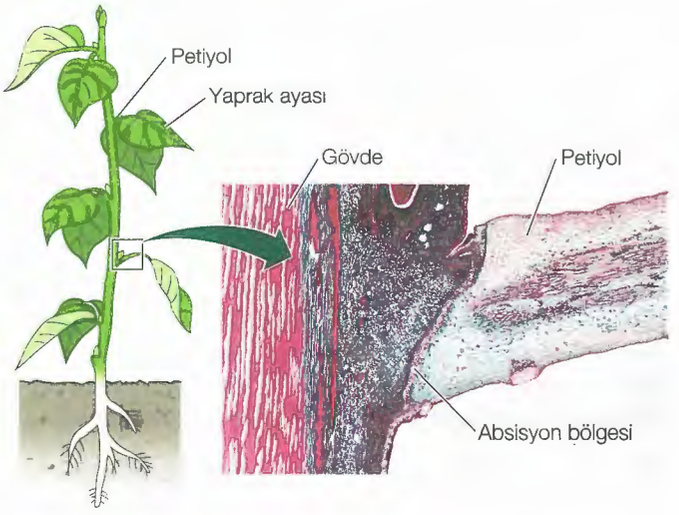

**37.11 Bitkiler Işık ve Yerçekimine Yanıt Verirler** Oksinin asimetrik (eşit olmayan) dağılımına yanıt olarak sürgün uçlarında (A) fototropizma ve (B) gravitropizma görülür.

nin kaidesine doğru çökelirler. Yerçekiminin uyardığı bu plastid hareketinin nasıl algılandığı çok iyi bilinmemekle birlikte, hücrenin kaide kısmında endoplazmik retikulum zarlarının düzenlenmelerinin bozulmasından oluşabileceği düşünülmektedir. Bu ise, oksinin kök ya da sürgünün kaidesine doğru taşınmasını tetikler. Bunu sonucunda kıvrılma uygun yönde gerçekleşir.

## Oksin büyümeyi birkaç yolla etkiler

Gibberellinler gibi, oksinler de bitki gelişiminde pekçok rol oynarlar. Oksin bir dizi yolla bitkilerin vejetatif ve reprodüktif büyümesini etkiler.

**KÖK OLUŞUMUNUN BAŞLATILMASI** Bazı bitkilerin sürgünlerinden elde edilen çelikler köklenerek tam bir bitki oluştururlar. Bunun olabilmesi için, başlangıçta yalnızca besin depolamak için planlanmış, sürgünün iç kısmındaki bazı farklılaşmamış hücrelerin yeni bir misyon kazanmaları gerekir: bu tür hücrelerin akıbetlerini değiştirerek, yeni bir kökün apikal meristemi şeklinde düzenlenmeleri gerekir. Bu değişiklikler, yanal bir kökün oluşumu sırasında perisklde gerçekleşen değişikliklere benzer (bakınız Şekil 34.13A). Pekçok türün




**37.12 Yaprak Dökülmeden Önce Değişiklikler Oluşur** Petiyolün absisyon bölgesindeki hücrelerin parçalanması yaprağın dökülmesine neden olur.

sürgün çeliğinin kesik yüzeylerinin bir oksin çözeltisine daldırılmasıyla köklenme sağlanabilir. Bu gözlemler, parçalara ayrılmamış bütün bir bitkide, bitkinin içerdiği oksinin lateral kök oluşumunun başlamasında bir rolünün olduğunu göstermektedir. Bitki çeliklerinin köklenmesini artıran ticari preparatlar yapay oksin içerirler.

**YAPRAK ABSİSYONU** Oksin, köklenme oluşumunu teşvik edici etkisinin aksine, yaşlı yaprakların gövdelerden ayrılmasını engeller. **Absisyon** olarak isimlendirilen bu ayrılma işlemi, sonbaharda yaprakların dökülme nedenidir. Yaprakların çoğu bir aya ve ayayı gövdeye bağlayan bir petiyolden oluşur. Absisyon, petiyolün özel bir kısmının kopmasıdır. Kopmanın oluştuğu yer *absisyon bölgesi* olarak isimlendirilir (**Şekil 37.12**). Eğer bir yaprağın ayası kesilirse, petiyol yaprak kesilmeden öncekine göre, daha hızlı dökülür. Ancak, eğer kesik yüzeye oksin çözeltisi uygulanırsa, petiyol bitkinin üzerinde kalır. Petiyolün bitki üzerinde kaldığı bu süre, bütünlüğü bozulmamış bir yaprak bulunduğunda kaldığı süreden daha uzundur. Doğada yaprak absisyonunun zamanlamasının, kısmen, üretilen oksinin petiyolden taşınmasının azalmasına göre belirlendiği görülmektedir.

**APİKAL DOMİNANSİ (UÇ BASKINLIĞI)** Oksin **apikal dominansinin** sürdürülmesine yardım eder. Apikal dominansi, apikal tomurcukların aksiler (koltukaltı) tomurcuklarını engellediği bir olgudur (bakınız Şekil 34.1). Bunun sonucunda en az dallanmış tek bir ana gövde büyümesi görülür. Sürgünün apikal ucundan, gövdeye doğru oksinin oluşturduğu bir difüzyon gradiyenti alt dalların daha az oksin almasına ve bunun sonucunda daha fazla dallanmasına neden olur. Oksin gradiyentinin etkisi koniferlerde açık olarak görülür: kış tatillerinde dekoratif bir ağacı gözleyiniz.



Apikal dominansi genç fidelerle yapılan bir çalışma ile gösterilebilir. Eğer bitki parçalarına ayrılmazsa, gövde uzar ve koltukaltı tomurcukları aktifleşmez. Apikal tomurcuğun uzaklaştırılması -oksin üretiminin başlıca bölgesi- aksiler (yanal) tomurcukların büyümesine neden olur. Ancak, kesik yüzeye oksin uygulanırsa, yanal tomurcuklar büyüyemez. Dallardaki apikal tomurcuklar da apikal dominansi yaratır: dalın üzerindeki apikal tomurcuk dalın uç kısmı uzaklaştırılıncaya kadar aktifleşmez. Bahçıvanların dallanmayı artırmak için çalıları budamalarının nedeni budur.

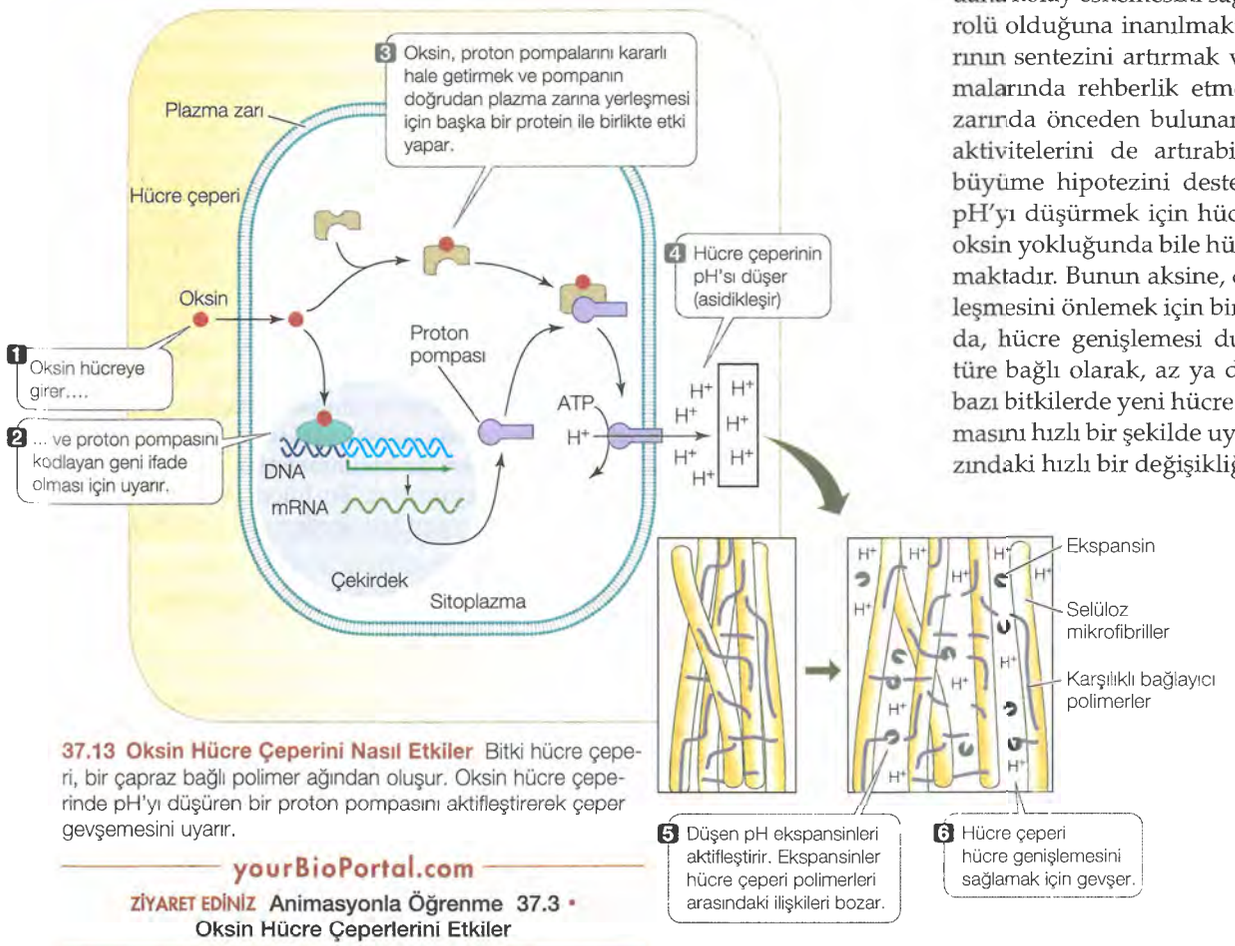
Az önce tartıştığımız, yapraklar ve gövdeler üzerinde yapılan deneyler, yani bitkinin belirli bir kısmının uzaklaştırılması –absisyon ya da apikal dominansinin kaybı- ve bu yanıtın oksin uygulaması ile önlenmesi bir yanıt verilmesine neden olur. Bu yanıtlar, bir yaprağın ya da gövdenin bir oksin kaynağı olduğu, oksinin parçalanmamış bir bitkide yaprak absisyonunu geciktirdiği ve apikal dominansinin sürdürülmesine katkı yaptığını gösteren diğer bulgularla uyumludur.

**MEYVE GELİŞİMİ** Meyve gelişimi normalde tohum taslağının (ovül) önceden döllenmesine bağlıdır, ancak çok sayıda türde, döllenmemiş ovaryuma oksin ya da gibberellinlerin uygulanması **partenokarpiye**- döllenme olmaksızın meyve oluşumuneden olur. Partenokarpik meyveler çekirdeksiz üzümler, muzlar ve bazı salatalıklar dahil, bazı kültür bitkisi çeşitlerinde kendiliğinden oluşur.

**HÜCRE GENİŞLEMESİ** Bitki hücrelerinin genişlemesi bitkinin büyümesine neden olur. Normalde bitki hücre çeperi protoplastın genişlemesini önlediğinden (bakınız Kısım 35.1), bitki hücresinin büyüme hızı ve yönünün kontrolünde kilittir. Oksinler bu işlemi düzenlemek için hücre çeperini etkiler.

Bir bitki hücresi başlıca su alınımı sonucunda genişler. Su sitoplazmaya girer ve merkezi kofulda birikir (bakınız Kısım 35.1). Kofulun büyümesi, büyüyen bir hücrede hacim artışının en büyük sorumlusudur. Koful çoğunlukla olgun bir bitki hücresinin hacminin yüzde doksanından fazlasını oluşturur. Koful genişledikçe, hücre çeperine karşı sitoplazmayı sıkıştırır. Çeper ise bu kuvvete karşı koyar (turgorun temeli). Hücre çeperi selüloz liflerin baskın olduğu, karşılıklı bağlanmış polisakkarit ve protein ağından oluşur (bakınız Şekil 34.5). Eğer hücre genişlerse, çeperin turgor basıncı altında " eğilmesini" sağlamak için çeperin yapısında bazı düzenlemelerin yapılması gerekir. Bir kutunun (hücre çeperi) içindeki bir balonu (zarla kuşatılmış hücre) düşünün. Hücre çeperinin oluşturduğu "kutu" genişlemeyi sağlamak için nasıl gevşer?

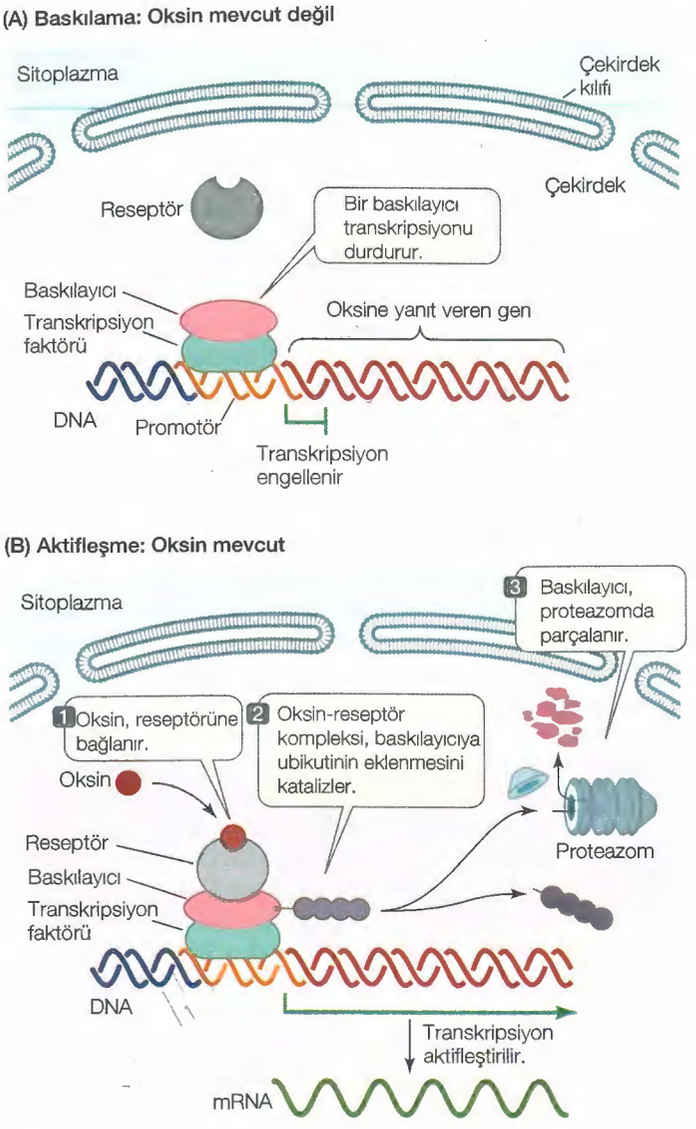
Oksinin uyardığı hücre genişlemesi **asit büyüme hipotezi** ile açıklanmaktadır (**Şekil 37.13**). Bu hipoteze göre, protonlar ($H^+$) sitoplazmadan hücre çeperine pompalanır. Bunun sonucunda çeperin pH'sı düşer ve *ekspansinler* olarak isimlendirilen enzimler aktifleşir. Ekspansinler hücre çeperi yapısında değişiklikleri katalizler. Bu değişiklikler sonucunda polisakkaritler birbirlerine daha gevşek bağlanır. Hücre çeperindeki bu gevşeme, hücre genişledikçe daha kolay esnemesini sağlar. Oksinin bu süreçte rolü olduğuna inanılmaktadır: proton pompalarının sentezini artırmak ve plazma zarına katılmalarında rehberlik etmek için. Oksin plazma zarında önceden bulunan proton pompalarının aktivitelerini de artırabilir. Bazı kanıtlar, asit büyüme hipotezini desteklemektedir. Örneğin, pH'yı düşürmek için hücre çeperine asit ilavesi oksin yokluğunda bile hücre genişlemesini uyarmaktadır. Bunun aksine, çeperin daha fazla asitleşmesini önlemek için bir tampon kullanıldığında, hücre genişlemesi durmaktadır. Bu model, türe bağlı olarak, az ya da çok geçerlidir; oksin bazı bitkilerde yeni hücre bileşenlerinin salgılanmasını hızlı bir şekilde uyarır. Bu ise, büyüme hızındaki hızlı bir değişikliği bile açıklamaktadır.




**37.13 Oksin Hücre Çeperini Nasıl Etkiler** Bitki hücre çeperi, bir çapraz bağlı polimer ağından oluşur. Oksin hücre çeperinde pH'yı düşüren bir proton pompasını aktifleştirerek çeper gevşemesini uyarır.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 37.3 • Oksin Hücre Çeperlerini Etkiler




**37.14 Oksin Sinyal İletim Yolu** Gibberellinler gibi (bakınız Şekil 37.7), oksine verilen yanıtta da transkripsiyon üzerindeki engel ortadan kalkar.

### Oksin ve gibberellinler moleküler düzeyde benzer etki gösterirler

Oksinin bitkilerde çok sayıda farklı fizyolojik etkiler uyardığını öngören biyologlar, bu hormonun birkaç sinyal iletim yolunda etki gösterebileceğini beklemişlerdir. Ancak, genetik taramalar oksinin pekçok etkisini açıklayabilen tek ve nispeten basit bir mekanizmayı ortaya çıkarmıştır. Bu mekanizma gibberellinlerin etkisinde yer alan mekanizma ile benzeşmektedir (bakınız Şekil 37.7).

Gibberellinler gibi oksin de, hormona verilen hücresel yanıtta yer alan genlerin engellenmesine karşı koyarak iş görür. Oksin yokluğunda, bir baskılayıcı bu genlerin transkripsiyonunu durdurur. Oksin, sonradan bu baskılayıcıya bağlanan bir reseptöre bağlanır. Bu, ubikutinin baskılayıcıya eklenmesini uyararak, baskılayıcının proteazomlar tarafından parçalanmasına neden olur (**Şekil 37.14**). Böylece transkripsiyona izin verilir. Moleküler düzeyde verilen yanıt uzun sürer. Bu yanıt, hücre çeperindeki hızlı asit büyüme yanıtından daha uzun sürelidir.

## 37.3 ÖZET

**Oksin gövde uzamasını (hücre genişlemesini) düzenler, fototropizma ve gravitropizmaya aracılık eder; aynı zamanda apikal dominansi, yaprak absisyonu ve köklenmenin başlamasında da rol oynar. Asit büyüme hipotezi oksinin neden olduğu hücre çeperi gevşemesini açıklar. Oksin ve gibberellinlerin gen ifadesi üzerinde etkileri benzer moleküler mekanizmalarla açıklanır.**

- Oksinin polar taşındığı ve bunun nasıl oluştuğuna ilişkin kanıtlar nelerdir? **Bakınız ss. 779-780 ve Şekiller 37.9 ve 37.10**
- Oksin, bir koleoptilin ucunun ışıklandırılan tarafından diğer tarafa taşındığı halde, koleoptilin neden ışığa doğru kıvrıldığını açıklayınız. **Bakınız s. 781 ve Şekil 37.11**
- Oksin hücre çeperi gevşemesini nasıl sağlar? **Bakınız s. 783 ve Şekil 37.13**
- Oksin ve gibberellinlerin sinyal iletim yolları arasındaki benzerlikler nelerdir? **Bakınız s. 784 ve Şekiller 37.7 ve 37.14**

Oksin ya da gibberellin gibi tek bir hormon nasıl çok sayıda etki gösterebilir? Görmüş olduğumuz gibi, tek bir sinyal iletim yolu birden fazla geni etkileyebilir. Bundan sonraki kısımda diğer önemli bitki hormonlarını inceleyeceğiz. Bu hormonlar da birden fazla etkiye sahiptirler.

## 37.4 Sitokininler, Etilen ve Brassinosteroidlerin Etkileri Nelerdir?

Hayvan hücreleri gibi, bitki hücreleri de farklılaşmamış kök hücrelerden (bitkilerde meristemler olarak isimlendirilirler) oluştuktan sonra farklılaşırlar. Ancak, genel olarak farklılaşmadan sonra bölünmeyen hayvan hücrelerinin aksine, bitki hücreleri bölünme yeteneklerini sürdürürler. Örneğin, yaprak absisyonunda (bakınız Şekil 37.12) petiyoldeki farklılaşmış parankima hücreleri yeniden bölünmeye başlayarak özelleşmiş zayıf bir hücre tabakası oluştururlar. Aynı zamanda, flöem ve korteks hücreleri de bölünmelerini sürdürerek sekonder meristemleri oluştururlar. Bu hücrelerde bölünmeyi uyaran nedir? Bu soruya yanıt bitkilerden izole edilmiş ve laboratuvarda kültüre alınmış bitkilerden gelmiştir.

### Sitokininler tohumdan senesense kadar aktiftirler

Bakteriler ve mayalara benzer şekilde, parankima hücreleri gibi bitki hücreleri de şeker ve tuzları içeren sıvı ya da katı bir büyütme ortamında büyütülebilirler. Hücreler besin maddelerini bitirinceye kadar sürekli olarak bölüneceklerdir. Bitki hücresi kültürünün yapıldığı ilk günlerde, bilim insanları büyümeyle ilgili optimum kimyasal ortamı belirlemek için çok sayıda maddeyi denemişlerdir. En iyi katkı maddesinin hindistancevizi sütü olduğu belirlenmiştir. Hindistan cevizi sütü hindistancevizi meyvesinde embriyoyu kuşatan bir sıvıdır. Araştırıcılar sıvıdaki bir molekülün bitki hücresinin bölünmesini uyarması gerektiğini düşünmüşlerdir.

Wiskonsin Üniversitesi'nden Folke Skoog ve arkadaşları hindistancevizi sütünün yerine geçebilen çeşitli saflaştırılmış maddeleri deneyince, ilgili molekülün kimliğine ilişkin bir ipucu elde etmişlerdir. Test edilen maddeler arasında DNA'da bulunuyordu ve DNA iş görmemişti; ancak, bir otoklavda yüksek basınç altında DNA'nın ısıtılması hücre bölünmesini çok fazla uyaran bir karışımın üretilmesini sağlamıştır. *Kinetin* olarak isimlendirilen bir adenin türevinin aktif madde olduğu anlaşılmıştır. Bu madde hücre bölünmesini (sitokinez) uyardığından, **sitokinin** olarak isimlendirilmiştir.

Hücrelerde bulunmamakla birlikte, kinetin hindistancevizi sütünde ne tip bir molekülün aktif madde olabileceği konusunda bilim insanlarına bir ipucu vermiştir. 1963'te, "mısırda hindistancevizi sütünü oluşturan " mısır endosperminden **zeatin** olarak isimlendirilen bir adenin türevi elde edilmiştir (bakınız Tablo 37.1). O tarihten beri, 150'den fazla sitokinin izole edilmiş olup, bunların çoğu adenin türevleridir.

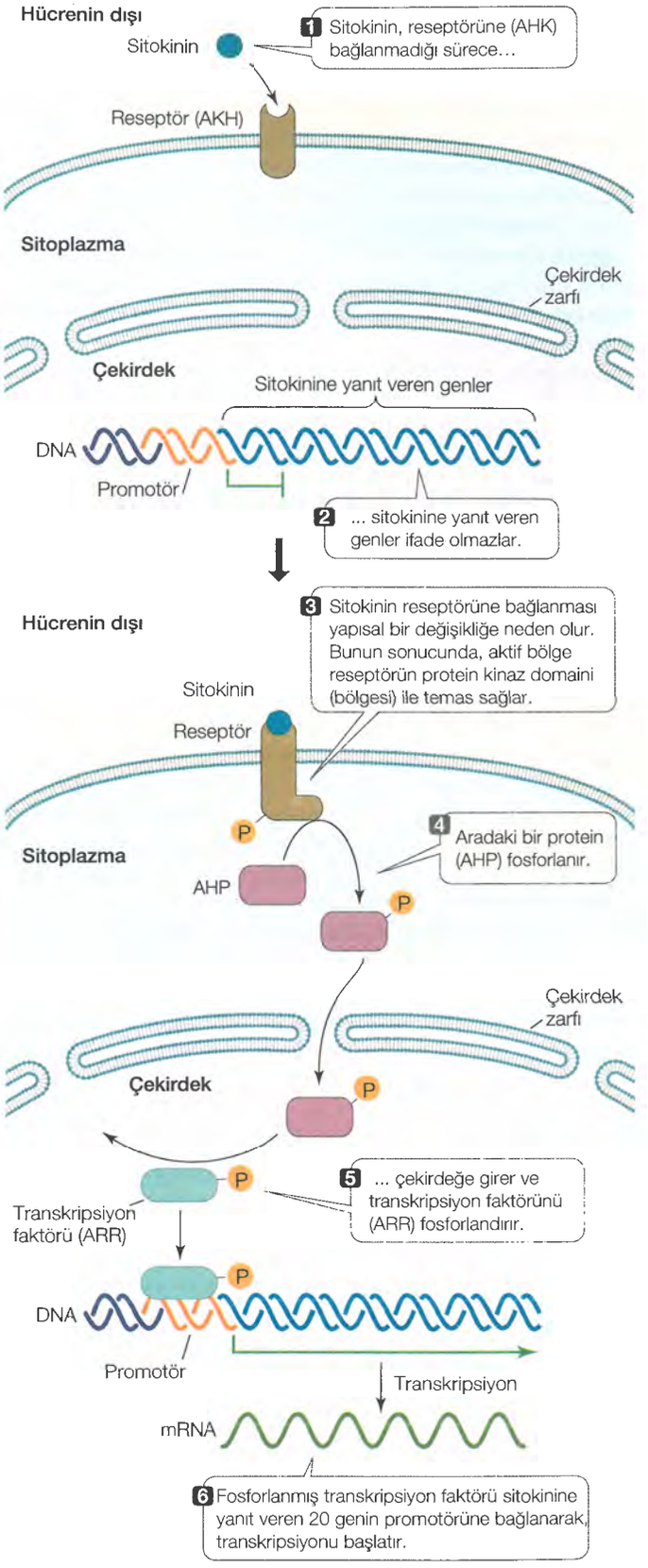
Sitokininler, çoğu kez oksin ile etkileşen bir dizi farklı etkiye sahiptir:

- Bir büyüme ortamına uygun miktarlarda oksin ve sitokinin birlikte katılması kültüre alınmış hücrelerin hızlı bir şekilde çoğalmalarını sağlar.
- Sitokininler, belirli miktarda ışığa gereksinim duyan tohumlar sabit karanlıkta tutulsalar bile, bu tohumların çimlenmelerini sağlayabilir.
- Hücre kültürlerinde, sitokinin oksine oranının yüksek olması sürgün oluşumunu, düşük olması ise köklerin oluşumunu artırır.
- Sitokininler çoğunlukla gövdelerin uzamasını engeller, fakat gövdelerin ve köklerin yanal şişkinler göstermelerine neden olur (turpların etsi kökleri bunun uç bir örneğidir).
- Sitokininler koltukaltı tomurcuklarını dal oluşturması için uyarırlar; oksinin sitokinine oranı bir bitkinin dallanmasını (çalımsı görünümünü) kontrol eder.
- Sitokininler yaprak senesensini geciktirirler. Eğer yaprak ayaları bir bitkiden ayrılır ve bir besin çözeltisinde yüzdürülürse, hızla sararırlar ve senesensin diğer belirtilerini gösterirler. Eğer bu ayalar bir sitokinin içeren çözeltide yüzdürülürse, yeşil kalır ve senesens çok daha yavaş ilerler. Kökler bol miktarda sitokinin içerirler. Sitokinin hormonunun yapraklara taşınması senesensi geciktirir.

Sitokinin sinyal iletimi, bu hormonun proteinleri içeren bir yolda iş gördüğünü göstermektedir. Bu proteinlerin amino asit dizileri bakterilerdeki *iki bileşenli sistemlerdeki* proteinlerle benzerlik gösterir (bakınız Şekil 7.3). Bu sistem ökaryotlarda bu tip ilk keşfedilen sistemlerden biridir. Bu tür bir sistemde iki bileşen vardır:

- Bir hedef protein olarak kendini de fosforlandıran ve bir protein kinaz olarak iş görebilen bir *reseptör*.
- Bir hedef *protein*. Bu protein, genel olarak bir effektör olarak iş gören transkripsiyon faktörüdür.

Sitokinine verilen yanıtta anormalliklerin saptanması için *Arabidopsis*'te yapılan genetik taramalar reseptörün (AHK; *Arabidopsis histidinkinaz*) ve hedef effektör (ARR; *Arabidopsis yanıt düzenleyicisi*)'ün bulunmasını sağlamıştır. Bunlardan ikincisi fosforlandığında bir transkripsiyon faktörü olarak iş görür. Sitokinin sinyal iletim yolu aynı zamanda üçüncü bir proteini (AHP; *Arabidopsis histidin* fosfotransfer proteini) içerir. Bu protein fosfatları reseptörden effektöre taşır (**Şekil 37.15**). Bitki genomu, bu sinyal yoluna yanıt vermek için ifade olan 20'den fazla gen içermektedir.




**37.15 Sitokinine Verilen Yanıtın Yolu** Bitki hücreleri, bir sinyal iletim yolu kullanarak sitokininlere yanıt verir. Bu sinyal yolu, bakterilerdeki iki bileşenli sisteme benzer.

### Etilen yaprak senesensi ve meyve olgunlaşmasını hızlandıran bir gaz formunda hormondur

Sitokinin senesensi geciktirmesine karşın, diğer bir bitki hormonu senesensi teşvik eder: bu hormon gaz formundaki **etilendir** (bakınız Tablo 37.1). Etilen bazen senesens hormonu olarak isimlendirilir. Bitkinin bütün kısımları etilen üretebilir ve diğer bitki hormonları gibi birkaç etkiye sahiptir.

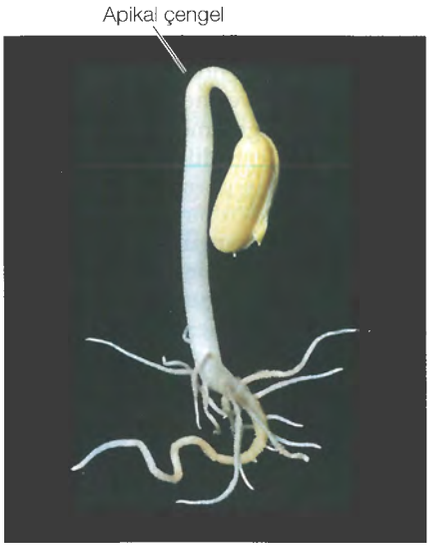
Caddeler elektrikten çok, gaz ile aydınlatılınca, cadde lambaları yakınındaki ağaçların üstündeki yapraklar lambaların uzağındakilere göre daha erken dökülmüşlerdir. Bunun nedenini biliyoruz: aydınlatma gazının bir yanma ürünü olan etilen erken absisyona neden olmuştur. Oksin yaprak absisyonunu geciktirirken, etilen çok artırır. Absisyon, oksin ve etilen arasındaki denge ile kontrol edilir.

**MEYVE OLGUNLAŞMASI** Etilen, senesensi geliştirerek, aynı zamanda meyve olgunlaşmasını da hızlandırır. Meyve olgunlaştıkça klorofil kaybeder ve hücre çeperleri parçalanır; etilen bu sürecin her ikisini de teşvik eder. Ayrıca, etilen kendi üretimini de artırır. Bu nedenle, olgunlaşma başlayınca, giderek daha fazla etilen oluşur ve gaz olduğundan, meyvenin her yanına ve hatta aynı ya da diğer bitkilerin yakınındaki meyvelere geçer. "Bir çürük elma bir kasa elmayı çürütür" özdeyişi doğrudur. O çürük elma zengin bir etilen kaynağıdır. Etilen bir kasadaki ya da sınırlı diğer bir ortamda olgunlaşma ve çürümeyi hızlandırır.

Eski zamanlarda çiftçiler gelişmekte olan incirleri daha hızlı olgunlaştırmak için delikler açmışlardır. Yaralanmanın meyvede etilen üretimini uyardığını ve etilen artışının meyve olgunlaşmasını artırdığını biliyoruz. Günümüzde, meyve nakliyecileri ve depocular olgunlaştırma odalarına etilen püskürterek olgunlaşmayı hızlandırırlar. Etilenin bu şekilde kullanımı, tarım ve ticarette doğal bir bitki hormonunun tek ve en önemli kullanımıdır. Olgunlaşma meyve depolarında atmosferden etileni uzaklaştıran "temizleyiciler" ve adsorbanların (emici madde) kullanımı ile de geciktirilir. Hatta bu strateji ev de bile kullanılır. Pekçok süpermarket meyveleri taze tutmak için tasarlanan plastik torbalar satmaktadır; bu torbalar etileni bağlayan maddeler içerir.

Çiçek senesense uğradıkça, petalleri dökülebilir. Bu da onların ticari değerlerini düşürür. Yetiştiriciler ve çiçekçiler çoğunlukla satışa sunmadan önce, etilene duyarlı çiçeklerin kesik gövdelerini sulandırılmış gümüş tiyosülfat çözeltisinde daldırırlar. Gümüş tuzları doğrudan etilen reseptörü ile etkileşerek etilenin etkisini engeller- böylece, çiçeklerin daha uzun bir süre "taze" kalmasını sağlayarak senesensi geciktirir.

**GÖVDE UZAMASI** Etilen her ne kadar başlıca senesens ile bağlantılı ise de, bitki gelişiminin diğer evrelerinde de aktiftir. Pekçok dikotil fidesinin gövdeleri bir **apikal çengel** oluşturur. Bu çengel, gövde toprak içinde büyürken sürgünün kırılgan yapılı ucunu korur (**Şekil 37.16**). Apikal çengel, etilen gazının asimetrik üretimi ile korunur. Etilen gazı çengelin iç yüzeyindeki hücrelerin uzamasını engeller. Fideler toprak yüzeyine çıkıp ışıkla temas edince, etilen sentezi durur ve iç yüzeydeki hücreler bu süreçten sonra engellenmezler. Bu hücreler artık uzarlar ve çengel açılarak sürgün ucunun yükselmesini ve yaprakların güneşe doğru genişlemesini sağlar.




**37.16 Bir Dikotilin Apikal Çengeli** Bu fasülye fidesinin apikal çengelinden etilenin asimetrik üretimi sorumludur. Etilen konsantrasyonu sağ tarafta en yüksek bulunmuştur. Böylece, sol taraf daha fazla büyümüş ve çengel varlığını sürdürmüştür.

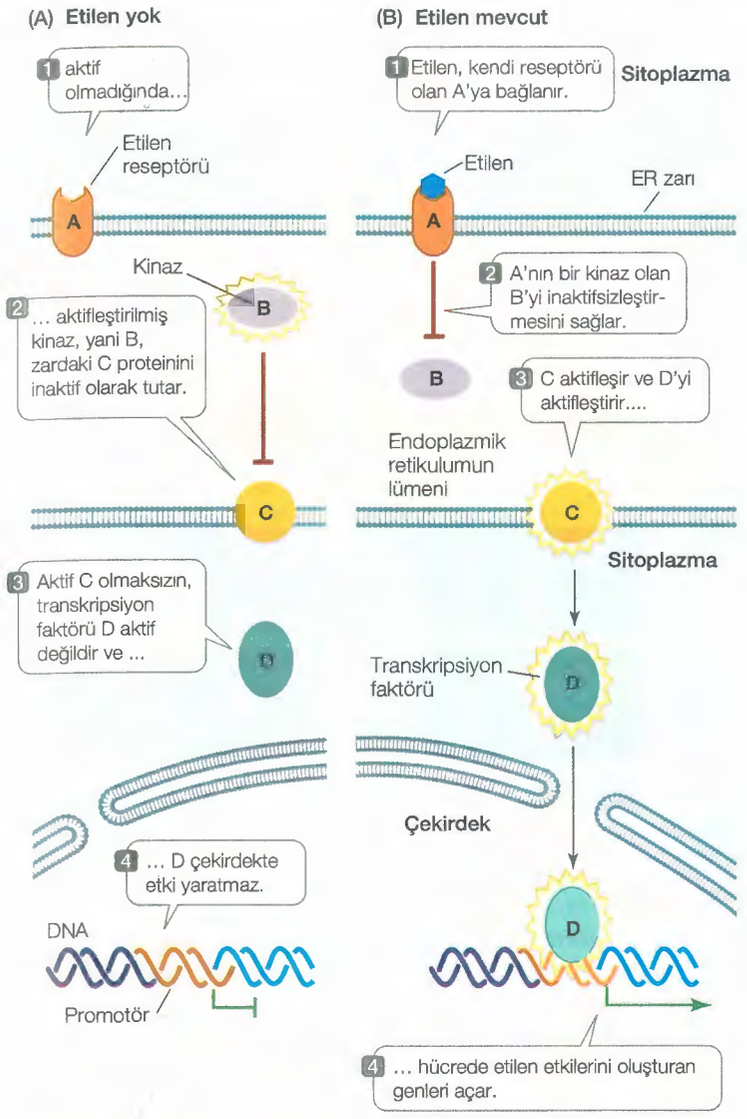
Etilen ayrıca genel olarak gövde uzamasını engeller, gövdelerin yanal olarak şişkinleşmesini teşvik eder (sitokininlerin yaptığı gibi) ve gövdelerin gravitropik uyartıya karşı duyarlılıklarını azaltır. Bu üç olgu birlikte, üçlü yanıtı oluştururlar. Üçlü yanıt, bitkilere etilen uygulandığında gözlenen, iyi tanımlanmış bir bodurlaşmaya neden olan bir büyüme özelliğidir.

**ETİLEN SİNYAL İLETİM YOLU** Etilenin etki mekanizması etilene bağlı kusurları olan *Arabidopsis* mutantlarının analiz edilmesiyle araştırılmıştır. Bu mutantların bir kısmı uygulanan etilene yanıt vermezler. Diğerleri ise etilen uygulanmamış olsa bile, etilen uygulanmış gibi iş görürler. Araştırıcılar mutant genleri çalışmışlar ve bu genlerin protein ürünlerini diğer protein ürünleri ile karşılaştırmışlardır; böylece etilenin etki gösterdiği sinyal iletim yolunun bazı ayrıntıları aydınlatılabilmiştir (**Şekil 37.17**).

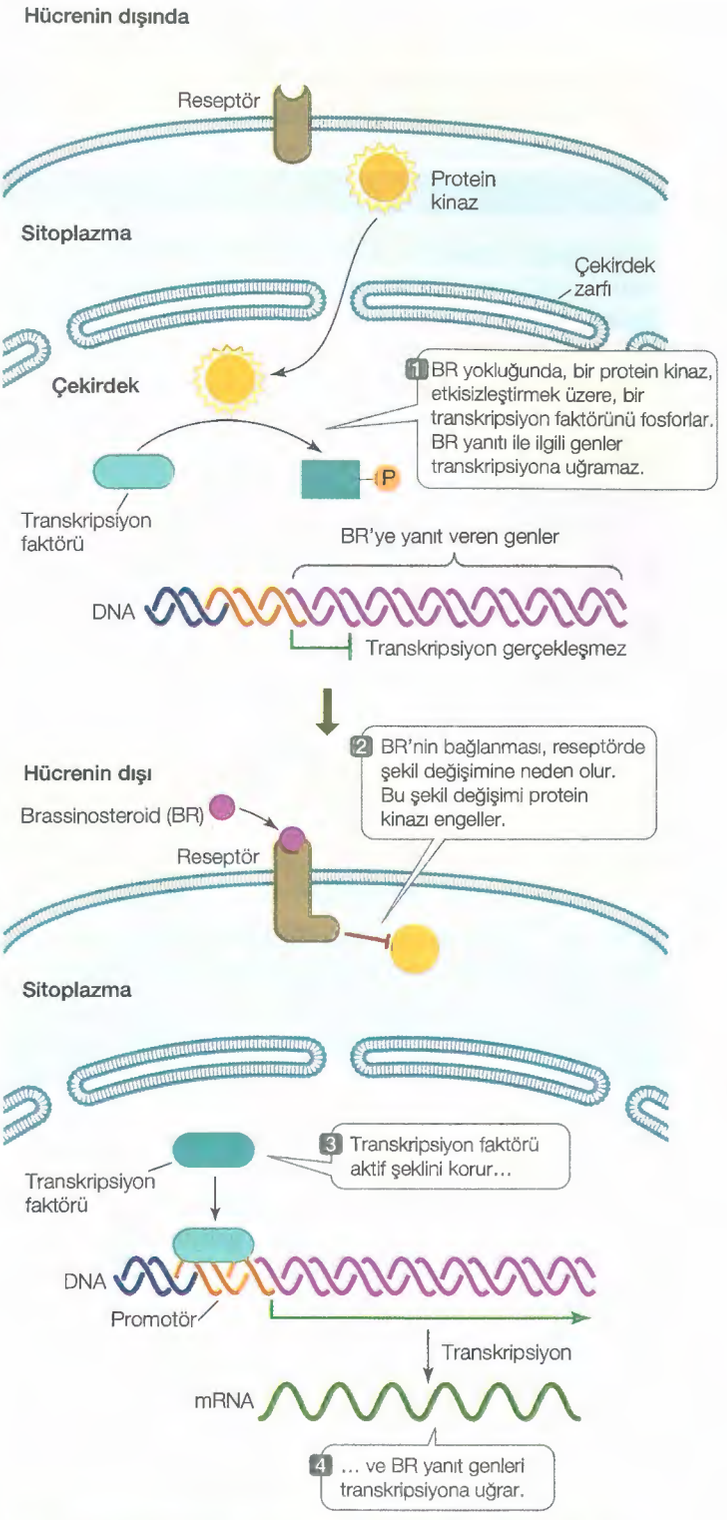
İlgili yol, endoplazmik retikulumda bulunan iki zar proteinini içerir. Bunlardan ilki etilen reseptörü (şekilde A ile gösterilmiştir), diğeri ise bir kanal proteinidir (C). Etilen yokluğunda, bir protein kinaz (B) fosforilasyon ile C'yi etkisizleştirir. A reseptörü etilene bağlandığında, etilen B'yi etkisizleştirir. C ise, onu etkisizleştiren B yokluğunda, bir transkripsiyon faktörü olan D'yi aktifleştirir. Bu transkripsiyon faktörü daha sonra çekirdeğe taşınır. Orada, hücrede etilenin etkilerini üreten genlerin açılmasını sağlar. Başka bir deyişle, etilen sinyalini "açar".

### Brassinosteroidler bitki steroid hormonlarıdır

Hayvanlarda, kortizol ve östregen gibi steroid hormonları kolesterolden oluşur (bakınız Şekil 3.22). Hayvan steroidleri yaygın olup, onlarca yıldan beri iyi çalışılmıştır. Bunun aksine, bitki steroid hormonları nispeten yeni keşfedilmiştir. Biyologlar, 1970'lerde, Brassicaceae (hardal ailesi) familyasının bir üyesi olan kolza poleninden bir steroid izole etmişledir. İzole edilen bu brassinosteroid çeşitli bitki dokularına uygulandığında, hücre uzamasını, polen tüpü uzamasını ve iletim dokusu farklılaşmasını uyarmış, ancak kök uzamasını engellemiştir. O zamandan beri, bitkilerde kimyasal olarak ilişkili büyümeyi etkileyen düzinelerce brassinosteroid bulunmuştur.




**37.17 Etilen Sinyal İletim Yolu** Bu şekilde, etilenin, etkilerini gösterdiği sinyal iletim yolundaki dört proteinin (A, B, C, ve D) rolü gösterilmiştir.




**37.18 Brassinosteroid Sinyal Yolu Plazma Zarında Başlar** Hayvan steroid hormonlarının reseptörünün aksine, brassinosteroid (BR) reseptörü bir zar proteinidir. Sinyal iletim yolu bazı genlerin aktifleşmesi ile son bulur.

Brassinosteriod sentezleyemeyen ya da brassinosteroid algılanması ya da sinyal iletiminde kusurlu bulunan mutant bitkiler çoğunlukla cüce ve verimsiz olup yavaş gelişirler. Bu etkiler küçük miktarlarda brassinosteroid uygulamasıyla tersine çevrilebilir. Bu durum, brassinosteroidlerin gerçekten hormon olduklarını göstermektedir. Bu hormonlar bitkiler arasında değişiklik gösterebilen çeşitli etkilere sahiptir. Brassinosteroidler:

- sürgünlerde hücre uzaması ve bölünmesini teşvik ederler
- ksilem farklılaşmasını teşvik ederler
- üreme sırasında polen tüpünün büyümesini teşvik ederler
- tohum çimlenmesini teşvik ederler
- apikal dominansi ve yaprak senesensini artırırlar

Bitkilerdeki steroidlerin sinyal iletim yolu hayvan steroidlerinin sinyal iletim yollarından kesin bir farklılık gösterirler. Hayvanlarda, steroidler plazma zarından geçerek sitoplazmadaki reseptörlere bağlanırlar. Bunun aksine, bitkilerde brassinosteroidlerin reseptörü plazma zarındaki integral (içine yerleşmiş) bir proteindir (**Şekil 37.18**). Bir brassinosteroidin reseptör tarafından bağlanması bir protein kinazı aktifleştirir. Eğer bu gerçekleşmezse, bu protein kinaz transkripsiyon fak-

törünü etkisizleştirir. Bu yolda aktifleşen genler hücre genişlemesinde, özellikle de ışığa verilen yanıtta yer alan proteinleri kodlar. Göreceğimiz gibi, ışık bitki gelişiminde çok büyük etkiye sahiptir.

## 37.4 ÖZET

**Sitokininler, etilen ve brassinosteroidler bitki gelişimini yönetmek için oksin ve gibberellinler ile uyum içinde çalışırlar. Bunların sinyal yolları basit, iki bileşenli bir reseptör-effektör sisteminden (sitokinin), bir effektörün engellenmesinin önüne geçilmesi arasında (etilen ve brassinosteroidler) değişiklik gösterir.**

- Sitokininler bitki gelişimini düzenlemek için oksin ile nasıl etkileşirler? **Bakınız s. 785**
- Meyve olgunlaşmasında etilenin rolü nedir? Bu bilgi ticari olarak nasıl kullanılır? **Bakınız s. 786**
- Sitokininler ve brassinosteroidlerin sinyal iletim yoları ne tür bir farklılık gösterir? **Bakınız s. 787 ve Şekiller 37.15 ve 37.18**

Bir bitkinin ışığa yanıtı- fotosentez için enerji kaynağı- yaşaması için yaşamsal önemdedir. Fototropizma konusunda Darwin'in öncül çalışmalarının oksinin keşfini nasıl sağladığını gördük. Şimdi bitkilerin ışığı nasıl algıladıkları ve yanıt verdiklerini daha yakından inceleyelim.

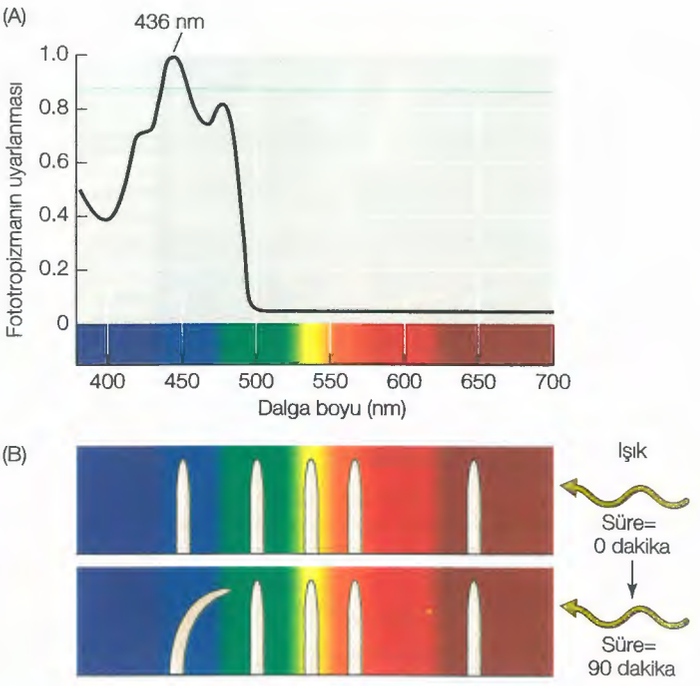
## 37.5 Fotoreseptörler Bitki Büyümesinin Düzenlenmesinde Nasıl Yer Alırlar?

Bitkiler, ışığın iki özelliğine yanıt verirler: (1) ışığın *kalitesi*-yani, bitkideki moleküler tarafından absorblanabilen ışık dalga boyları ve (2) ışığın *miktarı*-yani ışığa maruz kalınma şiddeti ve süresi.

Bölüm 10'da fotosentez açıklanmıştır: klorofil ve diğer pigmentler belirli dalga boylarındaki ışığın (kalitesi) nasıl absorblamakta ve ışık şiddeti fotosentez hızını (miktar) nasıl etkilemektedir? Burada, bir ışığın bitki gelişimini nasıl etkilediği üzerinde duracağız. Bu bölümün başında, fototropizmayı ve oksinin bir bitkinin gövdesinin ışığa doğru kıvrılmasını nasıl yönettiğini anlatmıştık. Işık, fototropizma yanında, tohum çimlenmesi, sürgün uzaması, çiçeklenmenin başlaması ve bitki gelişiminin pekçok diğer önemli özelliğini etkiler. Bu işlemlerde birkaç fotoreseptör iş görür. Üç ya da üçten fazla **mavi-ışık reseptörü** yüksek şiddetteki mavi ışığın, **fitokrom** ise kırmızı ışığın etkilerine aracılık eder.

### Fototropinler, kriptokromlar ve zeaksantin mavi ışık reseptörleridir

Charles ve Francis Darwin büyüyen bir koleoptilin apikal ucunun ışığı bir sinyal olarak algıladıktan sonra ışık almayan tarafta uç kısmın altında hücre uzamasını uyarmak için oksini eşit olmayan bir biçimde dağıttığını göstermişlerdir. 10. Bölüm'de, bir etkin spektrumun belirli bir işlemin (örneğin fotosentez) yürütülmesinde en etkili dalga boyunu bulmak için bitkilerin ışığın farklı dalga boylarına maruz bırakılmasını




**37.19 Fototropizmanın Etkin Spektrumu** (A) Bir koleoptilin ışığa doğru kıvrılmasının etkin spektrumu fototropin isimli reseptörün absorbsiyon spektrumu ile benzerlik gösterir. (B) 90 dakika sonra, yalnızca koleoptil mavi ışığa bağlı olarak kıvrılmıştır.

içerdiğini görmüştük. Fotosentezle ilgili olarak, bu tür çalışmalar en etkili dalga boyunun klorofillerin absorbladığı dalga boyu olduğunu göstermiştir (Bakınız Şekil 10.6). Koleoptillerin fototropizması için bir etkin spektrum elde edildiğinde, koleoptilin kıvrılmasında mavi ışığın (436 nm'de en üst düzeyde) en etkili olduğu bulunmuştur (**Şekil 37.19**). Mavi ışığı absorbe eden reseptör/pigment hangisidir? Biyologlar bu soruya yanıt bulmak için, bir kez daha model bitki *Arabidopsis*'i ele alarak genetik bir yaklaşım kullanmışlardır.

Araştırıcılar genetik bir tarama sonucu mavi ışığa duyarsız *Arabidopsis* mutantlarının elde etmişler ve **fototropin** olarak isimlendirilen ve plazma zarında yer alan bir mavi ışık reseptörünü tanımlamışlardır. Fototropin proteini, onunla birleşmiş olan bir flavin mononükleotide sahiptir. Bu flavin mononükleotid mavi ışığı absorblayarak proteinin yapısında bir değişiklik oluşturur. Bu değişiklik bir protein kinaz için aktif bir bölgeyi açığa çıkarır. Bu protein kinaz da bir sinyal iletim yolunun başlatır ve sonuçta oksin hücre uzamasını uyarır.

Fototropin aynı zamanda ışığa bağlı kloroplast hareketlerine katılır. Ayrıca, ışığın uyardığı stoma açılmasında, diğer bir mavi ışık reseptörü olan **zeaksantin** isimli plastid pigmenti ile birlikte yer alır (bakınız Şekil 35.9).

**Kriptokromlar** diğer bir mavi ışık reseptörleridir. Bu pigmentler mavi ve ultraviyole ışığı absorblarlar. Başlıca bitki hücresinin çekirdeğinde yer alan bu sarı pigmentler fide gelişimi ve çiçeklenmeyi etkilerler. Kriptokrom etkisinin tam mekanizması henüz bilinmemektedir. Her ne kadar en hızlı verilen yanıtlara fototropinler aracılık etse de, şiddetli mavi ışık, kriptokromların etkisiyle hücre uzamasını engeller.

### Fitokromlar kırmızı ve uzak kırmızı ışığın etkilerine aracılık eder

Bitkilerde fizyoloji ve gelişimle ilgili bir dizi olay ışık tarafından kontrol edilir. Bu işlem **fotomorfogenez** olarak isimlendirilir. Örneğin:

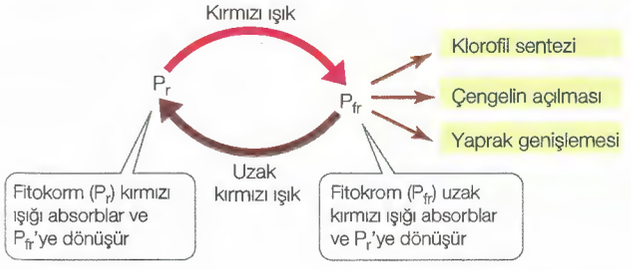
- Yeraltında çimlenen bir fasulye fidesi uzun bir gövdeye, mat sarı renkli katlanmış yapraklara ve yaprağı koruyan bir çengele sahiptir (bakınız Şekil 37.2 ve 37.16)-bu fide **etiole olmuştur**. Fide toprak yüzeyine ulaşınca, ışığa bağımlı bazı değişiklikler geçirir: apikal çengel dikleşir, genç yaprak açılır ve fotosentezin başlamasına yetecek kadar klorofil sentezlenir. Hatta çok loş ışık bile bu değişiklikleri uyarabilir.
- Toprağın üstüne serpilmiş marul tohumları yalnızca ışığa yanıt vererek çimlenir. Çok loş bir ışık flaşı bile bunun için yeterlidir.
- Ergin pıtrak bitkileri uzun gecelere maruz bırakıldıklarında çiçeklenirler. Gecenin ortasında kısa bir ışık flaşı verilirse çimlenmezler.

Yukarda belirtilen işlemlerin etkin spektrumları, bu işlemlerin kırmızı ışık (650-680 nm)'tan etkilendiklerin göstermiştir. Bu, bitkilerin kırmızı ışığı absorblayan ve fotomorfogenezi başlatan bir fotoreseptöre sahip olduklarını göstermektedir.

Kırmızı ışığa karşı verilen bu yanıtlarda özellikle belirgin olan, *bu yanıtların uzak kırmızı (710-740 nm) ışık tarafından geri dönüştürülebilmesidir*. Örneğin, eğer marul tohumları kısa aralıklarla, birbirini izleyen dönemlerde kırmızı ve uzak-kırmızı ışığa maruz bırakılırlarsa, tohumlar son uygulanan ışığa yanıt verirler. Işık kırmızıysa çimlenirler; uzak-kırmızı ise dormant kalırlar (**Şekil 37.20**). Kırmızı ve uzak-kırmızı ışığın geriye dönüşebilir bu etkileri, çiçeklenme ve fide büyümesi dahil, bitki gelişiminin diğer pekçok özelliğini düzenler.

Kırmızı ve uzak-kırmızı ışığın etkilerinin temeli bitkilerin sitosolünde bulunan mavimtırak bir fotoreseptör pigment proteinde yatar. Bu fotoreseptör pigment– protein **fitokrom** olarak isimlendirilir. Fitokrom, birbirine dönüşebilen iki "izoform" ya da durumda bulunur. Molekül belirli bir dalga boyundaki ışığı absorblayınca, yapısal bir değişim geçirir. İlkesel olarak kırmızı ışığı absorbladığı, eylemsiz, ya da "temel" durumda $P_r$ olarak isimlendirilir. Pr bir kırmızı ışık fotonu absorblayınca $P_{fr}$ formuna dönüşür. $P_{fr}$ formu tercihan uzak-kırmızı ışığı absorblar; bu gerçekleşince, tekrar $P_r$ formunu kazanır.

Fitokromun aktif formu $P_r$ değil, $P_{fr}$'dir. Pfr çeşitli bitkilerde önemli biyolojik süreçleri başlatır. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, bu süreçler tohum çimlenmesi, sürgün gelişimi ve çiçeklenmedir.




## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 37.20 Tohumların Kırmızı ve Uzak-Kırmızı Işığa Duyarlılıkları

Marul tohumları, kısa bir süre ışık periyoduna maruz bırakılırsa çimlenirler. Bir etkin spektrum, kırmızı ışığın çimlenmenin teşvik edilmesinde en etkili olduğunu, ancak bir kırmızı ışık flaşından sonra uzak kırmızı ışık uygulandığında, etkinin tersine döndürebileceğini göstermiştir. Harry Borthwick ve arkadaşları, birbirini izleyen tekrarlı kırmızı ve uzak kırmızı flaşların etkisini araştırmışlardır. Bu gözlemler, ışıkta dönüşebilen tek bir molekülün var olduğu sonucuna götürmüştür. Bu molekülün fitokrom olduğu saptanmıştır.

**HİPOTEZ** **Marul tohum çimlenmesi üzerinde kırmızı ve uzak kırmızı ışığın etkileri karşılıklı olarak birbirine dönüşebilir.**

**YÖNTEM** Marul tohumlarını ardışık periyotlarda, kırmızı ışığa R 1 dakika, uzak kırmızı ışığa FR ise 4 dakika maruz bırakınız.

R | R FR | ... | R FR R FR R FR R | R FR R FR R FR R FR

**BULGULAR**




**SONUÇ** **Kırmızı ışık ve uzak kırmızı ışık, birbirlerinin etkisini tersine çevirir**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Doğadaki bir bitki için, kırmızı ışığın uzak kırmızıya oranı, bir fitokroma bağlı yanıtın verilip verilmeyeceğini belirler. Örneğin, gündüzleri, oran yaklaşık 1.2:1'dir; çünkü uzak kırmızıya göre, daha fazla kırmızı ışık vardır, bu nedenle $P_{fr}$ baskındır. Fakat diğer bitkilerin gölgesinde büyüyen bir bitki için, oran 0.13:1 gibi düşük bir olup, fitokrom çoğunlukla $P_r$ formundadır. Gölgede, kırmızı ışığın uzak kırmızıya oranının düşük oluşunun nedeni, kırmızı ışığın, daha üstteki yaprakların klorofili tarafından absorblanmasıdır. Dolayısıyla alttaki bitkiler daha az kırmızı ışık alırlar. Gölgeye toleranslı olmayan bitkiler gölgeden kaçmak için gövdelerinde hücre uzamasını ve böylelikle boylarını uzatarak yanıt verirler. Diğer bitkiler tarafından yaratılan gölge aynı zamanda çimlenmek için ışığa gereksinim duyan bitkilerin çimlenmelerini de etkiler (Bakınız Şekil 37.20). Toprağın yansıtma özelliği de kırmızının uzak kırmızı ışığa oranını- ve böylece bitkinin davranışını etkiler. Örneğin, pamuk fideleri uzak kırmızı ışığa göre, kırmızı ışığı daha fazla yansıtan topraklarda (kil gibi) daha yavaş büyürler.

### Fitokrom gen transkripsiyonunu uyarır

Fitokrom ya da daha özel olarak, $P_{fr}$ nasıl çalışır? Fitokrom iki birimden oluşan, sitoplazmik bir proteindir (**Şekil 37.21**). Her bir alt birim bir protein zincire ve bir *kromofor* olarak isimlendirilen plastidden türemiş protein olmayan bir pigmentte sahiptir. *Arabidopsis*'te birbirinden biraz faklı beş fitokromu kodlayan bir gen ailesi bulunmaktadır. Bu fitokromların her biri farklı fotomorfogenetik yanıtlarda iş görür.

$P_r$ $P_{fr}$ izoformuna dönüştürülünce gen transkripsiyonu uyarılır. $P_r$ kırmızı ışığı absorblayınca kromofor şeklini değiştirir. Buna bağlı olarak, protein de Pr formundan Pfr formuna konformasyonal olarak değişiklik geçirir. $P_{fr}$'ye dönüşüm, fitokromdaki proteinin iki önemli bölgesini açığa çıkarır (bakınız Şekil 37.21). Bu bölgelerin her ikisi de transkripsiyonla ilgili işlevi etkiler.

- *Nukleer lokalizasyon dizisinin* ortaya çıkması $P_{fr}$'nin sitoplazmadan çekirdeğe geçmesini sağlar. $P_{fr}$ çekirdeğe ulaşınca transkripsiyon faktörlerine bağlanarak fotomorfogenezde yer alan genlerin ifadesi uyarır.
- Bir *protein kinaz* domaininin ortaya çıkması $P_{fr}$ proteinin ve kırmızı ışık sinyal iletiminde yer alan diğer proteinlerin kendi kendilerini fosforlamasını sağlar. Bunun sonucunda transkripsiyonel faktörlerde değişikliler oluşur.

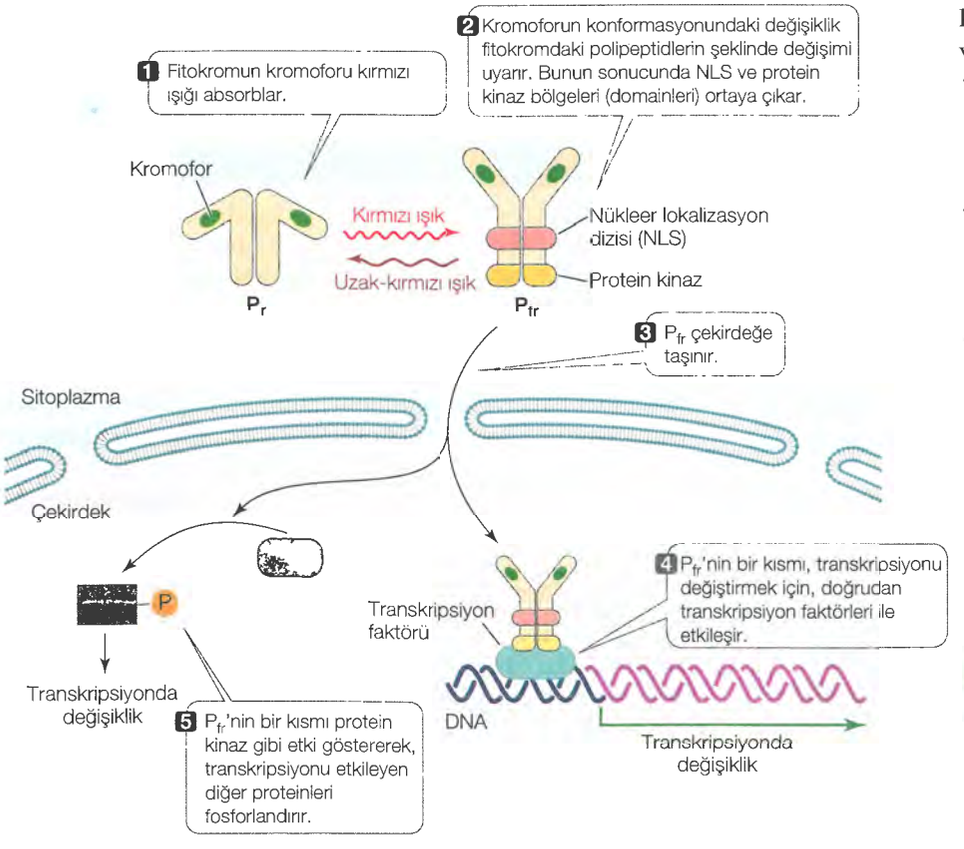
Bu transkripsiyon faktörlerinin aktifleşmesinin etkisi çok büyüktür: *Arabidopsis*'te, fitokrom ifadelerini artırarak ya da azaltarak, şaşırtıcı bir biçimde 2.500 geni etkiler. Bu genlerin bazıları diğer hormonlarla ilişkilidir. Örneğin, tohum çimlenmesinde $P_{fr}$ oluşunca gibberellin sentezi genleri aktifleşir ve gibberellin parçalanmasından sorumlu genler baskılanır. Bunun sonucunda gibberellinler birikir ve tohum rezervler harekete geçirilir.

### Sirkadiyen ritimler ışığın algılanması ile kurulurlar

Canlı organizmalarda biyolojik aktivitelerin zamanlaması ve süresi, bütün ökaryotlarda ve bazı prokaryotlarda, yaygın olarak "biyolojik saat" olarak isimlendirilen bir olgu tarafından yönetilir- yaklaşık 12 saatlik aralıklarla iki evre arasında ileri geri birbirini izleyen hücre içindeki bir ossilatör. Bu saatin başlıca dışa vurumu bir **sirkadiyen ritim** olarak bilinir (Latince *circa*, "yaklaşık", *dies* ise "gün" anlamındadır). Kendi yaşamınızı gözünüzün önüne getirin: büyük olasılıkla geceleri uyuyorsunuz, gündüzleri ise uyanıksınız. Gündüz bitkilerinde, sirkadiyen ritimler, örneğin, *Arabidopsis*'te stomaların açılıp (gündüzleri), kapanmasını (geceleri), fasulye bitkilerinde güneşe doğru yükselmeyi (gündüzleri) ve düşmeyi (geceleri) etkiler. Bu iki örnekten, sirkadiyen ritimlerinin ekolojik olarak yararlı adaptasyonlar olduğu açıktır. Bu ritimler bitkinin fizyolojisini çevre ile ilişkilendirir.

Diğer biyolojik döngüler yanında, sirkadiyen ritimleri iki nitelik belirler: **periyot**, bir döngünün uzunluğudur ve **genlik**, bir döngü sırasında değişimin büyüklüğü. Bitkilerdeki sirkadiyen ritimlerin önemli bazı özellikleri vardır:

- Bir sirkadiyen ritmin periyodu, her ne kadar düşük sıcaklıklar, büyüklüğünü önemli ölçüde azaltırsa da, sıcaklıktan pek etkilenmez.
- Sirkadiyen ritimler oldukça kalıcıdırlar. Işık-karanlık periyotları gibi çevresel uyartıların yokluğunda bile günlerce sürebilirler.
- Sirkadiyen ritimler tam olarak 24 saate karşılık gelmeyen ışık-karanlık döngüleriyle sınırlar içinde kurulabilirler. Yani, bir ritmin periyodu organizmanın maruz bırakıldığı aydınlık-karanlık döngüsü ile çakıştırılabilir (sınırlar içerisinde).




**37.21 Fitokrom Gen Transkripsiyonunu Teşvik Eder** Fitokrom iki polipeptid zincirinden oluşur. Bunların her biri bir kromofor pigmentine sahiptir. Bu polipeptid çifti ışığı absorblayınca yapısal değişiklik geçirir. Fitokrom kırmızı ışığı absorblayınca, $P_{fr}$ formuna dönüşür. $P_{fr}$ fitokroma yanıt veren genlerin transkripsiyonunu aktifleştirir.

Bir kimse pekçok zaman bölgesinden harekete edince ne olacağını düşünün: gecesi gündüz olacak ve göreceli olarak, kişinin uyku- uykusuzluk sirkadiyen ritmi yeni çevresel uyarılara göre yeniden kurulacaktır. Yılın mevsimleri ilerledikçe gün uzunluğuna uyum sağlayan bitkilerde benzer ayarlama görülür. Bitkilerde sirkadiyen ritmin ayarlanmasının etkin spektrumu, fitokromun (ve daha küçük ölçekte, mavi ışık reseptörleri) bu süreçte yer aldığını göstermektedir. Güneş battığında fitokrom çoğunlukla aktif $P_{fr}$ formundadır. Fakat gece ilerledikçe, $P_{fr}$ göreceli olarak tekrar inaktif formuna, yani Pr'ye dönüşür. Güneş doğduğunda (şafak vakti) fitokrom genellikle $P_r$ formundadır, fakat gün ışıyınca hızla $P_{fr}$'ye dönüşür. Pfr formuna dönüşüm bitkinin biyolojik saatini yeniden ayarlar. Ancak, gece uzayınca, saat hala her gün şafak vakti yeniden ayarlanır. Böylece, saat tarafından ölçülen toplam süre tutarlı kalırken, saat, kendisini yıl boyunca gün uzunluğundaki değişikliklere uydurur.

## 37.5 ÖZET

**Işık bitkilerde bir dizi fizyolojik ve gelişimle ilgili olayları kontrol eder. Bu fotomorfogenez olarak isimlendirilir Fototropin, kriptokromlar ve fitokrom bitki büyüme ve gelişimi üzerinde ışığın etkilerine aracılık eder. Fitokromun birbirine dönüşebilen iki formu bulunur: bir formdan diğerine dönüşümünü kırmızı ışığın uzak kırmızı ışığa oranı kontrol eder. Sirkadiyen ritimler ışığın algılanmasından etkilenir.**

- Bitkilerde mavi-ışık reseptörlerinin varlığına ilişkin kanıt veriniz. **Bakınız s. 788 ve Şekil 37.19**
- Kırmızı ışık tohum çimlenmesini uzak-kırmızı ışıktan daha farklı etkiler? **Bakınız s. 789 ve Şekil 37.20**
- Sirkadiyen ritimleri tanımlayınız? Işığın algılanması ile ne tür bir ilişkileri vardır? **Bakınız s.790**

Fotoreseptörler aynı zamanda çiçeklenmenin düzenlenmesinde de rol oynarlar. Işık yanında, diğer çevresel faktör-sıcaklık- ta çiçeklenmeyi düzenler. Bu konuları ve diğerlerini, çiçekli bitkilerin üremesinin ele alındığı bundan sonraki bölümde inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 37.1 Bir Bitki Nasıl Gelişir?

- Hareketsiz organizmalar olarak bitkiler, meristemlerini kullanarak, yeni organlar oluşturarak ve yaşam boyu büyüyerek büyümelerini en üst düzeye çıkarırlar.
- Çevre, fotoreseptörler, hormonlar ve bitkinin genomu, bir bitkinin gelişimini düzenler.
- Uyumla ilgili avantajları olan tohumda **dormansi** bir dizi mekanizma ile sürdürülür. Doğada, dormansi, örneğin, aşınma, yangın, süzülme ve düşük sıcaklıklarla kırılır. Dormansi son bulup tohum **su alınca**, çimlenir ve **fide** oluşturur. **İnceleyiniz Şekil 37.1 ve WEB AKTİVİTELERİ 37.1 ve 37.2**
- Bitkilerde birkaç hormon bulunur. Bunların her biri gelişimin birden fazla yönünü düzenler. Bu hormonlar arasındaki, ilişkiler genellikle karmaşıktır. **İnceleyiniz Tablo 37.1**
- **Hormonlar** ve **fotoreseptörler** tohum çimlenmesini düzenlemek için sinyal iletim yollarında iş görürler. Çimlenen embriyo, fotosentez yapmaya başlamadan önce, **kotiledonlardaki** ya da **endospermdeki** enerji kaynaklarına bağımlıdır.
- Model organizma *Arabidopisis thaliana* ile yapılan **genetik taramalar** bitkilerde sinyal iletiminin aydınlatılmasına büyük katkı yapmıştır. **İnceleyiniz Şekil 37.3**

### 37.2 Gibberellinler Ne Tür Roller Oynarlar?

- Tahıl tohumlarının embriyoları **gibberellinleri** salgılar. Gibberellin **alöron tabakasındaki** sindirim enzimlerinin sentezlenmesini ve salgılanmasını sağlar. Bu enzimler endospermde depolanmış makromolekülleri parçalarlar. **İnceleyiniz Şekil 37.6 ve WEB AKTİVİTESİ 37.3**
- Düzinelerce gibberellin bulunmaktadır. Bu hormonlar gövdelerin ve bazı meyvelerin büyümesini düzenlerler. **İnceleyiniz Şekil 37.7**
- Gibberellinler transkripsiyonu baskılayan moleküllerin parçalanmasıyla etki gösterirler.

### 37.3 Oksin Ne Tür bir Rol Oynar?

**ANİMASYONLU ÖZEL DERSİ 37.1'i İZLEYİNİZ**

- Koleoptillerde, oksin uçtaki hücrelerde sentezlenir ve aşağıya, büyüme bölgesine taşınır. **İnceleyiniz Şekil 37.8 ve 37.9 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 37.2**
- Oksin polar taşınır. Oksini aktif olarak taşıyan taşıyıcılar- hücrelerin kaidedeki uçlarında yer alan zar proteinleri-oksinin sürgünün ucundan kaidesine taşınmasını sağlar. **İnceleyiniz Şekil 37.10**
- Oksinin aktif taşıyıcılarla, yanal taşınımı **fototropizma** ve **gravitropizmadan** sorumludur. **İnceleyiniz Şekil 37.11**
- Oksin kök oluşumu yaprak **absisyonu**, **apikal dominansi** ve **partenokarpik meyve oluşumunda** rol oynar. Yapay bazı oksinler seçici herbisitler olarak kullanılırlar.
- Oksinin hücre çeperi mikrofibrilleri arasındaki bağları bozarak hücre genişlemesini nasıl artırdığı **asit büyüme hipotezi** ile açıklanır. **İnceleyiniz Şekil 37.13 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 37.3**
- Oksinin etkisi altında yatan moleküler mekanizma gibberellinki ile benzerlik gösterir; oksin kendi reseptörüne bağlanmadığı sürece, transkripsiyon baskı altındadır. Oksin-reseptör kompleksi bir transkripsiyon baskılayıcısına (repressör) bağlanınca, baskılayıcı parçalanır ve transkripsiyon başlar. **İnceleyiniz Şekil 37.14**

### 37.4 Sitokininler, Etilen ve Brassinosteroidlerin Etkileri Nelerdir?

- **Sitokininler** adenin türevleridir. Bitki hücre bölünmesi ve bazı türlerde tohum çimlenmesini teşvik ederler. Gövde uzamasını engellerler, gövdelerin ve köklerin yanal olarak şişkinleşmesini teşvik ederler, koltukaltı (aksiler) tomurcukların büyümesini uyarırlar, yaprak dokusunun genişlemesini teşvik ederler ve senesensi geciktirirler.
- **Sitokininler** bakterilerdeki iki bileşenli sistemlere benzeyen bir

sinyal iletim yoluyla bitki hücreleri üzerinde etkili olurlar. **İnceleyiniz Şekil 37.15**

- Yaprak absisyonun oksin ve **etilen** arasındaki bir denge ile kontrol edilir. Etilen senesensi ve meyve olgunlaşmasını teşvik eder. Dikotil fidelerinde koruyucu bir apikal çengelin oluşmasına neden olur. Yanal şişmeyi ve gravitropik duyarlılığın kaybına neden olur.
- Etilen hücreler üzerinde endoplazmik retikulumda yerleşmiş olan bir protein kinaz yoluyla etkili olur. **İnceleyiniz Şekil 37.17**
- Düzinelerce farklı **brassinosteroid** hücre uzaması, polen tüpü uzaması, iletim dokusu farklılaşması ve kök uzamasını etkiler. Brassinosteroidlerin etkisi ve düzeyinde bazı değişiklikler ışığın bazı etkilerine aracılık eder. Bu steroidler bir plazma zarı reseptörü olarak iş görürler. **İnceleyiniz Şekil 37.18**

## 37.5 Fotoreseptörler Bitki Büyümesinin Düzenlenmesinde Nasıl Yer Alırlar?

- **Fototropinler** fototropizma ve kloroplast hareketlerinde iş gören mavi ışık reseptörleridir. **Zeaksantin**, fototropinlerle birlikte, stomaların ışık tarafından uyarılan açılmasında yer alır.. Kriptokromlar mavi ışık reseptörleridir ve fide gelişimi, gövde uzaması ve çiçeklenmenin başlamasını kontrol ederler.
- Fitokromların, sitosolde birbirine dönüşebilen, $P_r$ ve $P_{fr}$ olmak üzere iki formu bulunur. Bu iki formun göreli miktarı kırmızı ışığın uzak kırmızı ışığa oranının bir fonksiyonudur. Fitokromlar fide büyümesi, çiçeklenme ve etiolleşmeyi kontrol ederler. **İnceleyiniz Şekil 37.20**
- Fitokrom sinyal iletim yolu transkripsiyonu iki farklı şekilde etkiler; $P_{fr}$ formu doğrudan bazı transkripsiyon faktörleriyle etkileşir ve protein kinazlarla etkileşerek dolaylı olarak transkripsiyonu etkiler. **İnceleyiniz Şekil 37.21**
- **Sirkadiyen ritimler** yaklaşık 24 saatte oluşan aktivitelerdir. Işık, bu aktiviteleri fitokrom gibi fotoreseptörler aracılığıyla ayarlar.

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi tohumda dormansinin bir avantajı *değildir*?
   *a.* Tohumu yayan kuşlar tarafından sindirilmesini kolaylaştırır.
   *b.* Çevrede yıldan yıla oluşan değişiklikleri karşılar.
   *c.* Bir tohumun doğru bir yerde çimlenmesini sağlar.
   *d.* Tohumun yayılmasını uygun hale getirir.
   *e.* çimlenmenin yılın uygun döneminde gerçekleşmesini sağlar.
2. Aşağıdakilerden hangisi tohum çimlenmesinde *görülmez*?
   *a.* Su girişi
   *b.* Metabolik değişiklikler
   *c.* Radikulanın büyümesi
   *d.* Besin kaynaklarının parçalanması
   *e.* Yoğun mitoz bölünme
3. Besin kaynaklarını parçalamak için, çimlenen bir arpa tohumu
   *a.* dormant haldedir
   *b.* senensens geçirir
   *c.* endosperme giberellin salgılar
   *d.* gliserolü ve yağ asitlerini lipitlere dönüştürür
   *e.* endospermden proteinleri alır.
4. Giberellinler
   *a.* Fototropizma ve gravitropizmadan sorumludurlar.
   *b.* Oda sıcaklığında gaz formundadırlar
   *c.* funguslar tarafından üretilirler.
   *d.* bitkilerde çiçeklenmeyi sağlarlar.
   *e.* arpa tohumlarında sindirim enzimlerinin sentezini engellerler.
5. Koleoptil dokusunda, oksin
   *a.* kaideden uca taşınır.
   *b.* uçtan kaideye taşınır.
   *c.* yerçekimine göre koleoptilin yönelimine bağlı olarak uca ya da kaideye doğru taşınabilir.
   *d.* herhangi bir tercihsel yönelim olmaksızın, basit difüzyonla taşınır.
   *e.* Taşınamaz, çünkü oksin üretildiği yerde kullanılır.
6. Oksin aşağıdaki süreçlerden hangisi üzerinden doğrudan etkili değildir?
   *a.* Apikal dominansi
   *b.* Yaprak absisyonu
   *c.* Arpa tohumlarında sindirim enzimlerinin sentezi
   *d.* Kök oluşumu
   *e.* Hücre uzaması
7. Hem oksin hem de gibberellinin sinyal iletimi,
   *a.* hormonun bir çekirdek reseptörüne bağlanmasını
   *b.* bir gen transkripsiyon baskılayıcısının parçalanmasını
   *c.* küçük bir sekonder mesajcı molekülün oluşturulmasını
   *d.* ışığın absorbe edilmesinden sonra kimyasal değişiklikleri
   *e.* hormonun parçalanmasını içerir.
8. Sitokininler ile ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi *söylenemez*?
   *a.* Doku kültürlerinde hücre bölünmesini artırırlar
   *b.* Yapraklarda senesensi geciktirirler
   *c.* Çoğunlukla gövdelerin uzamasını teşvik ederler.
   *d.* Bir protein kinaz aktivitesi gösteren bir reseptör gibi iş görürler.
   *e.* DNA'nın parçalanma ürünü olarak keşfedilmişledir.
9. Etilen
   *a.* Toprağın altında büyüyen fidelerde üçlü yanıta neden olurlar.
   *b.* oda sıcaklığında sıvıdırlar.
   *c.* meyvelerin olgunlaşmasını geciktirirler.
   *d.* Genel olarak gövde uzamasını artırırlar.
   *e.* sitokininlerin etkilerinin tersine, gövdelerde şişmeyi engellerler.
10. Fitokrom
    *a.* bitkilerde bulunan tek reseptördür
    *b.* ışıkta birbirine dönüşebilen iki formu mevcuttur.
    *c.* kırmızı ya da uzak-kırmızı renkli bir pigmenttir
    *d.* yeşil ışık reseptörüdür.
    *e.* koleoptillerde fototropizmanın fotoreseptörüdür.

## TARTIŞMA

1. Bir türün tohumundaki dormansinin yangınla kırılması hangi koşullarda avantajlıdır, açıklayınız.
2. Pıtrak meyveleri, her biri farklı iki mekanizma tarafından dormanside tutulan iki tohum içerir. İki tip dormansi mekanizmasına sahip olmaları pıtrak tohumlarına ne tür bir avantaj sağlar?
3. Süpermarketler gazları bağlayan, aktif kömür içeren plastik torbalar satmaktadırlar. Bu torbalar meyveleri taze tutmak için tasarlanmışlardır. Bu torbalar nasıl iş görürler?
4. Mısır cücelik virüsü enfekte olmuş mısır bitkilerinin büyüme hızlarını çok fazla düşürür. Enfekte olan bitkiler cüceleşirler. Bu mısırların görünümleri kalıtsal olarak cüce mısırı anımsattığından, virüsün mısır bitkilerinde gibberellinlerin sentezini engelleyebileceğinden kuşkulanıyorsunuz. Bu hipotezi test etmek için iki deney açıklayınız. Bunlardan sadece biri kimyasal ölçüme dayandırılmalıdır.

## EK ARAŞTIRMA

Bu bölümün başında açıklanan Yeşil Devrime yol açan yarı-cüce buğday ve çeltik bitkilerinde, gibberellin sinyal iletim yollarında mutasyonlar vardır. Yarı cüce mısır çeşitleri elde etmek için genetik mühendisliği kullanmak istiyorsunuz.

*a.* Gibberellin sinyal iletiminde yer alan genleri belirlemek için nasıl bir tarama yapardınız?

*b.* Sinyal iletim yolunun *Arabidopis*'inkine benzer olduğunu varsayarak, inaktif hale getirmek için hangi geni seçerdiniz?

*c.* Kısa cüssesi yanında, sinyal iletimi mutant ırkında ne tür diğer etkiler beklersiniz? Bunların üstesinden gelmek için diğer hormonları nasıl kullanırdınız?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Darwinlerin Yaptığı fototropizma Deneyleri** Şekil 37.8'e dayalı bu alıştırmada, Charles Darwin'in "Bitkilerde Hareketin Gücü" isimli kitaptan pasajlar okuyacaksınız. Bu kitapta, Darwin'in oğlu ile yaptığı deneyler anlatılmaktadır. Bu deneyler, diğer araştırıcıların bir bitki hormonu olan oksini bulmalarını sağlamıştır. Bu araştırıcıların deneylerini nasıl tasarladıkların, nasıl kontrol ettiklerini ve bulgularını nasıl analiz ettiklerini göreceksiniz.

# 38 Çiçekli Bitkilerde Üreme

## Çiçeklerin dili

Kate ve Leopold isimli son bir sinema filminde, Leopold ismindeki Victoria döneminde yaşamış bir asilzade, günümüz New York'una geri dönmüştür. Leopold New York'ta Kate isimli bir kadına rastlamış ve ona aşık olmuştur. Leopold bir köşede bir çiçekçi dükkanının önünde bir demet çiçek görür ve bu buketin bir kadına verilebildiği görünce şaşırır. Leopold açıklar, hepsi yanlış: lavanta güvensizlik belirtir; turuncu leylak aşırı kini ifade eder. Büyük güzelliği ifade eden amarillis göndermek daha iyi.

İngiltere'de Victoria döneminde (1837-1839) çiçek sembolizmi en yüksek popularitesine ulaşmıştır. Gelenekler duyguların dışa vurumunu önlemekteydi. Dolayısıyla, çiçekler sessiz insanların mesajlarını iletme yoluydu. Bu botanik dili, o dönemde çiçeklerin ve renklerin özel "anlamlarını" açıklamak için sözlükler yazılacak kadar yaygınlaşmıştı.

Cambridge Üniversitesindeki bir öğrenci, bir bayana güzel olduğunu kala leylağı ile "ifade ediyordu". Papatya sunarak onu sabırla bekleyeceğini belirtirdi. Eğer bayan o erkeği yeterince çekici buluyorsa, bunu o erkeğe kamelya ile belirtirdi; ancak, bir sardunya " yalnızca bir arkadaş olalım" anlamını taşırdı. Renklerin de anlamı vardı. Kırmızı bir gül aşkı simgelerken, sarı kıskançlık, beyaz ise masumiyet ifade etmekteydi.

Yirminci yüzyılın başlarında gelenekler kaybedildi ve çok nazik bir yol olan çiçek iletişimi gereksiz görüldü. Bununla birlikte, bazı çiçekler sembolik anlam taşımayı sürdürdüler. İngiltere Miletler Topluluğu'nda gelinciklere savaşta ölen askerlerin anısına giydirildi. Leylaklar genellikle yaşamı ve Hıristiyanlar için yeniden dirilişi sembolleştirmede kullanıldı. Hindu tanrısı Vishnu, genellikle lotus çiçeği ile gösterildi. Lotus, Vishnu'nun bütün yaratıkların saf kaynağı olduğunu sembolize ediyordu.

Çiçek sembolizmi, Birleşik Devletlerde bile yeşerdi. Atatürk çiçeği adı verilen ve Orta Amerika'ya özgü parlak kırmızı yaprakları olan *Euphorbia pulcherrima* türünü (çalı formunda) düşünün. Bu bitki Aztekler tarafından kırmızı boyanın bir kaynağı olarak kullanılmıştır. Bu bitki, Birleşik Devletlere, Meksikalı bir büyükelçi ve amatör bir botanikçi olan John Roberts tarafından getirilmiştir. Birkaç yıl sonra Kaliforniyalı bir çiçek yetiştirici olan Paul Ecke tarafından bu bitkinin çok daha kısa boylusu geliştirilmiştir. Onun oğlu olan Jr Paul Ecke, 1950'ye kadar, bu taşınabilen hale gelmiş bitkiyi tatil dönemlerinde dekorasyon amaçlı kullanılabilen ve Şükran Günü ile Christmas arasındaki dönemde televizyon satışlarının yanında bedava verilen bir hediye haline getirmiştir. Kampanya başarılı olmuştur. Günümüzde Birleşik Devletlerde her yıl kış tatilinde 100 milyon Atatürk çiçeği satılmak-



**Çiçeklerin Mesajı** Elinde bu çiçeği tutan kız, beklide onun hangi mesajı yaydığını merak ediyordur.




**Çiçekler Çeşitli Yapı ve Anlamlara Sahiptir**
Çiçeklerin dili, bu Edward dönemine ait posta kartlarının da gösterdiği gibi, yirminci yüzyılın başında popülariteye sahipti.

tadır. Bu satış rakamı, Atatürk çiçeğini en çok satan saksı bitkisi yapmıştır.

Parlak renkli "çiçeklerinin" çiçek olmadıklarını öğrenince şaşırmış olabilirsiniz. Bitkinin kırmızı (ya da bazen mat sarı) kısımları aslında yapraklarıdır. Atatürk çiçeği, petalsiz tek bir minik sarı dişi çiçeğe sahiptir. Bu dişi çiçek erkek çiçekler tarafından kuşatılmıştır.

Çiçeklerin ana işlevi insanlara mesaj göndermek değildir: dişi ve erkek gametofitleri üretirler. Bu gametofitler de bir sonraki sporofit dölü oluşturan gametleri üretirler. Yabani çiçekler ("bitki ıslahçıları tarafından "geliştirilmemiş") hoş şekil ve renklere sahiptirler. Ancak bunlar şiire değil, angiospermlerin üremesi için yaşamsal önemdeki tozlaşmaya yardım ederler.

**BU BÖLÜMDE** Eşeyli üremenin ayrıntılarına odaklanarak, eşeyli ve eşeysiz üremeyi karşılaştıracağız. Angiosperm gametofitleri, tozlaşma, çifte döllenme, embriyo gelişimi ve tohumların yayılmasında meyvelerin rolünü ele alacağız. Vejetatif evreden çiçeklenme evresine geçişi inceleyeceğiz. Bu geçiş angiospermlerin gelişiminde kilit bir olaydır. Bölümü, eşeysiz üremenin doğada ve tarımdaki rolünü inceleyerek bitireceğiz.

## BÖLÜM ANA BALIKLARI


38.1 Angiospermler Eşeyli Olarak Nasıl Ürerler?
38.2 Vejetatif Evreden Çiçeklenme Evresine Geçişi Ne Belirler?
38.3 Angiospermler Eşeysiz Olarak Nasıl Ürerler?


# 38.1 Angiospermler Eşeysel Olarak Nasıl Ürerler?

Çiçekler -angiospermlerin ayırt edici bir özelliği- eşey organlarını içerir; dolaysıyla bütün angiospermlerin eşeyli olarak üremeleri sürpriz değildir. Fakat pek çoğu eşeysiz olarak da ürer; hatta bazıları zamanın büyük bir bölümünde eşeysiz olarak ürer. Bu şekilde üremenin avantajları ve dezavantajları nelerdir?

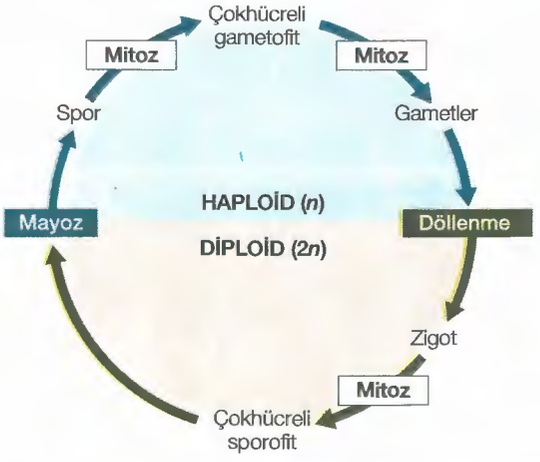
Eşeyli üremenin eşeysize göre görece yararları, genetik rekombinasyonun avantajlı olup olmayacağına bağlı olacaktır. Görmüş olduğumuz gibi, eşeyli üreme sonucu yeni genetik kombinasyonlar ve çeşitli fenotipler üretilir (bakınız Kısım 11.4). Buna karşılık, eşeysiz üreme sonucunda ise kalıtsal olarak aynı bireylerden oluşan bir klon gelişir.

Pek çok bitki eşeysiz ya da eşeyli üreyebilir. Örneğin, çilek bitkisi, çiçekler ve tohumlarla mükemmel üreyebilir. Ancak aynı zamanda *sürünücü gövde* olarak isimlendirilen bir gövdeyle eşeysiz de üreyebilir. Sürünücü gövde, aralıklarla yeni bitkilerin filizlenmesini sağlayarak, toprak yüzeyinde yayılır. Çilek bitkileri için, mümkün olduğunda, eşeyli üreme avantajlı olabilir; bu genetik çeşitlilik yaratır ve üretilen tohumlar uzaklara yayılabilir. Ancak, çok fazla çeşitlilik çiftçiler için kayıplara neden olabilir ve çiftçiler genel olarak pazara belirgin bir şekilde etli ve lezzetli çilek gönderebilmek için bu bitkiyi eşeysiz üretirler.

Bu bölümde eşeysiz üremeye daha sonra döneceğiz. Şimdi eşeyli üreme üzerinde duracağız.

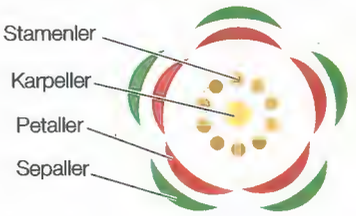
### Çiçek bir angiospermin eşeyli üreme organıdır

Eşeyli üreme, mitoz ve mayoz bölünmeleri içerir; haploid ve diploid döller birbirini izler (bakınız Bölüm 11):




Angiospermlerde, doğada gördüğümüz bitkiler bir sporofit olup erkek ve dişi gametofitler çiçeklerin içinde bulunur. Tam bir çiçek değişime uğramış yapraklardan türemiş olan iç içe

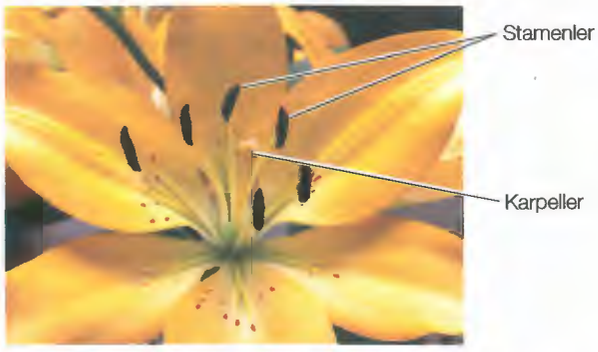
geçmiş dört organdan oluşur: *karpeller, stamenler, petaller* ve *sepaller*.




Çiçek kısımları çoğunlukla bir gövdenin ucunda oluşurlar ve bir meristemden köken alırlar. Meristemin çeşitli çiçek organları şeklinde farklılaşması özel transkripsiyon faktörleri tarafından belirlenir (bakınız Şekil 19.14). Bu bölümün giriş kısmında tartıştığımız gibi, çiçek kısımları çok çeşitli şekillerde olabilir.

Karpeller ve stamenler sırasıyla dişi ve erkek üreme organlarıdır. Çiçekler çoğunlukla hem stamenlere ve hem de karpellere sahiptir; bu tür çiçekler, *tam çiçek* olarak isimlendirilir (**Şekil 38.1A**). Diğer taraftan *eksik çiçekler*, yalnızca ya erkek ya da dişi üreme organlarına sahiptirler. Erkek çiçeklerde stamen bulunur, ancak karpel bulunmaz. Dişi çiçekler ise karpellere sahip olmakla birlikte, stamen içermezler. Mısır gibi bazı bitkiler tek bir birey üzerinde hem erkek hem de dişi çiçekler taşır; böyle türler **monoik** ("tek evcikli") olarak isimlendirilirler (**Şekil 38.1B**). Diğer taraftan, **dioik** türlerde, bir bitki ya yalnızca erkek ya da yalnızca dişi çiçekler taşır; *Silene vulgaris* buna bir örnektir (**Şekil 38.1C**).

(A) Tam çiçek: leylak




(B) Eksik monoik: mısır




(C) Eksik dioik: *Silene vulgaris*




**38.1 Tam ve Eksik Çiçekler** (A) Leylak tam çiçeğe bir örnek oluşturur. Yani, hem erkek hem de dişi organlara sahiptir. (B) Eksik çiçekler, erkek ya da dişidirler. Mısır monoik bir türdür: her iki tip eksik çiçekler aynı bitkide bulunur. (C) *Silene vulgaris* dioik bir türüdür; bazı *Silene vulgaris* bitkileri eksik erkek çiçek taşırken, diğerleri eksik dişi çiçeklere sahiptir.

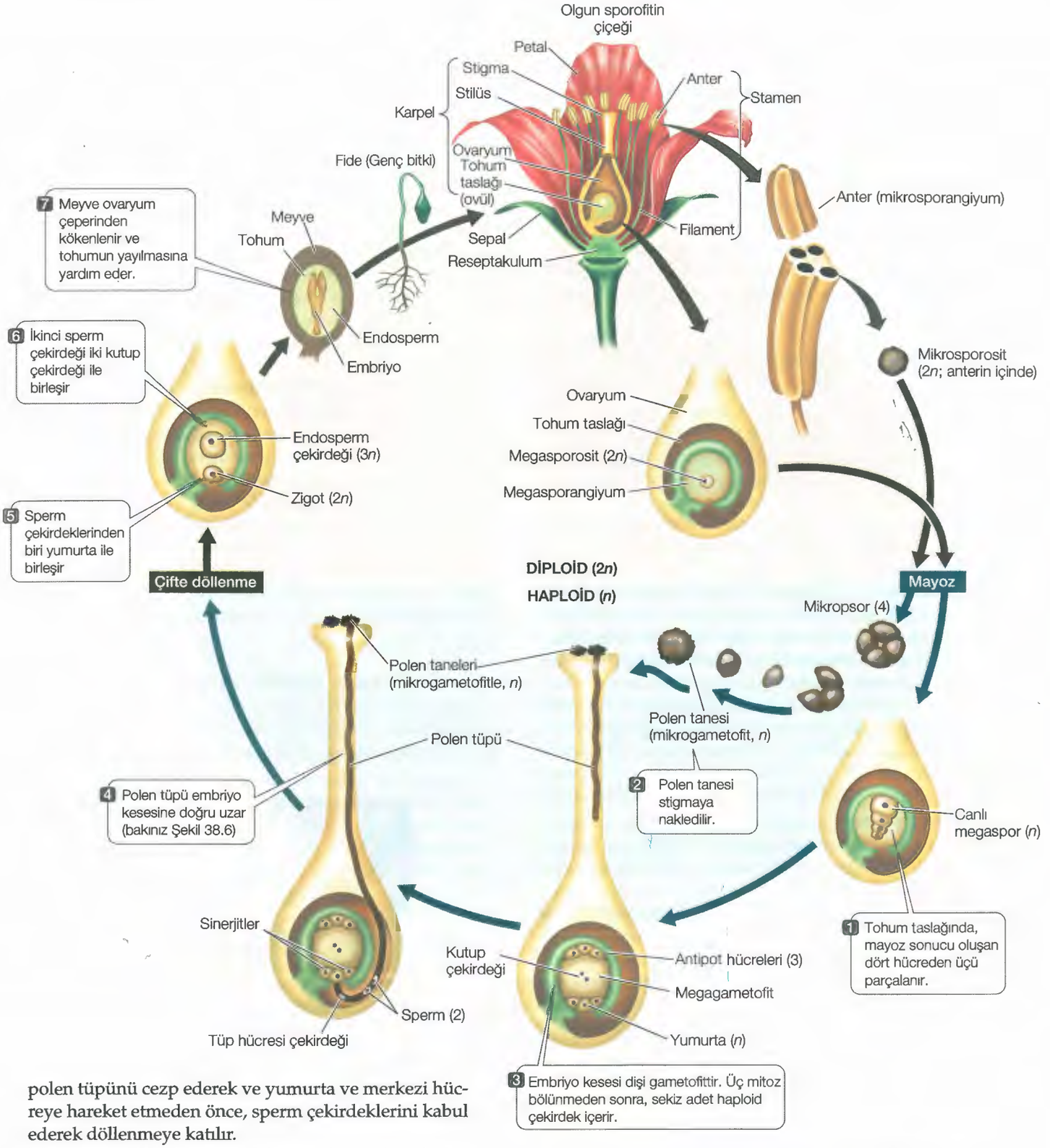
## Çiçekli bitkiler mikroskobik gametlere sahiptir

**Şekil 38.2**, angiospermlerin üremesinde esas olan gametlere ayrıntılı bir bakış sağlamaktadır. Haploid gametofitler -gamet üreten yapılar- çiçekteki haploid sporlardan gelişir:

- **Embriyo keseleri** olarak isimlendirilen dişi gametofitler (megagametofitler) megasporangiyumlarda gelişirler.
- **Polen daneleri** olarak isimlendirilen erkek gametofitler (mikrogametofitler) mikrosporangiyumun içinde gelişirler.

**DİŞİ GAMETOFİT** Şekil 38.2'de gösterilen çiçekteki tohum taslağının (ovül) yerini belirleyiniz. Bitki tohum taslağının içinde, bir megasporosit -megasporangiyumun içindeki bir hücre- dört haploid gamet oluşturmak için mayoz bölünme geçirir. Çiçekli bitkilerin çoğunda, bu megasporlardan biri dışındakiler apoptoz geçirir. Canlı kalan megaspor, genellikle sitokinez geçirmeksizin üç mitoz bölünme geçirir. Bunun sonucunda sekiz haploid çekirdek oluşur. Bunların hepsi başlangıçta tek bir hücrenin içinde bulunur- tohum taslağının bir ucunda üç çekirdek, diğer ucunda üç çekirdek ve ortasında iki çekirdek. Daha sonra hücre çeperinin oluşması, toplam sekiz çekirdek ve yedi hücreye sahip, elips şeklinde bir megagametofit oluşumuna götürür:

- Eliptik megagametofitin bir ucunda üç adet çok küçük hücre bulunur: bir **yumurta** ve *sinerjitler* olarak isimlendirilen iki hücre. Yumurta dişi gametofittir. Sinerjitler ise




polen tüpünü cezp ederek ve yumurta ve merkezi hücreye hareket etmeden önce, sperm çekirdeklerini kabul ederek döllenmeye katılır.

- Megagametofitin karşı ucunda üç adet antipot hücre bulunur. Sonunda, bu hücreler ölürler.
- Ortadaki büyük hücre iki **kutup çekirdeği** içerir. Bunlar birlikte bir sperm çekirdeği ile birleşirler.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 38.1 • Çifte Döllenme**

**38.2 Angiospermlerde Eşeyli Üreme** Embriyo kesesi dişi gametofittir; polen tanesi ise erkek gametofittir. Erken ve dişi çekirdekler embriyo kesesinin içinde karşılaşır ve birleşirler. Angiospermlerde çifte döllenme görülür. Çifte döllenme sırasında birbirinden ayrı birleşme olayları sonucunda bir zigot ve bir endosperm çekirdeği oluşur -bir sperm ve yumurtanın birleşmesinden zigot, diğer sperm ve iki kutup çekirdeğinin birleşmesinden endosperm.

Embriyo kesesi (megagametofit) yedi hücre, sekiz çekirdeğe sahip bir yapıdır.

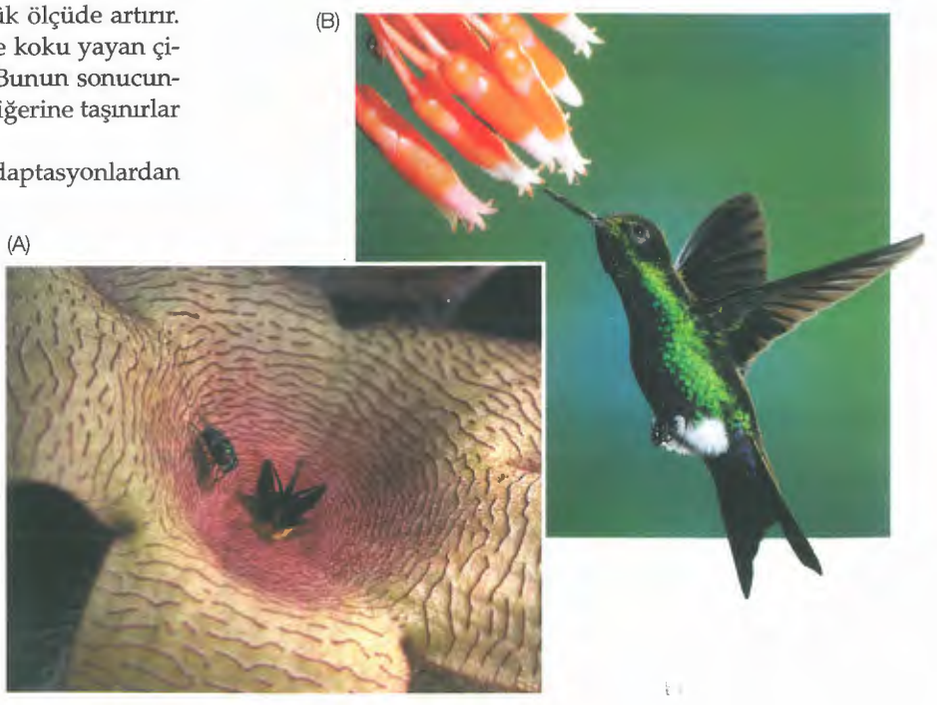
**ERKEK GAMETOFİT** Polen tanesi (mikrogametofit) embriyo kesesine göre, daha az sayıda hücreden ve çekirdekten oluşur. Bir polen tanesinin gelişimi anterin içerisindeki bir mikrosporositin mayoz geçirmesiyle başlar. Oluşan her bir haploid mikrospor, bir spor çeperi oluşturur. Haploid mikrospor normalde anter açılmadan ve bu iki hücreli polen tanesini serbest bırakmadan önce spor çeperinin içinde bir mitoz bölünme geçirir. Bu iki hücre, tüp hücresi ve generatif hücredir. Kısaca açıklayacağımız, polen tanesinin daha sonraki gelişimi, bir polen stigmaya (karpelin kabul edici kısmı) ulaşıncaya kadar geciktirilir. Angiospermlerde, polenin anterden stigmaya taşınması **tozlaşma** olarak isimlendirilir.

### Suyun yokluğunda tozlaşma evrimsel bir adaptasyondur

Bölüm 28'te görüldüğü gibi, sucul bitkilerde gametlerin birleşmesi suda gerçekleşir. Karayosunları ve eğreltilerin döllenmesi de, gametlerin taşınması için en azından bir su filmine gereksinim duyar. Gametlerle karşılaştığında, döllenmenin gerçekleşmesini sağlayan mekanizmalar bulunsa da, döllenmenin gerçekleşme olasılığı düşüktür. Polenin evrimi, erkek gametofitlerin akışkan bir yola gereksinim olmaksızın, dişi gametofite ulaşmasını mümkün kılmıştır. Polen taşıyan bitkiler, bu seçilim avantajı ile karalara yerleşebilmişlerdir.

İlk karasal bitkilerde, polen gideceği yere esas olarak rüzgarla ulaşmıştır. Günümüzde pek çok bitki rüzgarla tozlaşmaktadır. Rüzgarla tozlaşan bitkiler, yapışkan ya da tüyümsü stigmalara sahip olup, çok büyük sayıda polen üretirler. Ancak, polenin rüzgarla taşınması, tozlaşmanın başarılmasında göreceli olarak şansa bağlı bir yoldur. Bu da, angiospermlerin yüzde 75'inin niçin hayvanlara- böcekler, kuşlar ve yarasalar-bel bağladığının nedenidir. Polenin hayvanlarla taşınması, onun dişi gametofite ulaşma olasılığını büyük ölçüde artırır. Uygun şekilde renklenmiş, şekil kazanmış ve koku yayan çiçekler tozlaştırıcı hayvanların ilgisini çeker. Bunun sonucunda, aynı bitki türünde polenler bir çiçekten diğerine taşınırlar (**Şekil 38.3**).

Çiçek rengi, tozlaştırıcıları cezp eden adaptasyonlardan biridir. Örneğin, arılar mavi ve sarı çiçekler tarafından cezp edilir (arılar kırmızıyı göremezler, ancak ultraviyole ışığı altında görülebilen pigmentlerin sergilediği özellikler arıları cezp eder; bakınız Şekil 56.10). Diğer taraftan, pek çok kuş, kırmızı çiçekler tarafından cezp edilir (ayrıca, kuşlarla tozlaşan bitkilerin şekilleri tozlaştırıcının gagasına uygunluk gösterir). Her iki durumda, hayvanlar çiçeklerden karbonhidratça zengin nektar ve /veya polen formunda besin elde ederler -karşılıklı olarak yarar sağlayıcı bir ilişki.



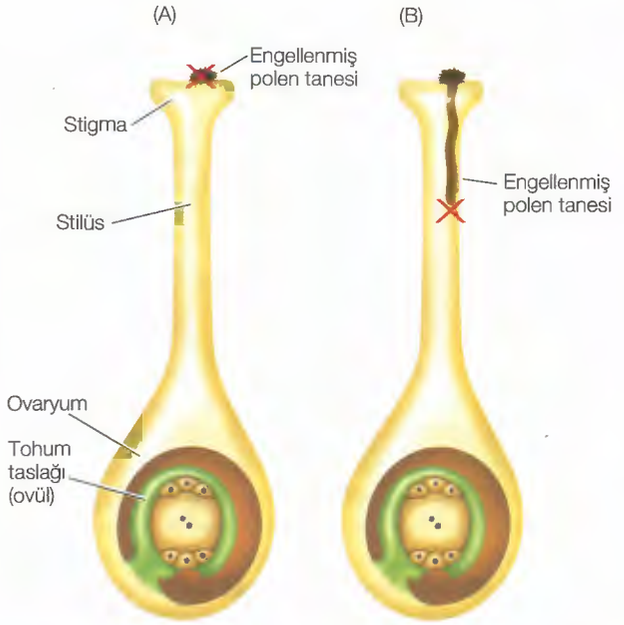

**38.3 Çiçekler ve Tozlaştırıcılar** (A) Sinekler, çiçeklerden salınan kimyasallar tarafından bazı çiçekler tarafından (bu durumda, tropikal bitki *Stapelia gigantea*) cezp edilirler. (B) *Cavendisha* sp. gibi diğer çiçekler bazı kuşları cezp eden kırmızı pigmentler ve bir şekle sahiptir.

### Çiçekli bitkiler kendi kendini döllemeyi engellerler

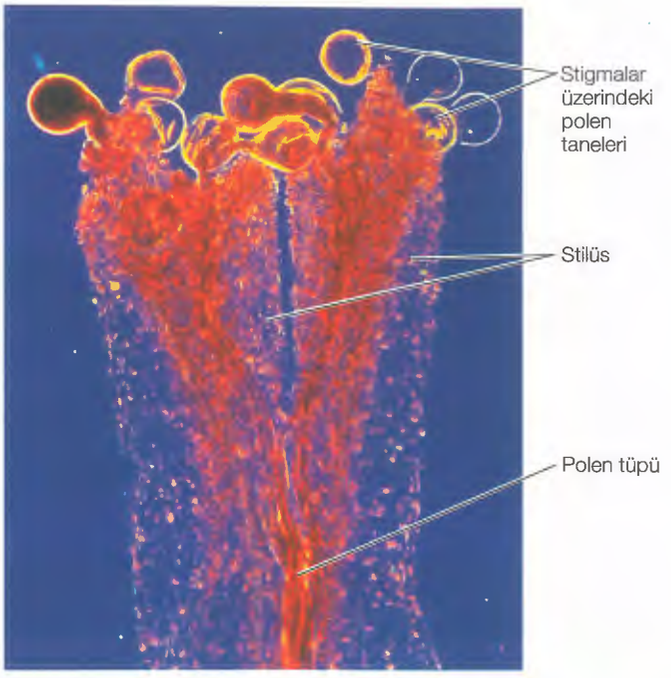
Mendel'in çalışmaları ile ilgili tartışmalardan (bakınız Kısım 12.1), bazı bitkilerin hem karşılıklı hem de kendini dölleme yoluyla eşeysel olarak üreyebildiklerini hatırlayınız. Kendine tozlaşma, tozlaşma başarısını artırır, ancak genetik çeşitliliği azaltan homozigotluğa neden olur. Çeşitlilik doğal seçilim tarafından evrimin hammaddesi olduğundan, homozigotluk seçilim yönünden dezavantajlı olabilir. Bitkilerin çoğu kendine döllekliği önleyen mekanizmalar geliştirmiştir. Kendine döllekliği önleyen iki mekanizma mevcuttur (1) erkek ve dişi gametin fiziksel olarak birebirlerinden ayrı tutulması ve (2) kalıtsal olarak kendine yetmezlik.

**ERKEK VE DİŞİ GAMETOFİTLERİN AYRILMASI** Kendine döllek-lik belirli bir bitki üzerinde yalnızca erkek ya da dişi çiçekleri taşıyan dioik (çift evcikli) türlerde önlenmiştir. Çift evcikli türlerde tozlaşma, yalnızca bir bitki diğeri ile tozlaşınca gerçekleşir. Aynı bitkinin üstünde hem erkek hem de dişi çiçek taşıyan tek evcikli (monoik) bitkilerde erkek ve dişi çiçeğin fiziksel olarak birbirinden ayrı olması kendi kendini döllemesini engellemek için yeterlidir. Bazı monoik türler erkek ve dişi çiçekleri farklı dönemlerde üreterek kendi kendini döllemesini önler. Bu çiçeklerin farklı dönemlerde oluşmaları nedeniyle farklı dönemlerde açmaları bu türleri işlevsel olarak dioik yapar.

**KALITSAL OLARAK KENDİNE UYUMSUZLUK** Aynı bitkinin stigmasına konan bir polen tanesi, eğer *kendine döllek*, yani kendi kendine tozlaşabiliyorsa, dişi gameti dölleyecektir (Şekil 38.2'yi inceleyiniz). Pek çok bitki kendine döllekliği önle-




**38.4 Kendine Uyumsuzluk** Kendine uyumsuz bir bitkide, bir stigma ve stilüs üzerindeki S allellerinden biri ile eşleşen S allelinin ifade olmasıyla reddedilir. Kendi poleni (A) çimlenemez ya da (B) bir tohum taslağına ulaşamadan ölebilir. Her iki durumda da, yumurta aynı bitkinin bir spermi tarafından döllenemez.




**38.5 Polen Tüpleri Büyümeye Başlar** Polenlerin flüoresans yapan bir boya ile boyanması, onların flüoresans mikroskobunda görülmesini sağlar. Bu polen taneleri bir çiğdemin stigmasına konmuştur.

mek için **kendine uyumsuzdur**. Bu uyumsuzluk, bir bitkinin polenin kalıtsal olarak "kendine" benzeyip benzemediğini belirleyebilme yeteneğine bağlıdır. "Kendininki ile aynı" olan polenin reddedilmesi, kendine döllekliği önler. Bu nasıl gerçekleşir?

Bitkilerde kendine uyumsuzluk, birbirleri ile sıkıca bağlantılı bir gen grubu tarafından kontrol edilir. Bu gen grubu, *S* lokusu olarak isimlendirilir (*S* kendine uyumsuzluğu ifade etmektedir) *S* lokusu, tanıma işlemi sırasında karşılıklı etkileşen polen ve stilüsteki proteinleri kodlar. Tipik olarak kendine kısır bir tür, *S* lokusunun çok sayıda alleline sahiptir. Polen, poleni kabul eden pistilin allellerinden biri ile eşleşen bir allel taşıdığında, reddedilir. Kendine kısırlığın (uyumsuzluğun) tipine bağlı olarak, reddedilen polen ya çimlenemez ya da stilüsün içinde büyüyemez (**Şekil 38.4**); her iki durumda da kendi kendini dölleme önlenmiş olur.

### Bir polen tüpü, sperm hücrelerini embriyo kesesine ulaştırır

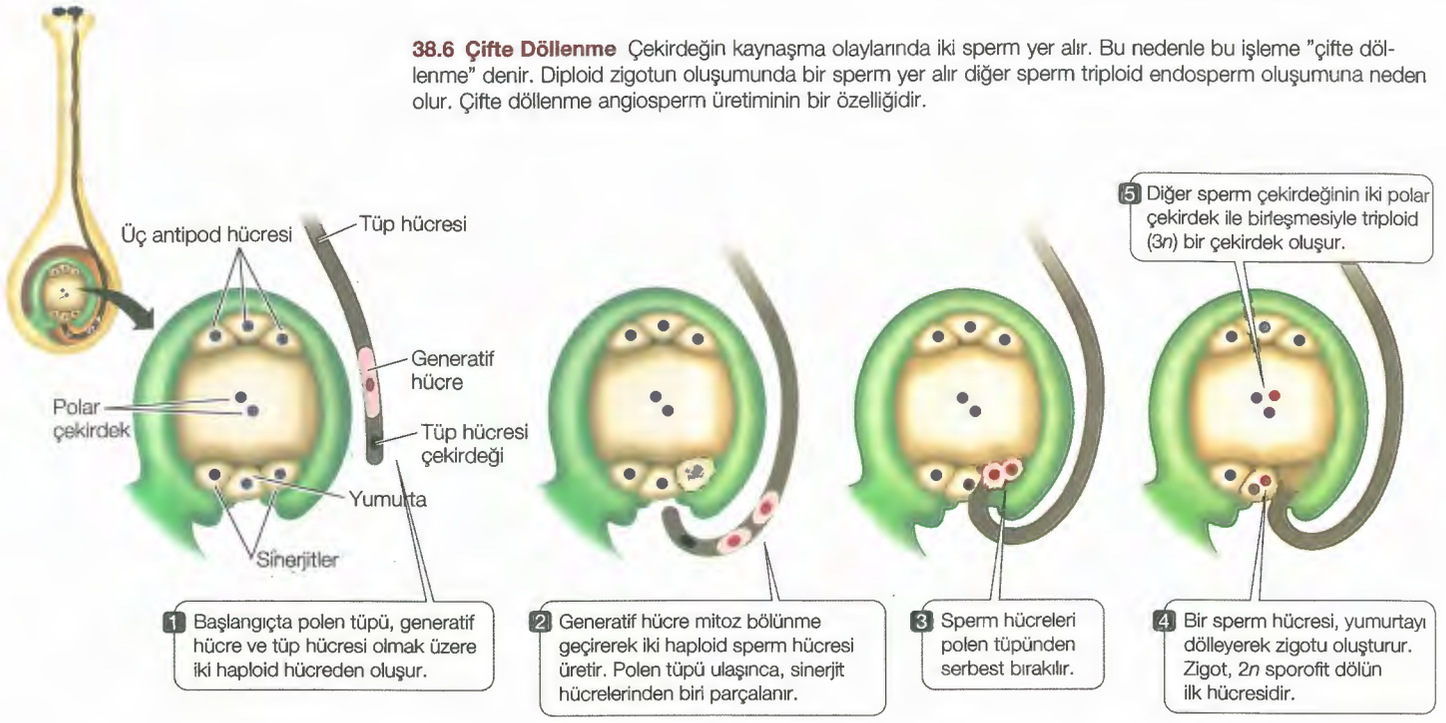
İşlevsel bir polen tanesi uyumlu bir pistile konunca çimlenir. Polenin stigmadan su alması anahtar özelliktedir: polen olgunlaştıkça içerdiği suyun büyük bir kısmını kaybeder. Çimlenme **bir polen tüpünün** oluşumunu içerir (**Şekil 38.5**). Polen tüpü, ya stilüsün süngerimsi dokusundan geçer ya da, eğer stilüsün içi boş ise tohum taslağına ulaşıncaya kadar stilüsün iç yüzeyinden büyür. Polen tüpü, tipik olarak 1.5-3 mm/saatlik bir hızda büyür. Bu hızla dişi gametofite bir ile iki saatte ulaşır.

Polen tüpünün büyümesine kimyasal sinyal kısmen yol gösterir. Protein yapılı bu kimyasal, tohum taslağının içindeki sinerjitler tarafından üretilir. Eğer sinerjitlerden bir tanesi parçalanırsa, tohum taslağı polen tüplerini cezp etmeye devam eder, ancak her iki sinerjitin de parçalanması polen tüpünün cezp edilmesini engeller ve döllenme gerçekleşmez. Cezp edici, türe özgüdür: bazı durumlarda, izole edilmiş dişi gametofitler yalnızca aynı türün polen tüplerini cezp ederler.

### Angiospermler Çifte Döllenme Gerçekleştirir

Angiosperm türlerinin çoğunda olgun bir polen tanesi, tüp hücresi ve generatif hücre olmak üzere, iki hücreden oluşur. Daha büyük olan tüp hücresi çok daha küçük olan generatif hücreyi kuşatır. Polen tüpü, tüp hücresinin rehberliğinde stilüs dokusunun içinden büyüyerek embriyo kesesine ulaşır. Bu arada, generatif hücre bir mitoz bölünme ve sitokinez geçirerek haploid iki **sperm hücresi** oluşturur (**Şekil 38.6, basamaklar 1 ve 2**).

Bundan sonra, iki döllenme görülür. Polen tüpü ulaşınca, sinerjitlerden birinin yapısı bozulur. İki sperm hücresi, sinerjilerin kalıntılarının üzerine bırakılır (**Şekil 38.6, basamak 3**). Daha sonra her bir sperm hücresi, embriyo kesesindeki farklı bir hücre ile kaynaşır (**Şekil 38.6, basamaklar 4 ve 5**). Sperm hücrelerinden biri yumurta hücresi ile birleşerek diploid zigotu oluşturur. Diğerinin çekirdeği, merkezi hücredeki iki polar çekirdek ile birleşerek, **triploid** (*3n*) **bir çekirdek** oluşturur. Zigotun çekirdeği yeni bir sporofit embriyo oluşturmak için mitoz geçirmeye başlarken, triploid çekirdek, özelleşmiş bir doku olan **endospermi** oluşturmak için hızla mitoz geçirir. Endosperm daha sonra, besin maddeleri, enerji ve karbon temelli anabolik yapı taşlarının bir kaynağı olarak, gelişen




**38.6 Çifte Döllenme** Çekirdeğin kaynaşma olaylarında iki sperm yer alır. Bu nedenle bu işleme "çifte döllenme" denir. Diploid zigotun oluşumunda bir sperm yer alır diğer sperm triploid endosperm oluşumuna neden olur. Çifte döllenme angiosperm üretiminin bir özelliğidir.

embriyo tarafından parçalanabilir (çünkü embriyo sıklıkla gelişimine toprak altında başlar ve bu nedenle hemen fotosentez yapamaz). Erkek ve dişi gametofitlerin geride kalan hücreleri, antipotlar ve geriye kalan sinerjit, polen tüpü çekirdeğinin yaptığı gibi, sonuçta parçalanır.

Çifte döllenme, iki çekirdeğin kaynaşmasını içerdiğinden bu isimle anılır:

- Sperm çekirdeklerinden biri yumurta hücresinin çekirdeği ile kaynaşır.
- Diğer sperm çekirdeği ise iki kutup çekirdeği ile kaynaşır.

Sperm hücresi çekirdeğinin endospermi oluşturmak için iki kutup çekirdeği ile kaynaşması angiospermlerin ayırt edici özelliklerinden biridir.

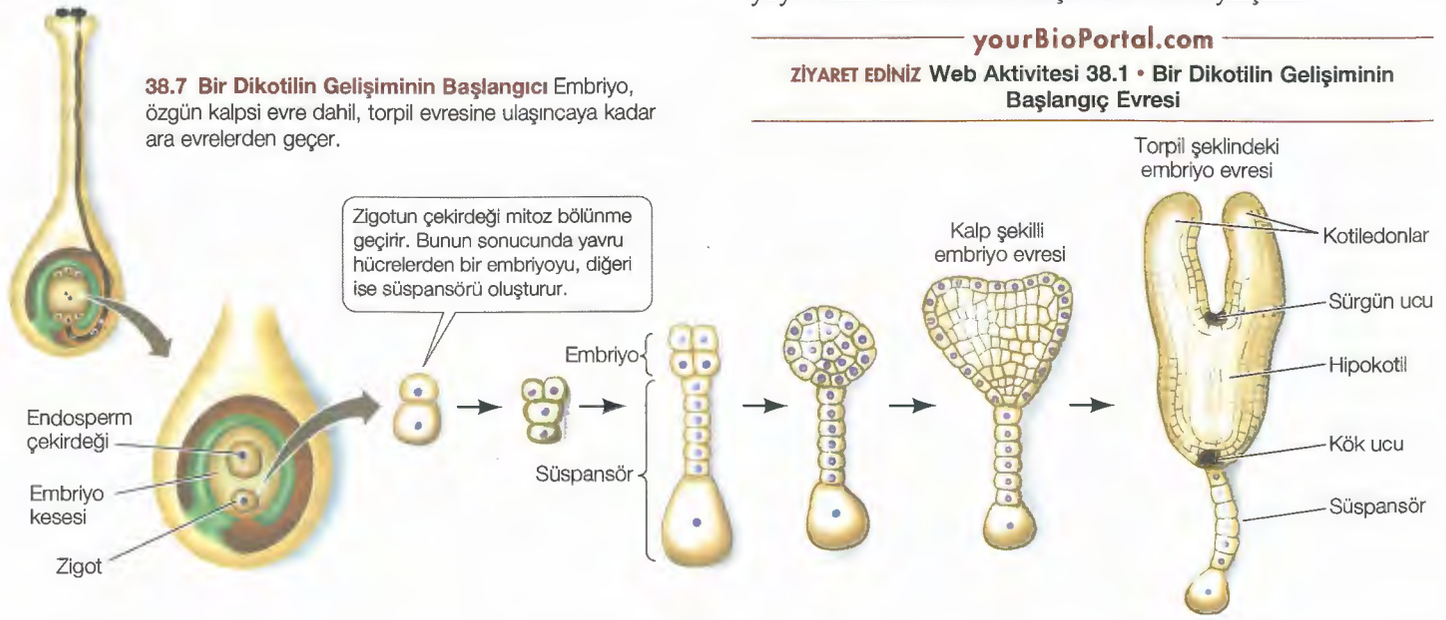
## Embriyolar tohumların içinde gelişir

Döllenme olayı, embriyo, endosperm, integümentler ve karpelin koordineli bir şekilde büyüme ve gelişimini başlatır. İntegümentler-megasporangiyumu en dıştan kuşatan doku tabakaları- tohum kabuğunu oluşturur. Karpel ise sonuçta tohumu kuşatan meyvenin çeperini oluşturur.

Embriyonun oluşumunda ilk basamak zigotun mitoz bölünme geçirmesidir. Bunun sonucunda iki kardeş hücre oluşur. Bu iki hücrenin akıbeti farklıdır. Zigotun içinde sitoplazmanın asimetrik (eşit olmayan dağılımı) hücrelerden birinin gerçek embriyo oluşturmasına neden olurken, diğer kardeş hücre **süspansör** olarak isimlendirilen bir destek yapısı oluşturur (**Şekil 38.7**). Süspansör, embriyoyu endospermin karşı tarafına ya da ona doğru iter. Böylece endospermden embriyoya besin maddelerinin taşınmasını kolaylaştırır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 38.1 • Bir Dikotilin Gelişiminin Başlangıç Evresi**




**38.7 Bir Dikotilin Gelişiminin Başlangıcı** Embriyo, özgün kalpsi evre dahil, torpil evresine ulaşıncaya kadar ara evrelerden geçer.

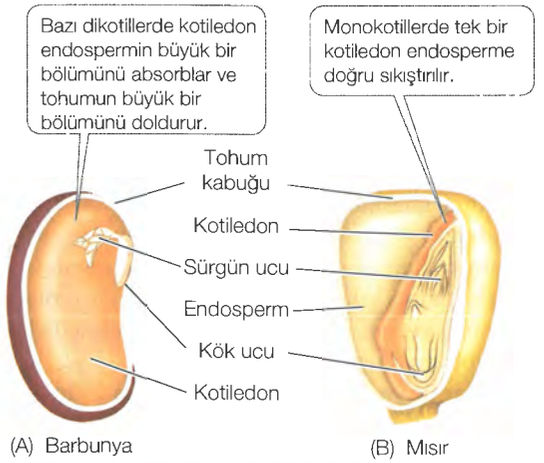
Zigotun asimetrik gelişimi, yeni bitkinin uzun ekseni yanında, polarite de oluşturur. Yalnızca dört mitoz bölünmeden sonra, uzun ve ince bir süspansör ile daha küresel ya da yuvarlak yapılı bir embriyo belirginleşir. Süspansör, kısa bir süre sonra uzamasını durdurur. Embriyonun içinde primer meristemler ve ilk organlar oluşmaya başlar.

Dikotillerde, başlangıçta, yuvarlak embriyo kotiledonlar ("tohum yaprakları") büyümeye başlayınca özgün kalpsi bir görünüm alır. Kotiledonların ve embriyonun ana eksenini daha fazla büyümesi sonucunda torpil evresine geçilir. Bu evrede bazı içsel dokular farklılaşmaya başlar (bakınız Şekil 34.7). Kotiledonlar arasında sürgün ucu bulunur; eksenin diğer ucunda ise kök ucu bulunur. Bu apikal bölgelerin her biri, meristematik hücre kümeleri içerir. Bu hücreler, bitkinin yaşamı boyunca yeni organları oluşturmak için bölünürler.

Tohumun gelişimi sırasında ana bitkinin diğer kısımlarından büyük miktarda besin maddesi kaldırılır. Endosperm nişasta, lipid ve protein biriktirir. Pek çok türün kotiledonları, onları kuşatan endospermden besin kaynaklarını absorblar ve embriyonun diğer kısımlarına göre çok fazla büyür (Şekil 38.8A). Diğerlerinde ise kotiledonlar küçük kalır (Şekil 38.8B) ve tohum çimlenirken gerektikçe endospermde depolanmış besinleri kullanırlar.

Embriyo gelişiminin son evrelerinde, tohumlar su kaybeder -bazen başlangıçta içerdikleri suyun yüzde 95'ini. Bu su kaybı, tohumun, ana bitkiden yayılması ve sonuçta çimlenmesi arasında geçen sürede canlı kalmasına yardım eder.

Tohumlar su kaybettiklerinde canlı kalmalarını sağlayan nedir? Su uzaklaştıkça, şekerler ve koruyucu bazı proteinler, tohumların içerisinde daha konsantre hale gelir. Bunun sonucunda, cama benzeyen çok yapışkan bir sıvı oluşur. Tohumun içindeki hücrelerin zarları ve proteinleri bu yarı akışkan evrede kararlılıklarını korur. Embriyo, su kaybedince, daha fazla gelişemez; iç ve dış koşullar çimlenme için uygun oluncaya kadar dormant (uyku halinde) kalırlar (Kısım 37.1'de gördüğümüz gibi).




**38.8 Angiosperm Tohumlarında Çeşitlilik** Barbunya (A) gibi bazı tohumlarda, endospermdeki besin depoları kotiledonlar tarafından absorblanır. Mısır (B) gibi diğerlerinde, endospermdeki depo besinler çimlenmeden sonra çekilirler.

### Tohumun gelişmesi hormonlar tarafından kontrol edilir

Bölüm 37'de, çimlenme sırasında tohumun endosperminde depolanmış makromoleküllerin parçalanmasında giberellin hormonunun rolünü görmüştük. Tohumların gelişimi diğer bir hormon olan **absisik asitin** (**ABA**) kontrolü altındadır. Bitki dokularının çoğu bu hormonu üretir. Diğer hormonlar gibi absisik asit de birden fazla etkiye sahiptir (bakınız Tablo 37.1). (Maalesef, ismi yanlıştır, çünkü doğrudan yaprak absisyonunu kontrol etmez.) Tohumun ilk gelişme evresinde ABA düzeyi düşük olsa da, tohumlar olgunlaştıkça artar. Bu artış, endospermi, tohum proteinlerini üretmesi için uyarır. Aynı zamanda, tohumlar kurudukça hücrenin ölümünü önleyen proteinlerin sentezlenmesini de teşvik eder.

ABA ayrıca, tohum su kaybedip kurumadan önce, bitkinin üstündeyken onun çimlenmesini engeller. **Vivipari** olarak isimlendirilen erken çimlenme tahıl bitkilerinde (buğday gibi) istenmez. Çünkü eğer dane filizlenirse zarar görür. Vivipar fideler ana bitkiye bağlı kaldıkları taktirde yaşamlarını sürdüremezler. ABA'ya duyarsız mısır mutantları vivipar tohumludurlar. Bu, ABA'nın, tohumlar meyve içerisindeyken çimlenmelerinin engellenmesinde önemli olduğunu gösterir.

Çimlenmenin önlenmesinde ABA'nın genel etkileri, tohumda dormansiye kadar uzanır. Tohumlar, ABA düzeyi yüksek olduğunda dormanttırlar. Ancak, ABA düzeyi düştüğünde dormansi genellikle kırılır.

### Meyve tohumun yayılmasına yardım eder

Angiospermlerde ovaryum çeperi -içerdiği tohumlar ile birlikte- döllenme oluştuktan sonra bir meyveye dönüşür. Meyvelerin başlıca iki işlevi vardır.

- Hayvanların verdiği zarardan ve mikrobiyal hastalık enfeksiyonlarına karşı tohumu korur
- Tohumun yayılmasına yardım eder

Bir **meyve** yalnızca olgun ovaryum ve tohumlardan oluşabilir ya da çiçeğin diğer kısımlarını içerebilir. Bazı türler, şeftaliler ve domatesler gibi etsi, yenilebilir meyveler üretirlerken, diğer türlerin meyveleri kurudur ya da tüketilemez.

Meyveler, tohumun ana bitkiden uzaklara embriyo ile birlikte taşınması için çok önemlidir. Bu özellik, evrim sırasında neden seçilmiştir. Eşeyli üremenin bir sonucu olarak, tohumlar genetiksel olarak çeşitlidir ve yayılma bu çeşitliliği çevreye dağıtır. Fakat bir bitki, üremek için başarılı bir şekilde büyürse, yaşadığı ortam diğer nesil için de uygun olacaktır. Bazı yavrular, pek çok ağaç türünde olduğu gibi, tohumların yere düştüğü yerlerde aslında ebeveynin yanında kalırlar. Ancak, bu stratejinin bazı dezavantajları vardır. Eğer bir tür çok yıllık ise, ebeveynin yanında çimlenen yavru, belki yoğun bir populasyonu desteklemek için çok sınırlı olabilen kaynaklar için ebeveyni ile rekabet edecektir. Bundan başka, yerel koşullar ebeveynin en azından bazı tohumları üretmesi için uygun olsa da, ertesi yıl bu koşulların gene iyi olacağının ya da başka yerlerde daha iyi olmayacağının garantisi yoktur. Bu nedenle, pek çok durumda, tohumların yayılması bir türün varlığını sürdürmesi için yaşamsal önem taşır.

(A) *Asclepias syriaca*



(B) *Arctium* sp.



**38.9 Meyvelerin Yayılması** ((A) Bir ipekotu tohum kapsülü. İpeksi iplikler hava akımlarını yakalar ve bunlarla kahverengi tohumları taşırlar. Dulavratotunun meyvesinin yüzeyindeki "çengeller ve ilmiklere" sürtünen hayvanlar bu meyveleri kürkleri ile taşırlar. Böylece, hayvanlar farkında olmaksızın meyveleri yayarlar. Meyvenin bu özelliğinin cırt cırt bandın keşfine ilham verdiği söylenmektedir.

Bazı meyveler tohumlarını çok uzaklara yayarlar. Bu, bir bitkinin ürettiği çok sayıdaki tohumdan en azından bazılarının çimlenme için uygun koşul bulma olasılıklarını artırır. İpekotu ve karahindiba dahil, çeşitli bitkiler paraşütü olan meyveler üretirler. Bu tohumlar, bu tür bir paraşütle ana bitkiden rüzgar yardımıyla belli bir uzaklığa uçabilirler (**Şekil 38.9A**). Diğer bazı meyveler ise hayvanlara yapışarak onlarla birlikte taşınırlar -bir hayvanın kürküne yapışmış pıtraklar (**Şekil 38.8B**) ya da kuşlar tarafından tüketilen etli meyveler gibi hayvanların içinde taşınırlar. Su, bazı meyveleri yayar; hindistancevizlerinin adalar arasında binlerce mil taşınabildikleri bilinmektedir. Tohumlar, etli meyvelerin hayvanın sindirim kanalından taşınmaları gibi, meyvelerle birlikte yutulur ve ana bitkiden belirli bir uzaklıkta biriktirilir. Bazı türlerde tohumlarda dormansinin kırılabilmesi için bir hayvanın içinden geçmeleri gerekir.

## 38.1 ÖZET

**Çiçekler angiospermlerin üreme organlarıdır. Poleni üreme amacıyla kullanan bitkiler, bazı seçilim avantajına sahiptiler. Bitkilerin karalara yerleşmesine izin veren, döllenmenin suya gerek duyulmaksızın başarılması bunlar arasındadır. Çiçek döllenmeden sonra, tohuma (lara) ve meyveye dönüşür. Uzun süre canlı kalabilmesi ve çeşitli yayılıma yolarının bulunması, tohumların ve meyvelerin seçilim avantajıdır.**

- Bir tohum taslağı (ovül) ve bir ovaryum arasında ve de bir meyve ile bir tohum arasında ne tür bir ilişki vardır? **Bakınız s. 796 ve Şekil 38.2**
- Bitkiler kendi kendilerini döllemelerini nasıl önlerler? **Bakınız ss. 798-799 ve Şekil 38.4**
- Çifte döllenmede iki sperm çekirdeğinin rolünü açıklayınız. **Bakınız s. 799 ve Şekil 38.6**
- Absisik asit isimli hormon bir bitkinin gelişimini ne şekilde kontrol eder? **Bakınız s. 801**

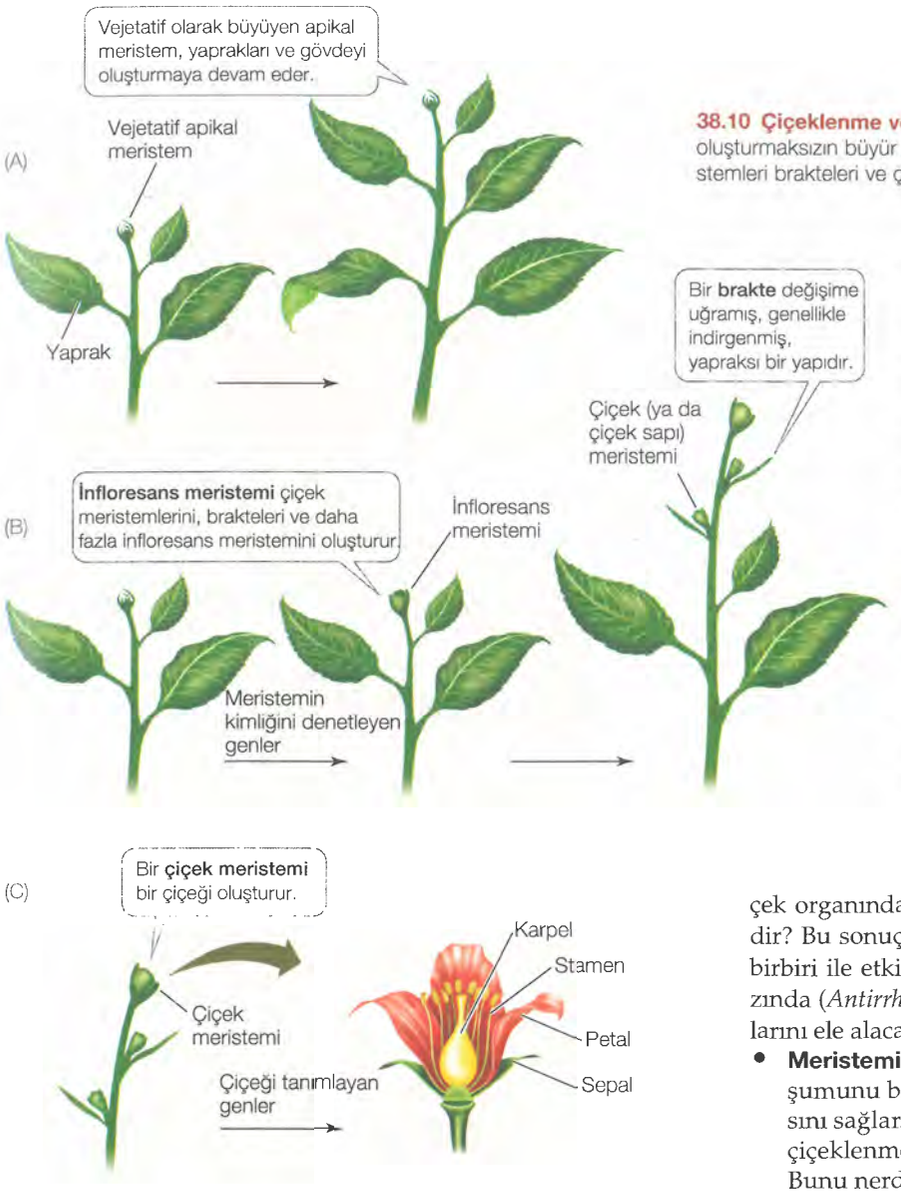
Çiçekten meyveye, ondan tohumların yayılmasına angiospermlerin eşeyli yaşam döngüsünü incelemiş bulunuyoruz. Tohum çimlenmesi ve fidelerin vejetatif gelişmeleri Bölüm 37'de açıklanmıştır. Bunda sonraki kısım, angiospermlerin yaşam döngülerini -vejetatif evreden çiçeklenme evresine geçiş- ve bu geçişin nasıl düzenlendiğini içermektedir.

## 38.2 Vejetatif Evreden Çiçeklenme Evresine Geçişi Ne Belirler?

Çiçeklenmenin gerçekleşmesi bir bitkinin yaşamındaki başlıca olaylardan biridir. Çiçeklenme, enerji ve maddelerin, daha fazla bitki kısmı oluşturmak yerine (vejetatif büyüme) çiçekler ve gametlerin oluşturulmasına harcanmasını temsil eder. Bir bitki yeterince yaşlandığında, üremeyi başlatmak için iç ve dış sinyallere yanıt verir. Tam olgunlaşma sırasında gerçekleşen bu olay, önceden belirlenmiş gelişimle ilgili bir programın (yazın bir karahindiba bitkisinde olduğu gibi) ya da ışık veya sıcaklık (pek çok süs bitkisindeki gibi) gibi çevresel uyartılara verilen yanıtın bir parçasıdır.

Bitkiler, olgunlaşmanın ve çiçeklenmenin başlamasının ne zaman olduğuna ve onlar çiçeklendikten sonra ne olduğuna göre üç gruba ayrılırlar:

- **Tek yıllıklar** yaşamlarını bir yılda tamamlarlar. Mısır, buğday, çeltik ve soya fasulyesi gibi insan beslenmesinde önemli yer tutan kültür bitkileri bu sınıfta yer alır. Çevre koşulları uygun hale gelince, bu bitkiler çok az sekonder büyüme göstererek ya da hiç göstermeksizin hızla büyürler. Çiçeklenme sonrası, enerjilerinin büyük bir bölümünü tohumların ve meyveleri üretiminde kullanırlar ve bitkinin geri kalan kısmı solarak kurur.
- İki **yıllıklar** yaşamlarını iki yılda tamamlarlar. Tek yıllıklara göre daha az yaygındırlar. Havuçlar, lahanalar, soğanlar ve Kraliçe Anne lalesini bunlardandır. İki yıllıklar tipik olarak ilk yıl yalnızca vejetatif büyüme göstererek, karbonhidratları yeraltı köklerinde (havuçlar) ve gövdelerinde(soğan) biriktirirler. İkinci yıl, depoladıkları karbonhidratları vejetatif büyüme yerine, çiçek ve tohumları üretmede kullanırlar. Bitki tohum oluşturduktan sonra ölür.
- Çok yıllıklar üç ya da dört -bazen çok daha fazla- yıl yaşarlar. Yaprakları Kanada'nın sembolü olan akçaağaç, 400 yıl yaşayabilir. Yabani çiçekler kadar, pek çok ağaç ve çalı çok yıllıktır. Tipik olarak bu bitkiler her yıl çiçeklenirler, ancak diğer mevsim için canlı kalır ve büyürler. Üreme döngüleri her yıl tekrarlanır. Ancak, bazı çok yıllıklar (örneğin, yüzyıl bitkisi gibi) yıllarca büyür, bir kez çiçeklenir ve ölürler.




**38.10 Çiçeklenme ve Apikal Meristem** Bir vejetatif apikal meristem çiçekleri oluşturmaksızın büyür (A). Çiçeklenme evresine geçilince (B), infloresans meristemleri brakteleri ve çiçeği oluşturan çiçek meristemlerini oluşturur.

Ne tip yaşam döngüsüne sahip olursa olsunlar, angiospermlerin hepsi çiçeklenmeye geçerler. Bu geçiş, gelişimle ilgili önemli değişikliklere sahne olur. Şimdi bu değişiklikleri göreceğiz.

## Apikal meristemler infloresans meristemleri haline gelebilir

Çiçeklenme evresine geçişin gözle görülebilen ilk sinyali, sürgün sistemindeki bir ya da daha fazla apikal meristemdeki bir değişikliktir. Bölüm 34'te açıklandığı gibi, meristemler henüz sınırlandırılmamış hücrelerin oluşturduğu bir havuzdur. Vejetatif büyüme sırasında, bir apikal meristem, sürekli olarak yapraklar, yanal tomurcuklar ve gövdeye ait dokuları (Şekil 38.10A) oluşturur. Bu büyüme *sınırsız büyüme* olarak isimlendirilir (bakınız Kısım 34.4).

Çiçekler tek tek ya da bir **infloresans** oluşturacak şekilde düzenli bir küme halinde oluşabilir. Eğer bir vejetatif meristem bir **infloresans meristemine** dönüşürse, yaprak ve yan dalları üretmeyi durdurarak, diğer yapıları oluşturur: brakteleri ve gövde arasında kalan açılarda yeni meristemlerin yanında, brakteler olarak isimlendirilen daha küçük yapraksı yapılar (Şekil 38.10B). Bu yeni meristemler de infloresans meristemlerine dönüşebilir ya da her biri bir çiçek oluşturan çiçek (floral) meristemlerine dönüşebilir.

Tipik olarak çiçek meristemlerinin her biri içi içe geçmiş dört halka ya da spiral bir organ oluşturur -sepaller, petaller, stamenler ve bu bölümde daha önce tartışılmış olan karpeller. Bu organlar, birbirlerinden çok kısa internodyumlarla ayrılırlar. Bunun sonucu çiçek kompakt kalır (Şekil 38.10C). Vejetatif apikal meristemler ve bazı çiçek meristemlerinin aksine, çiçek meristemleri sınırlı bir büyümeden – çiçeklerinki gibi büyüme süresi sınırlı- sorumludur.

## Çiçek, ilgili genlerin ardışık ifade edilmesi sonucunda oluşur

Apikal meristemler, çiçek ya da infloresans meristemlerine nasıl dönüşürler ve infloresans meristemler çiçek meristemlerini nasıl oluştururlar? Bir çiçek meristemi kısa bir ara ile, dört çiçek organını (sepaller, petaller, stamenler ve karpeller) nasıl oluşturur? Her çiçek, her bir çiçek organından doğru sayıda organa nasıl sahip olabilmektedir? Bu sonuçları doğurmak için çok sayıda gen ifade olur ve birbiri ile etkileşir. Burada, bu etkileri, *Arabidopsis* ve aslanağzında (*Antirrhinum*) tamamen gösterilmiş olan genlerden bazılarını ele alacağız (bakınız Şekil 38.10):

- **Meristemin kimliğini denetleyen** bir grup gen, çiçek oluşumunu başlatmak için bir dizi daha fazla genin açılmasını sağlar. *LEAFY* ve *APETALA1* genlerinin ifadesi hem çiçeklenme için gerekli hem de çiçeklenme için yeterlidir. Bunu nerden biliyoruz? Kalıtsal ve moleküler olmak üzere iki tip kanıt bulunmaktadır. Örneğin, *APETALA1* geninin mutasyona uğramış bir alleli, diğer bütün koşullar çiçeklenme için uygun olsa bile, vejetatif büyümenin sürmesini sağlar. Diğer taraftan, eğer yabanıl tip *APETALA1* geni aktif bir promotör ile eşleştirildikten sonra bir apikal meristeme aktarılırsa, bitki çevreden bağımsız çiçeklenir. Bu durum, *APETALA1* geninin, meristem hücrelerinin vejetatif bir evreden üreme evresine geçişinde rol oynadığının kuvvetli bir kanıtıdır.
- Meristemin kimliğini belirleyen gen ürünleri, çiçek organ kimlik genlerinin ifadesini başlatır. Bu genler çiçeğin birbirini izleyen halkalarını belirlemek için uyumlu çalışırlar (bakınız Şekil 19.14). Çiçek kimliğini denetleyen genler, homeotik genlerdir. Bu genlerin ürünleri, çiçek meristemlerinin sepalleri mi, petalleri mi, stamenleri mi yoksa karpelleri mi oluşturacağını belirleyen transkripsiyon faktörleridir. *AGAMOUS* geni bunlardan biridir. *AGAMOUS*, çiçek tarafından belirlenen hücrelerin, Kısım 19.5'te açıklanan "ABC" sisteminde stamenleri ve karpelleri oluşturmasını sağlar.

Bu olaylar zinciri nasıl başlatılır? Türe bağlı olarak, bitkiler ya iç ya da dış uyarılara yanıt verir. Dış uyartılar arasında, fotoperiyot (gün uzunluğu) ve sıcaklık en iyi çalışılmıştır. İl-

ginç bir hikaye oluşu ve deneylerle açıkça desteklendiği için fotoperiyot ile başlayacağız.

### Fotoperiyodik ipuçları çiçeklenmeyi başlatabilir

Birleşik Devlet'ler Tarım Bakanlığı araştırmacılarından W.W Garner ve H.A. Allard, 1920'de, yeni keşfedilmiş bir mutant tütünün davranışını çalışmışlardır. Maryland Mammoth olarak isimlendirilen bu mutant, büyük yapraklı ve çok uzun boyluydu (Şekil 38.11). Normalde tütün yazın çimlenen ve daha sonra büyümesini durduran tek yıllık bir bitkidir. Bunun aksine, Maryland Mammoth isimli bitkiler vejetatif evrede kalarak büyümeye devam etmişlerdir.

Garner ve Allard, mutant bitkilerin yaz aylarında çiçeklenmeme nedenini bulmaya çalışmışlardır. Bu bitkiler, çiçeklenmiyor değildiler: bilim insanları bu bitkilerin doğal koşullar altında Aralık ayında çiçeklendiklerini bulmuşlardır. Araştırmacılar, bitkinin Aralıkta çiçeklenmesini neyin uyardığını bulmak için sıcaklık gibi, olası bazı çevresel değişkenlerin etkisini araştırmışlardır. Bu çalışmalar, sonuçta gün uzunluğunun kilit bir belirleyici olduğu saptanmıştır. Yapay olarak gün uzunluğunu değiştirmek için, bitkileri aydınlık ve karanlık odalara taşıyan bu bilimciler, çiçeklenme ve gün uzunluğu arasında doğrudan bir bağlantı kurabilmişlerdir.

Maryland Mammoth bitkileri her gün 14 saatten daha fazla ışığa maruz bırakılmadıklarında çiçeklenmemişlerdir. Ancak çiçeklenme, gün uzunluğunun süresi, Aralık'ta olduğu gibi, 14 saatten daha kısa olduğunda başlamıştır. Dolayısıyla, Maryland Mammoth için **kritik gün uzunluğu** 14 saattir (Şekil 38.12). Bir organizmanın cevabının gün ya da gece uzunluğu tarafından kontrolü **fotoperiyodizm** olarak isimlendirilir.

### Bitkiler fotoperiyodik ipuçlarına farklı yanıt verirler

Fotoperiyot uyartısına göre çiçekli bitkiler iki ana sınıfa ayrılırlar:

- **Kısa gün bitkileri** (**KGB**) gün uzunluğu yalnızca kritik bir maksimumdan daha kısa olduğunda çiçeklenirler. Maryland Mammoth isimli tütün yanında, Atatürk çiçeği ve krizantemumlar bu gruptandır. Dolayısıyla, bu bölümün başında da belirtildiği gibi, örneğin, biz krizantemumları bahçede sonbaharda, Atatürk çiçeklerini ise kışın görürüz.
- **Uzun gün bitkileri** (**UGB**), gün uzunluğu yalnızca kritik minimumdan daha uzun olduğunda çiçeklenirler. Ispanak ve üçgül tipik uzun gün bitkisidir. Örneğin, ıspanaklar yazın çiçeklenme ve tatları acılaşma eğilimindedir. Bu nedenle normalde ilkbaharda dikilirler.

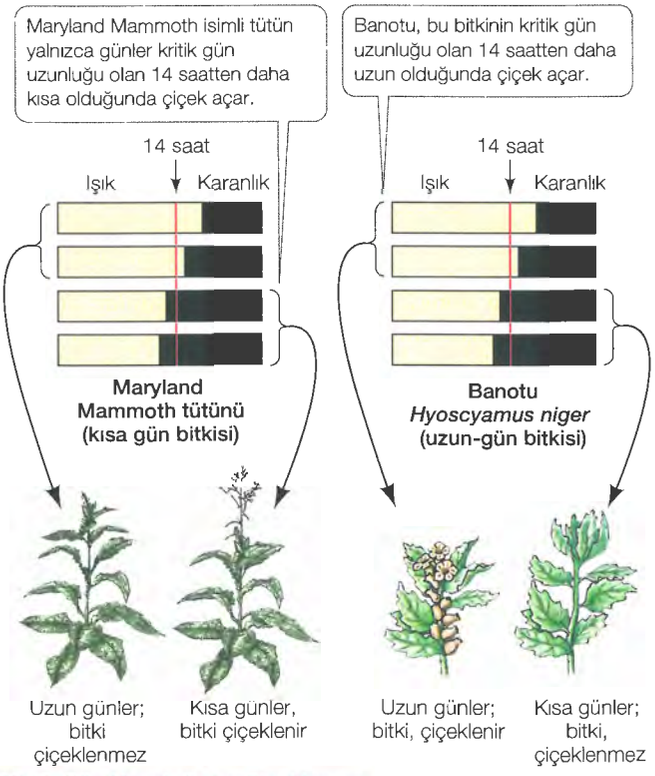
Bu iki özelliğin varyasyonları bulunsa da, çiçeklenmenin fotoperiyot tarafından kontrolü önemli bir rol oynar: yerel bir populasyondaki aynı türün bitkilerinin aynı anda çiçeklenmelerini sağlar. Bu ise, karşılıklı döllenme ve başarılı bir çoğalma sağlar.

### Gece uzunluğu, çiçeklenmenin belirlenmesinde kilit özellikte olan bir fotoperiyodik ipucudur

"Kısa gün bitkileri" ve "uzun gün bitkileri" kavramları, bilim insanları, *fotoperiyoda duyarlı bitkilerin aslında gün uzunluğun-*



**38.11 Mammoth Bitkisi** Yabanıl tip tütün (solda) aynı yaştakki Maryland Mammoth mutantından çok daha küçüktür (sağda). Maryland Mammoth büyümeyi ve çiçeklenmeyi durdurmak için çevresel uyartılara yanıt vermez.




**38.12 Gün Uzunluğu ve Çiçeklenme** Garner ve Allard Maryland Mammoth isimli tütünde, 24 saatlik bir süre zarfında gün uzunluğunu yapay olarak değiştirerek, çiçeklenmenin, gün uzunluğu kritik değerin altında olduğunda başladığını göstermişlerdir. Buna uygun olarak, Maryland Mammoth isimli tütün bir kısa gün bitkisi olarak isimlendirilmiştir. Uzun bir gün bitkisi olana banotu ise çiçeklenme açısından bu tütünün tam tersi bir özellik gösterir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

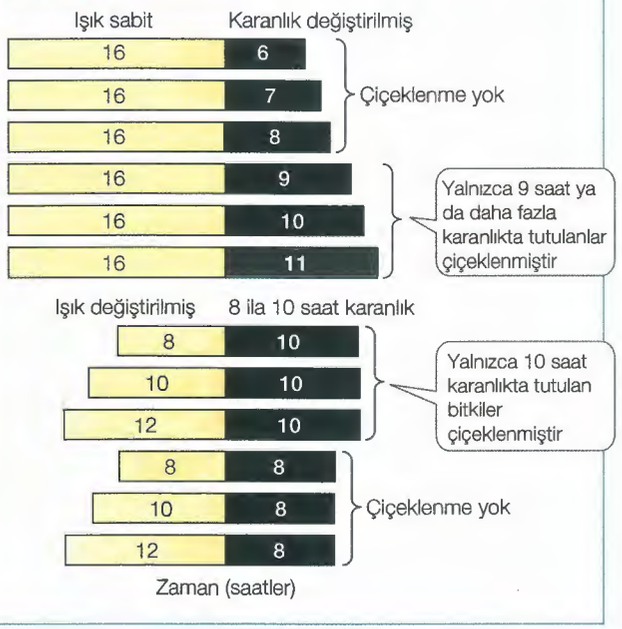
### 38.13 Gece Uzunluğu ve Çiçeklenme

Kısa gün bitkileri (KGB) yalnızca gündüzleri kritik bir maksimumdan daha kısa olduğunda çiçeklenir. Kısa gün bitkilerinde çiçeklenmeyi hangi çevresel faktör başlatmaktadır: gün uzunluğu mu yoksa gece uzunluğu mu? Karl Hamner ve James Bonner bunu bulmak için bir kısa gün bitkisi olan pıtrağı kullanarak bir sera denemesi başlatmışlardır.

**HİPOTEZ** **Kısa gün bitkileri gün uzunluğunu ölçerler.**

**YÖNTEM** Bitkileri iki gruba ayırınız. Grupları farklı ışık koşullarına maruz bırakınız: bir grup sabit gün ışığı periyoduna ve değişen karanlık periyotlarına, diğer grubu ise değişen gün ışığı periyotlarına ve sabit karanlık periyotlarına.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **Bulgular hipotezi desteklememektedir. Kısa gün bitkileri gecenin uzunluğunu ölçmektedir. Bu nedenle uzun gece bitkileri olarak isimlendirilmeleri daha gerçekçidir.**

**EK ARAŞTIRMA** Bu deneyleri uzun-gün bitkileri kullanarak nasıl tasarlardınız ve ne tür bulgular elde ederdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

*dan çok gece (karanlık) uzunluğunu ölçtüklerini belirlemelerinden önce yerleşmiştir*. Bu, Kaliforniya Üniversitesi, Los Angeles'ten Karl Hamner ve Kaliforniya Teknoloji Enstitüsü'nden James Bonner tarafından gösterilmiştir (**Şekil 38.13**).

Bir kısa gün bitkisi olan pıtrak ile çalışan Hamner ve Bonner, iki koşul seti kullanarak bir dizi deney gerçekleştirmiştir.

- Bir grup bitki sabit ışığa -kritik gün uzunluğundan ya daha kısa ya da daha uzun- maruz bırakılmış ve karanlık süresi değiştirilmiştir.
- Bitkilerin ikinci grubu, sabit bir karanlık periyoduna maruz bırakılmış ve ışıklı periyot değiştirilmiştir.

Bitkiler, ışık periyodunun uzunluğuna bağlı olmaksızın, karanlık periyodunun 9 saati geçtiği bütün uygulamalar altında çiçeklenmişlerdir. Bu nedenle Hamner ve Bonner, gece uzunluğunun çiçeklenme için kritik olduğu sonucuna varmışlardır. Pıtrak bitkisi için kritik gece uzunluğu yaklaşık 9 saattir. Dolayısıyla, bütün pıtraklara kısa gün bitkisi demek yerine, "uzun gece bitkileri demek" daha uygundur.

Pıtrakta, aradaki geceler kısa olsa bile, tek bir uzun gece birkaç gün sonra çiçeklenmeyi başlatmaya yeter. Bitkilerin çoğu pıtraktan daha az duyarlı olup, çiçeklenmenin uyarılması için uygun uzunlukta iki ya da birkaç geceye gereksinim gösterir. Bazı bitkiler için uzun gece serilerinden sonra, tek bir kısa gece çiçeklenmeyi engeller. Bu kısa gece, çiçeklenme başlamadan yalnızca bir gün önce gelse bile etkili olur.

Hamner ve Bonner, başka deneyler yaparak bitkilerin gece uzunluğunu nasıl ölçtüklerini bir ölçüde kavramışlardır. Araştırıcılar KGB ve UGB'leri çeşitli aydınlık/karanlık koşullarda yetiştirmişlerdir. Bazı deneylerde, karanlık periyodu kısa bir ışık uygulaması sonucunda kesintiye uğratılmıştır; diğerlerinde ise ışık periyodu kısa karanlık periyotlarıyla kesintiye uğratılmıştır. Aydınlık periyodunun karanlıkla kesintiye uğratılması ne kısa ne de uzun gün bitkilerinin çiçeklenmesi üzerinde bir etki yaratmamıştır. Ancak, karanlık periyodunun ışıkla kısa bir süre bile kesintiye uğratılması, uzun bir gecenin etkisini tamamen ortadan kaldırmıştır. *Bir KGB yalnızca uzun geceler kesintiye uğratılmadığında* çiçeklenmiştir. Araştırıcılar, bazı şeylerin uzun gece sırasında birikmesi gerektiğini ve bunun gecenin ortasında bir ışık flaşı ile parçalanabileceğini öne sürmüşlerdir.

Hamner ve Bonner, o bazı şeylerin " ne olduğunu bulmak için çeşitli dalga boylarında ışığı kesintiye uğratan flaşların etkisini araştırmışlardır. Kısım 37.5'ten, bazı ışık reseptörlerinin bitki büyümesinin düzenlenmesinde rol oynadıklarını ve bunların farklı dalga boylarına duyarlı olduklarını hatırlayabilirsiniz. Kesintiye uğratılan gece deneylerinde, en etkili ışığın kırmızı bölgede olduğu bulunmuştur (**Şekil 38.14**) ve gecenin kırmızı bir ışıkla kesintiye uğratılmasının, kırmız ışıktan sonra uzak kırmızı ışık uygulanmasıyla tersine çevrilebildiği bulunmuştur. Bu durum, fitokromun reseptör olduğunu göstermektedir. Bu nerede oluşmakta ve reseptörün ışığı algılamasından sonra ne olmaktadır? Bunun yanıtı da mükemmel tasarlanmış deneylerden elde edilmiştir.

### Çiçeklenme uyartısı bir yaprakta meydana gelir

İlk yapılan deneyler fotoperiyodik uyartının yaprağın içerisinde algılandığını göstermiştir. Örneğin, bir uzun gün bitkisi olan ıspanakta, tomurcuk meristemi kısa günleri uyarlamak için kapatılıp, yapraklar uzun ışık periyotlarına maruz bırakılırlarsa bu bitkiler çiçeklenirler. Bitki, tomurcuk uzun gün ışık periyoduna maruz bırakılırken, bitkinin yapraklarının üstü kısa günleri uyarlamak için kapatılırsa, çiçeklenmez.

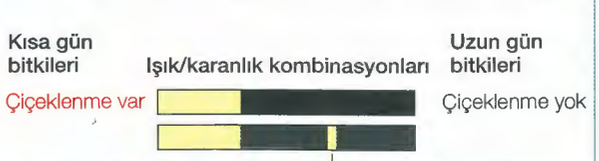
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 38.14 Gecenin Kesintiye Uğratılması

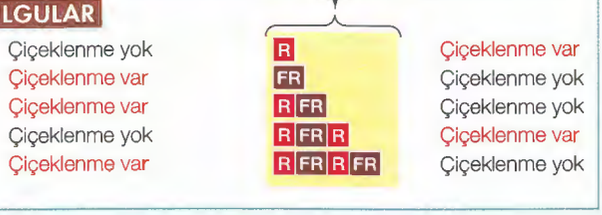
Bitkilerin karanlığın süresini ölçtüklerinin bilinmesi, bir bitkinin maruz bırakıldığı karanlık saatlerin sürekli mi yoksa kesintili mi olmalıdır sorusunu ortaya çıkarmıştır. Hamner ve Bonner deneme materyalleri olarak kısa gün bitkilerini ve uzun gün bitkilerini kullanarak geceyi farklı dalga boylarındaki ışık ile kesintiye uğratmışlardır.

**HİPOTEZ** **Kırmızı ışık fotoperiyodik zamanlama mekanizmasında yer alır.**

**YÖNTEM** Bitkileri kısa gün koşulları altında büyütün, ancak geceyi farklı dalga boylarındaki ışık ile kesintiye uğratın.




**BULGULAR**




**SONUÇ** **Bitkiler dönüşümlü olarak kırmızı ve uzak-kırmızı (FR) ışığa maruz bırakıldıklarında, etkiyi son uygulama belirlemektedir. Bu işlemde fotoreseptör fitokromdur.**

**EK ARAŞTIRMA:** Gündüzü kısa bir karanlık ile kesintiye uğratmanın çiçeklenme üzerinde herhangi bir etkisi olmadığını nasıl gösterirdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** **Animasyonla öğrenme 38.2 • Kesintiye Uğratılan Günler ve Gecelerin Etkisi**

Bu maskeleme deneyleri kısa gün bitkilerini kapsayacak şekilde genişletilmiştir (**Şekil 38.15**). Uyarının reseptörü (yaprakta) uyarının etki gösterdiği dokudan (tomurcuk meristemi) fiziksel olarak ayrı olduğundan, sistemik bir sinyalin yapraktan tomurcuğa ait dokulara taşındığı söylenebilir. Difüzyonla geçen bir sinyalin yapraklardan tomurcuk meristemine taşındığına ilişkin diğer deneysel kanıtlar aşağıda verilmiştir:

- Eğer fotoperiyotla uyarılmış bir bitki uyarıcı karanlık periyodundan sonra bir bitkiden hemen uzaklaştırılırsa, bitki çiçeklenmez. Ancak eğer uyarılmış yaprak, birkaç saat bitkinin üstünde tutulursa bitki çiçeklenir. Bu bulgular, uyarıcı karanlık periyoduna yanıt olarak bazı şeylerin yaprakta sentezlendiğini ve daha sonra çiçeklenmeyi uyarmak üzere yaprağın dışına çıktığını göstermektedir.
- Eğer iki pıtrak bitkisi aşılanır ve eğer bitkilerden biri uzun gecelere maruz bırakılır ve aşı yapılan diğeri uyarı

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 38.15 Çiçeklenme Sinyali Yapraktan Tomurcuğa Taşınır

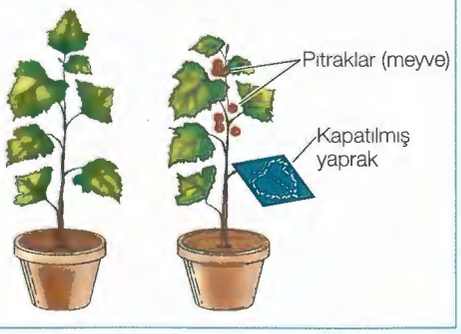
Fotoperiyodun reseptörü olan fitokrom, yaprakta olmasına karşın çiçeklenme tomurcuk meristeminde oluşur. James Knott, yapraktan tomurcuğa difüzyonla geçebilen bir sinyal olup olmadığını belirlemek için yalnızca yaprağı fotoperiyodik uyartılara maruz bırakmıştır.

**HİPOTEZ** **Yapraklar fotoperiyodu ölçer.**

**YÖNTEM** Pıtrak bitkilerini uzun günler ve kısa gecelerde büyütün. Bir yaprağı kapatın ve çiçeklenmenin oluşup oluşmadığını gözleyin.




**BULGULAR** Eğer günün belirli bir kısmında yalnızca tek bir yaprak bile kapatılsa- böylece yaprak kısa günler ve uzun gecelere geçirilmiş olsa - bitki çiçeklenecektir.




**SONUÇ** **Yapraklar fotoperiyodu ölçmektedirler. Bu nedenle, uyarılmış yapraktan bitkinin çiçeklenen kısımlarına bir sinyalin taşınmış olması gerekir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Çiçeklenme sinyalinin farklı bitki türlerinde aynı olduğunu deneysel olarak nasıl gösterirsiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

yaratmayan kısa gecelere maruz bırakılırsa, bütün bitkiler çiçeklenir.

- Bazı türlerde, eğer bit türe ait uyarılmış yaprak, farklı bit türe ait uyarılmamış bir bitkiye aşılanırsa, aşılanan bitki çiçeklenir.

İletilebilen bu sinyal uzun bir süre önce **florigen** ("çiçeklenmeyi uyarıcı") olarak isimlendirilmiş olmasına karşın, sinyalin kimyasal yapısı yeni gösterilmiştir.

### Florigen küçük bir proteindir

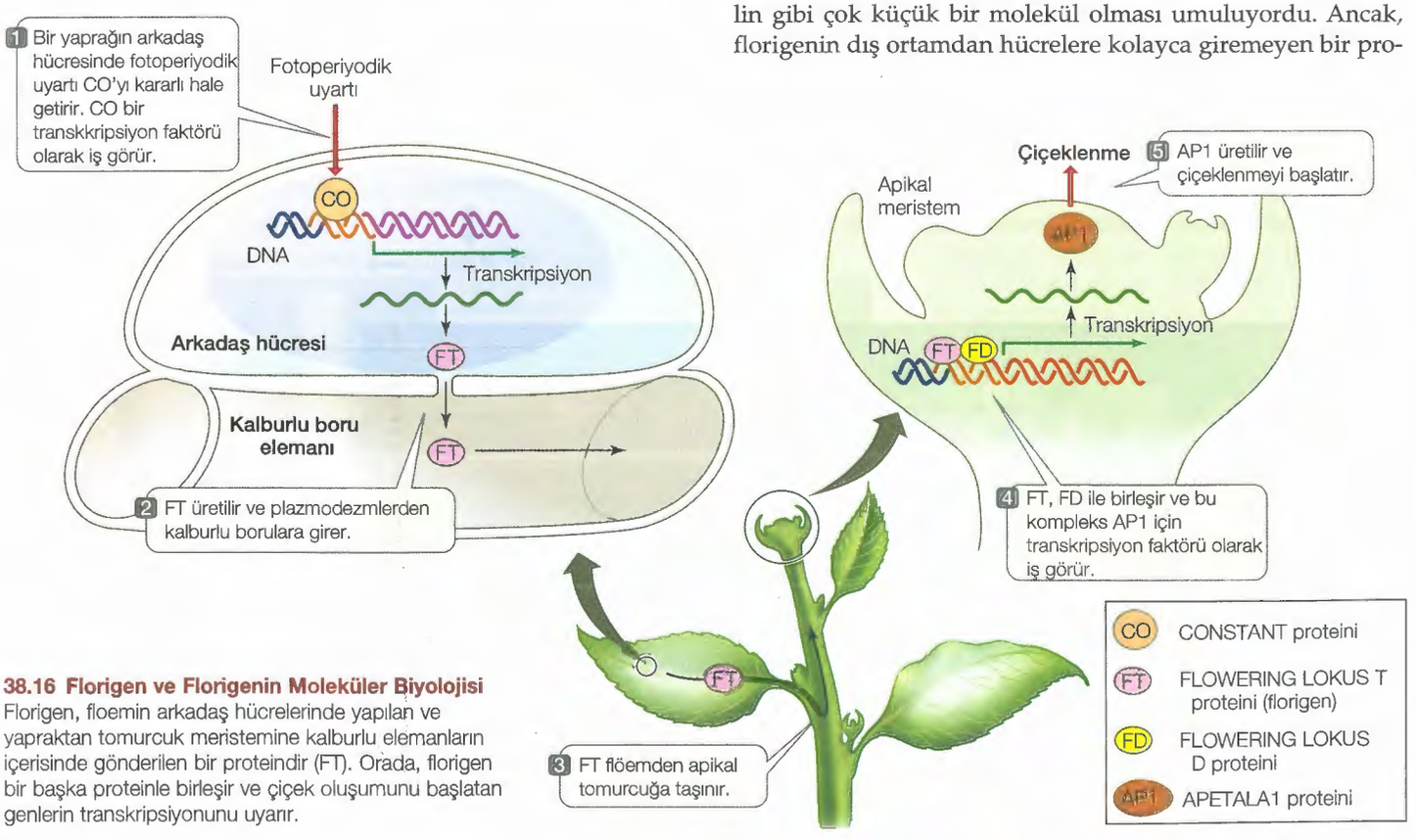
Florigen, bir uzun gün bitkisi olan model organizma *Arabidopsis* üzerinde yapılan genetik ve moleküler çalışmalar sonucu tanımlanmıştır. Bu süreçte üç gen yer almaktadır (**Şekil 38. 16**):

- ***FT (FLOWERING LOCUS T)*** *florigeni kodlar*. Küçük bir protein olan (moleküler ağırlığı 20 kDa) FT, plazmodezmadan taşınabilir. FT, yaprakta flöemin arkadaş hücrelerinde sentezlenmekte ve komşu kalburlu borulara geçmektedir. Burada apikal meristeme ulaşmak üzere flöem akışına girmektedir. Eğer FT, aktif bir promotör ile eşleştirilir ve sürgün apikal meristeminde yüksek derecede ifade olması sağlanırsa, uygun bir fotoperiyot uyarısı olmaksızın bile çiçeklenme uyarılır.
- ***CO (CONSTANTS)*** *FT'nin sentezini aktifleştiren bir transkripsiyon faktörünü kodlar*. Eğer CO yaprakta deneysel olarak aşırı ifade ettirilirse, çiçeklenme uyarılmaktadır. Ancak, apikal meristemde CO'nun aşırı ifade olması, çiçeklenmeyi uyarmaz. Bu, gerekli aktivitenin yaprakta olduğunu gösterir. CO proteini bütün zamanlarda ifade olmakla birlikte, kararsızdır; uygun bir fotoperiyot, CO'ı kararlı hale getirir. Böylece, FT sentezini başlatacak yeterli açılma sağlanır.
- ***FD (FLOWERING LOCUS D)*** *FT proteini apikal meristeme ulaşınca FT proteinine bağlanan bir proteini kodlar*. FD proteini bir transkripsiyon faktörü olup, FT proteini ile kompleks oluşturunca, *APETALA1* gibi meristemin kimliğini denetleyen promotörleri aktifleştirir (bakınız Şekil 38.10). Florigen ulaşınca, FD ifade olur ve meristem hücrelerini vejetatif evreden üreme evresine geçirir.

Florigen izole edilmeden önce, aşılama deneyleri farklı bitki türlerinin aynı kimyasal sinyal tarafından çiçek oluşturmak için uyarılabileceğini göstermiştir. Bir türe ait fotoperiyodik olarak uyarılmış bir yaprak, diğer bir türe ait uyarılmamış bir bitkiye aşılandığında çiçeklenme uyarılır. Moleküler deneylerden elde edilen bulgular, FT geninin pek çok türde fotoperiyodik sinyalde yer aldığını göstermiştir:

- *Arabidopsis*'in FT genini yüksek düzeylerde ifade eden transgenik bitkiler (örneğin, tütün ve domates) gün uzunluğuna bağlı kalmaksızın çiçeklenmektedir.
- Diğer bitkilere( örneğin, çeltik ve domates) ait FT'nin homologlarını yüksek düzeyde ifade eden transgenik *Arabidopsis* bitkileri gün uzunluğuna bağlı olmaksızın çiçeklenmektedir.

Florigenin etkisinin moleküler temeli değerlendirilmişken, bu bilginin ticari olarak uygulanabilmesinin zor olduğunun belirtilmesi gerekir. Florigenin çiçeklenmeyi uyarmak için ekonomik olarak bitkilere püskürtülebilen oksin ve gibberellin gibi çok küçük bir molekül olması umuluyordu. Ancak, florigenin dış ortamdan hücrelere kolayca giremeyen bir pro-




**38.16 Florigen ve Florigenin Moleküler Biyolojisi**
Florigen, floemin arkadaş hücrelerinde yapılan ve yapraktan tomurcuk meristemine kalburlu elemanların içerisinde gönderilen bir proteindir (FT). Orada, florigen bir başka proteinle birleşir ve çiçek oluşumunu başlatan genlerin transkripsiyonunu uyarır.

tein olduğu gerçeği, florigenin ticari olarak uygulanabilmesi olasılığını ortadan kaldırmıştır.

Çiçeklenmenin fotoperiyot tarafından düzenlenmesini, yapraktaki fotoreseptörlerden, uyarılmış yapraktan çiçek oluşum bölgelerine ulaşan florigene kadar incelemiş bulunuyoruz. Bununla birlikte, bazı türlerde çiçeklenmeyi diğer uyartılar başlatır.

### Çiçeklenme, sıcaklık ya da gibberellin tarafından uyarılabilir

**SICAKLIK** Özellikle tahıllar olmak üzere bazı bitki türlerinde çiçeklenme için çevresel sinyal, düşük sıcaklıktır. Bu olaya **vernelizasyon** (Latince *vernus*, " ilkbahar" anlamındadır) olarak isimlendirilir. Hem buğday hem de çavdarda, çiçeklenmeye ait iki davranış ayırt edilebilir. Örneğin, ilkbahar buğdayı tipik bir tek yıllık bitkidir: ilkbaharda ekilir ve aynı yıl çiçeklenir. Kışlık buğday ise sonbaharda ekilir, fide halinde gelişir, kışı geçirir (çoğunlukla karla örtülmüş olarak) ve bir sonraki yaz çiçeklenir. Eğer kışlık buğday ilk yıl soğuğa maruz bırakılmazsa normal olarak bir sonraki yıl çiçeklenmez.

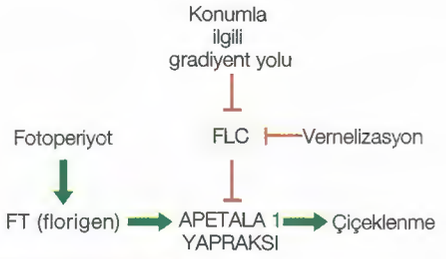
Vernelizasyonun çiçeklenmeye nasıl neden olduğuna ilişkin bulgular, model bitki *Arabidopsis*'ten elde edilmiştir. Çiçeklenme için vernelizasyona gereksinim duyan *Arabidopsis* soylarında (**Şekil 38.17**), *FLC* (FLOWERING LOCUS C) olarak isimlendirilen bir gen, bir transkripsiyon faktörünü kodlar. Bu transkripsiyon faktörü FT ve FD'nin ifadesini durdurarak FT-FD florigen yolunu keser (bakınız Şekil 38.16). Ancak, düşük sıcaklık FLC proteininin sentezini engeller. Bunun sonucunda FT ve FD proteinleri ifade olurlar ve çiçeklenme gerçekleşir. Benzer proteinler, tahıllarda vernelizasyonda aynı basamakları kontrol eder.

**GİBERELLİN** Giberellin hormonu bakımından kalıtsal olarak yetersiz olan *Arabidopsis* bitkileri, çiçeklenemezler. Ya da bir giberellin engelleyicisi uygulandığında da çiçeklenmezler. Bu gözlemler giberellinlerin çiçeklenmede yer aldıklarını göstermektedir. *Arabidopsis* tomurcuklarına doğrudan giberellin uygulanması, *LEAFY* adı verilen meristem kimlik genlerini aktifleştirir. Bu aktifleşme sonucunda çiçeklenmeye geçiş başlar.

### Bazı bitkiler çiçeklenmek için çevresel bir uyartıya gereksinim duymazlar

Bir dizi bitki türü çiçeklenmek için, fotoperiyot, vernelizasyon ya da gibberelline gereksinim duymaz. Bunun yerine "içsel saatten" gelen bir sinyale göre çiçeklenir. Örneğin, bazı tütün soylarında çiçeklenme, gövde dört fitomer (gövdelerin fitomerler olarak isimlendirilen tekrarlanan birimlerden oluştuğunu hatırlayınız; bakınız Şekil 34.1) uzunluğuna ulaşınca başlar. Eğer bir tomurcuk ve ona komşu bir fitomer kesilip dikilirse, çelik çiçeklenir. Çünkü tomurcuk, çiçeklenme için bir uyarı almıştır. Fakat kesilen tomurcuğun altındaki sürgünün geri kalan kısmı çiçeklenmez. Çünkü bu kısım yalnızca üç fitomer uzunluğundadır. Bitki fazladan bir fitomer büyüdükten sonra çiçeklenecektir. Bu bulgular, çiçeklenmeye geçişi belirleyen tomurcuğun (gövdenin dört fitomerinin üstündeki) *konumuna* bağlı bazı şeylerin olduğunu göstermektedir.

Tomurcuk kendi konumunu, bitkinin uzun ekseni boyunca konum ile ilgili bir gradiyent oluşturan bazı maddelerin derişiminden anlayabilir. Eğer kök, konsantrasyonu bitkinin uzunluğu ile azalan ve difüzyonla taşınabilen bir çiçeklenmeyi engelleyen bir madde üretirse, bu tür bir gradiyent oluşabilir. Bitki belirli bir uzunluğa ulaşınca, engelleyicinin derişimi çiçeklenmeyi sağlayacak düzeyde sürgün ucunda yeterince düşük miktarda olacaktır. Bu engelleyicinin ne olduğu belirsizdir. Fakat bu maddenin FLC'nin miktarını azaltıp, FT-FD yolunun ilerlemesini (düşük sıcaklığın vernelizasyonda FLC üzerinde etki etmesi gibi) sağladığına ilişkin kanıtlar bulunmaktadır. FLC'yi etkileyen, konuma ilişkin bir gradiyent çiçeklenmeyi etkileyen diğer mekanizmalar ile tutarlı olacaktır. Bu mekanizmaların hepsi *LEAFY* ve *APETALA1* üzerinde birbirine yakınlaşmaktadır:







**38.17 Vernelizasyon** *Arabidopsis*'in genetik bir ırkı (tek yıllık kışlık *Arabidopsis*) çiçeklenmek için vernelizasyona gereksinim duyar. Bitki vernelizasyon geçirmezse büyük ve vejetatif olarak kalır (solda), ancak soğuk periyoduna maruz bırakılırsa daha küçüktür ve çiçeklenir (sağda).

## 38.2 ÖZET

**Bazı angiospermlerde çiçeklenmeyi gecenin uzunluğu kontrol eder. Bu olay fotoperiyodizm olarak isimlendirilir. Düşük sıcaklığa maruz bırakma (vernelizasyon) gibi gibberellinler de bazı türlerde çiçeklenmeyi uyarabilir. Bazı türler, gövdeleri belirli bir miktarda, çevreden bağımsız uyarılar alınca çiçeklenir. Çiçeklenmeye yol açan tüm metabolik yollar, meristem kimlik genleri üzerinde birleşir.**

- Apikal meristem, infloresans meristem ve çiçek meristemleri arasındaki farklılık nedir? Bunlar arasındaki geçişi kontrol eden nedir? **Bakınız s. 803 ve Şekil 38.10**
- "Kısa gün bitkilerinin" neden yanlış bir terim olduğunu açıklayınız. **Bakınız s. 805 ve şekil 38.13**
- Florigen ile ilgili ne tür bir kanıt bulunmaktadır? Etkinin moleküler mekanizması nedir? **Bakınız s. 807 ve Şekiller 38.15 ve 38.16**

Çevresel faktörlerin angiospermlerde çiçeklenmeyi kontrol etmek için, genlerle nasıl etkileştiklerini görmüş bulunuyoruz. Çiçeklerin işlevi eşeyli üremedir. Eşeyli üreme bir populasyondaki yararlı genetik varyasyonun sürdürülmesini sağlar. Bununla birlikte, pekçok angiosperm eşeysiz olarak da üreyebilir.

## 38.3 Angiospermler Eşeysiz Olarak Nasıl Ürerler?

Bu bölümde eşeyli üremeye en fazla yer verilmiş olmasına karşın, eşeysiz üreme yeryüzündeki pek çok bitki bireyinin varlığından sorumludur. Bu gerçek, bazı durumlarda eşeysiz üremenin avantajlı olduğunu göstermektedir.

Genetik rekombinasyonun eşeyli üremenin avantajlarından biri olduğunu belirtmiştik. Kendi kendini dölleme, eşeyli üremenin bir şeklidir. Ancak karşılıklı döllenmeye göre, genetik rekombinasyon için daha az fırsat yaratır. Diploid olup belirli bir lokus için heterozigot olan ve kendi kendini dölleyen bir bitki, kendi yavruları arasında o lokus için iki tip homozigot üretir. Ancak, kendi sahip olmadığı allelleri taşıyan herhangi bir yavru üretemez. Ancak kendi kendisini dölleyen pek çok bitki türü, yine de canlı ve dinamik yavrular üretmektedir.

Eşeysiz üreme, genetik rekombinasyonu tamamen ortadan kaldırır. Eşeysiz üreyen bir bitki, kalıtsal olarak ebeveyninkiyle (klonlar) aynı olan yavrular üretir. Öyleyse, eşeysiz üremenin avantajı nedir? Eğer bir bitki yaşadığı ortama iyi uyum sağlamışsa, eşeysiz üreme yavrulara allellerin üstün bir bileşimini geçirir. Halbuki bu alleller, eşeyli üreme sonucunda birbirinden ayrılırlar.

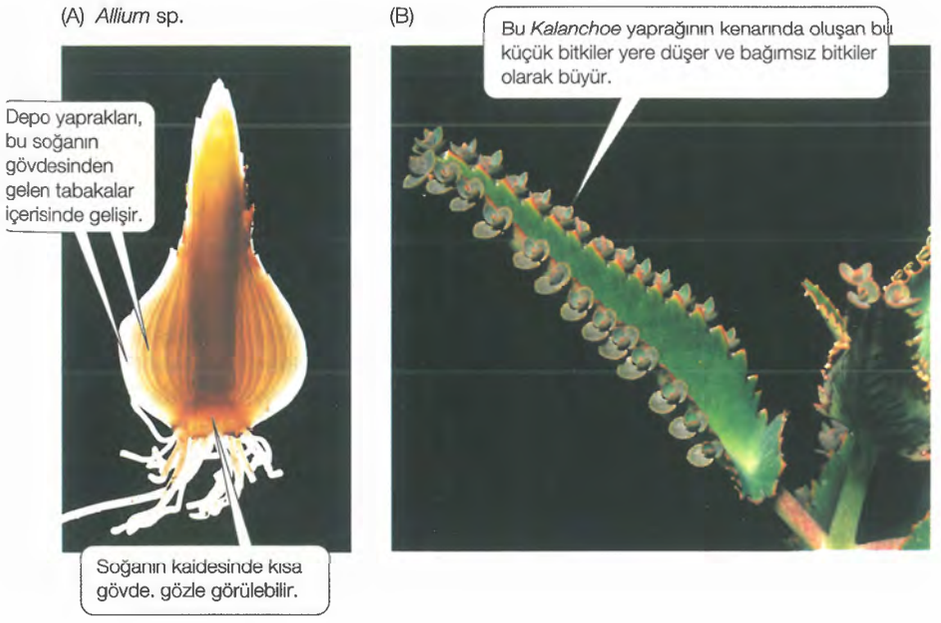
### Eşeysiz üremenin pek çok formu mevcuttur

Gövdeler, yapraklar ve kökler vejetatif organlardır ve bitkinin üreme organlarını oluşturan çiçeklerden ayrılırlar. Eşeyli üreme, çoğunlukla bir vejetatif organın değişime uğratılması ile başarılır. Bu nedenle bitkilerde eşeysiz üremeyi tanımlamak için **vejetatif üreme** terimi kullanılır. Diğer bir eşeysiz üreme tipi olan *apomiksis* çiçeklenmeyi içerir, ancak döllenmeyi içermez.

**VEJETATİF ÜREME** Gövde çoğunlukla vejetatif üreme için değişime uğramış bir organdır. Daha önce belirtildiği gibi, çilekler *stolon* ya da sürünücü gövde olarak isimlendirilen yatay gövdeler üretirler. Bu stolonlar toprak yüzeyinde büyürler, aralıklarla kökler ve potansiyel olarak bağımsız bitkiler oluştururlar. *Uçtaki tabakalar* tarafından eşeysiz üreme, dik duran dallar yere sarktıklarında ve kökler oluşturduklarında başarılır. Böğürtlen ve hor çiçeği bitkisinde bu özellik görülür.

Patates gibi bazı bitkiler yeraltında etsi genişlemiş gövdeler oluştururlar. *Yumru* (*tüber*) olarak isimlendirilen bu gövdeler, yeni bitkiler ("gözlerden") üretebilirler. *Rhizomlar* ise yeni sürgünler oluşturabilen yeraltı gövdeleridir. Bambular, rhizomlarıyla vejetatif olarak üreyen bir bitkiye iyi bir örnektir. Tek bir bambu bitkisi, fiziksel olarak tek bir ve tamamen birbirlerine bağlanmış olan bir koruluk -hatta bir orman- oluşturabilir .

Rhizomlar ve stolonlar yeraltı gövdeleri olmalarına karşın, soğanlar ve kormlar kısa, dikey yeraltı gövdeleridir. Zambaklar ve soğanlar yumru oluştururlar (**Şekil 38.18A**). Soğanlar besin depo eden çok sayıda, etsi, oldukça değişime uğramış yapraklara sahip kısa gövdelerdir. Bu depo




**38.18 Üremek İçin Değişikliğe Uğramış Vejetatif Organlar** (A) Soğanlar, besin maddelerini depolayan büyük yapraklı kısa gövdelerdir ve yeni bitkiler verebilirler. (B) Kalanchoe bitkisinde, yaprakların üzerinde yeni bitkicikler oluşabilir.

yapraklar, soğanın büyük bir bölümünü oluşturur. Dolayısıyla soğanlar büyük yeraltı tomurcuklarıdır. Yanal (aksiler ) tomurcuklardan bölünerek ya da yeni soğanlar üreterek yeni bitkiler oluşturabilirler. Çiğdemler, glayöller ve çok sayıda diğer bitki, korm (bitki soğanı) oluştururlar. Kormlar soğanlarınkine çok benzeyen işleve sahip yeraltı gövdeleridir. Bitki soğanları (korm) disk şeklinde olup, başlıca gövde dokusundan oluşmuşlardır, kormlarda soğanların özellikleri olan etsi ve değişime uğramış yapraklar bulunmaz.

Eşeysiz üreme için değişime uğramış tek organ gövde değildir. *Kalanchoe* cinsine ait bazı sukkulent bitkilerdeki gibi, yapraklar da yeni genç bitkilerin kaynağı olabilir (**Şekil 38.18B**). Çimenlerden aspen ve kavak gibi ağaçlara kadar, çok çeşitli angiospermler, fışkınlarla (piç) -kökler tarafından da üretilmiş olan sürgünler- kalıtsal olarak homojen populasyonlar oluştururlar. Örneğin, aspen ağacının oluşturduğu bütün koruluk, fışkınlarla tek bir ağaçtan türemiş bir klon olabilir. Bu, bütün bir aspen koruluğunda yaprakların tipik olarak aynı zamanda sararmasının nedenidir.

Vejetatif olarak büyüyen bitkiler çoğunlukla aşınmış eğimli araziler gibi fiziksel olarak kararsız ortamlarda büyürler. Plaj çimeni, hasırotu ve kum mineçiçekleri gibi stolonlar ya da rizomlu bitkiler kıyısal kumlu bölgelerin yaygın öncülleridir. Hızlı vejetatif üreme bu bitkilerin yalnızca çoğalmalarını değil, aynı zamanda kumulların altında gömülü olarak yaşamlarını sürdürebilmelerini sağlar; ayrıca, geliştirdikleri yaygın rizom ve stolon ağıyla kumulları kararlı hale getirirler. Vejetatif üreme, aynı zamanda, ortamın tohum çimlenmesine ve fidelerin büyümesine uygun olmadığı bazı çöllerde de yaygındır.

**APOMİKSİS** Bazı bitkiler çiçek oluştururlar, ancak bu çiçekleri eşeyli üreme yerine eşeysiz üremede kullanırlar. Karahindibalar, böğürtlenler, bazı limonlar ve diğer bazı bitkiler tohumların eşeysiz üremesiyle çoğalırlar. Bu, **apomiksis** olarak isimlendirilir. Daha önce açıklandığı gibi, döl almaşlarında, mayoz tipik olarak gametlerde kromozom sayısını yarıya düşürür. Döllenme, zigotta sporofitik (diploid) kromozom sayısını tamamlar. Apomiksis geçiren dişi bir gametofitte, ya mayoz başlar ve kromozomlar mayoz II'yi geçirmez ya da mayoz hiç oluşmaz. Her iki durumda, oluşan gamet diploidtir. Tohum taslağının içinde gelişen hücreler, basit bir biçimde embriyoyu; ovaryum çeperi ise meyveyi oluşturur. Apomiksis sonucunda, kalıtsal olarak ana bitkininki ile aynı olan tohumlara sahip bir meyve oluşur.

Apomiksis, kültür bitkilerini çoğalmasında potansiyel bir kullanımı bulunmayan, bitki üreme dünyasında bir olağandışı durum olarak görülebilir. Bölüm 21'den çok sayıda kültür bitkisinin (mısır gibi) hibrit olarak büyüdüğünü hatırlayınız. Çünkü kendine döllek iki hat arasındaki bir çaprazlamadan oluşan yavru, çoğunlukla her iki ebeveyninden daha üstün özelliklere sahiptir. *Hibrit gücü* olarak isimlendirilen bu olayın açıklaması tamamen anlaşılamamıştır. Hipotezlerden birine göre, hibritlerin üstünlüğü, bir ebeveynden gelen istenmiyen çekinik allellerin diğer ebeveynden gelen dominant alleller tarafından baskı altına alınmasından gelmektedir. Diğer bir hipoteze göre ise, kendi kendini dölleyen iki ırkı çaprazlanarak, allellerin bazı avantajlı kombinasyonları elde edilebilir.

Maalesef, bir çiftçi istenen özelliklere sahip bir hibrit elde dince, bu bitkileri bir sonraki nesilde daha fazla tohum almak için kendi aralarında (kendileştirme) ek çaprazlamalar için kullanamaz. Lokuslarının çoğunda heterozigot olan bir hibritin kendisi ile çaprazlandığında oluşacak genetik kaosu düşününüz: çok sayıda yeni allel kombinasyonu (örneğin, *AabbCCDdee*, ve diğerleri) oluşacaktır. Bunun sonucunda oldukça değişken yavrular oluşacaktır. Hibritleri güvenilir bir şekilde üretmenin tek yolu her yıl çaprazlama yapmak için orijinal ebeveynlerin populasyonlarını korumaktır.

Bununla birlikte, eğer bir hibrit apomiksis için bir gen taşıyorsa, eşeysiz olarak üreyebilir ve yavruları kalıtsal olarak kendininki ile aynı olabilir. Bu nedenle, apomiksis genini bulma çalışmaları sürmektedir. Bu gen, istenen kültür bitkilerine aktarıldıktan sonra, sınırsız bir şekilde çoğalmaları sağlanacaktır (Yeni yayınlanan bir dedektif romanı, *Karahindibanın Günü*'nde, bu düşünce işlenmektedir.)

Araştırmacılar son yıllarda, tek bir gendeki mutasyon sonucunda apomiksis gösteren bir *Arabidopsis* ırkı bulmuşlardır. Bu gen, *dyad* olarak isimlendirilmiştir. Normal bitkilerde *dyad*, mayoz sırasında özellikle sinaps oluşumunda, kromozom düzenlenmesi için gereklidir (bakınız Şekil 11.17). Apomiktik ırkta, mayoz I mitoza benzemekte ve kromozomlar mayoz II'de olması gerekenden önce kendilerini tekrar eşlemektedir. Bunun sonucunda, normalde mayoz sonucunda oluşan genetiksel olarak rekombinant haploid gametler yerine, kalıtsal olarak ana bitkininki ile aynı olan diploid hücreler oluşmaktadır. Bilim insanları, bu tür apomiktik genleri izole ederek, mısır ve de diğer tahıllara aktarmaya çalışmaktadır. Bunu yapmalarındaki amaç, bitki ıslahçılarının apomiksisi, hibrit direncini bozmadan, yararlı hibrit özellikleri (yüksek verimlilik, hastalık direnci ve böcek direnci gibi) olan bitkileri çoğaltmada kullanabileceklerini umuyor olmalarıdır.

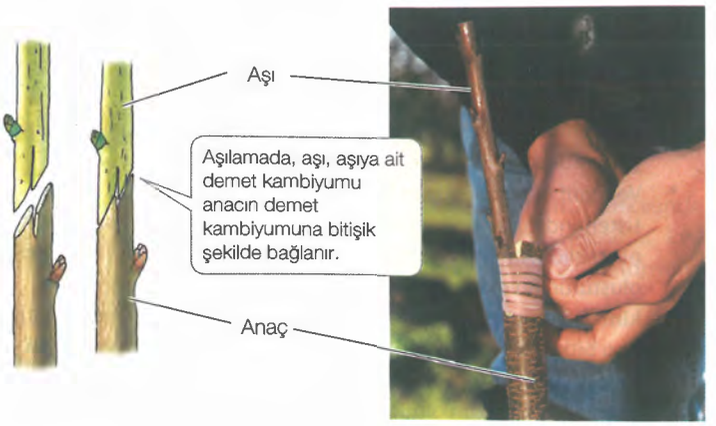
### Vejetatif üremenin bir dezavantajı vardır

Vejetatif üreme uzun dönemde kararlı olan bir ortamda oldukça verimlidir. Ancak, ortamdaki bir değişiklik eşeysiz üreyen bir tür için dezavantaj yaratabilir.

İngiliz karaağacının (*Ulmus procera*) yok olması, dikkat çekici bir örnektir. Bu ağaç, eski Romalılar tarafından İngiltere'ye sokulmuştur. Eşeyli olarak üreyemeyen bu ağaç fışkınlarla eşeysiz olarak ürer. 1967'de Hollanda'daki karaağaç hastalığı ilk olarak İngiliz karaağaçlarını vurmuştur. İki yüzyıl klonlar büyümeden sonra populasyon genetik çeşitliliğini kaybetmiş ve geride hastalığa karşı kendini koruyacak gene sahip hiçbir bireyi kalmamıştır. Günümüzde İngiliz karaağacı İngiltere'de bulunmamaktadır.

### Vejetatif üreme tarım için önemlidir

Çiftçiler ve bahçe bitkileri yetiştiricileri, vejetatif üremenin bazı doğal formlarından yararlanırlar. Aynı zamanda bitkileri değişime uğratarak yeni eşeysiz üreme tipleri geliştirmişlerdir. Tarımda kullanılan en eski vejetatif üreme yöntemlerinden biri basitçe gövdelerden çelikler alarak toprağa dikmek ve daha sonra köklenmelerini ve kendi başlarına bir bitki olmalarını beklemektir. Kısım 37.3'te açıklandığı gibi, bu çeliklere bir bitki hormonu olan oksin hormonu uygulanarak köklenmeleri teşvik edilmektedir.




**38.19 Aşılama** Aşılama–bir bitki parçasını diğer bir bitkinin kök ya da köklü gövdesine tutturulması yaygın bir bahçecilik tekniğidir. "Konukçu" kök ya da gövde anaçtır; üstteki aşılanmış parça ise aşıdır. Bu resim de Napolyon kirazının aşısı daha dirençli bir anaca aşılanıyor.

Bahçıvanlar, **aşılama** ile pek çok odunsu bitkiyi üretebilmektedir. Bunun için, bir bitkiden aldıkları bir tomurcuğu ya da bir gövde parçasını diğer bitkinin kök ya da kök oluşturan gövdesine yerleştirirler. Kök oluşturabilen "konukçudan" gelen bitkinin kısmı **anaç** (**stok**); ona aşılanan ise **aşı** olarak isimlendirilir (**Şekil 38.19**).

Bir aşının başarılı olması için, aşının demet kambiyumunun anacınki ile kaynaşması gerekir. Hücre bölünmesiyle, her iki kambiyum yoğun yara dokusu kütleleri oluşturur. Eğer iki kütle karşılaşır ve birleşirse, devamlılık gösteren kambiyum ksilem ve flöemi oluşturabilir. Böylece, su ve minerallerin aşıya, fotosentez ürünlerinin de anaca gitmesi sağlanır. Aşılar, aşı ve anaç aynı ya da akraba türlere ati olduğunda, genellikle çok başarılıdır. Birleşik Devletlerde pazar için üretilen meyvelerin çoğu aşılanmış ağaçlardan üretilmektedir. Şaraplık bağ üzümleri bunlara diğer bir örnektir. Üzüm bağlarının çoğunun kökleri toprak zararlılarına duyarlıdır. Dolayısıyla, üzüm çeşitleri zararlılara dirençli kök anaçlarına aşılanır.

Üniversiteler ve ticari laboratuvarlarda çalışan bilim insanları, doku kültürü ile kullanışlı bitkileri üretmenin yeni yollarını geliştirmektedirler. Pek çok bitki hücresi totipotent olduğundan, farklılaşmamış doku kültürleri ve bir bitkiden doğrudan kesilen küçük doku parçaları tam bir bitki oluşturabilir. Doku kültürleri bazen yeni bitkiler üretmek üzere ticari olarak kullanılabilir. Ağaçlarda tekdüzeliğin arandığı orman sanayinde bu yaygındır.

Küçük apikal meristem parçalarını kültüre alarak virüslerden arınmış bitkiler elde edilebilir. Apikal meristemlerde gelişmiş iletim dokusu bulunmadığından, virüsler bu yapılara giremez. Hormon uygulaması sonucu tek bir apikal meristemin 20 ya da daha fazla sürgün oluşturması mümkündür; dolayısıyla, tek bir bitki, meristem kültürünün tekrarlanmasıyla bir yılda kalıtsal olarak aynı 20 milyon hücre oluşturabilir. Çilek ve patates üreticileri, bu yöntemi kullanarak, her yıl virüslerden arınmış bitkileri kültüre alabilmektedir.

## 38.3 ÖZET

**Angiospermler değişime uğramış gövdeler, kökler ya da yapraklar ya da apomiksis ile eşeysiz olarak üreyebilirler. Eşeysiz üreme, bir bitki ortama iyi uyum sağlamış üstün bir genotipe sahip olunca avantajlıdır; fakat bitki populasyonlarının kalıtsal çeşitliliğini azaltır.**

- Apomiksis eşeyli üremeden hangi yönden farklılık gösterir? **Bakınız s. 810**
- Bitkilerin vejetatif üremesinin insanlara sağladığı avantaj nedir? **Bakınız ss. 810-811**

Angiospermlerin eşeyli ve eşeysiz olarak nasıl ürediklerini görmüş bulunuyoruz. Eşeysiz üremenin dezavantajlarından biri, genetik olarak esnek olmayışının, geride yeni zorluklara karşı koyamayan bir populasyon bırakabilmesidir. Bundan sonraki bölümde, bitkilerin ortamlarındaki biyolojik ve fiziksel zorluklara karşı koymak için geliştirdikleri mekanizmalar üzerinde duracağız.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 38.1 Angiospermler Eşeyli Olarak Nasıl Ürerler?

- Eşeyli üreme populasyondaki genetiksel çeşitliliği artırır. Çiçek angiospermlerin üreme organıdır.
- Çiçekli bitkilerin gametleri mikroskobiktir. Megagametofit **embriyo kesesidir**. Embriyo kesesi tipik olarak toplam yedi hücre içinde sekiz çekirdek içerir. Polen mikrogametofiti oluşturur. Mikrogametofit çoğunlukla iki çekirdek içerir. **İnceleyiniz Şekil 38.2 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 38.1**
- **Tozlaşma** sonrası, polen tanesi **sperm hücrelerini** bir **polen tüpünün** içinden embriyo kesesine ulaştırır.
- Angiospermlerin çoğu çifte döllenme gösterir: sperm çekirdeklerinden biri **yumurtayı** dölleyerek zigotu oluşturur. Diğer sperm çekirdeği ise iki **kutup çekirdeği** ile birleşerek, **endospermi** oluşturur. **İnceleyiniz Şekil 38.6**
- Bitkiler kendi kendilerini döllemeyi önlemek için hem fiziksel hem de genetik yöntemler geliştirmişlerdir. Gametofitlerin fiziksel olarak ayrı bulunması ve **genetik olarak kendine uyumsuzluk** kendine tozlaşmayı önler.
- Zigot bir embriyoya (bağlanmış bir **süspansör** ile) dönüşür. Embriyo koşullar çimlenme için iyileşinceye kadar tohumun içinde dinleme halinde kalır. **İnceleyiniz Şekil 38.7, WEB AKTİVİTESİ 38.1**
- Tohum taslakları, tohumları oluşturur. Ovaryum çeperi ve bunun kuşattığı tohumlar **meyveye** dönüşürler.
- **Absisik asit** hormonu, tohumun oluşmasını ve dormansiyi artırır.

## 38.2 Vejetatif Evreden Çiçeklenme Evresine Geçişi Ne Belirler?

- **Tek yıllıklarda** ve **iki yıllıklarda** çiçeklenme ve tohum oluşumu çoğunlukla bitkinin geri kalan kısımlarının ölümüne yol açar.
- Vejetatif olarak büyüyen bir bitkinin çiçeklenmesi için, sürgün sistemindeki bir apikal meristem **infloresans meristemine** dönüşmelidir. İnfloresans meristemi bir ya da daha fazla meristemi oluşturur. Bu olaylar **meristem kimlik genleri** ve çiçek **organ kimlik genleri** tarafından kontrol edilir. İnceleyiniz Şekil 38.10
- Bazı bitkiler **fotoperiyoda** yanıt vererek çiçeklenirler. **Kısa gün bitkileri**, geceler her bir türe özgü olan **kritik bir gece uzunluğundan** daha uzun olduğunda çiçeklenirler; **uzun-gün bitkileri** ise geceler kritik bir gece uzunluğundan daha kısa olduğunda çiçeklenirler. İnceleyiniz Şekil 38.13
- Fotoperiyodik mekanizma, bitkisel hormonlar ve bir biyolojik saat tarafından kontrol edilir. İnceleyiniz Şekil 38.14 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 38. 2
- **Florigen** olarak isimlendirilen bir çiçeklenme sinyali fotoperiyodik olarak uyarılmış bir yaprakta oluşur ve çiçeklerin oluşacağı bölgeye taşınır. İnceleyiniz Şekil 38.15 ve 38.16
- Bazı angiosperm türlerinde, düşük sıcaklık uygulaması-**vernelizasyon**- çiçeklenme için gereklidir; diğerlerinde iç sinyaller (bazı bitkilerde bunlardan biri gibberellindir) çiçeklenmeyi uyarır. Bu uyarıların hepsinin ortak noktası meristem kimliğini denetleyen genlerdir.

## 38.3 Angiospermler Eşeysiz Olarak Nasıl Ürerler?

- Eşeysiz üreme, ortamlarına iyi uyum sağlamış olan organizmaların hızla üremisini sağlar.
- **Vejetatif** üreme bir vejetatif organın -çoğunlukla gövde- üremek için değişimini içerir.
- Bazı bitkiler eşeysiz olarak **apomiksis** ile tohum üretirler.
- Bahçıvanlar **anaç** ve **aşının** uygun özelliklerinden avantaj sağlamak için farklı bitkileri birlikte **aşılarlar**. İnceleyiniz Şekil 38.19

# DENEME TESTİ

1. Angiospermlerde eşeyli üreme,
   *a.* apomiksis ile gerçekleştirilir.
   *b.* petallerin varlığını gerektirir.
   *c.* aşılama ile başarılır.
   *d.* kalıtsal olarak çeşitli döller verir.
   *e.* kendine dölleklikle gerçekleşmez.
2. Tipik angiosperm dişi gametofiti,
   *a.* mikrospor olarak isimlendirilir.
   *b.* sekiz çekirdeklidir.
   *c.* sekiz hücrelidir.
   *d.* bir polen tanesi olarak isimlendirilir.
   *e.* dişi gametofite rüzgar ya da hayvanlarla taşınır.
3. Angiospermlerde tozlaşma,
   *a.* daima rüzgarla olur.
   *b.* tek bir çiçekte asla oluşmaz.
   *c.* daima tozlaştırıcı hayvanların yardımına gereksinim duyar.
   *d.* aynı zamanda döllenme olarak da isimlendirilir.
   *e.* angiospermlerin çoğunun üreme için dış su kaynaklarına bağımlılığını ortadan kaldırır.
4. Çifte döllenme ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğru değildir*?
   *a.* Angiospermlerin çoğunda görülür.
   *b.* Miksporangiyumda gerçekleşir.
   *c.* Ürünlerinden biri, triploid çekirdektir.
   *d.* Bir sperm çekirdeği yumurta çekirdeği ile birleşir.
   *e.* Bir sperm çekirdeği iki kutup çekirdeği ile birleşir.
5. Süspansör,
   *a.* embriyoyu oluşturur.
   *b.* dikotillerde kalp şeklindedir.
   *c.* dikotillerin iki kotiledonunu birbirinden ayırır.
   *d.* embriyonik gelişmenin başında uzamasını durdurur.
   *e.* embriyodan daha büyüktür.
6. Fotoperiyodizm ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Biyolojik saat ile ilişkilidir.
   *b.* Zamanlama sürecinde bir fitokrom rol oynar.
   *c.* Gecenin uzunluğunun ölçülmesine dayanır.
   *d.* Bazı bitkiler fotoperiyoda yanıt olarak çiçeklenmez.
   *e.* Bitkilerle sınırlıdır.
7. Florigen,
   *a.* yapraklarda üretilir ve apikal uca taşınır.
   *b.* köklerde üretilir ve sürgünlere taşınır.
   *c.* koleoptilin ucunda üretilir ve kaideye taşınır.
   *d.* aynen gibberellin gibidir.
   *e.* uzun süren yüksek sıcaklık (bir aydan daha uzun süren) tarafından uyarılır.
8. Vernelizasyon ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Çiçeklenme engelleyicisinin miktarını azaltır.
   *b.* Düşük sıcaklık uygulamasını kapsar.
   *c.* Yalnızca tahıllar gibi kültür bitkilerinde görülür.
   *d.* Vernelizasyon durumunda, FLC proteinin sentezi engellenir.
   *e.* Eğer kışlık buğday düşük sıcaklığa maruz bırakılmazsa, çiçeklenmez.
9. Aşağıdakilerden hangisi eşeysiz üremede *yer almaz*?
   *a.* Stolon
   *b.* Rhizom
   *c.* Zigot
   *d.* Yumru
   *e.* Korm
10. Apomiksis aşağıdakilerin hangisini kapsar?
    *a.* Eşeyli üremeyi
    *b.* Tam mayozu
    *c.* Döllenmeyi
    *d.* Diploid bir embriyoyu
    *e.* Bir tohumun üretilmemesini

## TARTIŞMA

1 Bir çiftçi hem eşeyli hem de eşeysiz bir kültür bitkisini çoğaltmak için hangi yöntemi tercih edebilir? Niçin?

2. Thompson çekirdeksiz üzümleri, triploid olan asmalar tarafından üretilir. Çiçeklerde mayoz için bu kromozom durumunun sonuçlarını düşününüz. Bu üzümler neden çekirdeksizdir? Tohumlar oluşmadığında, meyve oluşumunda çiçeklerin oynadığı rolü açıklayınız. Thompson çekirdeksiz üzümlerinin nasıl çoğaltıldıklarını düşünüyorsunuz?

3. Atatürk çiçekleri, tipik olarak tam Christmas'tan önce çiçeklenen süs bitkileridir. Bu bitkilerde çiçeklenme fotoperiyodik olarak kontrol edilir. Atatürk çiçekleri, uzun gün mü yoksa kısa gün mü bitkileridir?

4. Yapay ışık kullanarak alanda bir uzun gün kültür bitkisinde çiçeklenmeyi uyarmayı planladınız. Güneşin batışından, kritik gece uzunluğuna ulaşılıncaya kadar sürekli ışıklandırmak gerekir mi? Niçin ya da niçin değil?

## EK ARAŞTIRMA

Apomiksisi kontrol eden, *Arabidopis*'teki *dyad* geni, kültür bitkilerinin ıslahı için ümit vaad etmektedir. Çoğalabilen ve hibrit özelliklerini koruyan hibrit mısır bitkileri elde etmek için bu genin mutant allelini kullanma olasılığını nasıl araştırırdınız?

# 39 Bitkilerin Çevresel Değişikliklere Yanıtları

## Paylaşılan bitki savunma stratejileri

And dağlarının doğu tepelerinin tropikal yağmur ormanı, bitki yaşamınca çok zengindir. Amazon havzasının bu bölgesi 30 adet *Cinchona* türüne ev sahipliği yapmaktadır. Ağaçların dahil olduğu bu cinsin üyeleri yaklaşık 20 m boylanabilmektedir. Bu nemli ortamda, *Cinchona* ağaçları, yaşamlarını ve büyümelerini tehdit eden çok sayıda doğal düşmana rağmen, hızla büyür ve gelişirler.

Bazen düşmanlarından kaçabilen hayvanların aksine, bitkiler düşmanlarına bulundukları yerde karşı koymak zorundadırlar. Evrimsel süreçte, düşmanlarıyla savaşabilen bitkiler yaşamlarını sürdürmüş ve bu özelliklerini yavrularına geçirmişlerdir. Çok sayıda örnekte, bu yetenek savunmaya yarayan kimyasallara bağlı olarak ortaya çıkmıştır. *Cinchona* bitkilerinde bulunan kinin bu kimyasallardan biridir. Kinin, böceklere zehir etkisi yapan acı bir moleküldür. Bunun tonik suyundaki bir madde olduğunu biliyor olabilirsiniz.

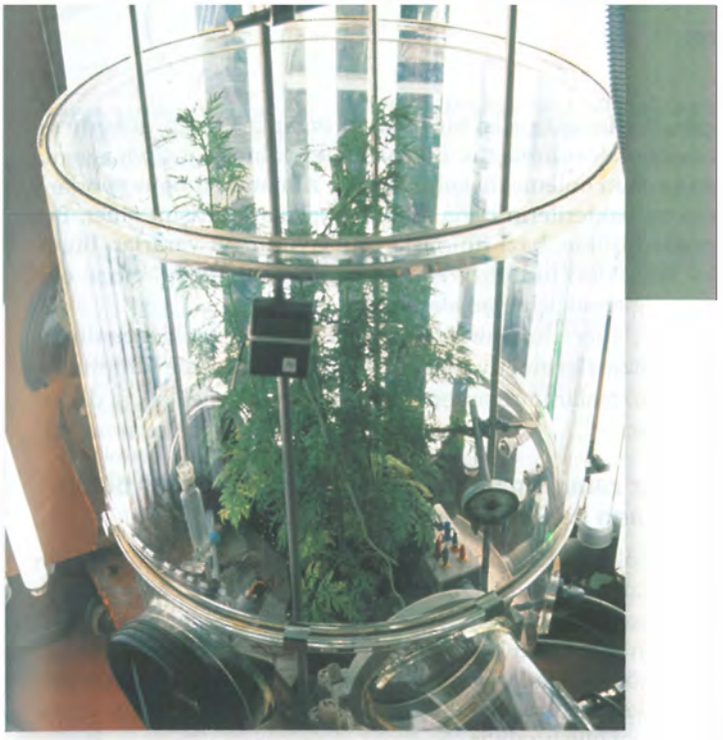
And dağlarında yaşayan bir yerli insan topluluğu olan Quechua'lar uzun yıllardan bu yana, yerel bitkileri tıbbi amaçlı kullanmaktadırlar. Sıtma, tropiklerde uzun yılar sürmüş ve hala yaygın ve de öldürücü olan bir hastalıktır. Günümüzde bile, dünya genelinde her yıl yaklaşık 400 milyon vaka görülmekte ve 1.5 milyon insan sıtmadan ölmektedir. Yüzyıl önce, Quechua, kabilesi, *Cinchona* ağacının kabuğundan yapılan bir çayın sıtmanın tedavisinde oldukça etkili olduğunu bulmuştur. Kapaktaki şekil bu ağaca, isminin Cinchon'un Perulu kontesi tarafından verildiğini göstermektedir. Bu kontesin doktoru Quechua'lardan bir miktar kabuk alarak kontese vermiş ve kontes 1638 yılında sıtmayı atlatmıştır. Bundan sonra kabuğun özütünün kullanımı hızla bütün dünyaya yayılmıştır.

Cinchona kabuğunun aktif maddesi olan kinin, 1820'de izole edilmiş ve sıtma tedavisinin başlıca dayanak noktası olmuştur. Sıtmaya, kırmızı kan hücrelerine bulaşan Apicomplexa'ya ait bir parazit neden olmaktadır. Kinin, parazitin hemoglobini parçalama yeteneğini bozarak paraziti öldürür. Maalesef, mutasyonlar bazı parazitlere kinin ve kimyasal türevlerine karşı direnç kazandırmaktadır. Zamanla, milyarlarca insanı kinin ilacı ile tedavi edilmesi kinine direnç gösteren parazitlerin seçilimini sağlamıştır. Acilen alternatif tedavilere gereksinim duyulması, bilim insanlarını başka bir bitkiye ve onun kimyasallarına yönlendirmiştir.

*Artemisia annua* ya da tatlı pelin otu dünyadaki bütün ormanlarda yetişmektedir. Bu bitki artemisinin olarak isimlendirilen bir molekül sentezlemektedir. Bu madde, bitkileri böceklere karşı savunmaktadır. Asya'daki insanlar, 3.000 yıldan daha fazla bir süredir tatlı pelin otundan tedavi edici bir çay üretmişlerdir. Japon kimyacılar, 1972'de artemisini izole etmişler ve bu maddenin serbest radikaller oluşturmak üzere kırmızı kan hücrelerindeki demir ile reaksiyona girdiğini bulmuşlardır. Bu radikaller bulaşıcı parazitte lipitlere ve DNA'ya zarar vermektedir. Bu mekanizma kininkinden



**Kininin Kaynağı** Amazon yağmur ormanlarındaki Cinchhona ağaçları, savunmaya yarayan bir kimyasal olan kinini sentezler. Kinin, insanlarda sıtma tedavisinde kullanılmaktadır.



**Kininin Bir Yedeği** Tatlı pelin otu (*Artemisia annua*), dünya ormanlarında yetişir. Bu bitki artemisin olarak isimlendirilen savunma amaçlı bir kimyasal sentezlemektedir. Artemisin, günümüzde kinine dirençli sıtma bulaşmış insanların tedavisinden kullanılmaktadır.

farklı olduğundan, artemisinin, kinine dirençli sıtmanın tedavisinde etkili olabileceği düşünülmüş ve de başarılı olduğu bulunmuştur. Gerçekten, Vietnam Savaşı sırasında, *Artemisia* çayını içmek Vietnamlı askerlere Amerikan askerlerini vuran, kinine dirençli sıtma ile baş etmelerinde yardımcı olmuştur. Artemisin, 2000'den bu yana, sıtma tedavisinin başlıca dayanak noktası olmuştur. Milyonlarca insan her gün artemisin almaktadır.

Son yıllara kadar, bu şekildeki yüzlerce kimyasala yalnızca bitki biyokimyası açısından değerlendirilmiştir. Bugün ise, bu kimyasallara bitkilerin çevreleri ile ilişkileri sonucu oluşan uyumlar olarak bakmaktayız.

**BU BÖLÜMDE** bitkilerin karşılaştıkları biyolojik (biyotik) ve biyolojik olmayan (abiyotik) çevresel zorlukları inceleyeceğiz. Bitkiler ve funguslar gibi bitki patojenleri arasındaki ilişkileri inceleyerek başlayacak ve daha sonra bitkilerin herbivorlarla olan ilişkilerini göreceğiz. Bu bölüm; su, sıcaklık, tuzluluk ve ağır metaller gibi abiyotik faktörlere karşı bitkilerin adaptasyonlarına ilişkin bilgilerle son bulacaktır.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


39.1 Bitkiler Patojenlerin Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?
39.2 Bitkiler Herbivorların Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?
39.3 Bitkiler Aşırı İklimsel Koşulların Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?
39.4 Bitkiler Tuz ve Ağır Metallerin Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?


# 39.1 Bitkiler Patojenlerin Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?

Botanikçiler buğday bitkisini öldüren çok sayıda kalıtsal ırka sahip düzinelerce hastalık bilmektedirler. Bu hastalıkların her birine farklı patojenler neden olmaktadır. Bitki patojenleri -bakterileri, fungusları ve virüsleri içeren bitki patojenleri - doğanın bir parçasıdır. Bu nedenle biyolojide tek başlarına çalışılmayı hak etmektedirler. Bununla birlikte, biz insanlar beslenme için bitkilere bağımlı olduğumuzdan, bitki patolojisini anlamak için özellikle çok fazla çaba gösteririz. Bu nedenle, nasıl ki tıp fakültelerinde patoloji bölümleri bulunmaktadır, tarımsal bölgelerdeki pek çok üniversitede de bitki patolojisi bölümleri vardır.

Bir patojen bir bitkiyi başarılı bir şekilde enfekte edince fotosentez azalır, yoğun hücre ve doku ölümleri gerçekleşir. Dolayısıyla patojen bir bitki üzerinde önemli bir etkiye sahiptir. Bitkilerin hastalıklarla savaşmak için verdiği yanıt, insan bağışıklık sistemi gibi (bakınız Bölüm 42) çeşitli ve heyecan vericidir. Bitkiler ve patojenler süregelen bir " silahlanma yarışında" birlikte evrilmişlerdir: patojenler bitkilere saldırma mekanizmaları, bitkiler ise bu saldırılara karşı kendilerini savunma mekanizmaları geliştirmişlerdir. Her iki mekanizmada da diğerinin bilgisi kullanılır. Örneğin, patojenin enzimleri bitkinin hücre çeperini parçalar. Bu parçalanma ürünleri bitkiye saldırıya uğradığını bildiren bir sinyal iletir. Bitkiye ait savunma araçları ise patojene saldırıya uğradığını bildirir.

Buğday küfü ile başa çıkmak için küresel ölçekte önemli olan bir silahlanma yarışı sürmektedir. Buğday küfü buğdayı yok eden bir fungustur (**Şekil 39.1**). 1999'da, Uganda'daki bir buğday tarlasında buğday küfü fungusu, *Puccinia graminis*'in yeni bir ırkı tanımlanmıştır. Buğdayın çok sayıda ırkı diğer küflere karşı doğal direnç gösterse de, Ug99 olarak isimlendirilen yeni fungus ırkı buğday çeşitlerinin hemen hemen hepsinin üstesinden gelebilmektedir. Orta Doğu'ya yayılmış bu fungusun daha önce Asya'ya yayılmış olması büyük bir olasılıktır. Bu fungusun yolu üzerinde yetişen buğday ırklarının yüzde 90'dan fazlası duyarlıdır. Bilim insanları Ug99'a direnç sağlayan buğday genlerini bulmak ve bu direnci yaygın kültürü yapılan buğday ırklarına genetik çaprazlama ile kazandırmaya çabalamaktadırlar. Bu silahlanma yarışında geride kalınması, küresel besin kaynakları için felaketle sonuçlanacaktır.

Bir bitki ile bir patojen arasındaki savaşı belirleyen nedir? Bitki için başarının anahtar özelliği, patojenden gelen bilgiye hızla ve yoğun bir karşılık vermektir. Bitki bu uğurda hem mekanik hem de kimyasal savunmaları kullanır. Bu savunmalar, ya bitkide her zaman mevcut olan **esas (konstitütif)** bir yanıt ya da zarara veya strese yanıt vermek için geliştirilen **uyarılmış (indüklenmiş)** bir yanıt olabilir.

### Mekanik savunmalar fiziksel engelleri içerir

Bir bitkinin ilk savunma hattı onun dış yüzeyidir. Bu dış yüzey patojenin girişini önleyebilir. Kısım 34.3'te açıklandığı



**39.1 Buğday Pası** Buğday pas fungusunun (sağda) bulaştığı bir buğday tarlasında büyüme hızı düşer ve fungusa dirençli olduğu için etkilenmeyen bir buğday tarlasından (solda) çok daha az dane üretilir. Küçük çerçeve: Buğday pası yapraklarda hücre ölümüne neden olmaktadır.

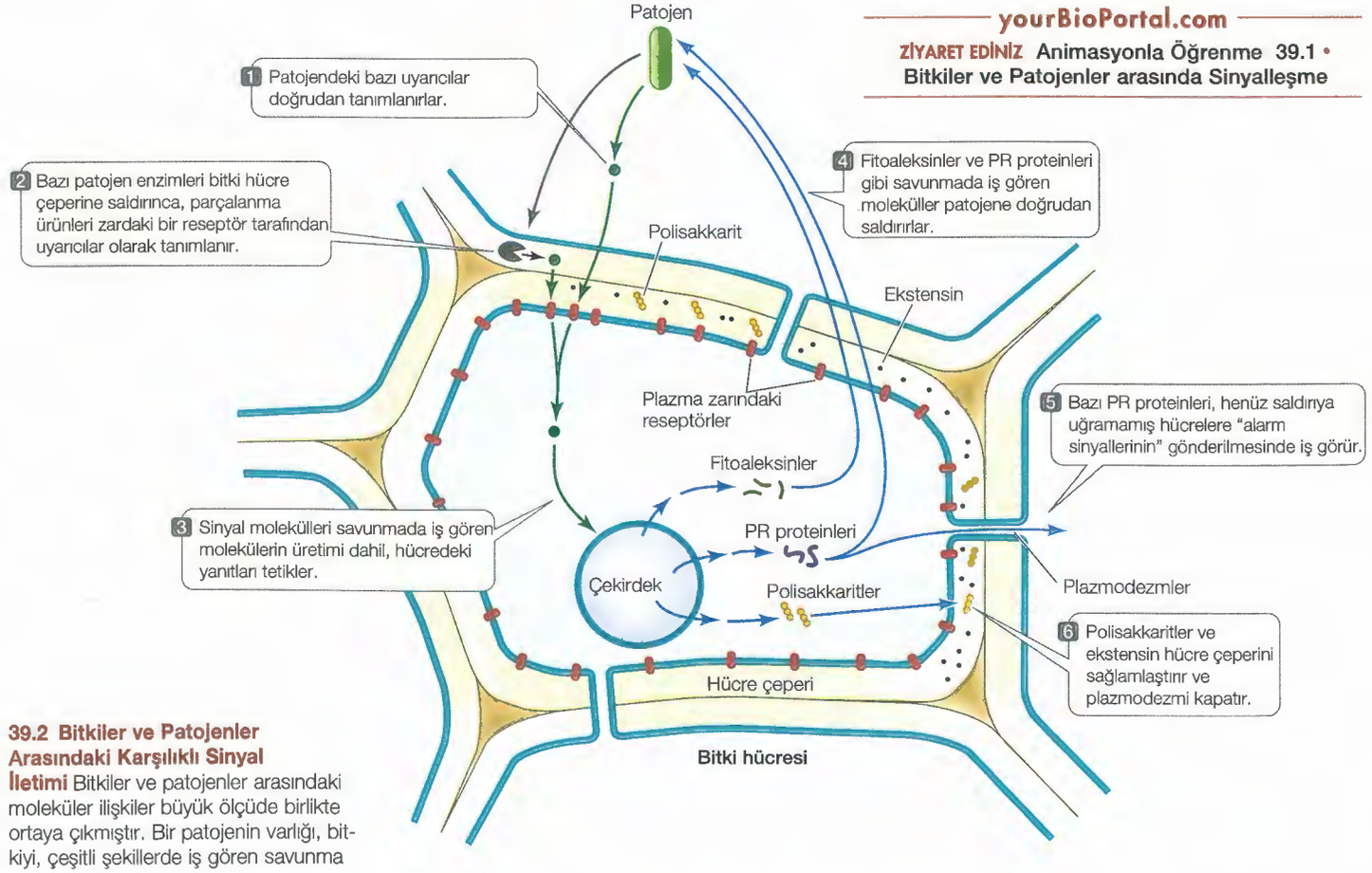
gibi, büyümekte olan bir bitkinin organları kütin, süberin ve mumlarla örtülmüştür. Bu maddeler yalnızca evaporasyonla su kaybını önlemekle kalmaz, aynı zamanda fungus sporlarının ve bakterilerin daha alttaki tabakalara girişini önler. Bununla birlikte, bazı funguslar bu savunmayı yararlar. Bunu, bu bileşikleri hidrolize eden enzimleri salgılayıp, girişe olanak sağlamak için parçalarlar.

Bir patojen bitkinin üstüne konduğunda, tetiklenen direnç mekanizmalarının uyarılması daha büyük öneme sahiptir. Bu mekanizmaları tartışırken, **Şekil 39.2**'deki genel bakışı dikkate alınız.

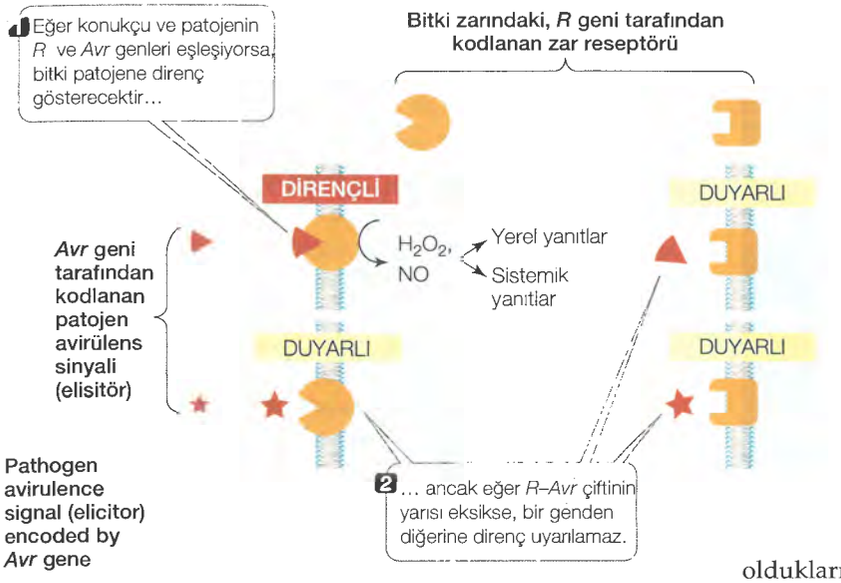
### Bitkiler zararı sınırlandırmak için enfekte olmuş bütün kısımların üstünü kapatabilir

Genel olarak hayvanlar, patojenlerin zarar verdiği dokuları onarırlar. Buna karşın, bitkiler bunu yapmayıp, zarar görmüş dokuların üstünü örterler ya da üstlerinden atarlar. Böylece bitkinin geri kalan kısmının enfekte olması engellenir. Bitkiler, zarar gören dokuları atma seçeneğine sahiptir. Çünkü hayvanların aksine çok sayıda bitki zarar görmüş kısımlarının yerine yenilerini oluşturabilir.

Savunma işleminin ayrıntılarını incelemeden önce, bitki hücrelerinin patojenlere verdiği kilit yanıtın, hücre çeperinin iç kısmında *ekstensin* olarak isimlendirilen bir hücre çeperi proteininin yanında ek polisakkaritleri hızla biriktirilmesi olduğunu not ediniz. Bu makromoleküller yalnızca hücre çeperinin oluş-




**39.2 Bitkiler ve Patojenler Arasındaki Karşılıklı Sinyal İletimi** Bitkiler ve patojenler arasındaki moleküler ilişkiler büyük ölçüde birlikte ortaya çıkmıştır. Bir patojenin varlığı, bitkiyi, çeşitli şekillerde iş gören savunma molekülleri üretmeye teşvik eder.




**39.3 Bir Genden Diğerine Direnç** Eğer bir uyarıcıyı kodlayan bir patojendeki bir gen, bitkideki bir reseptörü kodlayan gen ile "eşleşirse" reseptör uyarıcıya bağlanır ve bir savunma yanıtı verilir.

turduğu mekaniksel engeli güçlendirmekle kalmayıp, plazmodezmleri de kapatırlar. Böylece, viral patojenin bir hücreden diğerine geçişi engellenir. Polisakkaritler, aynı zamanda, lignin üstünde uzanabildiği bir kaide olarak iş görür. Lignin mekaniksel engel yaratmasının yanında, içerdiği öncül kimyasallarının zehir etkisi, hücreyi bazı patojenler için uygunsuz hale getirir. Ligninin yapıtaşları bitkilerin kimyasal savunma olarak kullandığı zehirli maddelerin yalnızca bir örneğidir.

## Patojenlere karşı bitkilerin yanıtları kalıtsal olarak belirlenebilir

Bitki patojenleri konukçu bitkilerde çeşitli kimyasal savunma yanıtlarının aktifleşmesine neden olur. Bu savunmaları *bilgi vericiler* (*elisitörler*) olarak isimlendirilen bazı ayırt edici moleküllerin tetikledikleri saptanmıştır. Bu moleküller, bakterilerin ürettikleri peptidlerden, fungusların ürettikleri hücre çeperi fragmentlerine kadar, çeşitli özelliklerde olabilir. Elisitörler, patojenler tarafından parçalanan bitki hücre çeperi bileşenlerinin parçalarından da kökenlenebilir (bakınız Şekil 39.2, etiket1 ve 2). Bu molekülleri kodlayan patojen genleri **avirülans genleri** (*Avr*) olarak isimlendirilir; bu tür yüzlerce gen bulunmaktadır. Bir elisitör, bir bitki hücresine girdiğinde, sitoplazmada bir reseptör proteini ile karşılaşır. Eğer reseptör bir elisitöre bağlanırsa, bir sinyal iletim yolu aktifleşir. Bu yol bitkinin savunmaya dayalı yanıtlar vermesini sağlar. Eğer bir bitkide elisitöre bağlanacak reseptör yoksa bitki kendini savunamaz.

North Dakota Üniversitesi'nden bitki patologu Harold Flor, 50 yıldan daha uzun bir süredir, tahıl bitkilerinin çeşitli genetik ırklarının pas mantarına karşı duyarlılıkları üzerinde çalışmıştır. Bu araştırıcı, duyarlılığın patojen ve bitki arasındaki bir kalıtsal ilişki tarafından belirlendiğini ileri sürmüştür (**Şekil 39.3**). Bugün, bitkilerin direnç genlerine (*R*) sahip olduklarını ve bu direnç genlerinin reseptörleri kodladıklarını biliyoruz. Ayrıca, patojenlerin uyarıcıları kodlayan *Avr* genlerine sahip olduklarını biliyoruz. *R* ve *Avr* genlerinin eşleşmesi halinde bir direnç oluşmaktadır: kodladıkları moleküller birbirine bağlanarak bir yanıt oluştururlar. Bir **genden diğer gene direnç** olarak bilinen Flor'un hipotezi, moleküler çalışmalar sonucunda ortaya çıkmış ve patojenlere dirençli kültür bitkilerinin ıslahında büyük bir etki yaratmıştır.

Reseptörlerin elisitöre bağlanması sonucu başlayan sinyal iletim yoluna, nitrik oksit ve zehirli peroksidin ($H_2O_2$) üretimi de katılır. Bu maddeler, birlikte, yerel savunmaları ve daha sonra da sistemik savunmaları (saldırı bölgesinden uzakta yer alan bitki kısımlarındaki savunma) başlatırlar.

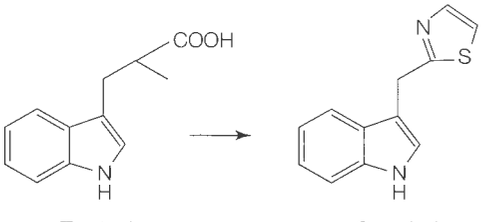
## Reseptör- elisitör bağlanması aşırı duyarlılık yanıtına yol açar

Bitkiler belirli, fungus ve bakterilerle enfekte olduklarında, enfeksiyonu sınırlandırmaya çalışırlar. Bu, **aşırı duyarlılık yanıtı** (**hipersensitivite**) olarak isimlendirilir. Bu üç çatallı yanıt, enfeksiyon bölgesinin fiziksel olarak izole edilmesinin yanında, savunma ile ilgili bileşiklerin üretimini içerir (bakınız Şekil 39.2, etiket 3 ve 4)

**FİTOALEKSİNLER** **Fitoaleksinler**, pek çok fungus ve bakteriye zehir etkisi gösteren ve enfekte olan bitkiler tarafından üretilen antibiyotiklerdir. Bunların çoğu küçük moleküller olup her biri yalnızca birkaç bitki türü tarafından üretilirler. Fitoaleksinler enfeksiyondan sonra birkaç saat içinde, enfekte olmuş hücrelere komşu olan hücreler tarafından üretilirler. Antimikrobiyal aktiviteleri özgün olmadığından, onların üretimlerini orijinal olarak tetikleyen hücrelerin yanı sıra, çok sayıda fungus ve bakteri türünü de parçalarlar Fitoaleksinler, onları üreten bitki hücrelerini öldürerek enfeksiyonu sınırlandırırlar.

Fitoaleksinler, bir uyarılmış bitki savunma örneğidir: Normalde bitkilerde bulunmazlar, ancak bir bakteri ya da fungus enfeksiyonu oluşunca hızla sentezlenirler. Ayrıca, fiziksel zararlar ve virüs enfeksiyonları da fitoaleksinlerin üretimini uyarır.

Ne patojenler tarafından uyarılan fitoaleksinlerin mekanizması ne de istilacı organizmalar üzerinde özel etkileri aydınlığa kavuşturulmamıştır. Model organizma *Arabidopsis thaliana* tarafından üretilen ve bir fitoaleksin olan kamaleksin bu olgunun araştırılmasında kullanılmaktadır. Kamaleksin bitki tarafından bir amino asit olan triptofandan sentezlenir.




Tryptophan Camalexin

**PATOJEN İLİŞKİLİ PROTEİNLER** Bitkiler birkaç tip **patojen ilişkili protein** ya da kısaca **PR** proteini üretirler. Bunların bir kısmını patojenlerin hücre çeperlerini parçalayan enzimler oluşturur. Örneğin kitinaz, pek çok fungusun hücre çeperin-



**39.4 Patojen ve Zararın Üstünün Örtülmesi** Bir bakla bitkisinin yapraklarının üzerindeki bu nekrotik lezyonlar "çukulata beneği" fungusu *Botrytis fabae*'ye karşı verilen bir yanıttır.

deki kitini parçalayan bir enzimdir. Bazı durumlarda, patojenin hücre çeperinin parçalanma ürünleri elisitörler olarak iş görür; bunlar diğer ek savunma yanıtlarını tetiklerler. Diğer PR proteinleri henüz saldırıya uğramamış bitki hücrelerinin uyarılması için alarm verici sinyaller olarak iş görürler (Şekil 39.2, etiket 5). Genelde, PR proteinleri hızlı yanıt verme silahları olarak gözükmemektedirler; diğer mekanizmaların patojen saldırısını hafifletmelerinden sonra daha yavaş işlev gördükleri sanılmaktadır.

**FİZİKSEL İZOLASYON** Aşırı duyarlılık yanıtının üçüncü bileşeni, zarar bölgesini ve patojenin bitkinin diğer bölgelerine ulaşmasını önler. Enfeksiyon bölgesinin çevresindeki hücreler apoptoza uğrarlar. Böylece, patojenin besin maddelerinden uzakta kalması sağlanarak yayılması önlenir. Bu hücrelerin bir kısmı ölmeden önce fitoaleksinler ve diğer kimyasalları üretirler. *Nekrotik lezyon* olarak isimlendirilen ölü doku, enfeksiyonundan geriye kalan her şeyi içine alır ve izole eder (**Şekil 39.4**). Bitkinin geri kalan kısmı, enfeksiyon yapan patojenin etkisinden kurtulur.

### Sistemik olarak kazanılmış direnç uzun süreli bir bağışıklık şeklidir

Aşırı duyarlılık yanıtı, reseptör-elisitörün birbirine bağlanması ile başlatılan, savunma ile ilgili tek yanıt değildir. Sistemik olarak kazanılmış direnç, bütün bitkinin çok çeşitli patojenlere karşı direncindeki genel bir artışı ifade eder. Bu direnç, sadece onu tetikleyen patojen ya da orijinal enfeksiyon bölgesinde sınırlı kalmaz. Ayrıca, etkisi bütün bir büyüme mevsimi boyunca sürer.

Savunma ile ilgili bu yanıtı, bir savunma kimyasalı olan salisilik asit başlatır. Salisilik asit, yerel aşırı duyarlılık yanıtı sırasında üretilir. Eski çağlardan beri, Asya ve Avrupa'da ve Amerika'da yaşayan insanlar ağrı ve ateşi iyileştirmek için söğüt (*Salix*) yapraklarını ya da kabuğunu kullanmışlardır. Söğütün aktif maddesi, aspirinin elde edildiği salisilik asittir. Bütün bitkiler az da olsa, bir miktar salisilik asit içerirler.

Sistemik olarak kazanılmış direnç sırasında PR proteinleri sentezlenir. Bitkilere salisilik asit ya da aspirin uygulanması PR proteinlerinin üretimini ve patojenlere karşı direnç geliştirilmesini sağlar. Örneğin, salisilik asit, tütün mozaik virüsü (iyi çalışılmış bir bitki patojeni) ve diğer bazı virüslere karşı koruma oluşturur. Bazı durumlarda, salisilik asit virüsün çoğalmasını engeller. Diğer bazı durumlarda ise virüsün enfeksiyon bölgesinin dışına çıkışını etkiler.

Salisilik asit bir hormon olarak da iş görür. Bazı durumlarda, bir bitkinin bir kısmında oluşan bir enfeksiyon salisilik asidin diğer kısımlara taşınmasını sağlar. Salisilik asit bu bölgelerde enfeksiyon yayılmadan önce PR proteinlerinin üretimini tetikler. Enfekte olmuş bitki kısımları, aynı zamanda yakın ilişkili bir bileşik olan metil salisilat (aynı zamanda kekik üzümü yağı olarak da bilinir) üretir. Bu uçucu madde diğer bitki kısımlarına hava yoluyla ulaşarak enfekte olmamış komşu bitkilerde PR proteinlerinin üretilmesini sağlar.

### Bitkiler RNA virüslerine karşı özel bağışıklık geliştirmektedir

Patojenlere karşı bitkilerin savunmaları ile ilgili konuyu tamamlamadan önce, özel patojen tipine karşı geliştirilmiş ve yeni keşfedilmiş bir savunma mekanizmasını görelim: RNA virüsleri (kalıtım maddesi olarak DNA yerine RNA'ya sahip olan virüsler). Bitki, içerdiği enzimleri, istilacı virüsün tek iplikli RNA'sını çift iplikli RNA'ya (dsRNA) dönüştürmek ve bu dsRNA'yı *küçük, interferans RNA'lar* (siRNA'lar) şeklinde parçalamak için kullanır. Virüs RNA'sının bir bölümü transkripsiyon geçirerek enfeksiyonu artıran mRNA'lar oluşturur. Ancak, siRNA'lar bu mRNA'ları parçalamak için hücrenin diğer bileşenleri ile etkileşerek virüsün çoğalmasını durdururlar. Bu olay bir RNA *interferans* örneğidir (bakınız Kısım 184). RNAi'lerin sağladığı bağışıklık plazmodezmler aracılığıyla hızla bütün bitkiye yayılır. Ancak, bağışıklığın kazanılması orijinal enfeksiyonun büyüklüğüne ve bitkinin verdiği yanıtın hızına bağlıdır. Bitki virüsleri kendi açılarından silahlanma yarışını sürdürmektedirler: virüslerin çoğu, RNA ile etkileşimi bozan mekanizmalar geliştirmektedirler.

## 39.1 ÖZET

**Patojen enfeksiyonuna verilen aşırı duyarlılık yanıtında, bitkiler iki tür kimyasal savunma yanıtı oluşturur ve enfeksiyon bölgesinin üstünü örterler. Bunu, daha genel bir bağışıklık şekli izler. Daha uzun süren bu yanıt sistemik olarak kazanılmış direnç olarak isimlendirilir.**

- Bakteriler ya da fungus enfeksiyonuna karşı, bitki hücrelerinin ürettikleri iki tür savunma bileşiğinin ismi nedir? **Bakınız s. 817 ve Şekil 39.2**
- R ve Avr genleri, bir bitkinin hangi patojenlere direnç gösterebileceğini nasıl belirler? **Bakınız s. 817**
- Enfekte olmuş bitki hücreleri, bitkinin diğer kısımlarına ya da diğer bitkilere enfeksiyon sinyalini nasıl iletirler? **Bakınız s. 818**

Bitkiler üzerindeki biyolojik tehditlerin hepsi patojenlerden kaynaklanmaz. Diğer bir tehdit, bitkileri yiyen tırtıldan fillere kadar uzanan çok sayıda hayvandan gelir.

## 39.2 Bitkiler Herbivorların Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?

Herbivorlar -bitkileri yiyen hayvanlar- enerji ve besin maddesi açısından bitkilere bağımlıdırlar. Bu hayvanlar otlandıklarında, bitkilere fiziksel zararlar verir ve genellikle bitkilere arasında hastalık salgını başlatırlar. Herbivorların çoğunu böcekler oluşturur (**Şekil 39.5**). Ancak, belli başlı omurgalı sınıflarında da en azından birkaç tane herbivor bulunur (ayrıca bakınız Kısım 56.2; bu kısımda tür ilişkilerinde herbivorluk, ekolojik bağlamda tartışılmaktadır). Bitkiler tüketicilerinden kaçamazlar. Ancak, herbivorlara karşı kendilerini korumak için çok sayıda yol geliştirmişlerdir.

Çoğu durumda, herbivorların neden olduğu fiziksel zarar şiddetli olmasına karşın, bazen sınırlı herbivorluk zararsız ya da hatta yararlı olabilir. Bitkilerin herbivorlara karşı gösterdikleri dirence geçmeden önce herbivorluğun bitkinin büyümesini artırdığı bazı durumları görelim.

### Herbivorluk bazı bitkilerin büyümesini artırır

Herbivorluk bitkiler için ne denli zararlıdır? Bitkiler besin zincirlerindeki konumlarına ne denli iyi uyum sağlamışlardır? Bitkiler ve patojenler gibi, bitkiler ve herbivorlar da birlikte ortaya çıkmışlardır. Bu sırada, biri diğerinin üzerinde doğal seçilimin bir ajanı olarak etki göstermiştir. Bu birlikte evrim, bazı durumlarda silahlanma yarışına yol açmışsa da, herbivorların etkisine maruz kalan bazı bitkilerde fotosentez üretimine avantaj sağlamıştır.

Bir bitkiden bazı yapraklar koparılınca, genellikle diğer yapraklarda fotosentez artar. Bunun birkaç nedeni vardır:

- Köklerin topraktan aldığı azot, daha çok az sayıda yaprağa gönderilmektedir.
- Şekerler ve diğer fotosentez ürünleri yapraklardan diğer organlara daha fazla gönderilebilir. Çünkü, bu ürünlerin üretildikleri kaynaklar -yapraklar- sayıca azalmış olmasına karşın, bu ürünlere köklerin gereksinimleri azalmamıştır.
- Daha yaşlı ya da ölmüş yaprakların uzaklaştığından, daha genç ve daha aktif yapraklar ya da yaprak kısımları daha fazla ışık alırlar.

Çimenler herbivorlara karşı özellikle toleranslıdır. Çünkü çimenler, sürgün apikal meristeminden büyüyen diğer çok sayıda bitkinin aksine, sürgün ve yaprağın kaidesinden büyürler. Dolayısıyla bu bitkilerde büyüme otlanma sonucu azalmaz.

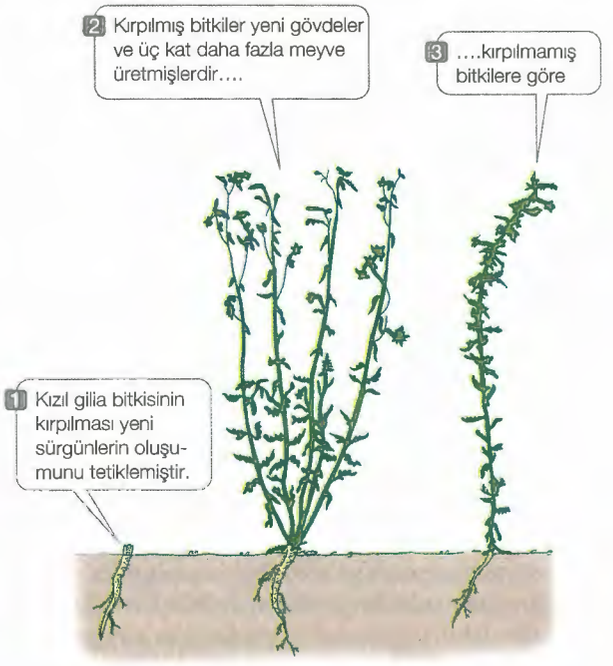
Kuzey Amerika'nın batısında, katır geyiği ve elkler, *Ipomopsis aggregata* olarak isimlendirilen yabani bir çiçek dahil, pek çok bitkinin üzerinden beslenirler. Otlanma sonucu bitkinin toprak üstü kısımlarının %95'i uzaklaşsa da, *Ipomopsis* hızlı bir şekilde, bir yerine, dört yeni gövde oluşturur (**Şekil 39.6**). Otlanmış bireyler, otlanmamışlara göre, büyüme mevsiminin sonunda üç kat daha fazla meyve üretirler.

### Hebivorlara karşı geliştirilmiş olan mekanik savunmalar yaygındır

Bitkinin bütün kısımları herbivorlara karşı bir ölçüde direnç sağlar. Bunun yanında, bitkiler savunma için özelleşmiş, tri-



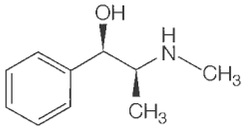
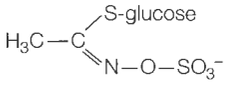
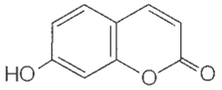
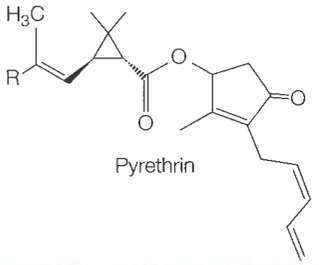

**39.5 Herbivor Böcekler** Herbivorların büyük çoğunluğunu böcekler oluşturur. (A) Bu çekirge gibi bazı herbivorlar neredeyse bütün bitkilere saldırabilirler, yani genel yiyicilerdir. (B) Diğerleri ise, yalnızca tütün bitkisi üzerinde beslenen bu tütün boynuz kurdu gibi yedikleri besin bakımından özelleşmiştir..




**39.6 Tüketilmenin Telafi Edilmesi** Deneyler, herbivorluğun bazı bitkilerin büyümesini artırdığını doğrulamıştır.

## TABLO 39.1

### Savunma Amaçlı Kullanılan Sekonder Metabolitler

| SINIF | TİP | ROL | ÖRNEK |
|---|---|---|---|
| Azot içeren  Ephedrine (an alkaloid) | Alkoloidler | Nörotoksin | Tütündeki nikotin |
| | Glikozitler | Elektron taşınmasını engeller | Yabani darıdaki (Sorgum) dhurrin |
| | Proteinlerin yapısına girmeyen aminoasitler | Protein yapısını bozar | Jack fasulyesindeki kanavanin |
| Azot-kükürt içeren  Methylglucosinolide | Glukozinolat | Solunumu engeller | Lahanadaki metilglukozinolat |
| Fenoller  Umbelliferone | Kumarinler | Hücre bölünmesini durdururlar | Havuçlardaki umbelliferon |
| | Flavanoitler | Fitoaleksinler | Biberlerdeki kapsidol |
| | Taninler | Enzimleri engeller | Meşe ağaçlarındaki gallotonin |
| Terpenler  Pyrethrin | Monoterpenler | Nörotoksinler | Krizantemde piretrin |
| | Diterpenler | Üremeyi ve kas işlevini bozar | Pamukta gossipol |
| | Triterpenler | İyon taşınmasını engeller | Yüksükotunda digitalin |
| | Steroller | Hayvan hormonlarını engeller | Ispanakta spinasterol |
| | Politerpenler | Beslenmeyi savuşturur | *Euphorbia*'da süt |

komlar, iri dikenler, diken ya da tüyler gibi yapısal anatomik özellikler geliştirmişlerdir. Lateks üretimi, uyarılmış bir mekanik savunmaya örnek olarak verilebilir. *Euphorbia* türleri gibi bazı bitkiler, bir herbivor saldırısından zarar gördüklerinde, lateks olarak isimlendirilen ve hücresel atıklardan oluşan kalın ve beyaz bir sıvı üretirler. Bu yapışkan madde tarafından yakalan böcekler ölür.

### Bitkiler herbivorlara karşı savunmak için kimyasallar üretirler

Pek çok bitki sekonder metabolitler olarak bilinen kimyasallar üreterek diğer organizmaları cezp eder, onlara karşı direnir ve engeller. Bu bölümün başında, kinin ve artemisin olmak üzere, bu kimyasallardan ikisini öğrendiniz.

Proteinler, nükleik asitler, karbonhidratlar, lipitler ve bunların yapıtaşları gibi maddeler primer metabolitleri oluştururlar. Bunlar, bitkiler dahil, bütün canlı organizmalar tarafından üretilir ve kullanılırlar. Bu maddeler ve metabolik ürünleri, fotosentez, solunum ve besin maddesi alınımı gibi temel hücresel işlemlerde kullanılır. **Sekonder metabolitler** ise temel hücresel süreçlerde kullanılmazlar. Sekonder metabolitlerin her biri, yalnızca belirli bitkilerde ve bitki gruplarında bulunur.

Bilinen 10.000'den fazla sekonder metabolit vardır. Bunların moleküler ağırlıkları yaklaşık 70-390.000 dalton arasında değişir. Ancak, çoğunun moleküler kütlesi düşüktür (Tablo 39.1). Bazıları yalnızca tek bir bitki türü tarafından üretilirken, diğerleri bütün bir cins ya da hatta familyaya özgüdür. Savunmaya yarayan sekonder metabolitlerin hayvanlar üzerindeki etkileri değişiklik gösterir. Bazıları herbivor böceklerin, yumuşakçaların ya da memelilerin sinir sistemleri üzerinde etkilidir. Diğerleri ise, doğal böcek hormonlarını taklit ederek, bazı larvaların erginleşmesini önler. Diğer bazıları ise herbivorların sindirim organlarına zarar verir. Sekonder metabolitlerin bazıları zararlı funguslarda zehir etkisi yapar. Bu bölümün başında görmüş olduğumuz gibi, insanlar çok sayıda sekonder metaboliti ilaç ya da pestisit olarak kullanmaktadırlar.

Bir sekonder metabolit olan nikotin, çiftçiler ve bahçıvanlar tarafından kullanılan ilk insektisitlerden biri olmuştur. Bu molekül, sinir sisteminin işlevini engeller. Ticari tütün çeşitleri ve nikotin üreten akrabaları, orta şiddette de olsa, tütün tırtılı gibi bazı zararlıların saldırısına hala uğramaktadırlar (bakınız Şekil 39.5B). Bu gözleme dayanılarak, nikotinin gerçekten herbivorları savuşturduğu söylenebilir mi? Biyologlar bu soruya tütün bitkilerini kullanarak yaptıkları bir çalışma ile kesin olarak yanıtlamışlardır. Bu çalışmada, nikotin biyosentezinde yer alan

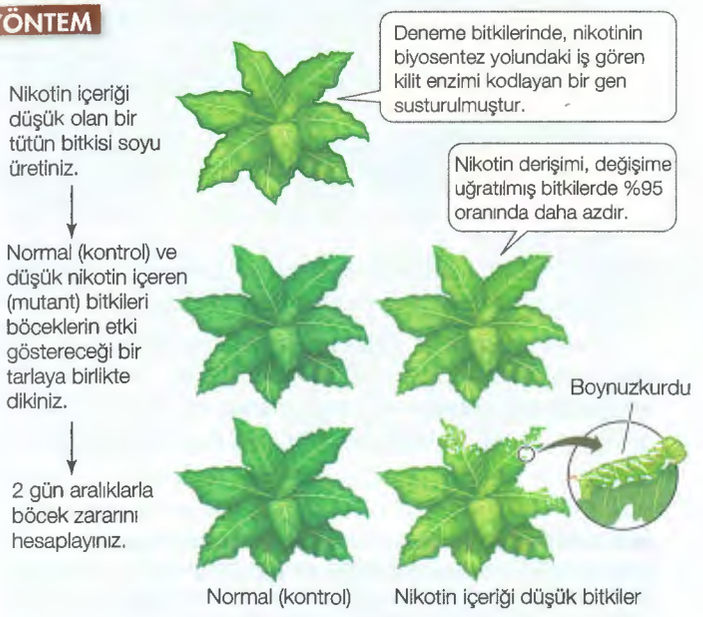
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 39.7 Nikotin Hebivorlara Karşı Bir Savunma Ajanıdır

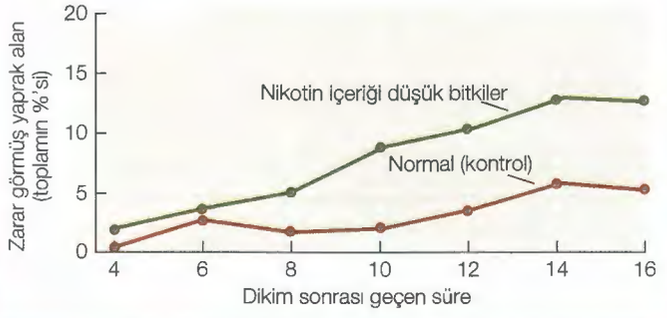
Tütün bitkilerinin ürettiği bir sekonder metabolit olan nikotin, tütünün ticari çeşitlerinin çoğu hala duyarlı olsa da, bir insektisittir. Ian Baldwin, nikotin derişimi azalmış bir tütün soyunun böcek zararına karşı daha duyarlı olduğunu göstermiştir.

**HİPOTEZ** **Tütün bitkilerindeki nikotin böceklere karşı savunmada yardım eder.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR** Nikotin içeriği düşük bitkilerde yaprak zararı, yabani tip bitkilere göre, iki kat fazla olmuştur.




**SONUÇ** **Nikotin, bitkileri böceklere karşı az da olsa korumaktadır.**

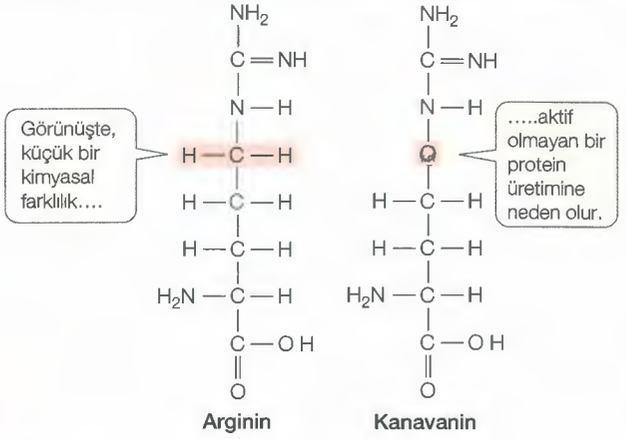
**EK ARAŞTIRMA :** Tütün bitkilerine jasmonat ( bir hormon) uygulanması, nikotin ve diğer bileşiklerin üretimini uyarır. Nikotinin, yalnızca tütün tarafından üretilen insektisit yapısındaki bir bileşik olduğunu belirlemek için bu denemeyi nasıl değiştirirdiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

bir enzim susturularak, bitkilerde nikotin içeriği yüzde 95'ten fazla azaltılmıştır. Düşük miktarda nikotin içeren bu bitkiler, normal bitkilere göre, böceklerden daha fazla zarar görmüştür (**Şekil 39.7**).

### Bazı sekonder metabolitler birden fazla role sahiptirler

Kanavanin, bu maddeyi üreten bitkilerde iki önemli role sahiptir. Bunlardan birincisi, tohumlarda azot içeren bir bileşik olmasıdır. İkincisi ise savunmayla ilgilidir. Bu etkisi, kimyasal yapısına dayanmaktadır. Kanavanin proteinlerin yapısında yer almayan bir amino asit olmakla birlikte, neredeyse proteinlerin hepsinde bulunan arginine benzer.




Bir böcek larvası kanavanin içeren bitki dokusunu yediğinde, kanavanin böceğin proteinlerinin yapısına girer. Proteinin yapısına katılma, mRNA'nın arginini kodladığı bazı yerlerde gerçekleşir. Çünkü arginine özgü tRNA'dan sorumlu enzim iki amino asit arasında bir ayrım yapamaz (bakınız Kısım 14.5). Ancak, kanavanin yapısal olarak bazı yönlerden argininden farklılık gösterir. Örneğin, oluşan proteinlerin bazılarının tersiyer yapıları değişime uğramıştır. Bu nedenle biyolojik etkinlikleri düşüktür. Protein yapı ve işlevindeki bu tür bozukluklar böceğin gelişimini bozarak ölmesine neden olur.

Kanavanini ve diğer sekonder metabolitleri üreten bitkilerde, bu maddeler kalıtsal temelli bir savunma oluşturur -yani, bitkiler saldırı altında olsun ya da olmasın bu kimyasallar sentezlenirler. Diğer kimyasallar ise yalnızca bir herbivor saldırısı olduğunda üretilir.

### Bitkiler herbivorlara karşı uyarılmış savunma ile yanıt verirler

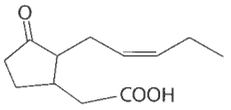
Bir bitkinin herbivorların varlığını algılaması, verilen yanıtın birinci basamağını oluşturur. Bitki, herbivor zararını iki mekanizma ile algılar: *zarın sinyali iletmesi* ve *sinyalin kimyasal olarak iletilmesi.*

**ZARIN SİNYALİ İLETMESİ** Bir bitki hücresi çevresi ile plazma zarı aracılığıyla temas sağlar. Herbivor saldırısından ilk birkaç dakika sonra, zarar gören bölgede plazma zarının elektriksel potansiyeli değişir. Daha sonra, hayvan sinir sistemini incelerken göreceğiniz gibi (ba-

kınız Kısım 45.2), bu değişiklikler hızla plazma zarının diğer tarafında bir sinyal olarak geçirilir. Herbivorlara yanıt veren bitki örneğinde olduğu gibi, sinyal 10 dakika içinde, süreklilik gösteren simplast ile (bakınız Şekil 35.6) bitkinin büyük bir bölümüne iletilir.

**KİMYASAL SİNYAL İLETİMİ** Bir böcek bir bitkiyi çiğneyince, böceğin salyasındaki maddeler tüketilen bitki dokusundaki yağ asitleri ile birleşir. Bu etkileşim sonucunda oluşan madde uyarıcı (elisitör) olarak etki ederek herbivora karşı yerel ve sistemik yanıtları başlatır (bakınız Kısım 39.1). Mısır bitkisinde, herbivorun ürettiği uyarıcı madde volisitin olarak isimlendirilir. Volisitine bu isim, uçucu sinyallerin üretilmesini uyardığı için verilmiştir. Volisitin, bitkinin diğer kısımlarına taşınarak o bölgelerde savunma amaçlı yanıt verilmesini uyarır.

**SİNYAL İLETİM YOLU** Herbivorun verdiği zararın algılanmasıyla bitkide bir sinyal iletimi başlar. Bu sinyal *jasmonik asittir (jasmonat)* (**Şekil 39.8**):



Jasmonik asit

Bitkiler herbivorun ürettiği elisitörü algılayınca, jasmonat üretirler. Jasmonat, bitkinin pek çok savunmasını tetikler. Buna, bir proteaz engelleyicisinin sentezi de dahildir. Engelleyici, bir böceğin bağırsağına ulaşınca, proteinlerin sindirimini bozarak böceğin büyümesini geriletir. Ayrıca, jasmonatlar uçucu bileşiklerin oluşumunu tetikleyerek "yardım çağırırlar". Bu uçucu bileşikler, bitkiye saldıran herbivorlarla beslenen böcekleri cezp ederler.

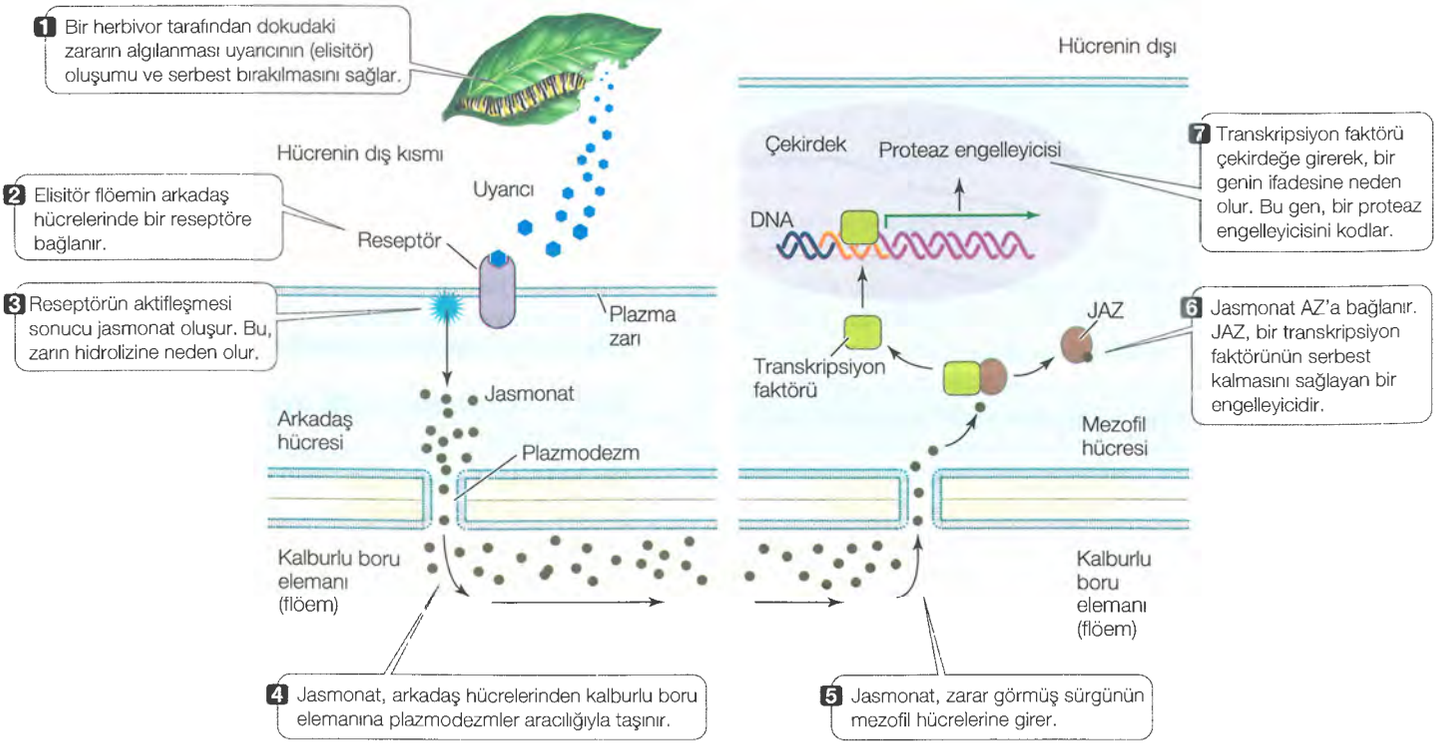
### Bitkiler kendilerini neden zehirlemezler?

Herbivorlara ve patojenlere zehirli olan kimyasallar, bu maddeleri üreten bitkileri neden öldürmemektedir? Savunma amaçlı kullanılan zehirli kimyasalları üreten bitkiler, kendilerini korumak için genellikle aşağıdaki önlemlerden birini alırlar:

- Zehirli madde hücrenin içinde özel bir bölmede izole edilir.
- Zehirli madde, yalnızca bitki hücreleri zarar gördükten sonra üretilir.
- Bitki, zehirli madde ile reaksiyona girmeyen, değişikliğe uğramış enzimleri ya da reseptörleri kullanır.

Zehirli madde ile etkileşmeyi savuşturmanın en yaygın yolu, o maddenin izole edilmesidir. Bitkiler, suda çözünebilen toksinleri kofullarında biriktirirler. Hidrofobik toksinler, latekste çözündürülerek **latisifer** olarak isimlendirilen özel-

**39.8 Uyarılmış Savunma İçin Bir Sinyal Aktarım Yolu** Savunma sağlayan bir kimyasalın üretilmesine yol açan herbivorluğun başlattığı olaylar zinciri, birkaç basamaktan oluşabilir. Bu basamaklar, bir ya da iki hormonun üretilmesini, reseptörlere bağlanmayı, gen aktivasyonunu ve sonuçta da savunma bileşiğinin sentezini içerebilir.





**39.9 Bir Bitkinin Savunmasının Çökertilmesi** Bu böcek, latisiferi besleyen hatları keserek bir ipek otunun savunma sistemini etkisizleştirmektedir.

leşmiş borularda biriktirilir ya da epidermisin yüzeyindeki mum içerisinde çözündürülürler. Toksinler hücrelerin farklı bölmelerinde biriktirilerek, mitokondri, kloroplast ve bitkideki diğer metabolik makinelerden uzakta tutulurlar.

Bazı bitkiler zehirli maddelerin öncüllerini epidermis gibi bir dokuda, bu öncül maddeleri aktif toksine dönüştüren enzimleri ise mezofil gibi başka bir dokuda biriktirirler. Bir herbivor herhangi bir bitki kısmını çiğneyince, hücreler parçalanır, enzimler öncül maddeler ile etkileşirler ve toksin üretilir. Bitkinin, toksinden yalnızca herbivordan daha önce zarar görmüş kısmı zarar görür. Siyanür -hücre solunumunun bir engelleyicisi- üreterek herbivora yanıt veren yabani darı (sorgum) ve bazı baklagiller bu tip koruma önlemi alan bitkilerdendir.

Daha önce açıkladığımız, kanavanin üreten bitkilerde, koruma amaçlı üçüncü bir önlem alınır. Diğer çoğu bitkinin aksine, bu bitkilerde, arginin tRNA'sından sorumlu enzim arginin ve kanavanini birbirinden ayırabilir. Bu nedenle, kanavanin bu bitkinin proteinleri ile birleşmez. Ancak, bazı herbivorlar, bezen kanavanin zehirlenmesini bir şekilde savuşturabilirler. Bu, bitkilerde görülen hiçbir savunmanın mükemmel olmadığını göstermektedir. Bitkiler ve patojenler gibi bitkiler ve herbivorlar da, süregelen bir silahlanma yarışın içerisinde, birlikte evrimleşmişlerdir. Bu yarışı her zaman bitkiler kazanamamıştır.

### Bitki silahlanma yarışını her zaman kazanamaz

*Asclepias syriaca* gibi ipek otları savunmada kullandıkları kimyasalları latisiferlerinde biriktirirler. İpek otu zarar görünce yaprak damarlarının kenarlarında uzanan latisiferlerinden bol miktarda zehirli lateks salgılarlar. Sahada yapılan çalışmalar, diğer türlere ait komşu bitkilerle beslenen böceklerin çoğunun latisifer içeren bitkilere saldırmadıklarını göstermiştir. Ancak, bazı istisnalar bulunmaktadır. *A. syriaca* ile beslenen bir böcek populasyonu, çok belirgin bir ön beslenme davranışı göstermektedir: bu böcekler tam olarak bitkiyi yemeye başlamadan önce yapraklardaki birkaç damarı keserler (Şekil 39.9). Komşu latisiferlerle birlikte damarların da kesilmesi yoğun lateks sızıntısına neden olur ve yaprağın alttaki kısmına lateks verilmesi önlenir. Daha sonra, böcek görece latekssiz bölüme ilerleyerek bu bölgelerdeki filizleri yer.

Böceklerin bu davranışları, lateks üretiminin sağladığı uyumsal değeri ortadan kaldırır mı? Kesinlikle hayır. Çok büyük sayıdaki potansiyel zararlı böcek, hala lateks üretimi ile etkili bir şekilde savuşturulmaktadır. Ve evrim ilerlemektedir. Zamanla, yüksek miktarda lateks üreten ipekotu bitkileri, belki de onların latisiferlerini kesen böcekleri bile öldürebilme yetenekleri nedeniyle seçileceklerdir.

## 39.2 ÖZET

**Pek çok bitki sekonder metabolitleri herbivorlara karşı bir savunma aracı olarak kullanmaktadır. Herbivorluk, bir sinyal iletim yolu ile savunma ile ilgili diğer yanıtları uyarır. Bu sinyal iletiminde jasmonat hormonu yer alır.**

- Bir sekonder metabolit örneği veriniz ve bunun herbivorları nasıl etkilediklerini açıklayınız. **Bakınız ss. 820-821**
- Jasmonat bitki savunmasında ne tür bir rol oynar? **Bakınız s. 822 ve Şekil 39.8**
- Bir bitkinin kendi ürettiği, savunmaya yarayan kimyasalları tarafından zehirlenmesini önleyen üç yol hangileridir? **Bakınız ss. 822-823**

Bir bitkinin yaşamını sürdürmesi, yalnızca patojenlere ve herbivorlara karşı verdiği başarılı yanıtlara bağlı değildir. O bitkinin bazen uygunsuz bir fiziksel çevre ile başa çıkması da gerekir. Bundan sonraki kısımda, bitkilerin, iklimin yarattığı stresin nasıl üstesinden geldiğini göreceğiz.

## 39.3 Bitkiler Aşırı İklimsel Koşulların Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?

Kuraklık, toprakların suyla dolması ve aşırı sıcaklıklar gibi pek çok fiziksel ortam koşulu, bitkiler için tehdit oluşturur. Bitkiler, bu çevresel zorluklara nasıl karşı koymaktadırlar? Bitkiler çevresel streslerle uyum göstererek ya da onlara alışarak başa çıkarlar.

- *Uyum*, strese karşı kalıtsal olarak kodlanmış bir dirençtir. Bir bitki, çevresel zorlamalar altında yaşamını sürdürebilmesini sağlayan yapı ya da biyokimyasal özelliklere sahiptir.
- *Alışma* ise, daha önce çeşitli aşırı çevresel koşulların etkisine maruz kalma nedeniyle bu etmenlere toleransın artmasıdır. Örneğin, aşırı soğuğa önceden maruz kalmış bir bitkinin bir sonraki kış mevsiminde yaşamanı sürdürme olasılığı artar.

Önce, bitkilerin su kıtlığı ve aşırı sıcaklık gibi bazı çevresel etmenler altındaki uyumsal özelliklerini inceleyelim.

### Çöl bitkileri kurak koşullara özel uyumlar geliştirmişlerdir

Özellikle çöllerde yaşayanlar olmak üzere, çok sayıda bitki son derece sınırlı su kaynağı ile başa çıkmak zorundadır.

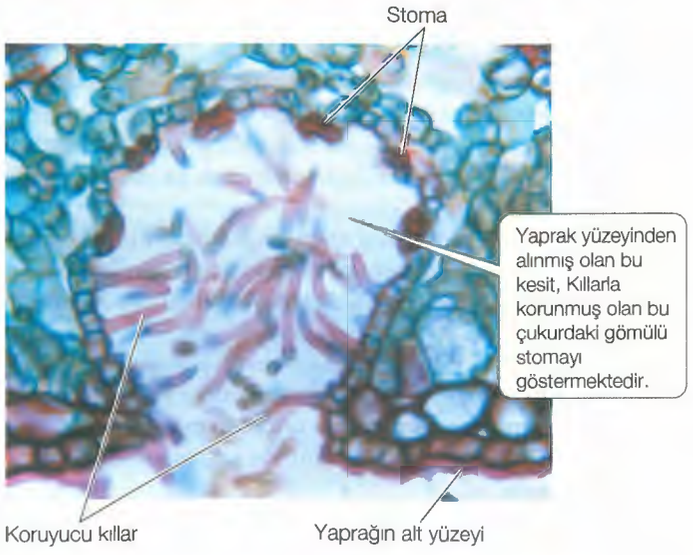


**39.10 Çöllerde Yaşayan Tek Yıllıklar Kuraklığı Savuştururlar** Çöllerde yaşayan çok sayıda tek yıllık bitkinin tohumları çimlenme için uygun koşulları bekler. Bu tohumlar, çimlenmek için yeterli yağış alınca, kısa süren nemli mevsim sonlanmadan önce hızla büyür ve ürerler.



**39.12 Sukkulentlik** *Aloe* bitkisi etsi yapraklarında suyu depolar.

Bazı çöl bitkilerinde suyun korunmasını sağlayan özel yapısal uyumlar bulunmaz. *Kuraklık savuşturucular* olarak isimlendirilen ve çöllerde yaşayan bu tek yıllık bitkiler, basit bir biçimde kuraklık dönemlerinden kurtulurlar. Kuraklığı savuşturan bu tür bitkiler, bütün yaşam döngülerini -tohumdan tohumakısa bir sürede tamamlarlar. Bu kısa dönemde yağan yağmur, bitkiyi kuşatan çöl toprağının yeterince nemlenmesini sağlar (**Şekil 39.10**). Özellikle Afrika ve Güney Amerika'daki yaprak döken bitkiler, suyu korumak için bir kuraklık yanıtı olarak yapraklarını dökerler.




**39.11 Stoma mahzenleri** Bazı kurakçılların yapraklarındaki stomalar, stoma mahzenleri (çukurlukları) adı verilen açıklıklarda bulunur. Bu mahzenleri örten tüyler nemli havayı tutarlar.

**YAPRAK YAPILARI** Çöllerde yaşayan bitkilerin çoğu yıl boyu kurak bir ortamda büyürler. Kurak ortamlara uyum sağlamış bitkiler **kserofit** (Yunanca *xeros*, "kuru" anlamındadır) olarak isimlendirilirler. Bu yapısal uyumlar, çok sayıda kserofitin yaprağında bulunur:

- Su kaybını azaltan özelleşmiş yaprak anatomisi
- Yaprak epidermisinin üzerinde su kaybını azaltan kalın bir kütikula ve bol bulunan tüyler.
- Güneş ışığının tüyler tarafından kırılması ve yansıtılması. Bu, yaprak üzerine gelen ışığı azaltarak aşırı ışığın fotosentez aygıtına zarar verme riskini azaltır

Bazı bitkilerde stomalar stratejik olarak yaprak yüzeyinin altındaki oyuklarda (**stoma mahzenleri** olarak bilinirler) gömülüdürler. Stomalar bu oyuklarda hava akımlarının kurutucu etkilerinden korunurlar (**Şekil 39.11**). Stomaları kuşatan tüyler hava akımlarını da yavaşlatırlar.

Kaktüs ve benzeri bitkilerde tipik yapraklar yerine dikenler bulunur. Bu bitkilerde etsi gövdeler, fotosentez yapar. Dikenler, aynı zamanda, gelen ışınları yansıtarak ya da ısıyı yayarak bitkilerin çöl koşulları ile başa çıkmalarına yardım eder.

**SU DEPOLAYAN YAPILAR Sukkulentlik** -etsi, su depolayan yapraklar ya da gövdeler- kurak ortamlara bir uyum örneğidir (**Şekil 39.12**). Stoma sayısındaki azalma ve CAM fotosentezi sukkulentliğin diğer uyumlarındandır. CAM fotosentezi yapan bitkilerde, suyu korumak için fotosentezin ışık gerektiren reaksiyonları ile ve karbondioksitin özümlenmesi reaksiyonları birbirinden ayrı gerçekleştirilir (bakınız Kısım 10.4).



**39.13 Derinlere Uzanan Kazık Köklerle Suyun Çıkarılması** Kaliforniya, Ölüm Vadisinde yetişen bu meskit ağacının kökünün su kaynağına ulaşmak için kumulun altında çok derinlere ulaşması gerekir.

**SU ALINIMINI MAKSİMUMA ÇIKARAN KÖK SİSTEMLERİ** Kökler de kurak ortamlara uyum sağlayabilirler. Kaktüsler, sığ, ancak hafif yağmurlardan sonra bile suyu etkili bir şekilde alabilen yaygın saçak kök sistemine sahiptirler. Meskit ağacı (*Prosopis*; **Şekil 39.13**), yapraklarının üstünde yoğunlaşan suyun yanı sıra çok derinlere kadar büyüyebilen kazık kökleri aracılığıyla çok derinlerdeki suya ulaşabilir. Kuzey Şili'de Atakama Çölü birkaç yıl yağış almayabilir. Ancak bu çölün peyzajında şaşırtan büyüklükteki meskit ağaçları yaşamaktadır.

Birleşik Devletler'in güneybatısında yetişen en başarılı çöl bitkilerinden biri kreozot çalısıdır (*Larrea tridentata*). Bu bitki kserofit özellik taşır. Bu bitki derinlere giden bir kazık köke, nadir yağmurlardan sonra hızla suyu alabilen sığ ve yaygın bir kök sistemine ve üzeri mumla örtülmüş küçük yapraklara sahiptir. Bitki, ismini, ürettiği zehirli reçineden alır. Bu reçine, odunu koruyan kreozot gibi kokar. Bu doğal reçine yalnızca suyu kapatmakla kalmayıp, aynı zamanda otlayan memelilerin yaprakları sindirmelerini de güçleştirir- çöl yaşamı stresine diğer bir uyum şekli.

**SU POTANSİYELİNDEKİ DEĞİŞİKLİKLER** Kıt su kaynaklarının üstesinden gelmesi gereken kserofitler ve diğer bitkiler, kofullarında büyük miktarlara prolin gibi amino asitleri ve sekonder bileşikleri biriktirebilir. Bu birikim, bitki hücresinin su potansiyelini toprağınkine göre, düşürür. Bunun sonucunda hücreler osmoz ile su alırlar (bakınız Kısım 35.1). Kısa bir süre sonra göreceğimiz gibi, tuzlu ortamlarda yetişen bitkiler ve kserofitlerle bunu ve diğer bazı uyumları paylaşırlar.

## Suyla dolmuş topraklarda oksijen kıttır

Bazı bitkiler, kserofitlerin maruz kaldıkları çevresel bir zorluğun tersi bir zorlukla karşılaşırlar: çok fazla su bulunması. Bazı bitkiler, çok nemli ortamlarda yaşarlar. Bu ortamlarda difüzyonla bitki köklerine giren oksijen miktarı çok sınırlanır. Pek çok bitki kökü, solunum ve ATP üretimi için oksijene gerek duyduğundan, bitkilerin çoğu uzun süre içi suyla dolmuş toprakta yaşayamaz.

Ancak, bazı türler suya doymuş bir habitata uyum sağlamıştır. Bu bitkilerin kökleri yavaş büyür ve böylece derine inmez. Suyla doymuş toprakta oksijen derişimi aerobik solunumu desteklemeye yetmediğinden, bu bitkilerin kökleri kök sisteminin etkinliği için gerekli ATP'yi alkol fermentasyonu ile sağlarlar (bir anaerobik işlem; bakınız Kısım 9.4) . Bu uyum, bu bitkilerin neden yavaş büyüdüklerini açıklar: fermentasyonda, aerobik solunuma göre, çok daha az ATP üretilir.

Serviler ve bazı mangrovlar gibi bataklıklara uyum sağlamış bazı bitkilerin kök sistemlerinde **pnömatoforlar** bulunur. Bu yapılar suyun dışına ve yukarı yönde, havaya doğru büyüyen uzantılardır (**Şekil 39.14**). Pnömaotoforlarda lentiseller bulunur. Oksijen, difüzyonla lentisellerden geçerek suyun altında kalan kök sisteminin havalanmasını sağlarlar.



Pnömatoforlar, köklerin suyun dışına çıkan uzantılarıdır. Kökün diğer kısımları suyun içinde kalır.

**39.14 Hava Almak için Dışarı Çıkma** Bu mangrovların kökleri oksijeni pnömatoforlarıyla alırlar.

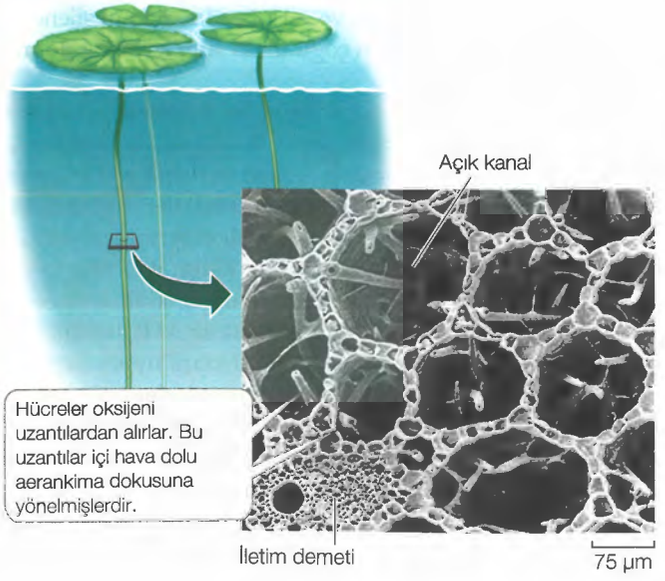
Suya batık ya da suya kısmen batık çok sayıda sucul bitkinin yaprak parankiması ve petiyollerinde büyük hava boşlukları bulunur. Bu tür hava boşlukları içeren doku, **aerankima** olarak isimlendirilir (Şekil 39.15). Aerankima, fotosentezde üretilen oksijeni depolar ve bu oksijenin solunum için gereksinim duyulan bitki kısımlarına difüzyonla-kolayca geçmesini sağlar. Aerankima aynı zamanda bitkinin suyun yüzeyinde kalmasını da sağlar. Bunun dışında, diğer bitki dokularına göre, aerankimanın hücre sayısı çok daha az olduğundan, metabolizması da yavaştır. Bu nedenle oksijen gereksinimi çok daha azdır.

Sürekli olarak su kıtlığı çekmeyen ya da aşırı suya maruz kalmayan çok sayıda bitki, yağışın önceden kestirilemeyip, değişiklik gösterdiği ortamlarda yaşarlar. Şimdi, bitkilerin bu tür zorluklara yanıt vermek için kullandıkları mekanizmaları inceleyeceğiz.

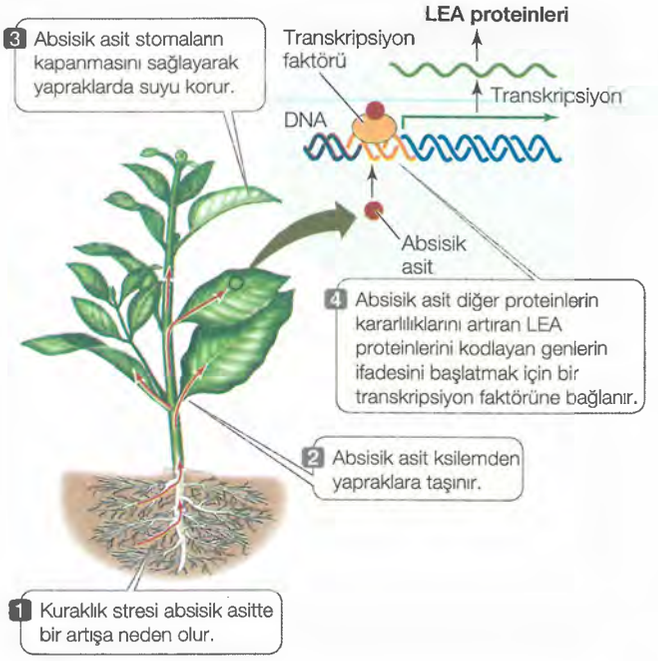
### Bitkiler kuraklık stresine alışabilirler

Hava anormal derecede kuru ve toprakta su az olduğunda, bitkilerin kullanabilecekleri su da azalır. Bitki hücrelerinde su kıtlığının başlıca iki etkisi vardır: çift lipid tabakadaki proteinleri yönlendiren polar-nonpolar kuvvetler azaldıkça, zarın bütünlüğünde bir zayıflama ve proteinlerin üç boyutlu yapısında değişiklikler oluşur. Bitki hücrelerinin yapıları bu şekilde riske girince bitkinin büyümesi indirgenir. Aslında, su kıtlığı, çok önemli besin bitkilerimizin üretimini sınırlandıran en önemli tek faktördür.

Bununla birlikte, bitkiler yapılarını ve işlevlerini sürdürmek için kuraklık stresine alışabilirler. Bunu nasıl yaparlar? Bitkiler su kıtlığını kökleriyle algıladıklarında, bir sinyal iletimi başlar. Bu sinyal iletimi suyun ve hücresel bütünlüğün korunması için bazı önlemleri tetikler. Kuraklık sinyalinin iletimi köklerde absisik asit hormonunun üretimi ile başlar. Bu hormon köklerden sürgünlere taşınarak somaların kapanmasına neden olur ve




**39.15 Aerankima Oksijenin Suyun Altındaki Dokulara Ulaşmasını Sağlar** Sarı su zambağının bir petiyolünden alınmış kesitinin elektron mikroskobundaki bu görüntüsü, aerankima dokusunu oluşturan içi hava dolu kanallardan oluşan yapıları göstermektedir.




**39.16 Kuraklık Stresine Yanıt Verilmesinde Bir Sinyal İletim Yolu** Kuraklık stresine alışma, köklerde absisik asit hormonunun üretimi ile başlar.

gen transkripsiyonu başlatır. Gen transkripsiyonu suyun korunmasını ve hücresel bütünlüğün korunmasın sağlayan diğer fizyolojik olaylara neden olur (Şekil 39.16).

İfade edilmeleri kuraklık stresi tarafından değiştirilen bitki genleri, DNA mikrodizi analizleri (bakınız Şekil 18.9), proteomikler (bakınız Şekil 17.17) ve diğer moleküler yaklaşımlar kullanılarak büyük ölçüde tanımlanmıştır. Üretimleri kuraklık stresi sırasında düzenlenen bir grup protein (LEA; "lee-yu"olarak telaffuz edilir), embriyogenezin son döneminde bollaşmaktadır. Bu hidrofobik proteinler, olgunlaşmakta olan tohumlar su kaybederlerken üretilir. LEA proteinleri, kararlılıklarını korumak için zarlara ve diğer proteinlere bağlanarak su kaybı sırasında kümelenmelerini önler. LEA proteinlerinin kuraklık stresinin üstesinden gelmedeki önemleri, Cornell Üniversitesi'nden Ray Wu ve arkadaşları tarafından gösterilmiştir. Bu araştırıcılar, yaprak ve köklerinde LEA proteinini yüksek düzeyde ifade eden transgenik çeltik bitkilerinin, kontrollerine göre, kurak koşularda daha iyi büyüdüklerini göstermiştir (Şekil 39.17). LEA proteinlerini kodlayan genler, bitkilerde, bakterilerde ve omurgasızlarda yaygındır; bu organizmaların hepsinde, bu genlerin yüksek düzeyde ifade olması, kuraklığa karşı tolerans sağlar. Bitkilerde su kullanma verimliliğini artıran diğer bir gen olan *HARDY*'nin tartışıldığı Bölüm 35'in başında da açıklandığı gibi, genetik araştırmalar çok sayıda tarımsal soruna çözüm sunmaktadır. Buna küresel iklim değişiminin temsil ettikleri de dahildir.

### Bitkiler aşırı sıcaklıklar ile başa çıkmak için mekanizmalara sahiptir

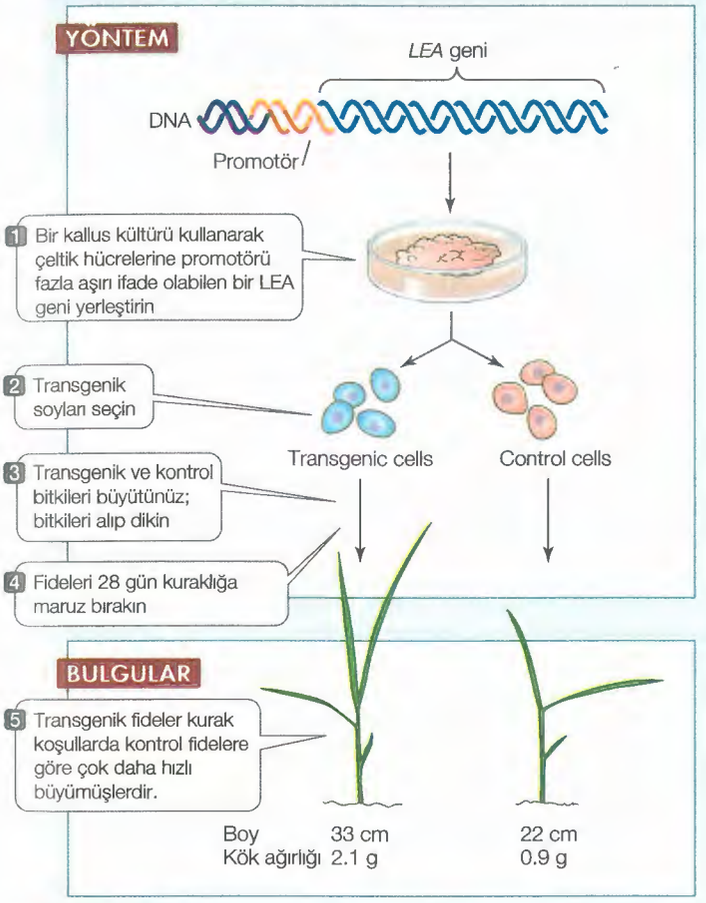
Çok yüksek ya da düşük sıcaklıklar bitkiyi strese sokabilir ve hatta onları öldürebilir. Bitkilerin yüksek sıcaklık ve düşük sıcaklığa duyarlılıkları, değişiklik gösterir. Fakat bütün bitkiler bununla ilgili sınırlamalara sahiptir. Herhangi bir aşırı sıcaklık hücredeki zarlara zarar verebilir.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 39.17 Kuraklık Stresine Karşı Verilen Moleküler Bir Yanıt

Bitkilerin kuraklık koşullarına verdikleri yanıtların anlaşılması, tarım için yaşamsal bir önem taşır. Ray Wu ve arkadaşları, çeltik bitkilerine LEA'yı kodlayan bir gen aktarmışlardır. Bu gen, tohumlar olgunlaşıp kurudukça ifade olmaktadır. Araştırıcılar daha sonra 28 gün süren bir kuraklık dönemi sonunda transgenik çeltik bitkilerinin verdiği yanıtı ölçmüşlerdir.

**HİPOTEZ** **LEA proteinleri bitkileri kuraklık stresinin etkilerine karşı korur**




**SONUÇ** **LEA proteinini yüksek düzeylerde içeren bitkiler, kurak koşular altında daha iyi büyümüşlerdir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

- Yüksek sıcaklık, zarların kararlılıklarını bozar ve özellikle bazı fotosentez enzimleri olmak üzere, pek çok proteinin çökelmesine neden olur.
- Düşük sıcaklık, zarların akışkanlıklarını kaybetmelerine neden olur ve çözünmüş maddelere karşı geçirgenliklerini değiştirir
- Dondurucu sıcaklıklar, buz kristallerinin oluşmasına neden olur. Bu buz kristalleri zarlara zarar verir.

Bu nedenle, sıcak ortamlarda yaşayan çok sayıda bitkinin kurakçıllarınkine benzeyen uyumlar geliştirmiş olmaları şaşırtıcı değildir. Isıyı yayan tüyler ve dikenler, güneş ışığını doğrudan daha az alan yaprak şekilleri ve bitkilerin soğuk gecelerde bazı metabolik süreçleri gerçekleştirmelerini sağlayan CAM fotosentezi bu uyumlardandır.

Bitkinin yüksek sıcaklık stresine verdiği yanıt, yeni proteinlerin üretilmesi açısından, kuraklık stresine verilen yanıta benzer. Bu yeni proteinler çoğunlukla absisik asitin aracılık ettiği sinyal yolunun yönetiminde üretilirler. Bitkiler artan sıcaklılara (tipik olarak 5-10°C artış) maruz kaldıktan sonra dakikalar içerisinde bazı ısı şoku proteinlerini sentezlerler. Şaperoninler (Bakınız Şekil 3.12) bu proteinler arasındadır. Şaperoninler diğer proteinlerin yapılarını korumalarına ve denatürasyonu savuşturmalarına yardım ederler. Isı şoku proteinlerinin oluşumu için sınır değerler değişiklik gösterir. Ancak, çoğu bitkide 39°C ısı şoku proteinlerinin üretimi için yeterlidir.

Donma noktasının üzerindeki düşük sıcaklıklar, muz gibi tropik bitkilerin yanı sıra, çeltik, mısır ve pamuk dahil, çok sayıda bitkide *soğuk yangını* zararına neden olabilir. Çok sayıda bitki, **soğuğa karşı çeliklenme** olarak isimlendirilen bir işlem ile düşük sıcaklılara alışabilir. Soğuğa karşı çeliklenme oluşabilmesi için, bitkinin, günlerce zarar vermeyen, düşük sıcaklılara tekrarlanan bir biçimde maruz kalması gerekir. Soğuğa karşı çeliklenme sırasında zarlarda doymamış yağ asidi oranının artması kilit bir değişikliktir. Bu artış, zarların düşük sıcaklılarda akışkanlığını korumasını ve normal işlev görmesini sağlar. Bitkilerin, hayvanlara göre, zar lipitlerindeki doygunluk derecesini değiştirme yetenekleri daha fazladır. Ayrıca, düşük sıcaklıklar, dondurucu sıcaklıklara karşı koruyan ısı şoku proteinlerine benzeyen proteinlerin üretimlerini de uyarır.

Eğer bitkinin içinde buz kristalleri oluşursa, bu kristaller organelleri ve plazma zarını parçalayarak hücreleri öldürür. Ayrıca, hücrenin dışında buz kristallerinin büyümesi hücrelerden suyu dışarıya çekerek onları kurutabilir. Donmaya dirençli bitkiler bu sorunlarla baş etmek için çeşitli uyumlar geliştirmişlerdir. Buz kristallerinin büyümesini yavaşlatan antifriz proteinleri bunlar arasındadır.

## 39.3 ÖZET

**Sürekli olarak kurak ve suya doymuş ortamlarda yaşayan bitkiler, bu koşullarlın üstesinden gelmek için yapısal adaptasyonlar geliştirmişlerdir. Bitkileri kuraklık stresinden koruyan mekanizmalar, bir sinyal iletim yolu başlatırlar. Bu sinyal iletim yolunda absisik asit yer alır. Isı şoku proteinleri, bitkilerin yüksek ve düşük sıcaklıklara alışmasına yardımcı olur.**

- Suya doymuş topraklarda büyümeyi sağlayan yapıya ait iki uyumsal özelliği açıklayınız. **Bakınız ss. 825-826**
- Kuraklık stresine alışmada absisik asit ne tür bir rol oynar? **Bakınız s. 826 ve Şekil 39.16**
- Hangi çevresel koşullar ısı şoku proteinlerinin üretimini uyarır? Bu proteinlerin işlevleri nelerdir? **Bakınız s. 827**

İklimsel aşırılıklar, bitkilerin büyümesini sınırlandırdığı gibi, tuz ve ağır metal gibi bazı maddeler de bitkilerin içinde büyümeleri için uygunsuz hale getirebilir.

## 39.4 Bitkiler Tuz ve Ağır Metallerin Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?

Topraklarda bir dizi çözünmüş madde bulunur. Fakat dünya genelinde, angiospermlerin büyümesini tuzdan (sodyum klorür) daha fazla sınırlandıran zehirli madde yoktur. Tuzlu habitatlar sınırlı bir vejetasyon tipini en iyi destekler. Tuzlu habitatlar, sıcak ve kurak çöllerden serin kıyısal bataklıklara, çeşitli yerlerde bulunur. Deniz kenarındaki tuzlu ortamlar okyanuslardan gelen spreyler tarafından oluşturulur. Okyanuslar tuzlu ortamlardır; estuarin sistemlerde, tatlı ve tuzlu su birbirine karışır. Tarımsal alanların tuzlanması giderek artan küresel bir sorundur. Kültür bitkilerinin tatlı su ile sulandıkları yerlerde bile sudan gelen sodyum iyonları, su buharlaştıkça, giderek artan konsantrasyonlarda birikir.

Tuzlu ortamlar, bitkiler için ozmotik bakımdan zorluk yaratır. Tuz konsantrasyonu yüksek olduğundan, tuzlu bir ortamın su potansiyeli çok negatiftir. Bitkinin, bu tür bir ortamdan su alabilmesi için daha negatif su potansiyeline sahip olması gerekir; eğer bu olmazsa, su hücrenin dışına çıkar. Bunun sonucunda, bitki solar ve ölür. Tuzlu ortamlardaki bitkiler sodyumun yarattığı potansiyel toksisiteye (zehir etkisi) bağlı olarak da zorlanırlar. Sodyum, enzimleri ve protein sentezini engeller.

### Halofitlerin çoğu tuz biriktirir

**Halofitler** -tuzlu ortamlara uyum sağlamış bitkiler- çiçekli bitkilerin çok çeşitli gruplarında bulunurlar. Halofitlerin çoğu bir adaptasyonu paylaşır: sodyumu ve çoğunlukla klor iyonlarını da alırlar ve bu iyonları yapraklara taşırlar. Biriken iyonlar yaprak hücrelerinin kofullarında biriktirilir. Böylece, hücrenin duyarlı kısımlarından uzaklaştırılmış olurlar. Halofitik olmayan bitkiler tuzlu bir ortamda yetiştirilseler bile, nispeten az sodyum biriktirirler; bu bitkilerin kökleri tarafından alınan sodyumun çok az bir kısmı sürgüne taşınır. Halofitlerin dokularında tuz derişiminin artması, bu bitkilerin tuzlu ortamdan suyu almalarını sağlar.

Bazı halofitler, tuzlu ortamlarda yaşamak için diğer adaptasyonlar geliştirmişlerdir. Örneğin, bazılarının yapraklarında **tuz bezleri** bulunur. Bu bezler tuz salgılarlar. Tuz yaprak yüzeyinde birikir ve daha sonra yağmur ya da rüzgarla uzaklaştırılır (**Şekil 39.18**). Tuz birikimine bağlı zehirlenme tehlikesini önleyen bu tür bir adaptasyon *Frankenia palmeri* gibi bazı çöl bitkilerinde ve deniz suyunda büyüyen bazı mangrovlarda bulunur.

Tuz bezleri, çöl çalısı *Atriplex halimus* türünde olduğu gibi birden fazla rol oynar. Bu çalı, yapraklarındaki küçük keselere tuz salgılayan bezlere sahiptir. Bu tuz yaprakları, su potansiyellerini düşürerek yalnızca yaprakların köklerden su almalarını değil, ayrıca transpirasyonla suyun atmosfere kaybını da azaltırlar.

Tartıştığımız bu adaptasyonlar halofitlere özgüdür. Halofitlerde ve kurakçıl bitkilerde kalın kütikula, sukkulentlik ve CAM fotosentezi gibi diğer bazı adaptasyonlar ortaktır.



**39.18 Tuz Salgılama** Tuz salgılayan bu mangrov bitkisi, tuz salgılayan özel bezlere sahiptir. Burada, yaprak üzerinde tuz kristalleri görülmektedir.

### Bazı bitkiler ağır metalleri tolere edebilir

Tuz, topraklarda bulunan tek toksik madde değildir. Yüksek konsantrasyonlardaki krom, cıva, kurşun ve kadmiyum gibi bazı ağır metallerin çoğu bitki için toksiktir; bu iyonların çoğu aynı konsantrasyonlardaki sodyumdan daha toksiktir.

Bazı coğrafik bölgeler, normal jeolojik işlemlerin bir sonucu olarak doğal olarak ağır metallerce zengindir. Diğer yerlerde, asit yağmurları toprakta toksik alüminyum iyonlarının açığa çıkmasına neden olmaktadır. Metal cevherlerinin işlenmesi başta olmak üzere, insan etkinlikleri yüksek konsantrasyonlarda ağır metal ve düşük konsantrasyonlarda besin maddeleri içeren yerel alanları -tortu olarak bilinir- geride bırakır. Bu tür yerler, pek çok bitkinin büyümesi için uygun değildir. Bu tür yerlere düşen tohumlar, genel olarak, ergin bitkiler oluşturmazlar.

Bununla birlikte, ağır metalce zengin bu madencilik tortuları tamamen çıplak değildir. Bunlar, normal topraklarda yetişen aynı türün populasyonlarından kalıtsal olarak farklı olan sağlıklı populasyonları destekleyebilir. Bu bitkiler yaşamlarını nasıl sürdürmektedirler?

Botanikçiler, başlangıçta, bazı bitkilerin ağır metalleri dışarı atarak tolerans gösterdiklerine inanmışlardır: bitkiler metal iyonların almayarak zehirlenmekten kurtulmaktadırlar. Bununla birlikte, daha sonraki araştırmalar maden atıkları üzerinde yetişen toleranslı bitkilerin de ağır metalleri aldıkları ve çoğu bitkiyi öldüren konsantrasyonlarda biriktirdiklerini göstermiştir. İki yüzden fazla bitki türünün **hiperakümülatör (aşırı biriktirici)** olduğu belirlenmiştir. Bu bitki türleri, arsenik (As), kadmiyum (Cd), nikel (Ni) alüminyum (Al) ve çinko (Zn) gibi metalleri büyük miktarlarda biriktirmektedir.

Belki de en iyi çalışılmış hiperakümülatör, Alpler'de yetişen bir tere türüdür (*Thlaspi caerulescens*). Kimyasal analizlerin gelişmesinden önce, madenciler bu bitkiyi mineralce zengin rezervleri bulmak için indikatör olarak kullanmışlardır. Bir *Thlaspi* bitkisi 30.000 ppm Zn (çoğu bitki 100 ppm içerir) ve 1.500 ppm Cd (çoğu bitki 1 ppm içerir) biriktirebilir. *Thlaspi* ve diğer akümülatör bitkiler üzerinde yapılan çalışmalar, bazı ortak mekanizmaların varlığını ortaya çıkarmıştır:




**39.19 Fitoremediasyon** Ağır metal biriktiren bitkiler, kirlenmiş toprakların temizlenmesinde kullanılabilir. Burada, kavak bitkileri, bir hava üssünden gelen kirleticileri uzaklaştırmada kullanılmaktadır.

- Köklere iyon taşınmasında artış
- İyonların yapraklara taşınmasında artış
- İyonların sürgündeki kofullarda depolanması
- İyon zehirlenmesine karşı direnç

Bu aşırı biriktirme mekanizmasının ve bu mekanizmaların altında yatan genlerin bilinmesi, **fitoremediasyonun** ortaya çıkmasını sağlamıştır. Fitoremediasyon, çevre kirlenmesini temizlemek için bitkilerin kullanıldığı bir biyoremediasyon şeklidir (bakınız Kısım 18.6). Bazı fitoremediasyon projelerinde doğal hiperakümülatörler kullanılırken, diğerlerinde transgenikler oluşturmak üzere, hiperakümülatörlerin genleri kullanılır. Bu transgenikler, belirli bir kirlenmiş ortama daha hızlı ve daha iyi uyum sağlarlar. Her iki durumda da, kirlenmiş topraklarda yetiştirilirler. Bu tür ortamlarda kirleticileri alarak doğal "vakumlu süpürgeler" olarak iş görürler (**Şekil 39.19**).

Daha sonra bitkiler, hasat edilirler ve kirleticileri uzaklaştırmak için ortadan kaldırılırlar . Ukrayna'da (o zamanlar Sovyetler Birliği'nin bir parçası), 1986'da, Çernobil nükleer santralindeki kazadan sonra belki de en çarpıcı fitoremediasyon ortaya çıkmıştır. Bu bölgede topraktaki uranyumu uzaklaştırmak için ayçiçeği bitkileri kullanılmıştır. Fitoremediasyon, günümüzde, kazı madenciliğinden sonra yapılan temizleme işleminde yaygın olarak kullanılmaktadır.

Bitkilerin Ni, kobalt (Co) ve gümüş (Ag) gibi değerli metalleri biriktirdiklerinin bulunmasından sonra, bazı bilim insanları bu bitkilerin *bitki madenciliğ*inde kullanılmasını önermişlerdir. Fitoremediasyonda olduğu gibi, topraktan metalleri almak için bitkiler kullanılacak, ancak bitkiler hasat edildikten sonra metaller bitkilerden geri kazanılacaktır.

## 39.4 ÖZET

**Halofitler tuzlu habitatlarda yaşamak için bir dizi uyum geliştirmişlerdir. Bu uyumların çoğu, su potansiyelini düşüren mekanizmalardır. Bazı bitkiler, diğer bitkilerin çoğu için toksik olan ağır metalce zengin toprakları tolere edebilmektedir.**

- Halofit yapraklarında tuz bezlerinin rolleri nedir? **Bakınız s. 828**
- Bitkiler fitoremediasyonda nasıl kullanırlar? **Bakınız s. 829**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 39.1 Bitkiler Patojenlerin Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?

- Bitkiler ve patojenler süregelen bir "silahlanma yarışı" içinde, birlikte evrimleşmişlerdir: patojenler bitkilere saldırma mekanizmaları, bitkiler ise bu saldırılara karşı kendilerini koruma mekanizmaları geliştirmişlerdir. **İnceleyiniz Şekil 39.2. ANİMASYONLA ÖĞRENME 39.1**
- Bitkiler saldırıya uğradıklarında hücre çeperlerini sertleştirip, plazmodezmleri tıkayarak patojen virüsün bir hücreden diğerine geçişini engellerler.
- **Genler arasındaki karşılıklı direnç kazanılması,** bir bitkinin **direnç (*R*) genlerinin** bir patojenin **avirülens (*Avr*) genleri** ile eşleşmesine bağlıdır. **İnceleyiniz Şekil 39.3**
- Bakteri ya da fungus tarafından enfeksiyona karşı verilen **aşırı duyarlılık yanıtında**, hücreler iki çeşit savunma molekülü üretirler: **fitoaleksinler** ve **PR proteinleri**. Bu yanıta bağlı olarak, enfeksiyona uğramış bölgenin çevresindeki bazı hücreler ölür. Böylece patojenlerin ve zararın yayılması önlenir.
- Aşırı duyarlılık yanıtını genellikle **sistemik olarak kazanılmış direnç** izler. Bu yanıt sırasında, salisilik asit savunma moleküllerinin daha fazla sentezlenmesini aktifleştirir.
- Bitkiler, RNA interferansını istilacı RNA virüslerine karşı özel bağışıklık geliştirmek için kullanırlar.

### 39.2 Bitkiler Herbivorların Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?

- Herbivorluk bazı bitkilerin verimliliğini artırır. **İnceleyiniz Şekil 39.6**
- Bazı bitkiler herbivorlara karşı kendilerini savunmak için **sekonder metabolitler** üretirler. **İnceleyiniz Tablo 39.1 ve Şekil 39.7**
- Hormonlar, jasmonatlar dahil, sinyal iletim yollarında yer alırlar. Bu sinyal iletim yolları savunma bileşiklerinin üretilmesini sağlar. **İnceleyiniz Şekil 39.8**
- Bitkiler ürettikleri zehirli kimyasallara karşı, bu kimyasalları hücrenin özelleşmiş bölmelerinde izole ederek, bu kimyasalları yalnızca bitkinin daha önce zarar gördüğü yerlerde üreterek ya da toksik maddelerden etkilenmeyen değişime uğratılmış enzimleri ya da reseptörleri kullanarak kendilerini korurlar.

## 39.3 Bitkiler Aşırı İklimsel Koşulların Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?

- Bitkiler çevresel streslere **uyum sağlayarak** (kalıtsal olarak kodlanmış direnç) ya da **alışarak** (toleransın artması) başa çıkarlar.
- **Kserofitler** kurak ortamlara uyum sağlamış bitkilerdir.
- Kuraklığa uyumların bazıları yapısaldır. Kütikulanın kalınlaşması, özelleşmiş tüyler, **stoma mahzenleri (çukurlukları)**, **sukkulentlik** ve uzun kazık kökler bu yapısal uyumlardandır.
- Bazı bitkiler, çözünen madde biriktirip kendi su potansiyellerini azaltmak suretiyle kuraklığa hoşgörü gösterebilirler.
- Suyla doymuş habitatlarla ilişkin adaptasyonlar arasında havadan oksijenin alınmasını sağlayan kök uzantıları olan **pnömatoforlar** ve **aerankima** yer alır. Aerankimanın içinde oksijenin biriktirilebilir ve bu oksijen daha sonra difüzyonla bitkinin her tarafına geçer.
- Absisik asitin yer aldığı bir sinyal iletim yolu, bitkinin kuraklık stresine verdiği yanıtı başlatır. **İnceleyiniz Şekil 39.16 ve 39.17**
- Zarlar ve proteinler, aşırı yüksek ya da düşük sıcaklıklardan zarar görebilir. Bitkiler ısı şoku proteinlerini üreterek aşırı sıcaklıklara karşı koyar.
- Bazı bitkiler, **soğuğa karşı çeliklenirler**. Bu alıştırma işlemi sırasında zar lipitlerinde değişim oluşur ve ısı şoku proteinleri üretilir.
- Bazı bitkiler antifriz proteinleri üreterek donmaya karşı direnç gösterirler.

## 39.4 Bitkiler Tuz ve Ağır Metallerin Nasıl Üstesinden Gelmektedirler?

- **Halofitlerin** çoğu tuz biriktirirler. Bazıları, yaprak yüzeyine tuz salgılayan **tuz bezlerine** sahiptir.
- Ağır metallerce zengin topraklarda yaşayan bazı bitkiler hiperakümlatörlerdir. Bu bitkiler bu metalleri dokularına büyük miktarlarda alırlar.
- Fitoremediasyon, hiperakümlatör bitkilerin ve onların genlerinin çevre kirlenmesinin temizlenmesinde kullanılmasıdır.

**Bu bölümün kavram tekrarı için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 39.1**

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi bakteriler ve funguslara karşı verilen ortak bir savunma *değildir*?
   *a.* Lignin oluşumu
   *b.* Fitoaleksinler
   *c.* Mumsu bir örtü
   *d.* Aşırı duyarlılık yanıtı
   *e.* Mikoriza
2. Bitkiler kendi ürettikleri zehirli sekonder metabolitlere karşı kendilerini korumada, aşağıdaki hangi yolu kullanırlar?
   *a.* Toksinleri parçalayan özel enzimler üretirler.
   *b.* Toksik maddelerin öncüllerini bir bölmede, bu öncülleri toksik maddelere dönüştüren enzimleri diğer bölmelerde tutarlar.
   *c.* Toksik maddeleri mitokondri ya da kloroplastlarda biriktirirler.
   *d.* Toksik maddeleri bitkinin bütün hücrelerine dağıtırlar.
   *e.* Crasulaceaen asit metabolizması gerçekleştirirler.
3. Herbivorluk,
   *a.* bitkilerin hayvanlara bir saldırısıdır.
   *b.* her zaman bitkinin büyümesini azaltır.
   *c.* çoğunlukla geriye kalan yapraklarda fotosentezi artırır.
   *d.* geriye kalan yapraklardan fotosentez ürünlerini taşımını azaltır.
   *e.* otlanan bitki için her zaman öldürücüdür.
4. Sekonder metabolitler ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Funguslara karşı savunmada kullanılabilirler.
   *b.* Bazıları herbivorlar için zehirlidir.
   *c.* Bazıları normalde proteinlerin bir kısmını oluşturan amino asitlerdir.
   *d.* Suda çözünebilir moleküller, kofulda biriktirilir.
   *e.* Bazıları hayvanlardaki hormonları taklit edebilir.
5. Lateks ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Bazen latisiferlerde tutulur.
   *b.* Tipik olarak beyaz renklidir.
   *c.* Çoğunlukla böcekler için toksiktir.
   *d.* Kauçuk yapısında katı bir maddedir.
   *e.* İpek otları lateks üretir.
6. Aşağıdakilerden hangisi kurak bir ortama uyum *değildir*?
   *a.* Kofullarda çözünmüş madde derişiminin artması.
   *b.* Tüylü yapraklar.
   *c.* Yaprak epidemisinin üstünde daha kalın bir kütikula bulunması.
   *d.* Gömülü tipte stomaların varlığı.
   *e.* Her bir yağmurlu mevsimde büyüyen ve daha sonra ölen bir kök sistemi.
7. Çamurlu bataklıklara uyum sağlamış bazı bitkiler, köklerinin oksijen gereksinimlerini aşağıdaki dokulardan hangisiyle karşılarlar?
   *a.* Parankima
   *b.* Aerankima
   *c.* Kollenkima
   *d.* Sklerankima
   *e.* Klorenkima
8. Halofitler,
   *a.* kofullarında absisik asit biriktirebilir.
   *b.* su potansiyelleri diğer bitkilerinden daha düşüktür.
   *c.* yalnızca sodyum biriktirirler.
   *d.* kök-gövde oranları düşüktür.
   *e.* nadiren sodyum biriktirirler.
9. Aşağıdakilerden hangisi kuraklık stresine karşı verilen bir yanıtta *yer almaz*?
   *a.* Absisik asit.
   *b.* Akuaporinlerin kapatılması.
   *c. LEA* genlerinin ifade edilmesi.
   *d.* Stomaların kapanması.
   *e.* Jasmonat.
10. Ağır metalleri tolere edebilen bitkiler yaygın olarak,
    *a.* kendi türelerinin diğer üyelerinden kalıtsal olarak farklıdırlar.
    *b.* ağır metalleri almazlar.
    *c.* bütün ağır metallere toleranslıdırlar.
    *d.* ağır metallerce zengin alanlara yavaşça yerleşirler.
    *e.* ağır metallere duyarlı bitkilerden daha ağırdırlar.

## TARTIŞMA

1. Bitkilerdeki adaptasyonlar herbivorların evrimini nasıl etkilemiş olabilir? Herbivorlardaki adaptasyonlar bitki evrimini nasıl etkilemiş olabilir?
2. Zakkumun (*Nerium oleander*) stomaları yapraklarındaki gömük mahzenlerde yerleşmiştir. Zakkumu bilseniz ya da bilmeseniz, bu bitkininin doğal habitatının önemli bir özelliğini açıklayabilmelisiniz. Bu özellik nedir?
3. Önümüzdeki birkaç on yılda, iklim değişikliği, özellikle besin açısından bağımlı olduğumuz kültür bitkileri başta olmak üzere, bitkilerin büyüme ve verimliliklerini çok fazla etkileyebilir. Aşağıdaki bitki ıslahı açısından fizyolojik etkiler ve genetik yanıtları tartışınız:

*a.* Pakistan'da yağmurdaki azalma buğday rekoltesinde düşüşe neden olur.

*b.* Vietnam'ın Mekong Deltası'nda deniz seviyesinin yükselmesi ürün miktarında büyük. düşüşlere neden olur.

*c.* Batı Kanada'da sıcaklık artışı ve nemlilik buğday pasında artışa neden olur.

## EK ARAŞTIRMA

Tütün tırtılı (*Manduca sexta*), nikotin üreten bitkiler üzerinde beslenmeye uyum sağlamıştır. Şekil 39.7'de, genetiği değiştirilmiş tütün bitkilerini kullanarak, besinle alınan nikotinin tütün tırtılını, onun paraziti olan *Cotesia congregata*'ya karşı nasıl koruduğu hipotezini nasıl test edebilirdiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Nikotin Hebivorlara Karşı Bir Savunma Aracıdır** Baldvin ve arkadaşları, nikotinin bir savunma kimyasalı olduğunu denemek için, düşük miktarda nikotin üreten transgenik bitkiler geliştirmişlerdir (Şekil 39.7). Bu deneyde, orijinal araştırma makalesindeki verileri analiz edeceksiniz. Bu makale jasmonik asit hormonunun etkileri ile ilgilidir.

# 40 Fizyoloji, Homeostasis ve Sıcaklık Düzenlemesi

## Sakin Ol!

"Yeni bir dünya rekoru!" Bu kelimeler, dünya atletizm yarışmasının heyecanını yayar. Fakat rekorlar, santimetrelerle ya da saliseler ile kırıldığında, insan performansının mutlak sınırlarına ulaşıyor muyuz? Ekstrem performansa karşı birçok fizyolojik sınırları değerlendirebiliriz –örneğin, maksimum nefes alıp verme hızını, ya da kalbin kaslara maksimum olarak ne kadar kan sağlayabildiğini.

2008 New York City Maratonu, Ekim ayında soğuk, açık ve rüzgarlı bir günde yapıldı. Bu 41 kilometrelik yarışta üçüncü kez, ilk sırada yer alan bayan atlet, dünya rekorunu elinde bulunduran Paula Radcliffe'di. Radcliffe'den, aynı zamanda, 2004 Olimpiyatlarında bayanlar maratonunu kazanması beklenmişti. Fakat o yarış, Atina'da sıcak ve nemli bir günde yapıldı. Isı stresini aşamayan Radcliffe, varış çizgisine 6 km kala çöktü. İki yarış arasındaki kritik fark, muhtemelen sıcaklıktı.




**Performansa Sınırlamalar** Paula Radcliffe'in bu fotoğrafı, kazandığı 2008 New York City Maratonu sırasında çekilmiştir. O, 2004 olimpiyat maratonunda sıcaklık stresinden dolayı çökmüştür. Vücut içi sıcaklığı aşırı ısıya maruz kaldığı zaman, homeostatik mekanizma başarısız olabilir.

Termal stres, yarışı kaybetmekten daha ciddi sonuçlara yol açabilir. Her yıl bazı atletler, sıcaklık çarpmasından ölür; sıcaklık çarpması, vücut içi sıcaklığı 41°C'yi aştığında meydana gelebilir. Yükselmiş olan bu vücut içi sıcaklığı, önemli organların işlev görememesine yol açar ve vakaların %20 'sinden fazlası ölümle sonuçlanır. Çöllerdeki askerler ve itfaiyeciler, sıcaklık çarpması bakımından büyük risk altındadırlar. Tarım, endüstri ve inşaat işçileri de sıcaklığın olumsuz etkileriyle karşı karşıya kalırlar. Stanford Üniversitesinde çalışan biyologlar, böyle durumlarda insanları serinletmek için bir teknoloji geliştirdiler ve atletlerin performansını artırmaya yönelik bir yol keşfettiler.

Çalışan kaslar ısı üretir, bu ısı kan vasıtasıyla deri yüzeyine taşınır ve orada çevreye verilerek kaybedilir. Ancak, derinin tüm yüzeyi, ısıyı çevreye dağıtmada aynı derecede iyi değildir. Kürk, ısı kaybını engellediğinden memelilerde, ısı kaybında etkin olan burun, dil, ayak patileri ve yüz kısımları gibi çıplak-derili ısı kayıp yerleri evrimleşmiştir. Bu alanlar, ısıyı yayan ya da ısının korunması için kapatılan radyatörler gibi çalışan, özelleşmiş kan damarlarına sahiptir. İnsanların kürkü yoktur; fakat biz ellerimizde, ayaklarımızda ve yüzümüzde (yüzümüzün kızarık gözükmesinin nedeni) bu atasal kan damarlarını bulundurmaya devam etmekteyiz. Stanford'daki ekip, bu alanlardan ısı çıkışını kuvvetlendiren bir alet tasarladılar.

Isı çıkartıcı alet, eli içine alan bir odacık olup bilek kısmında yalıtılmıştır. El, aletin soğutulmuş yüzeyi ile temas halindedir. Odacık içerisinde yaratılmış olan orta derecede bir



**Soğutucu eldiven** Isı çıkartıcı bu alet, ısı kaybını artırır ve zor koşullar altında vücudun performansının yüksek olmasına olanak sağlar.

vakum, ele daha fazla kan çekilmesine yol açmakta ve böylece soğuk yüzeyle daha fazla kan temas ederek daha fazla ısı kaybedilmektedir. Bu alet ile aktif bireyin vücut sıcaklığı daha yavaş yükselir ve dinlenme sırasında daha çabuk soğur. Beklenmedik bir yararı, soğutma işleminin yorulmayı indirgemesi ve egzersiz kapasitesini büyük ölçüde artırmasıdır. Birinci sınıfa devam eden kolej öğrencileri ile yapılan bir çalışmada, öğrenciler soğuma işlemi olmadan günde 5 şınav çekerken soğuma uygulandığında günde 9 şınav çektikleri böylece şınav performanslarını geliştirdikleri saptanmıştır. Bu çalışmadaki bazı baylar ve bayanlar, bir egzersiz döneminde 800'den daha fazla şınav çekmeyi başarmıştır.

Vücut içi sıcaklığımızı fizyolojik ve davranışsal anlamda düzenleme yeteneğine sahip olduğumuzdan dolayı insanlar, aşırı sıcak ya da aşırı soğuk çevrelerde yaşamlarını sürdürebilirler. Bu, iç ortamımızdaki "kararlı durumun" korunması olan *homeostasis*in bir örneğidir.

**BU BÖLÜMDE** Biz, vücut hücrelerimizin tümünün gereksinimlerini karşılamaya hizmet eden iç ortamı keşfedeceğiz. Fizyolojik sistemleri oluşturan hücre ve doku tiplerini inceleyeceğiz ve bu sistemlerin, iç ortamı belirli fizyolojik sınırlar içerisinde nasıl tuttuklarını, yani homeostasisi nasıl sağladıklarını tartışacağız. Bir önemli örnek olan vücut sıcaklığının düzenlenmesini kullanarak, homeostasisi tanımlayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


40.1 Çok Hücreli Hayvanlar, Hücrelerinin Gereksinimlerini Nasıl Karşılar?

40.2 Sıcaklık Canlı Sistemleri Nasıl Etkiler?

40.3 Hayvanlar Çevreyle Isı Alışverişlerini Nasıl Değiştirir?

40.4 Memeliler Vücut Sıcaklığını Nasıl Düzenler?

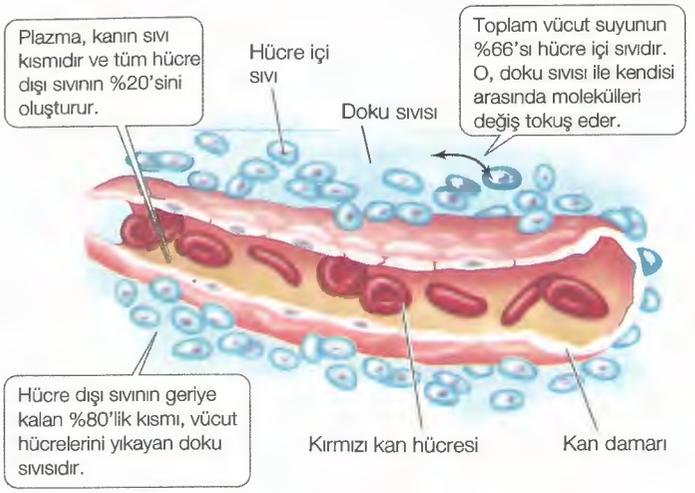

# 40.1 Çok Hücreli Hayvanlar, Hücrelerinin Gereksinimlerini Nasıl Karşılar?

Tüm hayvan hücreleri, çevrelerinden besin maddelerini ve oksijeni alması gerekir; aynı zamanda karbon dioksiti ve metabolizma sonucu oluşan diğer atıkları çevreye vererek vücuttan uzaklaştırmak zorundadırlar. Çok küçük ya da çok ince olan sucul hayvanların hücreleri, bu gereksinimleri dış ortamla doğrudan alışveriş yoluyla karşılar. Bu hayvanlarda hiçbir hücre, su ile doğrudan temas için hayvanın içinde yaşadığı sudan uzakta değildir; su besin maddelerini içerir, atıkları absorblar ve nispeten değişmeyen fiziksel bir çevre sağlar. İri vücutlu hayvanların hücrelerinin büyük çoğunluğu, dış ortam ile doğrudan temasta değildir ve onların gereksinimleri, hayvanın tamamıyla iç çevresi tarafından karşılanmalıdır.

### İç ortamın varlığı çok hücreli kompleks hayvanların ortaya çıkmasını olası kılmıştır

Çok hücreli hayvanların hücreleri, hücre dışı sıvıdan (ECF) meydana gelen **iç ortam** içerisinde bulunurlar. Örneğin, insan vücudunun yaklaşık yüzde 60'ı sudur. Bu suyun üçte ikisi, hücrelerin içerisinde bulunur; üçte biri ise bizim iç ortamımız olan hücre dışı sıvıyı oluşturur. Hücre dışı sıvının yaklaşık yüzde 20'si ya da 3 litresi kan plazmasıdır; ve kan damarlarımız içerisinde dolaşır. Arta kalan kısım –yaklaşık 11 litre– vücudumuzun her hücresini yıkayan **doku sıvısıdır** (**interstitial sıvı**) (**Şekil 40.1**). Bireysel hücreler, besin maddelerini bu doku sıvısından alır ve metabolik atıklarını buraya verir. Bu iç ortam içerisindeki koşullar belirli sınırlar içerisinde tutulmaya devam ettikçe, hücreler, değişikliklerden ya da dış ortamdaki zorlu koşullardan korunur. Kararlı bir iç ortam, bir hayvanın, doğrudan maruz kaldığında onun hücrelerini öldürecek olan habitatlara yayılma olanağı vermiştir. İç ortam, nasıl sabit tutulur?

Çok hücreli organizmalar evrim geçirip geliştiklerinde, hücreler, özgül bir iç ortamda varlıklarını sürdürmek için özelleşti. İç ortam ise, her hücre, kendi ihtiyaçlarının tümünü temin etmek zorunda olmadığından bu özelleşmeye olanak sağladı. Bazı hücreler, iç ve dış ortam arasında bir arabirim haline gelip besin maddelerinin içeriye alınması ve atıkların dışarıya atılması için gerekli taşıma işlevini yerine getirdi. Diğer hücreler, hücre dışı sıvıların dolaşımının sağlanması, enerji depolama, hareket etme ve bilgilerin işlenmesi gibi iç fonksiyonları yerine getirmek için özelleşti. İç ortamı koruyan fizyolojik sistemin evrimleşmesi, çok hücreli hayvanların daha iri vücutlu, daha kalın ve daha kompleks olmalarını ve çok farklı habitatları işgal etmelerini olası kılmıştır.




**40.1 İç Ortam** "İç ortam" hücre dışı sıvıdır (ECF). Vücuttaki toplam suyun yaklaşık üçte birinden sorumlu olan ECF, kan plazması ve doku sıvısından oluşmuştur. Hücre dışı sıvının fizyolojik kompozisyonu, dar sınırlar içerisinde kararlı kalmalıdır; ve bu kararlılığın sürdürülmesi vücuttaki organ sistemlerinin işidir.

İç ortamın kompozisyonu, dış ortam tarafından ve vücuttaki hücrelerin metabolik aktivitesiyle, sürekli olarak tehdit edilir. İç ortamdaki kararlı koşulların (dar sınırlar içerisinde) korunmasına **homeostasis** adı verilir. Eğer fizyolojik sistem uygun şekilde işlev göremezse homeostasis riske atılır ve hücreler zarar görerek ölebilir. Homeostasisin kaybedilmesinden sakınmak için, fizyolojik sistemler kontrol edilmeli ve hem dış ve hem de iç ortamlarda meydana gelen değişikliklere karşı cevaplar düzenlenmelidir.

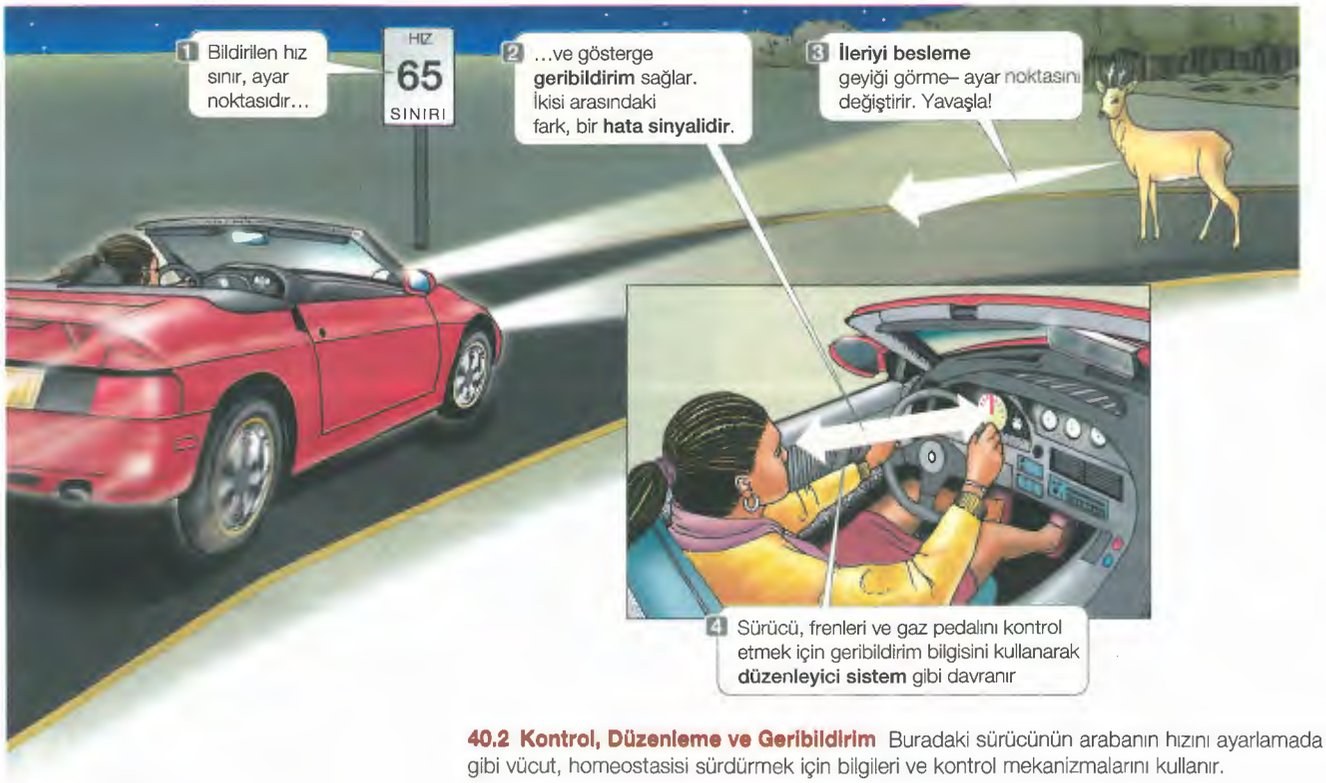
## Fizyolojik sistemler homeostasisi sürdürür

Tüm fizyolojik sistemlerin aktivitesi, sinir ve endokrin sitemlerin etkisiyle kontrol edilir –hızlandırılır ya da yavaşlatılır. Fakat iç ortamı *düzenlemek* için bilgi gereklidir. Bir benzetme olarak, araba sürmeyi düşünün (**Şekil 40.2**). Arabanızın hızını düzenlemek için hem ne kadar hızla gidiyor olduğunuzu ve hem de ne kadar hızla gitmek istediğinizi bilmeniz gerekir. İstenilen hız, **ayar noktası** ya da referans noktasıdır; hız göstergesini okuma, **geribildirim bilgisidir**. Ayar noktası ve geribildirim bilgisi arasındaki herhangi bir farklılık, **hata sinyalidir.** Hata sinyalleri, frene ya da gaza basma gibi düzeltici eylemlerin yapılmasını önerir.

Fizyolojik sistemlerin bazı elemanları, iç ortamdaki değişiklikleri *etkilediklerinden* dolayı **effektörler** (**tepki organları**) olarak isimlendirilir. Effektörler, **kontrollü sistemlerdir**, zira onların faaliyetleri, düzenleyici sistemlerden gelen emirler tarafından kontrol edilir. Buna zıt olarak, **düzenleyici sistemler**, bilgileri elde eder, işler ve onları bütünleştirdikten sonra emirleri kontrollü sistemlere gönderir.

Herhangi bir düzenleyici sistemin önemli elemanları, iç ayar noktası ile karşılaştırılan geri bildirim bilgisini sağlayan algılayıcılardır (sensorlar). Algılayıcılardan gelen bilgi nasıl kullanılır?

**Negatif geribildirim**, düzenleyici sistemlerdeki duyusal bilginin en yaygın kullanımıdır. Negatif geribildirim bilgisi, hata sinyali yaratan etkiyi ortadan kaldırmada kullanılır. Sistemi ayar noktasından iterek uzaklaştıran güç her ne olursa olsun, "iptal" edilmelidir. Bizim araba benzetmemizde çok hızlı gidiyorsunuz tanımlaması, bir negatif geribildirim olup sizin gaz pedalından ayağınızı çekip frene basmanıza yol açar.




**40.2 Kontrol, Düzenleme ve Geribildirim** Buradaki sürücünün arabanın hızını ayarlamada kullandığı gibi vücut, homeostasisi sürdürmek için bilgileri ve kontrol mekanizmalarını kullanır.

Negatif geribildirim kadar yaygın olmamasına karşın, fizyolojik sistemlerde aynı zamanda **pozitif geribildirim** de görülür. Pozitif geribildirim, sistemi bir ayar noktasına döndürmekten daha çok, cevabı çoğaltır (ör., ayar noktasından sapmayı *artırır*). Pozitif geribildirimi kullanan düzenleyici sistem örnekleri, idrar çıkarma ve dışkılama gibi vücut boşluklarını boşaltmayı sağlayan cevaplardır. Bir diğer örnek, seksüel davranıştır; bu durumda küçük bir tahrik daha fazla davranışa neden olur ve o davranışlar da daha fazla tahrike yol açar vb. Pozitif geribildirim cevapları, bir sınıra ulaşma ve hızlıca sonlanma eğilimindedir. Doğum süreci, güzel bir örnektir. Rahimdeki kasılmalar, doğum kanalını gerer; bu da bebek doğuncaya kadar kasılmaların daha fazla sayıda ve daha kuvvetli olmasını uyarır; bebek doğunca, kasılmalar durur.

**İleriyi besleme bilgisi**, düzenleyici sistemlerin bir diğer özelliğidir. İleriyi besleme bilgisinin işlevi, ayar noktasını değiştirmektir. Araba sürerken yolda bir geyik görmeniz, ileriyi besleme bilgisinin bir örneğidir; bu bilgi, mesaj olarak bildirilen hız sınırından daha önce gelir ve siz yavaşlarsınız. Yarış startından önce "işaret komutunuzu" işitmeniz, ileriyi besleme bilgidir ve bu bilgi, koşmaya başlamadan önce kalp atış hızınızı yükseltir. İleriyi besleme bilgisi, değişiklik meydana gelmeden önce iç ortamdaki bir değişikliği tahmin eder.

Kontrol ve düzenlemenin bu prensipleri, fizyolojik sistemler hakkındaki düşüncemizi organize etmemize yardım eder. Bir sistemin nasıl çalıştığını anladığımızda, ondan sonra onun nasıl düzenlendiğini sorabiliriz. Bu bölümde incelediğimiz örnek, vücut sıcaklığının düzenlenmesidir. Fakat ilk olarak, tüm fizyolojik sistemlerin genellikle paylaştığı önemli yapısal özellikleri bilmemiz gerekir.

## Hücreler, dokular, organlar ve sistemler, homeostatik ihtiyaçlara hizmet etmek için özelleşmiştir

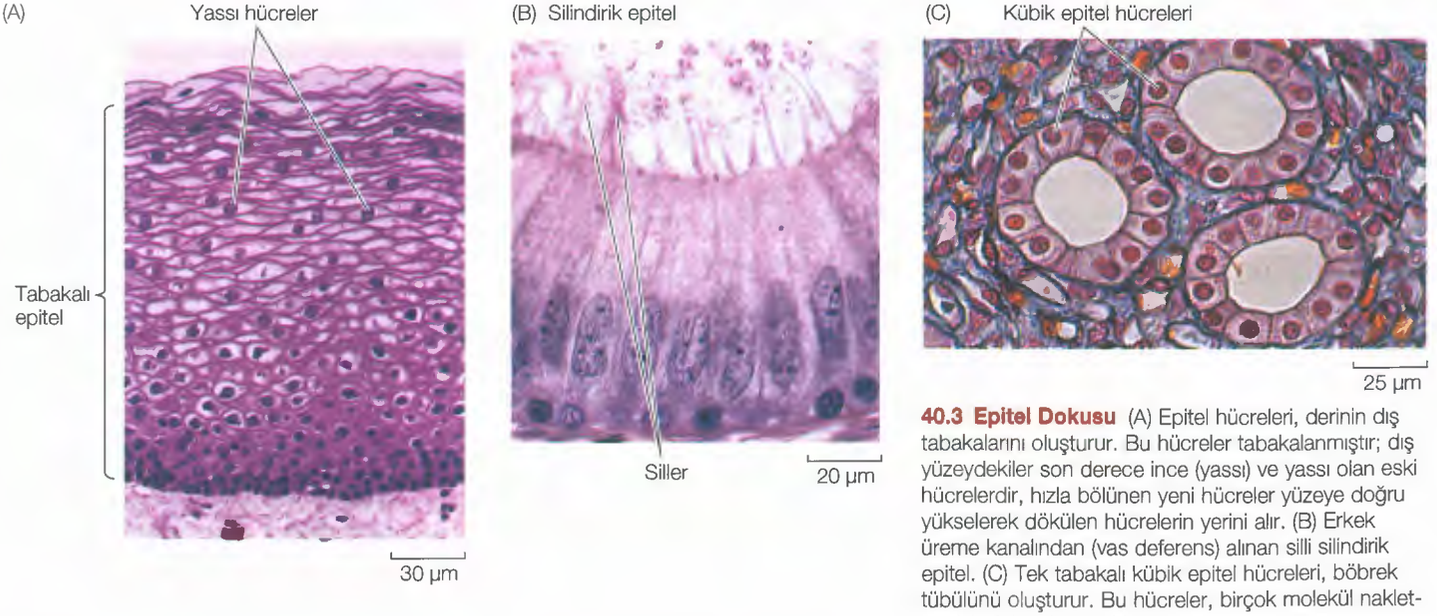
Her bir fizyolojik sistem karaciğer, kalp, akciğerler ve böbrekler gibi farklı organlardan oluşmuştur. Bu organlar **doku** olarak bilinen hücre topluluklarından yapılmıştır. Özelleşmiş birçok hücre tipi mevcut olmasına karşın sadece dört çeşit doku vardır: *epitel*, *kas*, *bağdoku* ve *sinir doku*.

"Doku" kelimesi, genellikle, bir organın parçasını belirtmek için örneğin "akciğer dokusu" ya da "böbrek dokusu" şeklinde kullanılır. Biraz sonra göreceğimiz gibi, bir organ, daima birden fazla doku çeşidinden yapılmıştır.

**EPİTEL DOKUSU** **Epitel dokular**, yoğun olarak paketlenmiş ve birbirlerine sıkıca bağlanmış *epitel hücrelerinden* meydana gelmiş tabakalardır (**Şekil 40.3**). Epitel hücreleri, vücudun dışı ve içi arasındaki sınırları ve vücut kompartımanları arasındaki sınırları yaratır; bu hücreler, kan damarlarını astarlar, çeşitli kanalları ve tübülleri oluştururlar.

Filtrasyon ve taşıma, epitel hücrelerinin önemli işlevleridir; bu hücreler hem bariyerler oluştururlar ve hem de bu engellerin üzerinden taşımacılığı sağlarlar. Onlar, hangi moleküller ve iyonların kan ve doku sıvısı arasında hareket edebileceğini kontrol ederler. Onlar, iyon ve molekülleri epitel zarın bir tarafından diğer tarafına seçici olarak nakledebilir. Sindirim kanalından besin maddelerinin emilmesi ve midenizin içerisine asit salgılanması, örneklerdir. Akciğerlerin içerisindeki ya da derinin yüzeyindeki bazı epitel hücreleri, kendilerinden maddelerin geçmesini kolaylaştırmak üzere son derece incedir (*yassı*).

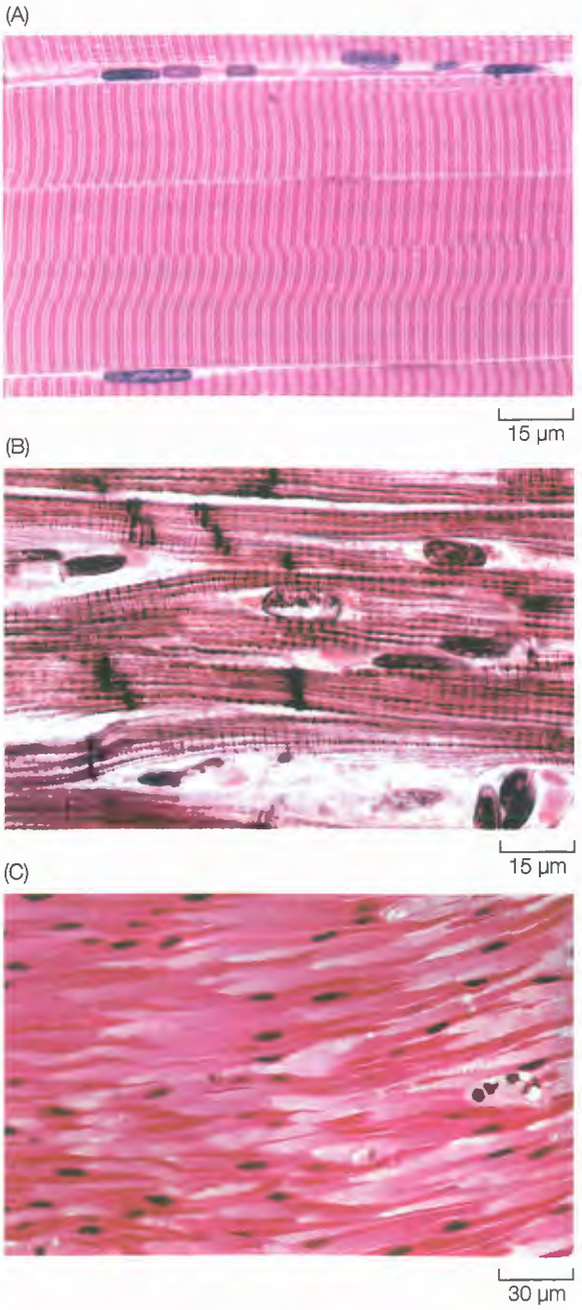
Deri, çok fazla suyla ve yıpranmayla karşılaşan epitel dokudur. Görünüşte, derinin en derin tabakasındaki epitel hücrelerinin bölünme hızı yüksektir; üretilen yeni hücreler, yavaş yavaş derinin yüzeyine ilerler, burada ölürler ve dökülürler. Derinin enine kesiti, en içte yer alan üretken tabakadaki yeni oluşmuş tabakadan yüzeydeki ölü tabakaya kadar yer alan hücre tabakalarını ortaya koyar. Bu görünümünden dolayı deri, tabakalı epitel olarak adlandırılır (bakınız Şekil 40.3A). Buna zıt olarak bağırsak epiteli, tek tabakalı olup basit silindirik epitel adı verilen sıkıca paketlenmiş hücrelerden oluşmuştur. Bağırsağınızın epitel hücreleri, her 5 günde bir değiştirilir; derinizdekiler ise her 1-2 ayda bir yenilenir.




**40.3 Epitel Dokusu** (A) Epitel hücreleri, derinin dış tabakalarını oluşturur. Bu hücreler tabakalanmıştır; dış yüzeydekiler son derece ince (yassı) ve yassı olan eski hücrelerdir, hızla bölünen yeni hücreler yüzeye doğru yükselerek dökülen hücrelerin yerini alır. (B) Erkek üreme kanalından (vas deferens) alınan silli silindirik epitel. (C) Tek tabakalı kübik epitel hücreleri, böbrek tübülünü oluşturur. Bu hücreler, birçok molekül nakletme işlevini yerine getirir.

Epitel hücrelerinin birçok diğer rolleri vardır. Bazıları, hormon, süt, mukus, sindirim enzimleri ve ter salgılar. Diğerleri, maddeleri yüzeyler üzerinde ya da tübüller içerisinde hareket ettiren sillere sahiptir (bakınız Şekil 40.3B). Epitel hücreleri aynı zamanda sinir sistemine bilgi sağlarlar. Örneğin koku ve tat reseptörleri, belirli kimyasalları saptayan epitel hücreleridir.

**KAS DOKUSU** **Kas dokusu,** ince uzun hücrelerden meydana gelmiştir; bu hücreler, kasıldıklarında kuvvet meydana getirir ve harekete yol açar. Kas doku, vücutta en bol olarak bulunan dokudur ve vücutta üretilen enerjinin çoğunu kullanır. Kas hücrelerinin hepsi, aktin ve miyozin adı verilen uzun protein polimerler içerir; bunlar etkileşime girerek kas hücrelerinin kasılmasına ve kuvvet uygulamasına yol açar. Kas dokusunun üç tipi vardır (**Şekil 40.4**).




- **İskelet kasları** (büyük çoğunluğu kemiklere tutunduğundan bu isim verilmiştir), hareketten ve yüz ifadeleri, titreme ve nefes alıp verme gibi diğer vücut hareketlerinden sorumludurlar.
- **Kalp kası** kalbi meydana getirir; kalp atışından ve kanın pompalanmasından sorumludur. Bireysel kalp kası hücreleri, dallanmıştır; bu dalların iç içe girerek kenetlenmesi, kalp kasına yapısal dayanıklılık verir.
- **Düz kas** bağırsak, idrar kesesi ve kan damarları gibi içi boş birçok iç organda istemsiz kuvvet meydana getirilmesinden sorumludur.

İskelet kasları, Bölüm 48.1'de ayrıntılı olarak tanımlanacağı gibi, hem istemli hem de istemsiz olarak kontrol edilir. Kalp kası ve düz kaslar, istemsiz olarak kontrol edilirler; bu kaslar, fizyolojik düzenleyici sistemler tarafından kontrol edilirler.

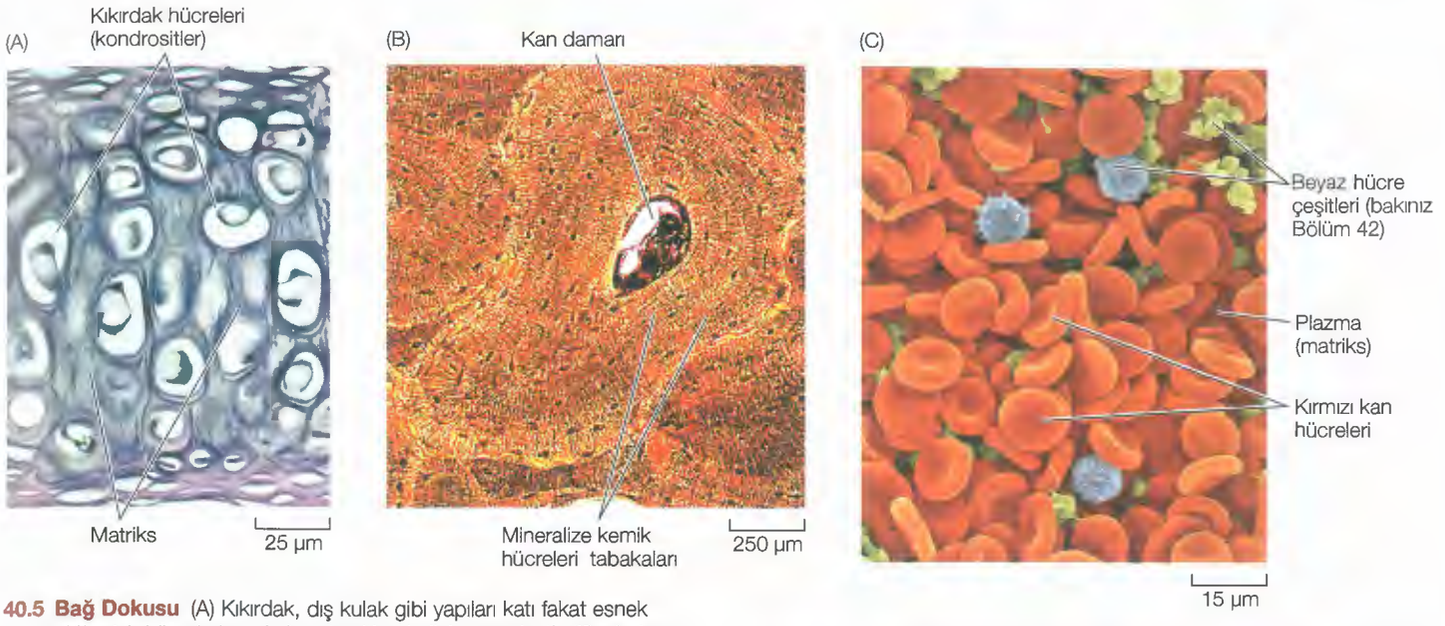
**BAĞ DOKUSU** Sıkıca paketlenmiş olan epitel ve kas dokularının aksine **bağ dokusu,** kendi hücrelerinin salgıladığı *hücre dışı matriks* içerisinde gömülü durumda olan genellikle dağınık olarak yer alan hücre populasyonundan oluşmuştur (**Şekil 40.5**). Matriksin kompozisyonu ve özellikleri, bağ dokusu tipleri arasında farklılık gösterir.

Protein lifler, bağ doku hücrelerinin hücre dışı matrikslerinin önemli elemanlarıdır. Hücre dışı matriksteki baskın protein *kollajen*dir (bakınız Şekil 5.25); kollajen, toplam vücut proteininin yaklaşık %25'ini oluşturur. Kollajen lifler, kuvvetlidir ve gerilmeye karşı dayanıklıdır; deriye dayanıklılık verdiği gibi hem kemikler arasındaki ve hem de kemikler ile kaslar arasındaki bağlantılara dayanıklılık verir. Lifler, organlar için ağ şeklinde iskelet oluşturur ve onlara biçim ve yapısal dayanıklılık kazandırır.

*Elastin*, bağ dokunun hücre dışı matriksinde bulunan protein liflerin bir başka tipidir. Böyle isimlendirilmiş olmasının nedeni, bu liflerin dinlenme durumundaki uzunluklarının birkaç katı uzunluğa kadar gerilebilmeleri ve tekrar eski durumlarına dönebilmeleridir. Elastinden oluşmuş olan lifler, akciğerlerin ve büyük atardamarların duvarları gibi düzenli olarak gerilen dokularda çok bol olarak bulunur.

Kıkırdak ve kemik, sert yapısal destek sağlayan bağ dokularıdır. *Kıkırdakta* kollajen liflerin oluşturduğu ağ, protein-karbonhidrat kompleksinden oluşmuş esnek bir matriks içerisine gömülüdür ve bu matriks içerisinde *kondrosit* adı verilen özel hücre tipi yer alır. Omurgalıların eklemlerine yer alan kıkırdak, baskıya karşı dayanıklıdır. Esnek olduğundan, dış kulak ve burun gibi esnek yapılar için yapısal destek sağlar. *Kemikteki* hücre dışı matriks de aynı zamanda çok miktarda kollajen lif içeriri; fakat hücre dışı matriks kalsiyum fosfatın biriktirilmesiyle serleştirilmiştir. Kıkırdak ve kemiği daha ayrıntılı olarak Bölüm 48.3'de tartışacağız.

**40.4 Kas Hücreleri Protein Filamentler İçerir** İki özgül proteinin –aktin ve miyozin- filamentleri, etkileşerek kasılmaya yol açar ve kas dokusunda kuvvet yaratır. (A) Aktin ve miyozin filamentlerin düzenli dizilimleri, iskelet kasının çizgili görünmesine neden olur. (B) kalp kasının bireysel hücreleri, dallanır ve yapısal olarak kuvvetli bir örgü oluşturur. (C) Düz kasın aktin ve miyozin filamentleri, düzenli olarak dizilmemiştir; onun için çizgili görünüme sahip değildir.




**40.5 Bağ Dokusu** (A) Kıkırdak, dış kulak gibi yapıları katı fakat esnek yapar. Kıkırdak hücreleri ya da kondrositler, kollajen ve elastin lifler bakımından zengin hücre dışı matriks salgılar. Bu mikrografta, elastik lifler koyu mavi olarak görünmektedir. (B) Kemik, omurgalı iskeletinin mineralce zengin bağ dokusudur. (C) Kan, bağ dokular arasında özgün bir dokudur; bir hücre dışı matriks olan plazma içerisinde yüzen kan hücrelerinden oluşur.

*Yağ* hücreleri, yağ depolayan gevşek bağ dokuyu oluşturur. Yağ doku, ya da "yağ" depolanmış enerjinin ana kaynağıdır. Yağ doku, aynı zamanda organlar için yastık oluşturur (tamponlar); ve derinin altındaki yağ doku tabakaları, ısı kaybına karşı bir bariyer oluşturabilir.

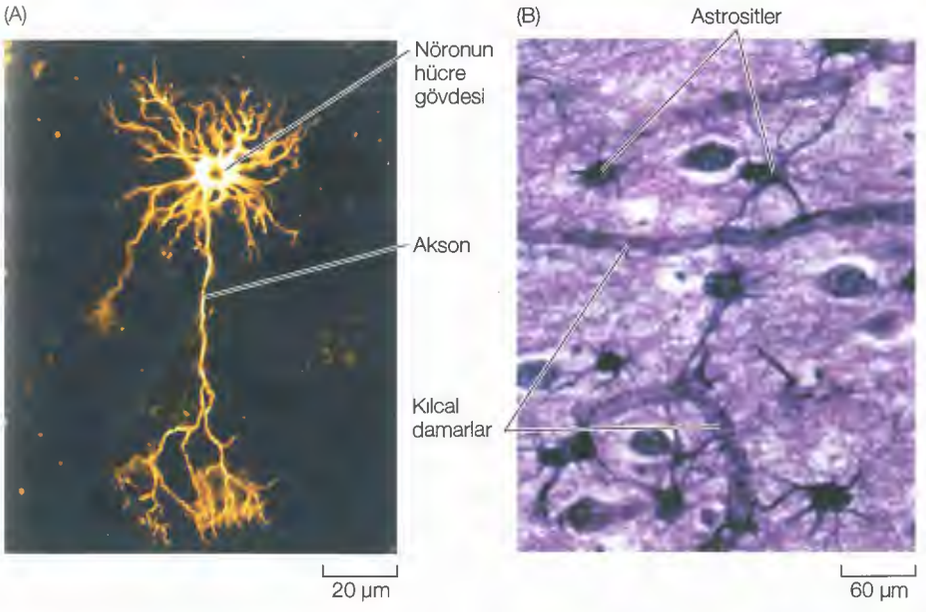
*Kan*, hücreleri kan *plazması* adı verilen sıvı olan hücre dışı matriks içerisinde dağınık olarak yer alan hücrelerden oluşmuş bir bağ dokusudur. Bölüm 42.1'de kanın hücresel elemanları ve birçok proteini verilmiştir; Bölüm 50.4'de kanı tekrar tartışacağız.

**SİNİR DOKUSU Sinir dokusunda** bulunan iki temel hücre tipi, *nöronlar* ve *glia hücreleridir* (**Şekil 40.6**). Nöronlar çeşitli biçimlere ve büyüklüklere girebilir; tüm nöronlar, elektrik sinyalleri olarak bilgi kodlar. Bu sinyaller, diğer nöronlarla, kas hücreleriyle ya da salgı hücreleriyle iletişim kurmuş olan *akson* denen uzun uzantı boyunca ilerleyebilir; bu uzantılardan *nörotransmitter* adı verilen kimyasal maddeler salınır. Nöronlar, çoğu organ sisteminin aktivitesini kontrol eder. Glia hücreleri, elektriksel sinyaller üretip iletmez; fakat bu hücreler, nöronları çeşitli şekillerde destekler. Sinir sisteminde, nöronlardan daha fazla sayıda glia hücresi vardır.

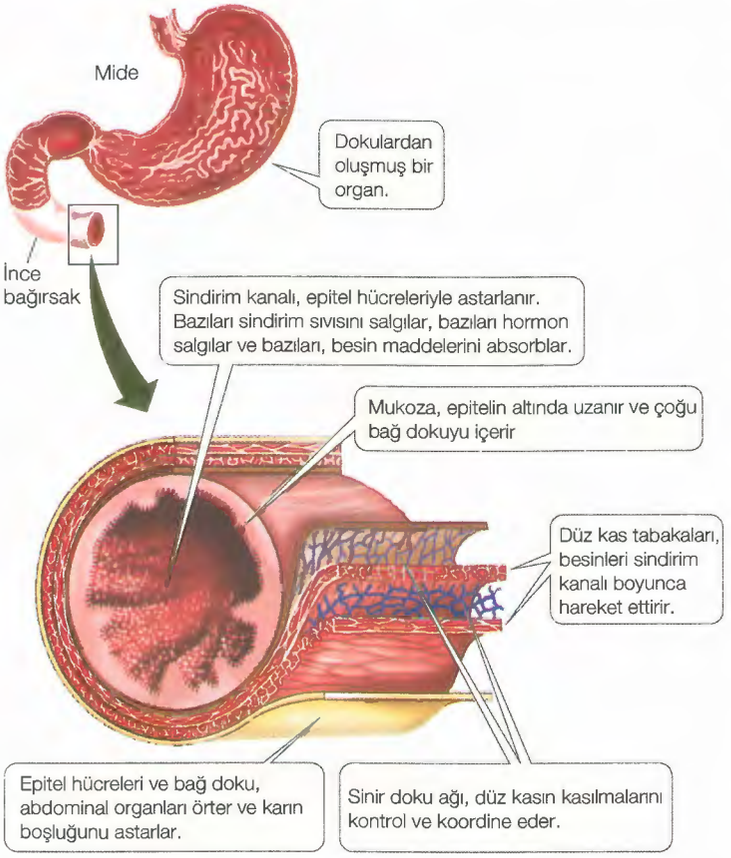
Bölümler 45, 46 ve 47'de sinir dokunun büyüleyici birçok özelliği ayrıntılı olarak verilecektir.

## Organlar birçok dokudan oluşur

**Organlar**, birden fazla doku içerir; çoğu organ dört dokunun hepsini içerir (**Şekil 40.7**). Bağırsağın duvarı, iyi bir örnektir. Bağırsağın iç yüzeyi, silindirik epitel hücrelerinin oluşturduğu tabakayla astarlanmıştır. Farklı epitel hücreleri, mukus, enzim ya da mide asidi salgılar. Epitel astarın altında bağ dokusu yer alır. Bu bağ doku içerisinde kan damarları, nöronlar ve bezler (salgı epiteli hücrelerinden oluşan küme) bulunur. Düz kas dokusu




**40.6 Sinir Dokusu Nöronları ve Glia Hücrelerini İçerir** (A) Bu insan nöronu, bir hücre gövdesi, diğer nöronlardan gelen bilgileri alan bir takım uzantılar ve diğer hücrelere bilgileri gönderen bir tane uzun aksondan meydana gelmiştir. (B) İnsan beyin dokusundan alınan bu kesit, glia hücresinin bir çeşidi olan astrositleri göstermektedir. Glia hücreleri, nöronlar için destek ve koruma sağlar, bunlar arasında beyni, kan dolaşımında yer alan birçok kimyasaldan koruyan bariyeri oluşturmak da yer alır.




**40.7 Dokular Organları Oluşturur** Çoğu organ, dört doku çeşidinin bir tanesinden daha fazlasını içerir. İnsan sindirim sisteminin mide ve ince bağırsak gibi organları, dört dokunun tümünü içerir.

tabakaları, bağırsağın kasılarak besinlerin sindirim sıvılarıyla karıştırılmasını sağlar. Kas tabakaları arasındaki nöronların oluşturduğu ağ, bu hareketleri kontrol eder.

Bireysel bir organ, ekseriyetle, bir **organ sisteminin** parçasıdır; organ sistemi, belirli bir işlevi gerçekleştirmek için birlikte çalışan organ grubudur. Örneğin, mide ve ince bağırsak sindirim sisteminin kısımlarıdır. Sindirim sistemi, Bölüm 51'in konusudur.

## 40.1 ÖZET

**İç ortam, kompleks bir hayvanı meydana getiren tüm hücrelerin ihtiyacını sağlar. Organlar ve organ sistemleri, iç ortamın kompozisyonunu kontrol eder. Organ ve organ sistemlerinin aktiviteleri, iç ortamın homeostasisini sürdürmek için düzenlenir.**

- Negatif ve pozitif geribildirim kontrol mekanizmaları arasındaki farklılığı açıklayınız. **Bakınız ss. 834-835 ve Şekil 40.2**
- Hayvanlarda bulunan dört çeşit dokunun her birinin ana işlevini tanımlayınız. **Bakınız ss. 834-835 ve Şekil 40.3-40.7**

Daha sonraki bölümlerde, yukarıda bahsedilen organ sistemlerinin her biri ayrıntılı olarak incelenecektir. Bu bölümün geri kalan kısmında, iç ortamın önemli değişkenlerinden biri olan sıcaklık örnek olarak ele alınarak, homeostasisin mekanizmaları üzerine odaklanılmıştır.

# 40.2 Sıcaklık Canlı Sistemleri Nasıl Etkiler?

Dünya'nın yüzeyindeki sıcaklık, Yellowstone Ulusal Parkının kaynayan sıcak su kaynaklarındakinden sıcaklığın -80°C'nin altına düşebildiği Antarktika'nın iç kesimlerine doğru aşırı derecede değişir. Bununla birlikte hücreler, sadece dar bir sıcaklık aralığında işlev görebilir. Eğer hücreler 0°C'nin altına soğuyacak olursa, buz kristalleri oluşur ve hücre yapıları zarar görür. Bazı hayvanlar, donmaya karşı kendilerini dayanıklı kılmaya yarayan adaptasyonlara sahiptir; örneğin bu hayvanlar kanlarında antifriz moleküllerine sahiptir. Diğerleri, donmuşken yaşamlarını sürdürebilir. Ancak, hücrelerin hayatta kalması için genellikle 0°C'nin üstünde sıcaklığa sahip olmaları gerekir.

Çoğu hücrenin yaşamını sürdürebilmesi için en üst sıcaklık sınırı, 45°C civarındadır (gerçi bazı özelleşmiş algler, 70°C sıcaklığa sahip su kaynaklarında gelişebilir, ve bazı Archaea üyeleri 100°C sıcaklığa sahip sularda yaşayabilir). Sıcaklık 40°C'den yukarıya doğru yükselmeye başladığında genellikle proteinler denatüre olur ve işlevlerini kaybederler. Onun için, hücresel fonksiyonların çoğu, 0°C ile 70°C sıcaklık aralığında sınırlanmıştır; bunlar, yaklaşık olarak, yaşam için termal sınırlardır. Bununla birlikte her tür, ekseriyetle çok daha dar sınırlara sahiptir. Havyalar, çevresel koşullara rağmen bu sınırlar içerisinde kalmak için, termoregülasyonla ilgili adaptasyonlar geliştirmiştir, bu adaptasyonlar hayvanlara, kendi yayılış aralıklarını saptayan belirli sıcaklık toleranslarını verir. İklimdeki küresel ısınmada olabileceği gibi, ortamlar hızla değiştiğinde hayvanlar, kendilerini kendi sıcaklık toleranslarını aşan durumlar içerisinde bulabilirler.

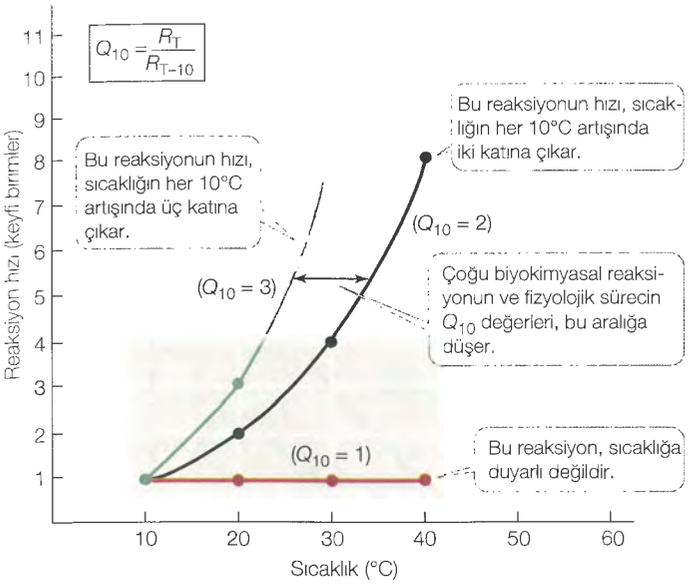
## $Q_{10}$ sıcaklık duyarlılığının bir ölçüsüdür

Doku içerisindeki sıcaklık 0°C ile 40°C arasında değişse bile, hayvanlar için sorunlar yaratır. Çoğu fizyolojik süreç, kendilerini oluşturan biyokimyasal reaksiyonlar gibi sıcaklığa duyarlıdır ve yüksek sıcaklıklarda daha hızlı ilerler (bakınız Şekil 8.21). Bir reaksiyonun ya da sürecin sıcaklık duyarlılığı, $Q_{10}$ terimi ile tanımlanır; $Q_{10}$, bir sürecin ya da bir reaksiyonun belirli bir sıcaklıkta hızının, $R_T$, 10°C sıcaklıktaki hızına, $R_{T\text{-}10}$, bölünmesiyle hesaplanır:

$$Q_{10} = \frac{R_T}{R_{T-10}}$$

$Q_{10}$, basit bir enzimatik reaksiyon için ya da kompleks bir fizyolojik süreç için, oksijen tüketim hızı şeklinde ölçülebilir. Eğer bir reaksiyon ya da süreç, sıcaklık-duyarlı değilse onun $Q_{10}$ değeri 1'dir. Biyolojik $Q_{10}$ değerlerinin çoğu 2 ile 3 arasındadır. $Q_{10}$ değerinin 2 olması, sıcaklık 10°C'ye çıkarıldığında reaksiyon hızının 2 katına çıktığını ifade etmektedir; $Q_{10}$ değerinin 3 olması ise sıcaklık 10°C'ye çıkarıldığında reaksiyon hızının 3 kat arttığına işaret etmektedir (**Şekil 40.8**).

Bir hayvanın metabolizmasını oluşturan biyokimyasal reaksiyonların tümü aynı $Q_{10}$ değerine sahip olmadığından dolayı vücut sıcaklığındaki değişiklikler, hayvanın fizyoloji-




**40.8 $Q_{10}$ ve Reaksiyon Hızı** Bir reaksiyonun ya da sürecin daha büyük $Q_{10}$ değeri, sıcaklıktaki bir artışa cevapta onun hızı daha hızlı yükselir.

sini bozabilir. Bu biyokimyasal reaksiyonlar, karmaşık bir ağ içerisinde birbirine bağlanır. Bir reaksiyonun ürünleri, başka reaksiyonların reaktantlarıdır. Farklı reaksiyonlar farklı $Q_{10}$ değerlerine sahip olduğundan, doku sıcaklığındaki değişiklikler, bazı reaksiyonların hızını diğerlerininkinden daha fazla değiştirecek ve tüm ağı bozacaktır. Homeostasisi sürdürmek için, organizmalar, vücut sıcaklığındaki değişiklikleri gidermeli ya da önlemelidir.

### Hayvanlar mevsimsel sıcaklıklara uyum sağlar

Bazı hayvanların (özellikle sucul hayvanların) vücut sıcaklığı, çevre sıcaklığına bağlıdır. Örneğin, bir göldeki balığın vücut sıcaklığı su sıcaklığıyla aynıdır; su sıcaklığı, kış mevsimindeki 4°C'den yaz mevsimindeki 24°C'ye kadar değişir. Eğer biz o balığı yaz mevsiminde laboratuvara getirip farklı sıcaklıklarda metabolizmasını ölçersek, $Q_{10}$ ilişkisini ortaya koyarız ve balığın kış mevsiminde gölde olduğunda metabolik hızının ne olduğunu tahmin edebiliriz. Bununla birlikte, Eğer biz o balığı kış mevsiminde laboratuvara getirip kış göl suyu sıcaklığında metabolizmasını ölçersek, metabolik hızın bizim tahmin ettiğimizden çok daha yüksek olduğunu buluruz. Balık kış sıcaklıklarında aktivitesini sürdürebilmesi için balığın biyokimyası ve fizyolojisi, su sıcaklığındaki mevsimsel değişikliğe *alışmıştır*. Örneğin, balık farklı sıcaklık optimumlarına sahip izozimleri ifade edebilir. Alışma yeteneği, metabolik fonksiyonların, sıcaklıktaki uzun-süreli değişikliklere karşı olan duyarlılığın kısa-süreli değişikliklerdekinden daha az olması demektir.

## 40.2 ÖZET

**Hücreler sadece dar bir sıcaklık aralığında yaşamlarını sürdürebilir; fakat, bu aralıktaki değişiklikler bile yıkıcı olabilir. Çünkü farklı fizyolojik süreçler, farklı sıcaklık duyarlıklarına sahiptir.**

- Fizyolojik bir süreç için $Q_{10}$=2.5 eğrisini çiziniz. **Bakınız s. 838 ve Şekil 40.8**
- Vücut sıcaklığındaki bir değişikliğin fizyolojik süreçleri nasıl bozduğunu açıklayınız. ana işlevini tanımlayınız. **Bakınız ss. 838-839**

Hayvanların, çevrelerinin sıcaklığından nasıl etkilendiklerini gördük. Şimdi, hayvanlara vücut sıcaklıklarını düzenleme ve kontrol etme izni veren adaptasyonlara göz atalım.

## 40.3 Hayvanlar Çevreyle Isı Alışverişlerini Nasıl Değiştirir?

Birçoğumuz, kendi vücut sıcaklığımızla bir karşılaştırma yaparak hayvanların ya "soğuk-kanlı" ya da "sıcak-kanlı" olduğunu düşünürüz; ve memelileri ve kuşları diğer hayvanlardan ayrı tutarız. Kış uykusuna yatan (hibernasyon) memelilerin vücutlarının soğuduğunu ve birçok sürüngen ve böceğin aktif oldukları zaman oldukça sıcak olabildiklerini anladığımızda, bu basit sınıflandırma bozulur. Fizyologlar bazen, hayvanları, vücut sıcaklıklarının sabit (homeoterm olanlar) ya da değişken (poikiloterm olanlar) olup olmadığına göre sınıflandırır. Fakat, bir derin-deniz balığı, sabit vücut sıcaklığına sahiptir. Bu balık memelilerle birlikte mi sınıflandırılmalıdır?

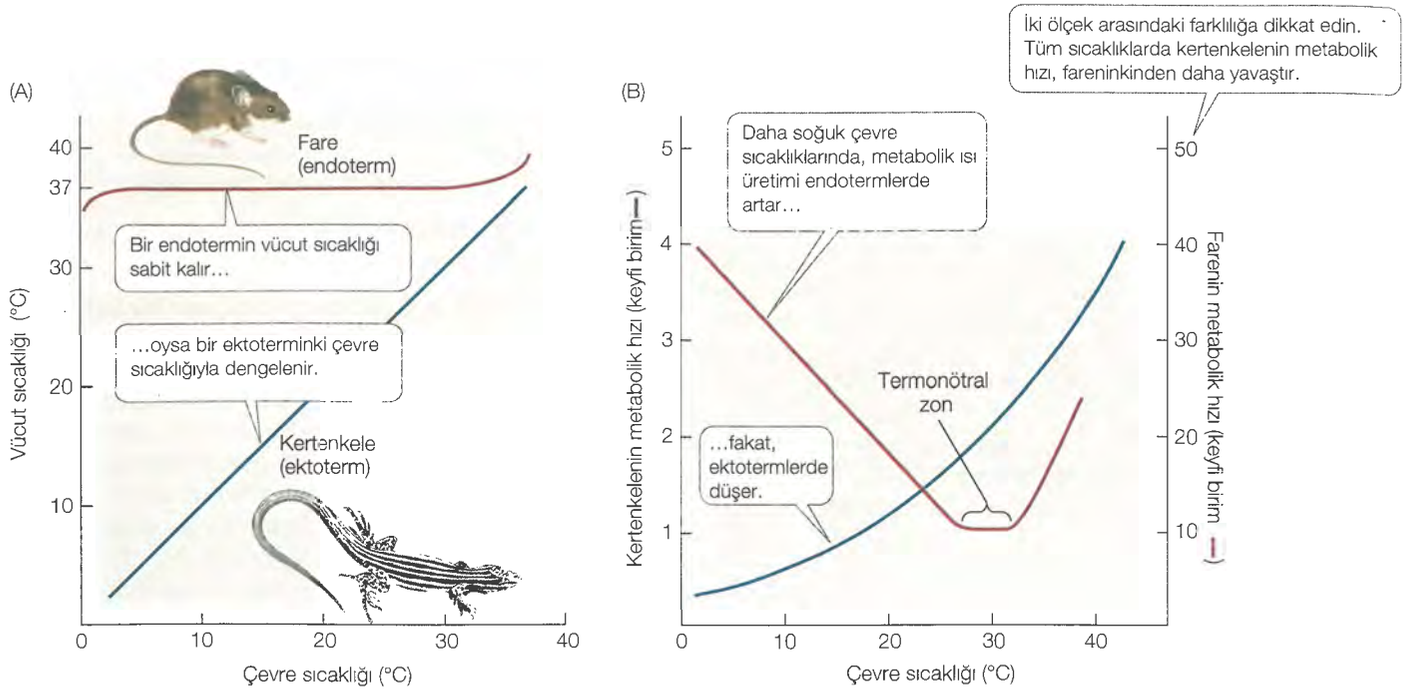
Böyle gerçekçi olmayan sonuçlardan kaçınan termal sınıflandırma sisteminde, hayvanın vücut sıcaklığını ağırlıklı olarak belirleyen ısının kaynağı esas alınır. **Ektotermler,** vücut sıcaklıkları büyük ölçüde dış kaynaklı ısıyla belirlenen hayvanlardır. **Endotermler**, metabolik olarak ısı üretmek suretiyle ya da ısı kaybına yol açan aktif mekanizmaları kullanmak suretiyle vücut sıcaklıklarını düzenlerler.

Memeliler ve kuşlar, zamanlarının çoğunda endotermdirler; diğer hayvanlar ise zamanlarının çoğunda ektotermdir. Homeoterm/poikiloterm sınıflandırması gibi, endoterm/ektoterm gruplaması da mükemmel değildir. Onun için üçüncü bir kategoriye sahibiz; **heteroterm** bir hayvan, bazen endoterm gibi bazen de ektoterm gibi davranır. Örneğin hibernasyon geçiren bir memeli, yaz mevsiminde mükemmel bir endotermdir; fakat, kış mevsiminde hibernasyon sırasında vücut içindeki ısı üretimi düşer ve bir ektoterm gibi davranır. Bazı ektotermler, zaman zaman vücut içerisinde ısı üretebilir ve endotermler gibi davranırlar.

### Endotermler metabolik olarak ısı üretir

Bölüm 8.1'de biyolojik sistemlerde enerji transferinin her zaman nasıl randımansız olduğu açıklanmıştır. Enerjinin her transferinde —besin moleküllerinden ATP'ye, ATP'den biyolojik bir işe— enerjinin bir kısmı ısı olarak kaybedilir. Bu, hem ektotermler hem de endotermler için doğrudur; öyleyse neden endotermler daha fazla ısı üretirler? Yanıt, endotermlerin hücrelerinin enerji kullanımında ektotermlerin hücrelerine göre daha az verimli olmalarıdır.

Dinlenmekte olan bir endotermde enerjinin çoğu, iyonları zarlardan pompalamak için harcanır. $K^+$, hücre içerisinde baskın durumda olan pozitif yüklü iyondur; $Na^+$ ise hücre dışındaki baskın pozitif yüklü iyondur. Hücre zarlarının izin verdiği ölçüde, bu iyonlar konsantrasyon gradientleri yönünde difüzyon yaparlar. Hücrenin iç ve dış kısımlarında bu iyonların uygun konsantrasyonlarını korumak için, bu iyonlar geriye "yokuş yukarı" nakledilmelidir; bu olay, enerji harcamayı gerektirir. Bu durum hem ektotermler için hem de endotermler için geçerli olmakla birlikte, endotermlerin hücreleri ekto-




**40.9 Ektotermler ve Endotermler Ortam Sıcaklıklarına Farklı Şekilde Tepki Verir** (A) Yaklaşık olarak aynı vücut büyüklüğüne sahip olan (burada bir kertenkele ve bir fare) bir ektoterm ve bir endoterm aynı ortam sıcaklığında bulunduklarında farklı vücut sıcaklıklarına sahiptirler. (B) Kertenkele ve farenin metabolik hızları, sıcaklığın soğutulmasına birbirine zıt olacak şekilde tepki verir. (Belirli bir noktadan sonra, ısıyı terleyerek ya da soluyarak defetmek için metabolik enerji gerektiğinden farenin metabolik hızı, daha yüksek sıcaklıklarda tekrar yükselir.)

termlerdekine göre daha fazla iyon "sızdırma" eğilimindedir. Böylece endotermler, iyon konsantrasyon gradientlerini korumak için ektotermlerdekine göre daha fazla enerji harcamaları gerekir (ve böylece daha fazla ısı salınır). Bu, bir koşu bandında koşmaya benzer: koşu bandı hızlandıkça (iyonların sızmasına analog), aynı pozisyonu sürdürmeniz için daha hızlı koşmanız gerekir (iyonların pompalanmasına analog).

İyon kanallarında bir kusura ya da sızıntıya neden olan bir mutasyonun, endoterminin evrimsel olarak ortaya çıkmasına yol açmış olabileceği şeklinde bir spekülasyon yapabiliriz. Küçük vücutlu bir ektotermdeki böyle bir mutasyon, güneş battıktan sonra bu ektotermik hayvanın uzun süre aktif kalmasına izin verecek yeterli miktarda ısı üretimini desteklemiş olabilir. Böylece, ilk ortaya çıkmış olan endotermler için ekolojik fırsatların tümüyle yeni olduğu nokturnal dünya açılmış oldu; bunlardan biri, benzer vücut büyüklüğüne sahip ektotermlerdekinden daha az rekabetin varlığıydı. Endotermler ve ektotermler arasındaki büyük farklılıklar, onların dinlenme halindeki metabolik hızlarında –yani, dinlendiklerinde vücutlarında harcanan tüm enerjinin toplamı- ve çevre sıcaklığındaki değişikliklere verdikleri cevaplarında yer almaktadır.

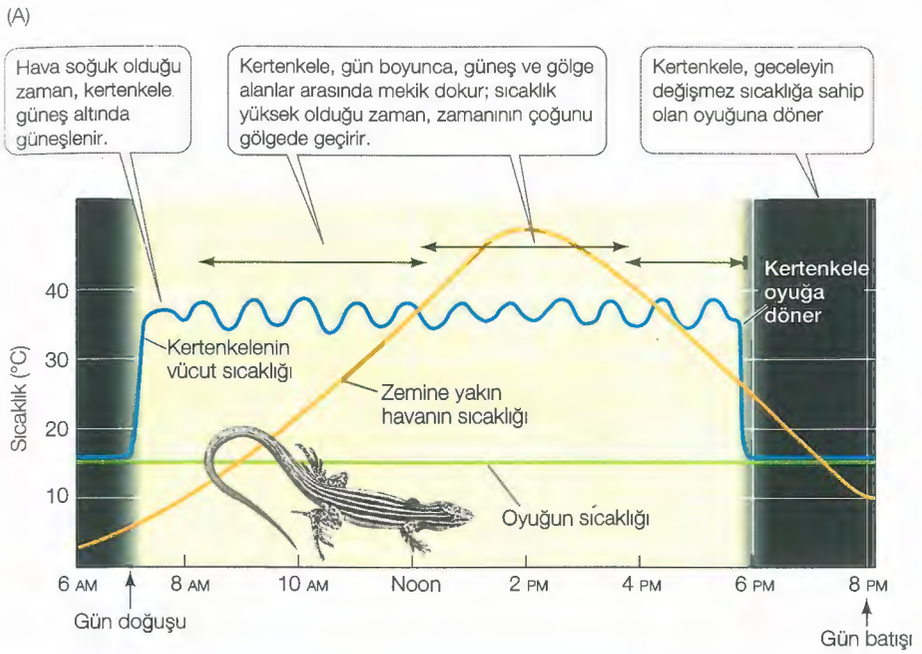
## Ektotermler ve endotermler, sıcaklıktaki değişikliklere farklı şekilde cevap verir

Şimdi, benzer vücut büyüklüğüne sahip iki hayvanı, yani bir kertenkele (bir ektoterm) ve bir fareyi (endoterm), sıcaklıktaki değişikliklere nasıl cevap verdiklerini karşılaştıralım. Bu amaçla, her bir hayvanı kapalı bir odacık içerisine koyup bu odacığın sıcaklığını 37°C'den 0°C'ye değiştirip hayvanın vücut sıcaklığını ve metabolik hızını ölçeriz.

Kertenkelenin vücut sıcaklığı, odacığın sıcaklığıyla eşitlenir; oysa farenin vücut sıcaklığı, kararlı kalır (**Şekil 40.9A**). Kertenkelenin metabolik hızı (zaten fareninkinden çok daha düşüktür), sıcaklık düştükçe azalır (**Şekil 40.9B**). Buna zıt olarak, farenin metabolik hızı, odacığın sıcaklığı 25°C'nin altına düştüğünde artar. Farenin metabolizmasındaki bu artış, vücut sıcaklığının düşmesini önlemeye yetecek kadar ısı üretir. Başka bir değişle, fare, metabolik hızındaki artış sayesinde kendi vücut sıcaklığını düzenleyebilir; kertenkele, bunu yapamaz.

Bu deney, bizi, ektotermlerin vücut sıcaklıklarını düzenleyemeyecekleri sonucuna götürebilir; fakat, doğada kertenkeleler üzerine yapılmış olan gözlemler bu kararı desteklemez. Laboratuvardakinin aksine doğada kertenkelenin vücut sıcaklığı, bazen çevre sıcaklığından önemli ölçüde farklıdır. Kertenkelelerin yaşadıkları yerler olan çöl habitatı, birkaç saat içerisinde 40°C'lik dalgalanma gösterebilir. Bununla birlikte, kertenkeleler günlük faaliyetler sırasında, çevreyle ısı alışverişini değiştiren davranışlar sergilemek suretiyle vücut sıcaklığının oldukça kararlı kalmasını sağlamaktadır (**Şekil 40.10A**). Onun davranışsal stratejileri arasında, zamanını oyuklarda geçirme, güneşlenme, gölge arama, bitkiler üzerine tırmanma ve güneşe göre konumunu değiştirme yer alır. Kertenkele, vücut sıcaklığını oldukça iyi bir şekilde düzenlerken, vücut içerisindeki metabolik ısı üretiminden daha ziyade davranış mekanizmalarını kullanmaktadır.

Davranışa dayalı termoregülasyon, ektotermlerin özel alanı değildir (**Şekil 40.10B**). Endotermler, ekseriyetle, mümkün olan en rahat termal ortamı seçerler. Alan denememizde ektotermlerin sergilemiş olduklarına benzer şekilde, endotermler de vücutlarının duruşunu (postür) ve güneşe yönelimlerini değiştirebilirler, gölgeli ve güneşli alanlar arasında gidip gelebilirler, havanın durgun ve esintili olduğu yerler arasında




(B) *Loxodonta africana*



(C) *Maccaca fuscata*



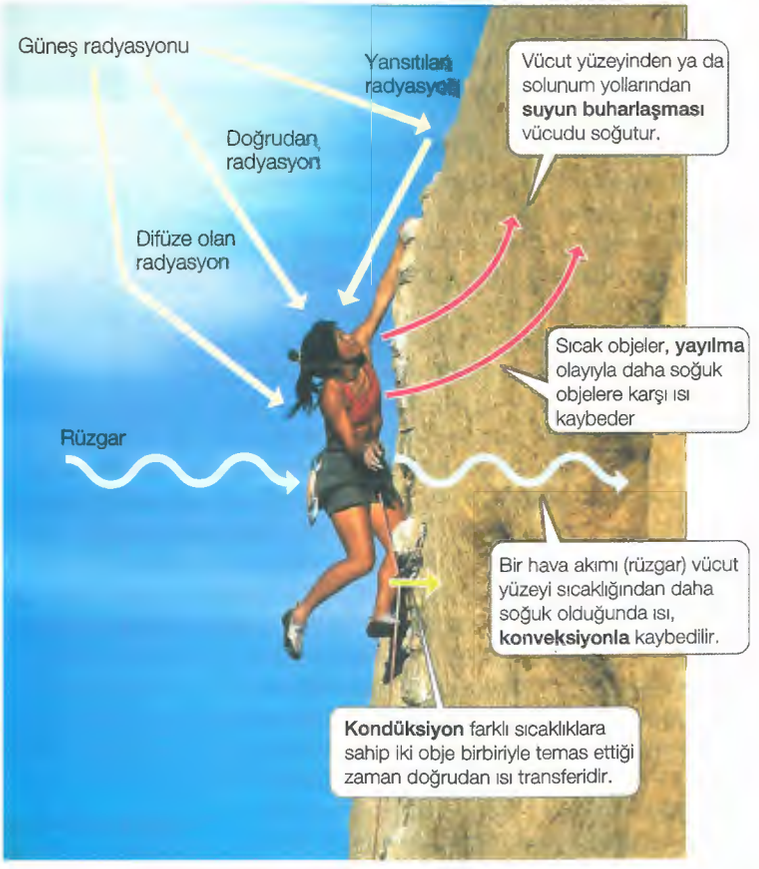
**40.10 Vücut Sıcaklığını Düzenlemek İçin Davranışı Kullanmak** (A) Bir kertenkelenin (bir ektoterm) vücut sıcaklığı, ortam ısısına bağlıdır; fakat kertenkele, bulunduğu çevrede bir yerden bir başka bir yere giderek sıcaklığı düzenleyebilir. (B) Afrika savanalarında hava sıcaklığı arttığı zaman, fil (bir endoterm) suyla kendini yıkayarak termoregülasyon yapabilir. (C) Japon makakları sosyal primatlardır ve ısınmak için bir araya toplanırlar.

hareket edebilirler. Sıcaklık düzenlenmesiyle ilgili daha karmaşık davranış örnekleri arasında yuva yapımı ve bir araya toplanma gibi sosyal davranışlar yer alır. İnsanlar giysilerini giyerler ya da çıkarırlar ve fosil yakıtları yakmak suretiyle ürettikleri enerjiyi binaları ısıtmada ya da soğutmada kullanırlar.

### Enerji bütçeleri, vücut sıcaklığını düzenlemek için adaptasyonları yansıtır

Hem ektotermler ve hem de endotermler, kendi vücutları ve çevre arasındaki ısı alışverişinin dört yolunu değiştirmek suretiyle vücut sıcaklıklarını etkileyebilirler (**Şekil 40.11**):

- **Yayılma:** Isı, daha sıcak olan bir cisimden daha soğuk olana infrared radyasyonun değiş-tokuşuyla transfer edilir (bir ateşin önünü oturduğunuzda hissettiğiniz şey).
- **Konveksiyon:** Ortam bir yüzeyin üzerinden akarken çevredeki hava ya da su gibi ortama ısı transferidir (rüzgarla soğutma faktörü).
- **Kondüksiyon:** Farklı sıcaklıkta iki nesne birbiriyle temas haline geldiğinde ısı, doğrudan transfer edilir (burkulmuş bileğinize buz konduğunu düşünün)
- **Buharlaşma:** Bir yüzeydeki su buharlaştığı zaman gerçekleşen yüzeyden ısı transferi (terleme etkisi).




**40.11 Hayvanlar Çevreleriyle Isı Alışverişi Yapar** Bir hayvanın vücut sıcaklığı, içsel ısı üretimi ve çevreyle ısı alışverişinin dört yolu olan yayılma, konveksiyon, kondüksiyon ve buharlaşma arasındaki dengeyle belirlenir.

Isı üretiminin ve ısı alışverişinin toplam bilançosu, **enerji bütçesi** olarak ifade edilebilir; bu basit olarak, eğer bir hayvanın vücut sıcaklığı sabit tutuluyorsa, hayvana giren ısının hayvanı terk eden ısıya eşit olması gerektiği mantığına dayanmaktadır. Gelen ısının kaynağı genellikle metabolizma ve güneşin yaydığı ısıdır ($R_{abs}$, radyasyondan absorblanan). Isı, vücudu yukarıda sıralanan dört mekanizma ile terk eder: yayılma ($R_{out}$), konveksiyon, kondüksiyon ve buharlaşma. Enerji bütçesi, aşağıdaki formu alır:

$$\underbrace{\text{sıcak}_{in}}_{\text{metabolizma} + R_{abs}} = \underbrace{\text{sıcak}_{out}}_{R_{out} + \text{konveksiyon} + \text{kondüksiyon} + \text{buharlaşma}}$$

Çok sıcak bir ortamı tecrübe eden herhangi bir kimse, aynı zamanda, vücuda konveksiyon yoluyla (ör. sıcak çöl rüzgarı) ve kondüksiyonla (ör. sıcak araba koltuğu) ısı *girebildiğini* bilir. O halde, bu faktörlerin değerleri, enerji bütçesi denkleminde negatif olur.

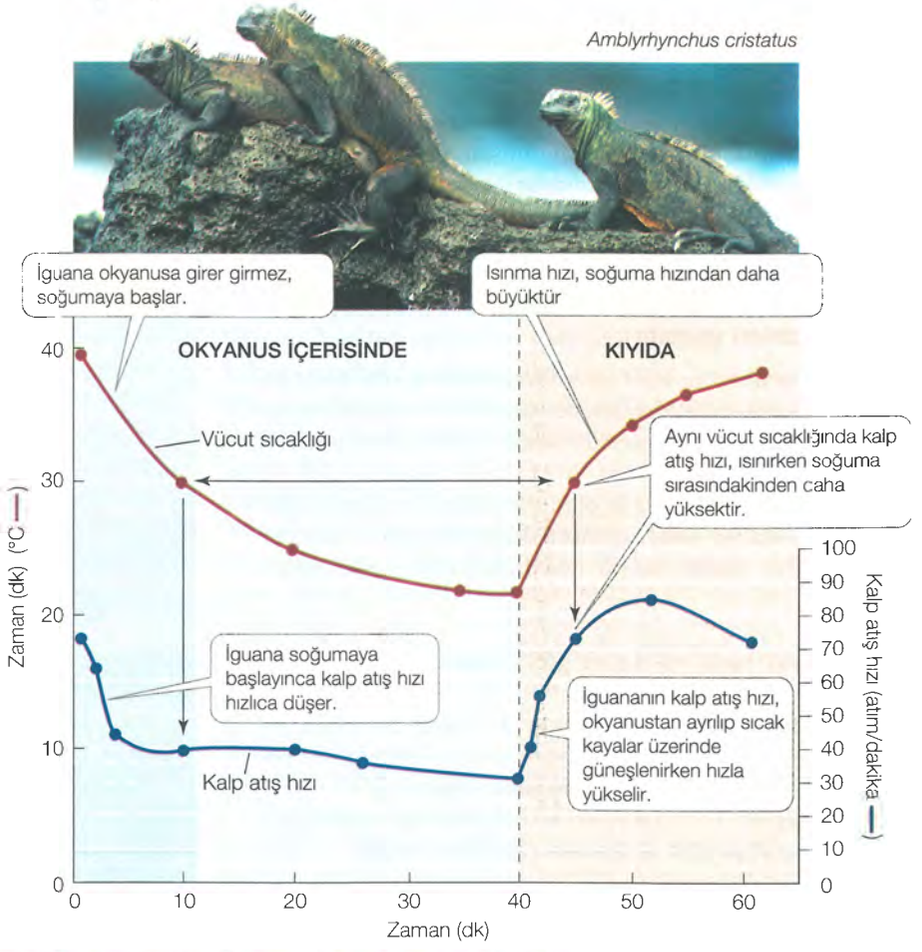
Bir hayvanın kendi termal çevresinin üstesinden gelme kabiliyetini etkileyen herhangi bir adaptasyon, bütçenin bir ya da daha fazla elemanını etkilediğinden, enerji bütçesi kullanışlı bir kavramdır. Böylece enerji bütçesi bize, hayvanların termal adaptasyonlarını ölçme ve karşılaştırma yeteneği verir. İlginç bir gözlem, enerji bütçe denkleminin sağ tarafındaki elemanların tümünün –yani ısı kaybı tarafı- hayvanın yüzey sıcaklığına bağlı olmasıdır. Yüzey sıcaklığı, bir şekilde, deriye giden kan akışını değiştirmek suretiyle kontrol edilebilir.

### Hem ektotermler ve hem de endotermler, deriye kan akışını kontrol eder

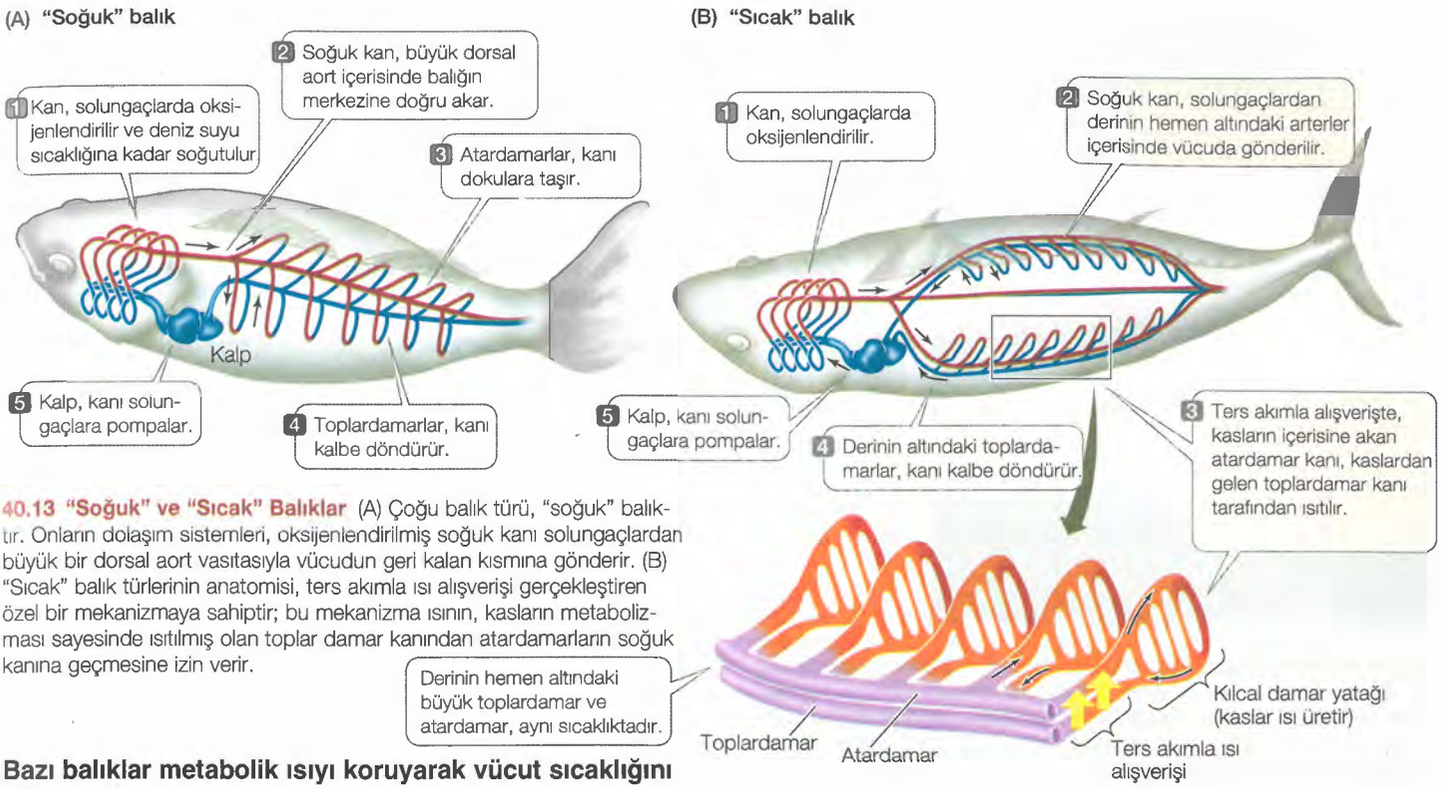
İç ortam ve deri arasındaki ısı alışverişi, büyük ölçüde kan akışı sayesinde olur. Bu bölümün başlangıcında açıklandığı gibi, egzersizden dolayı vücut sıcaklığı yükseldiği zaman deriye olan kan akışı artar ve deri yüzeyi ısınır. Vücudun iç kısmından deriye gelen kanın getirdiği ısı, yukarıda bahsedilen dört yolla çevreye verilerek kaybedilir; bu olay, vücut sıcaklığının normale dönmesine yardımcı olur. Buna zıt olarak, vücut sıcaklığı çok düşük olduğu zaman ya da çevre çok soğuk olduğunda, deriye kan götüren kan damarları kasılarak çevreye ısı kaybını azaltır.

Deriye kan akışının kontrolü, Galápagos adalarının deniz iguanası (bir sürüngen) gibi bir ektoterm için önemli bir adaptasyon olabilir (**Şekil 40.12**). Galápagos adaları volkanik adalar olup ekvator üzerinde yer alırlar; fakat, soğuk okyanus akıntılarıyla yıkanırlar. İguanalar, kıyıdaki siyah renkli sıcak lav kayaları üzerinde güneşlenerek ısınırlar, ve ondan sonra denizel yosunlarla beslenmek üzere okyanusun soğuk sularına girerler. İguanalar beslendikleri sırada, deniz suyunun sıcaklığına kadar soğurlar. Bu soğuma, onların metabolizmalarını düşürür, onları daha yavaş kılar, predatörlere karşı daha savunmasız hale getirir ve onları etkin sindirim yapamaz hale getirir. Onun için onlar, soğuk denizdeki beslenme ve sıcak kayalar üzerinde güneşlenerek ısınma olayını değişimli olarak gerçekleştirirler. Yüzerken mümkün olduğu kadar uzun süre vücut ısısını alıkoyma ve güneşlenirken mümkün olduğu kadar hızlı ısınma, iguanalar için avantajdır. Onlar, kalp atış hızını ve derilerine kan akış hızını değiştirmek suretiyle, ısı transfer hızındaki bu değişikliklerin üstesinden gelebilirler.

Kürklü olan memelilerdeki durum nasıldır? Kürk, vücut ısısını koruyan *izolasyon* olarak işlev görerek memelilerin çok soğuk iklimlerde yaşamasını mümkün kılar. Bununla birlikte, memeliler aktif olduklarında, aşırı ısıyı ortadan kaldırmak zorundadırlar ve kürklerinin altındaki deriye bu ısıyı nakletme işini biraz iyi yaparlar. Böylece, bu bölümün başlangıcında bahsedildiği gibi memeliler, kılsız deri yüzeylerine ısı naklet-mek için özel kan damarlarına sahiptir. Derinin bu yüzeylerinden gerçekleşen ısı kaybı, bu özel kan damarlarının açılıp kapanmasıyla sıkı bir şekilde kontrol edilir. Üşüdüğünüz zaman, sizin ellerinize ve ayaklarınıza kan akışı azalır ve onlar çok soğuk hissedilebilir; fakat egzersiz yaptığınız zaman, bu aynı yüzeyler çok çabuk ısınabilir.




**40.12 Bazı Ektotermler, Deriye Kan Akışını Düzenlerler** Galápagos deniz iguanası, deriye kan akışını kontrol ederek ısınma ve soğuma hızını değiştirir.




**40.13 "Soğuk" ve "Sıcak" Balıklar** (A) Çoğu balık türü, "soğuk" balıktır. Onların dolaşım sistemleri, oksijenlendirilmiş soğuk kanı solungaçlardan büyük bir dorsal aort vasıtasıyla vücudun geri kalan kısmına gönderir. (B) "Sıcak" balık türlerinin anatomisi, ters akımla ısı alışverişi gerçekleştiren özel bir mekanizmaya sahiptir; bu mekanizma ısının, kasların metabolizması sayesinde ısıtılmış olan toplar damar kanından atardamarların soğuk kanına geçmesine izin verir.

### Bazı balıklar metabolik ısıyı koruyarak vücut sıcaklığını yükseltir

Aktif balıklar, önemli miktarlarda metabolik ısı üretebilir; fakat, bu ısıyı korumada güçlükle karşılaşırlar. Kalpten pompalanan kan, doğrudan solungaçlara gider ve orada solunum gazlarının alışverişini gerçekleştirmek üzere çevredeki suya çok yaklaşır. Böylece, aktif olan kaslarda metabolik olarak üretildikten sonra kana geçen ısı, kan solungaçlardan akarken çevredeki suya verilerek kaybedilir. Onun için, mavi yüzgeçli orkinos ve büyük beyaz köpekbalığı gibi hızlı yüzücü bazı büyük balıkların, vücut sıcaklıkları ve çevredeki suyun sıcaklığı arasında 10-15°C'lik bir sıcaklık farklılığını koruması sürprizdir. Isı, onların güçlü olan yüzme kaslarından gelir, ve bu "sıcak" balıkların ısıyı koruma yeteneği, onların kan damarlarının dikkat çekici düzenlenmesine dayanır.

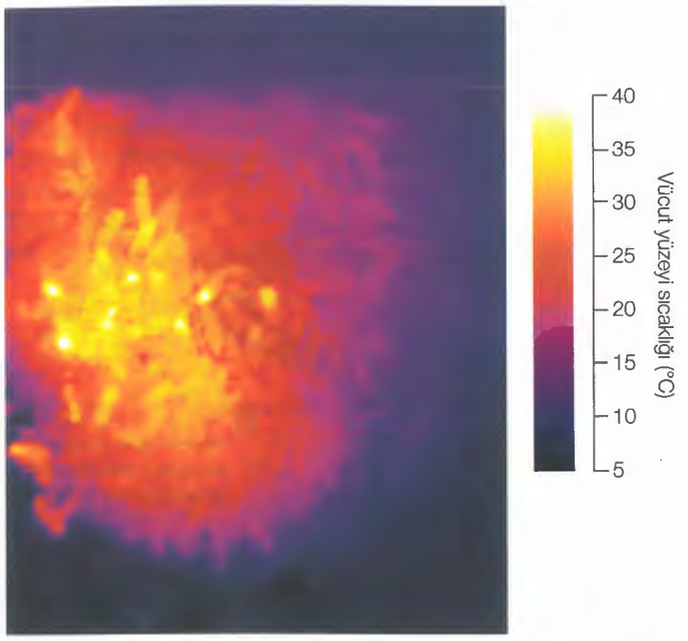
Normal ("soğuk") bir balık dolaşım sisteminde, solungaçlardan gelen oksijenlendirilmiş kan aort adı verilen büyük bir dorsal damarda toplanır; bu damar balığın orta kısmı boyunca uzanarak kanı tüm organlara ve kaslara dağıtır (**Şekil 40.13A**). "Sıcak" balıklar, daha küçük merkezi dorsal aorta sahiptir, onların oksijenlendirilmiş kanlarının çoğu derinin hemen altında yer alan büyük damarlar içerisinde taşınır (**Şekil 40.13B**). Solungaçlardan gelen soğuk kan, böylece balığın yüzeyine yakın tutulur. Bu soğuk kanı kas kütlesine götüren daha küçük damarlar, kas kitlesinden sıcak kanı geriye kalbe doğru getiren damarlara paralel uzanır. Soğuk kanı kaslara taşıyan damarlar, sıcak kanı taşıyan damarlar ile yakın temasta olduğundan, ısı kondüksiyon yoluyla sıcak kandan soğuk kana akar ve böylece kas kütlesi içerisinde alıkonur.

Isı alışverişi, zıt yönde kan taşıyan kan damarları arasında gerçekleştiğinden, bu adaptasyon **ters akımla ısı alışverişi** olarak isimlendirilir. Ters akımla alışveriş, ısıyı kas içerisinde tutarak bu balıkların, su sıcaklığına göre oldukça yüksek bir vücut içi sıcaklığına sahip olmasına olanak sağlar. Sıcak olmak, balık için niçin bir avantajdır? Kas sıcaklığı her 10°C artış gösterdiğinde balığın sürdürülebilir enerji verimi yaklaşık üç kat artar ve balığa daha hızlı yiyecek arama yeteneği verir!

### Bazı ektotermler ısı üretimini düzenler

Bazı ektotermler, ısı üretmek suretiyle vücut sıcaklıklarını yükseltirler. Örneğin birçok böceğin güçlü uçma kasları, böcek uçmadan önce sıcaklığını 35-45°C'ye yükseltmeli ve bu yüksek sıcaklığı uçuş süresince korumalıdır. Böyle böcekler, memelilerdeki titremeye benzer şekilde uçma kaslarını kasmak suretiyle gerekli ısıyı üretir. Böceklerin ısı üretme yeteneği, oldukça dikkat çekici olabilir. Muhtemelen en etkileyici örnek, Kaliforniya'da Los Angeles'ın kuzeyindeki dağlarda çoğunlukla yer altında yaşayan bir bokböceği türüdür. Bu kınkanatlı böcek, çiftleşmek için yerüstüne çıkar ve erkekler dişileri aramak için uçarlar. Onlar, bu çiftleşme ritüelini kış mevsiminde, geceleyin ve sadece kar fırtınaları olduğu zamanda gerçekleştirirler.

Bal arıları, sıcaklığı grup olarak düzenlerler. Onlar, çoğunluğu dişi işçi arılardan oluşmuş büyük koloniler şeklinde yaşarlar; işçi arılar, yuvanın bakımını ve tek bir kraliçe arının larva şeklindeki yavrularının yetiştirilmesini gerçekleştirir. Kış mevsimi boyunca, işçi arılar, larvaların kuluçkası etrafında kümelenirler. İşçi arılar, dışarıdaki hava sıcaklığı donma noktasının altına düşse bile kuluçka sıcaklığının yaklaşık 34°C'de dikkate şayan biçimde sabit kalması için, oluşturulan kümenin yoğunluğunu ve onların bireysel metabolik ısı üretimini ayarlarlar (**Şekil 40.14**).




**40.14 Arılar Kış Mevsimimde Sıcaklığı Korur** İşçi arılar metabolik ısı ürettiğinden balarısı kolonileri kış soğuğunda yaşamlarını sürdürür. Kış mevsiminin geçirildiği bir yuvanın merkezinin bu kızılötesi fotoğrafında, bireysel arılar, kraliçelerinin etrafında kümelendiklerinde vücutları tarafından üretilen ısı tarafından fark edilebilir.

## 40.3 ÖZET

**Kendi ısılarını metabolik olarak üreten hayvanlara, endotermler denir. Isıları çevresel kaynaklara bağlı olanlar, ektotermler olarak isimlendirilirler. Bir hayvan ve onun çevresi arasındaki ısı alışverişi, yayılma, konveksiyon, kondüksiyon ve buharlaşma yoluyla gerçekleşir.**

- Enerji bütçesi ilişkileri bakımından, deriye doğru kan akışının kontrolü niçin termoregülasyon için çok önemlidir? **Bakınız s. 842**
- Ters akım ile ısı alışverişinin bazı balıkların vücut sıcaklığının çevredeki suyun sıcaklığından daha yüksek olmasını nasıl sağladığını açıklayınız. **Bakınız s. 843 ve Şekil 40.13**

Endotermler, vücut sıcaklıklarını kritik fizyolojik aralık içerisinde tutmak zorundadırlar. Şimdi, bu ideal sıcaklık aralığını korumak için endotermik hayvanların sahip oldukları evrimsel adaptasyonlara daha yakından bakalım.

# 40.4 Memeliler Vücut Sıcaklığını Nasıl Düzenler?

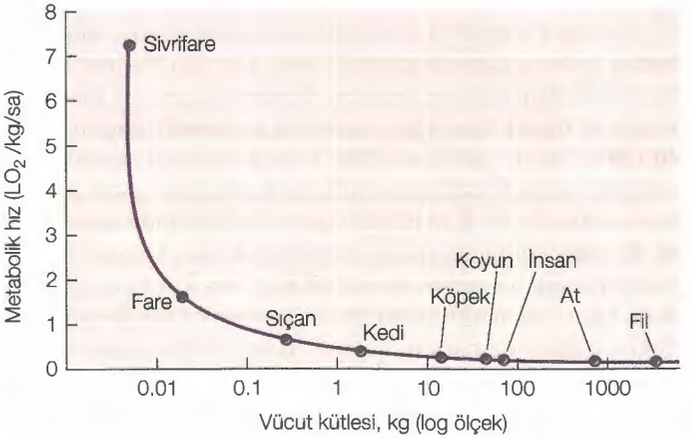
Şekil 40.9'da gördüğümüz gibi, endotermler, çevresel sıcaklıktaki değişikliklere kendi metabolik hızlarını değiştirerek cevap verebilir. Fizyologlar, bir hayvanın hangi oranda $O_2$ tükettiğini ve $CO_2$ ürettiğini ölçerek metabolik hızı belirlerler. **Termonötral zon** denen (bakınız Şekil 40.9B) çevresel sıcaklığın dar bir aralığı içerisinde, endotermlerin metabolik hızı düşüktür ve sıcaklıktan bağımsızdır. Termonötral zon içerisindeki bir sıcaklıkta dinlenen bir hayvanın metabolik hızı, **bazal metabolik hız** ya da **BMR** olarak bilinir. Bazal metabolik hız, ekseriyetle, hayvanlar hareketsiz fakat uyanık olduklarında, sindirim, üreme ya da gelişme için enerji kullanmadıklarında ölçülür. Böylece BMR, dinlenmekte olan bir hayvanın sadece minimum vücut işlevlerini gerçekleştirmek için yeterli olan enerji tüketim hızıdır.

### Bazal metabolik hızlar, vücut büyüklüğü ve çevre sıcaklığı ile ilişkilidir

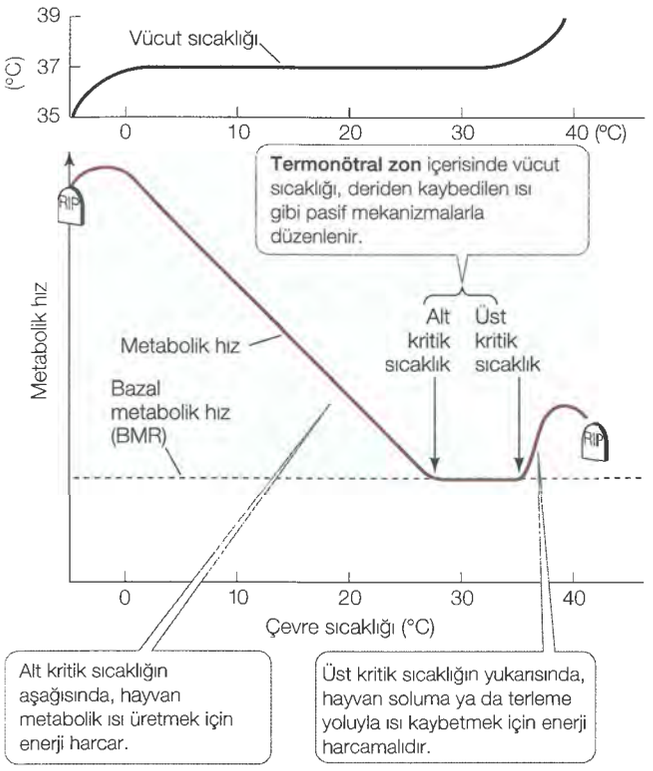
Tahmin edeceğiniz gibi bir filin bazal metabolik hızı, bir farenininkinden daha büyüktür. Nihayetinde, fil fareden 100.000 kat daha büyüktür. Bununla birlikte filin bazal metabolik hızı, fareninkinden sadece 7.000 kat daha büyüktür. Bu demektir ki fare dokusunun bir gramı, fil dokusunun bir gramından 15 kat daha fazla enerji kullanmaktadır (**Şekil 40.15**). Endotermlerin tümünü gözden geçirdiğimizde gram doku başına BMR, hayvanların vücut büyüklüğü küçüldükçe artmaktadır.

Böyle bir orantısız fark niçin mevcut olmalı? Kesin olarak bilmiyoruz. Hayvanların büyüklükleri arttıkça, onların yüzey alının hacme oranı daha küçük olmaktadır (bakınız Şekil 5.2). Isı üretimi, hayvanın hacmiyle ya da kütlesiyle ilişkilidir; fakat ısıyı dağıtarak yok etme kapasitesi hayvanın yüzey alanıyla ilişkilidir. Bu nedenle aşırı ısınmadan sakınmak için, iri hayvanlarda daha düşük metabolik hızın evrimleşmiş olduğu bir zamanlar mantıklı geliyordu. Ancak bu açıklama yeterli değildir, çünkü, vücut kütlesi ve metabolik hız arasındaki ilişki çok küçük organizmalar ve ektotermler için de geçerlidir ve onlarda aşırı ısınma problem değildir. Bu konuda başka hipotezler de geliştirilmiştir. Örneğin iri bir hayvan, metabolik olarak aktif olmayan daha büyük oranda destek dokuya (deri, kemik) sahiptir. Bunun gerçek cevabı, muhtemelen, farklı etken faktörlerin bir karışımı şeklinde olacaktır.

Bir endotermde, çevre sıcaklığına karşı çizilmiş olan metabolik hız eğrisi, hayvanın sıcaklık düzenlenmesiyle ilgili adaptasyonlarının tümünün bütünleştirilmiş yanıtını gösterir (**Şekil 40.16**). Termonötral zon, *alt* ve *üst kritik sıcaklık* tarafından sınırlanır. Bir endotermin sıcaklık düzenlemesiyle




**40.15 Fare Fil Eğrisi** Ağırlık özgül bir temel üzerinde, küçük endotermlerin metabolik hızı, iri vücutlu endotermlerinkinden çok daha büyüktür. Bu grafik, logaritmik ölçekte vücut kütlesine karşılık kilogram vücut kütlesi başına $O_2$ tüketimi (metabolik hızın ölçüsü) esas alınarak çizilmiştir.




**40.16 Çevre Sıcaklığı ve Memelilerin Metabolik Hızları** Termonötral zon dışında, vücut sıcaklığını sabit olarak sürdürmek enerji harcamayı gerektirir. Ekstrem sınırların dışında (bu örnekte 0°C ve 40°C), hayvan vücut sıcaklığını koruyamaz ve ölür.

ilgili adaptasyonları, onun termonötral zonu içerisinde, fazla enerjiye gereksinim duymaz ve pasif olduğu düşünülebilir; bu tür adaptasyonlar postür değiştirmeyi, kürk kabartmayı ve deriye kan akışını kontrol etmeyi içerir. Bununla birlikte, termonötral zonunu dışındaki alanda bir endotermin sıcaklık düzenlenmesiyle ilgili cevapları, aktiftir ve Şekil 40.16'daki tablonun sol tarafında gösterilmiş olduğu gibi, önemli miktarda metabolik enerji gerektirir.

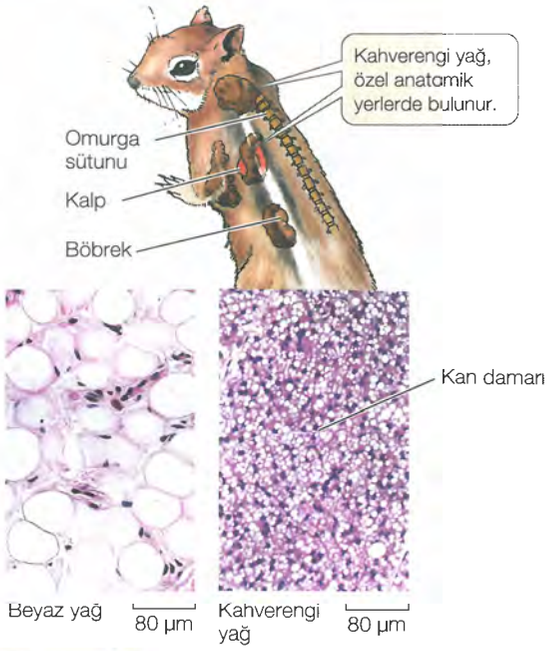
**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 40.1 • Bir endotermde Termoregülasyon**

### Endotermler, soğuğa karşı ısı üreterek cevap verir ve ısı kaybını azaltarak soğuğa uyum sağlarlar

Çevre sıcaklıkları alt kritik sıcaklığın altına düştüğü zaman, endotermler çevreye vererek kaybettikleri ısıyı telafi etmek için ısı üretmelidirler. Memeliler, titreyerek ya da titremeden ısı üretimini gerçekleştirmek suretiyle bunu iki şekilde başarabilir. Kuşlar, sadece titreyerek ısı üretim yolunu kullanırlar.

*Titreme* olayında, iskelet kaslarının kasılma makinesi büyük hareketlere yol açmaksızın ATP tüketimini gerçekleştirir. Titreyen kaslar, titreme sonuçlarından başka küçük hareketler yaratsın diye birbirini çekerler. Bu süreçte ATP'nin ADP'ye dönüştürülmesinden gelen enerji, ısı olarak salınır. Bununla birlikte"titreyerek ısı üretimi", beklide çok dar bir terimdir;




**40.17 Kahverengi Yağ** Birçok memelide bulunan özelleşmiş kahverengi yağ doku, ısı üretir. Mikroskopta benzer büyütme ile bakıldığında, beyaz yağ hücrelerinin (solda) iri yağ damlaları içerdiğini görürüz; fakat çok az sayıda organel vardır ve kan sağlanma durumu sınırlıdır. Oysa kahverengi yağ hücrelerinde (sağda) mitokondriler paketlenmiş durumdadır ve dokuya bol miktarda kan sağlanmıştır.

kasların tonusunun artırılması ve vücut hareketlerinde artışın olması, aynı zamanda, soğuk ortamlardaki ısı üretiminin artırılmasına katkı yapar.

*Titreme olmadan ısı üretiminin* çoğu, **kahverengi yağ** denen özelleşmiş yağ doku içerisinde meydana gelir (Şekil 40.17). Bol miktarda mitokondri ve zengin kan damarları içerdiğinden bu doku kahverengi gözükür. Kahverengi yağ hücrelerinde bulunan *thermogenin* denen protein, ATP üretiminden proton hareketini ayırır; bu protein, protonların ATP sentazdan geçip ATP üretilmesini sağlamaktan ziyade (kemiozmotik mekanizmayı yeniden gözden geçiriniz ve Şekil 9.9'u inceleyiniz) protonların mitokondri iç zarından içeriye sızmasına izin verir. Sonuç olarak metabolik yakıtlar, ATP üretimi olmaksızın tüketilir, fakat ısı yine de salınır. Kahverengi yağ, birçok memeli türünün (insan dahil) yeni doğmuş yavrularında, küçük vücutlu olup soğuğa uyum sağlamış bazı memelilerin erginlerinde ve kış uykusuna yatan memelilerde bol miktarda bulunur.

Isı üretme yeteneklerine rağmen, soğuk iklimlerde yaşayan endotermlerde, ısı kayıplarını azaltacak adaptasyonlar gelişmiştir ve onun için olabildiğince kendi termonötral zonları içerisinde kalırlar. Isı, vücut yüzeyinden kaybedilir; ve soğuk iklim türleri, sıcak iklimlerde yaşayan akrabalarına göre daha küçük yüzey-hacim oranı kazandıran anatomik adaptasyonlara sahiptir. Bu adaptasyonlar, yuvarlaklaştırılmış vücut biçimi ve daha kısa üyeleri içerir (Şekil 40.18).

Isı kaybını azaltmanın en önemli aracı, termal yalıtımın artmasıdır. Soğuk iklimlere uyum sağlamış hayvanlar, sıcak iklimlerde yaşayan akrabalarına göre daha kalın kürk tabakalarına, tüylere ya da yağa sahiptir. Kürk ve tüyler, halen daha sıcak olan hava tabakasını deriye yakın tuttuğundan iyi yalıtıcılardır. Eğer o hava, su ile yer değiştirirse, yalıtım önemli




**40.18 Sıcak ve Soğuk İklimlere Adaptasyonlar** (A) Antilop tavşanı, Arizona'nın Sonoran Çölünde bulunur. Hayvanın iri kulakları, ısı alışverişini yapmaya hizmet eder ve hayvanın kanından gelen ısıyı çevresindeki havaya geçirir. (B) Arktik tavşanın kalın kürkü, dondurucu kışta yalıtım sağlar. Bu türün kulakları ve bacakları, antilop tavşanınkinden daha küçüktür.

ölçüde azalır. Birçok türde, kürk ya da tüylere yağlı salgıların sürülüp yayılmasını sağlamak, ıslanmaya karşı direnç sağlamada ciddi öneme sahiptir ve yalıtımı yüksek düzeyde korur.

Deriye kan akışının azaltılması, soğuk ortamlarda sıcaklık düzenlenmesiyle ilgili önemli bir adaptasyondur. Derideki ve özellikle üyelerdeki kan damarlarının büzülmesi, hayvanın ısıyı koruma yeteneğini büyük ölçüde artırır. "Sıcak" balıklarda gördüğümüz gibi ters akım ile ısı alışverişi de endotermlerin üyelerinde önemli bir adaptasyondur. Bir kurdun patisine, bir ren geyiğinin toynağına ya da bir kuşun ayağının dışına olan kan akışı, dönen kan akışıyla paraleldir. Isı, dışa doğru giden kandan dönen kana transfer edilir; böylece ısı, hayvanın içerisinde alıkonulur.

### Suyun buharlaşması ısıyı uzaklaştırır, ancak bir maliyetle

Bir endotermin termonötral zonu içerisinde çevre sıcaklığı yükseldiğinde, hayvan deriye olan kan akışını artırarak metabolik ısısını daha fazla yok eder. Bununla birlikte, sıcaklık üst kritik sıcaklığı aştığında, aşırı ısınma sorunu baş gösterir. Aşırı ısınma, egzersiz yapan bir hayvan için düşük çevre sıcaklıklarında bile olabilir. Özellikle sıcak habitatlarda yaşayan filler, gergedanlar ya da mandalar gibi iri vücutlu memelilerin, yalıtım sağlayan kürkleri ya yoktur ya da çok azdır; bu hayvanlar, hava sıcaklığı yüksek olduğunda içerisine girip yuvarlanmak için su ararlar (bakınız Şekil 40.10B). Suyun ısı absorblama kapasitesi havanınkinden çok daha büyük olduğundan suyun deriyle temas etmesi, ısı kaybını büyük ölçüde artırır.

Terleme ya da soluma yoluyla dış ya da iç vücut yüzeylerinden buharlaşmanın gerçekleşmesi, bir endotermi soğutabilir. Bir gram su buharlaştığı zaman 580 kalorilik ısı absorblar. Eğer bu buharlaşma deri üzerinde olursa, o ısının çoğu deriden ve altındaki kandan absorblanır. Bununla birlikte, vücuttan yere düşen ter ve tükürük, soğuma sağlamaz. Böylece ısı kaybı için ihtiyaç en büyük olduğu zaman, iç ortamdan gelen su, herhangi bir soğutma yararı olmadan kaybedilebilir. Su ağırdır, onun için hayvanlar suyun fazlasını taşımazlar; ve çoğu sıcak ortam aynı zamanda kuraktır. Terleme ve soluma, hem sıcak ve hem de kurak habitatlarda soğumayla ilgili son çare olan adaptasyonlardır.

Terleme ve soluma, metabolik enerji harcamayı gerektiren *aktif* süreçlerdir. Bu nedenle, üst kritik sıcaklık aşıldığı zaman, metabolik hız artar (Şekil 40.16). Terleyen ya da soluyan bir hayvan, ısıyı defetme sürecinde ısı üretir; bu, uğraşılarak kaybedilen ısıdır.

### Memelilerin termostatı, geribildirim bilgisini kullanır

Biraz önce tartışmış olduğumuz sıcaklığın düzenlenmesiyle ilgili mekanizmalar ve adaptasyonlar, bir düzenleyici sistem üzerinden çalışır; bu sistem, çevresel ve fizyolojik kaynaklardan gelen bilgileri bütünleştirdikten sonra vücut sıcaklığını kontrol eden emirler gönderir. Böyle bir düzenleyici sistem, geribildirim bilgisi üzerine dayanır; bu, evinizdeki bir termostat gibi düşünülebilir.

Memelilerin sıcaklık düzenlemesiyle ilgili ana bütünleştirici merkezi, **hipotalamus** adı verilen beynin tabanındaki yapının içerisindedir. Eğer dilinizi, mümkün olduğu kadar ağzınızın tavanında geriye doğru kaydıracak olursanız, diliniz hipotalamusun sadece birkaç santimetre altında olacaktır. Hipotalamus, omurgalıların tümünde termoregülasyon dahil birçok düzenleyici sistemin anahtar kısmıdır.

Birçok omurgalıda ve tüm memelilerde, hipotalamusun kendi sıcaklığı ana negatif geribildirim sinyalidir; ve hipotalamusa zarar vermek, termoregülasyonu bozabilir. Hipotalamus, aynen ev termostatında olduğu gibi bir ayar noktası oluşturur. Hipotalamusun sıcaklığı, ayar noktasını aştığında ya da aşağısına düştüğü zaman, sıcaklık düzenlenmesiyle ilgili cevaplar (kontrollü sistem), sıcaklık değişikliğinin tersi yönünde olacak şekilde aktive edilir.

Memeliler üzerinde yapılan deneyler, hipotalamusu doğrudan soğutmanın vücutta metabolik ısı üretimini artırdığı ve deriye kan götüren kan damarlarının büzülmesini uyardığı ve böylece vücut sıcaklığının yükselmesine neden olduğunu göstermiştir. Bunun tersine, hipotalamusun orta derecede ısıtılması, kan damarlarının genişlemesini uyarırken, hipotalamusun güçlü bir şekilde ısıtılması terlemeyi ya da solumayı uyarır. Sonuç olarak, hipotalamusun ısıtılması, tüm vücut sıcaklığının düşmesine yol açar (**Şekil 40.19**).

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 40.1 • Hipotalamus

Memeli termoregülasyon sistemi, ayarlanabilen ayar noktalarına sahiptir ve hipotalamus sıcaklığına ilave olarak bilgi kaynaklarını bütünleştirir. Örneğin, derideki sıcaklık algılayıcıları, çevresel sıcaklıkları kaydeder; deri sıcaklığındaki değişiklik, sı-

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 40.19 Hipotalamus Vücut Sıcaklığını Düzenler

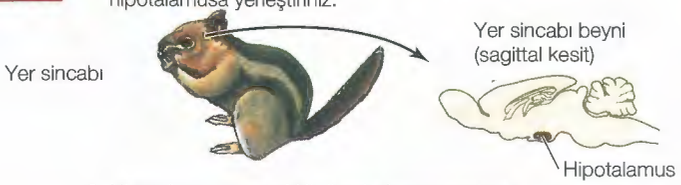
Bu laboratuvar deneyinde, bir memelinin hipotalamusu, sıcaklık manipülasyonuna doğrudan tabi tutuldu. Deneyin bu manipülasyonlarına karşı vücudun verdiği cevaplar, hipotalamusun gerçektende memeli "termostatı" olduğundan beklendiği gibiydi.

**HİPOTEZ**

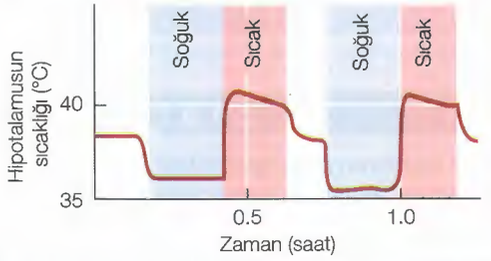
**Memeli hipotalamusunu ısıtmak ya da soğutmak, vücut sıcaklığında buna karşılık gelen ve tahmin edilebilen değişikliklerle sonuçlanır.**

**METHOD**

1. Hipotalamusu doğrudan ısıtan ya da soğutan bir probu hipotalamusa yerleştiriniz.

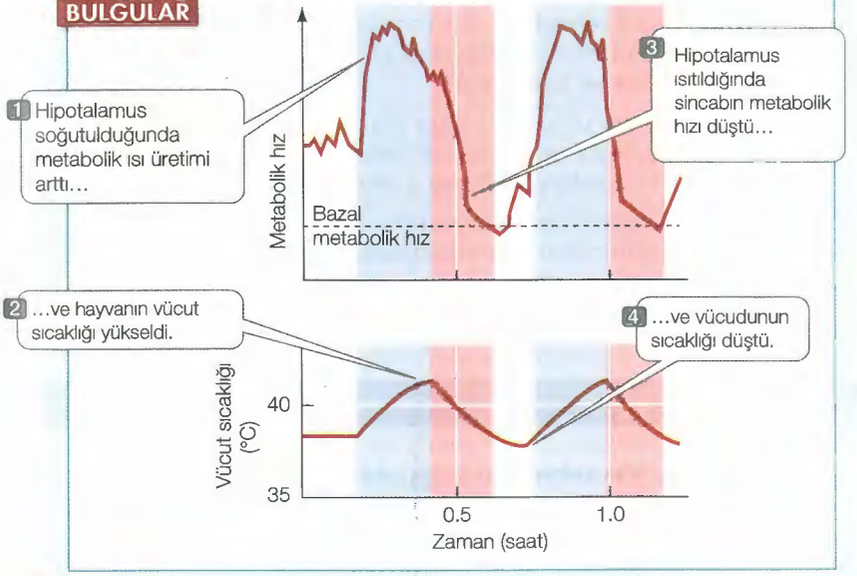



2. Hipotalamusun sıcaklığı üzerinde oynama yap.




3. Hipotalamusun sıcaklığı üzerinde oynama yapıldığı süre boyunca hayvanın metabolik hızını ve vücut sıcaklığını ölç.

**BULGULAR**




**SONUÇ**

**Yer sincabının hipotalamusu, bir termostat gibi davranır. Soğutulduğunda, metabolik ısı üretimin artırır; ısıtıldığında, metabolik ısı üretimi baskılanır ve ısı kaybı desteklenir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

caklık düzenlenmesiyle ilgili cevap için hipotalamik ayar noktasını kaydıran ileriyi besleme bilgisidir. Metabolik ısı üretimi için ayar noktası, deri soğuk olduğu zaman daha yüksek, deri sıcak olduğu zaman daha düşüktür.

Hipotalamik ayar noktaları, uyanıkken uyku sırasındakine göre daha yüksektir; ve hayvan her ikisinde de uyanık durumda olsa bile bu ayar noktaları, günlük döngünün aktif kısmında inaktif kısmındakinden yüksektir. Bir endoterm sabit çevre koşulları altında tutulsa bile, onun vücut sıcaklığı, ayar noktasında günlük döngüsel değişiklikler gösterir. Döngünün bu çeşidi, içsel *günlük (sirkadyan) ritim* tarafından kontrol edilir; bu içsel bedensel ritimleri Bölüm 54'te tartışacağız.

### Yüksek ateş, vücudun enfeksiyonlarla savaşmasına yardım eder

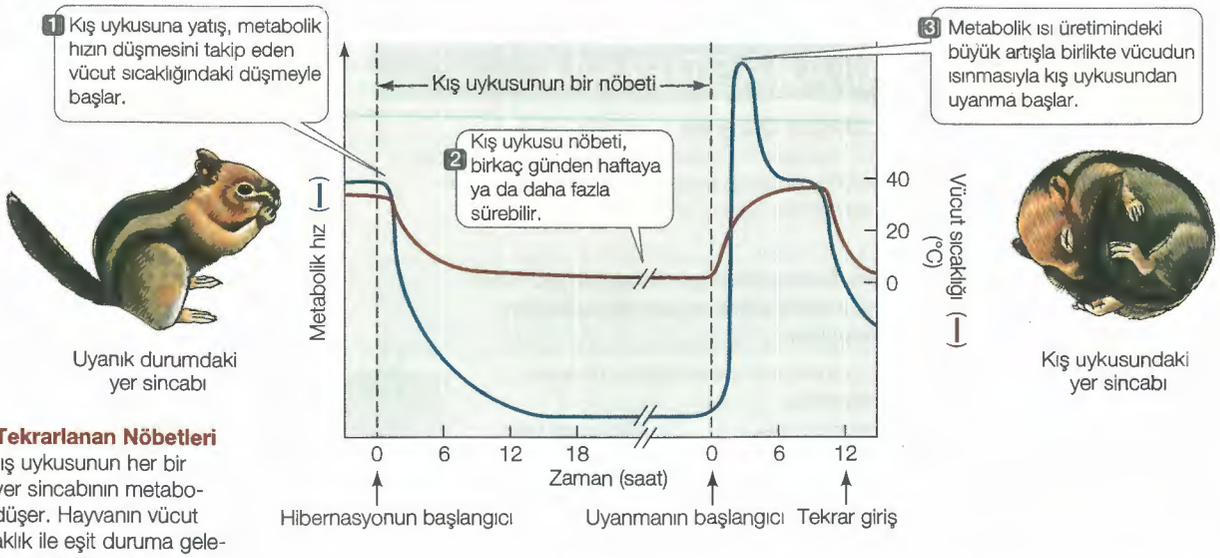
Yüksek ateş, vücudun patojenlerle savaşmasına yardım eden uyumsal bir cevaptır. Vücutta cevap olarak ateşin yükselmesine yol açan moleküllere **pirojen** adı verilir. *Ekzojen pirojenler*, vücuda sızmış olan bakteriler ya da virüsler gibi yabancı maddelerdir. *Endojen pirojenler* ise bir enfeksiyona cevap olarak bağışıklık sisteminin hücreleri tarafından üretilir.

Vücutta pirojenin varlığı, metabolik ısı üretimi şeklindeki cevap için hipotalamik ayar noktasında yükselmeye yol açar. Sonuç olarak, titrersiniz, süveter giyersiniz, üzerinize bir battaniye alırsınız ve vücut sıcaklığınız, yeni ayar noktasına gelinceye kadar yükselir. Vücut sıcaklığı yükseldiğinde artık üşümezsiniz ve kendiniz de hararet hissetmeyebilirsiniz, fakat birileri sizin alnınıza dokunduğunda size "yanıyorsun" diyecektir. Aspirin almak, sizin sıcaklık ayar noktanızı normale düşürür. Şimdi kendinizin sıcak olduğunu hissedersiniz ve giysilerinizi çıkarırsınız; hatta sizin yükselmiş olan vücut sıcaklığınız normale dönünceye kadar terlersiniz. Orta derecede ateş, vücuttaki enfeksiyonlarla savaşmaya yardımcı olmasına karşın, çok yüksek ateş tehlikeli olabilir ve ekseriyetle ateş düşürücü ilaçlar ile kontrol edilmelidir.

### Termostatı kısmak

**Hipotermi**, vücut sıcaklığının normalin altında olmasıdır. Hipotermi, açlıktan (metabolik yakıt yokluğundan), aşırı soğuğa maruz kalmadan, ciddi hastalıklardan ya da anesteziden kaynaklanabilir. Bu durumların her birinde, vücut sıcaklığındaki düşüş ayarlanmış değildir. Bununla birlikte birçok kuş ve memeli, soğuk ve yiyecek kıtlığı olan dönemleri vücut sıcaklığını düzenli olarak düşürmek suretiyle geçirirler; bu adaptasyon, *düzenli hipotermi* olarak bilinir.

Örneğin sinekkuşları, yüksek metabolik hıza sahip çok küçük endotermdirler. Sadece tek bir günü yiyeceksiz geçirecek olurlarsa, metabolik rezervlerinin tümünü tüketebilirler. Sinekkuşları ve küçük




**40.20 Kış Uykusunun Tekrarlanan Nöbetleri**
Onun kış mevsimindeki kış uykusunun her bir nöbetinin başlangıcında yer sincabının metabolik hızı ve vücut sıcaklığı düşer. Hayvanın vücut sıcaklığı, yuvasındaki sıcaklık ile eşit duruma gelebilir ve bu düzeyde günlerce kalabilir. Metabolik ısı üretimindeki yükselme, vücut sıcaklığını normal düzeye döndürdüğünde nöbet sonlanır.

vücutlu diğer endotermler, normal olarak inaktif oldukları zaman gündüz ya da gece bölümünde vücut sıcaklıklarını düşürerek yiyecek yemeden yaşamlarını sürdürebildikleri dönemi uzatabilirler. Bu uyumsal hipotermi, **günlük torpor** olarak isimlendirilir. Günlük torpor boyunca metabolik hız azaltılarak vücut sıcaklığı 10-20°C'ye düşürülebilir ve enerji tasarruf edilir.

Vücut sıcaklığı ortam sıcaklığına çok yakın durumda olmak üzere günler ya da hatta haftalar süren düzenli hipotermi, **hibernasyon** (kış uykusuna yatma) olarak isimlendirilir (**Şekil 40.20**). Aralarında yarasaların, ayıların ve yer sincaplarının yer aldığı birçok memeli türü, kış uykusuna yatar; fakat kuşlardan sadece tek bir türün (*Phalaenoptilus nuttallii*) kış uykusuna yattığı bilinmektedir. Kış uykusundaki hayvanın yaşamını sürdürmek için gerekli metabolik hız, bazal metabolik hızın sadece ellide biri olabilir; ve birçok hayvan, vücut sıcaklıklarını donma noktasına yakın tutabilir. Hipotalamik ayar noktası, memeli için normal düzeye döndüğü zaman, kış uykusundan uyanma gerçekleşir.

Kış uykusuna yatan hayvanların, sıcaklık düzenlemesiyle ilgili ayar noktasını çarpıcı biçimde aşağıya düşürme yetenekleri, muhtemelen, memeli ve kuşların kış uykusuna yatmayan türlerinde gece uykusuna eşlik eden ayar noktasındaki düşüşün bir uzantısı olarak gelişmiştir.

## 40.4 ÖZET

**Bir endoterm, termonötral zon içinde olduğunda, yalıtımı ve deriye olan kan akışını değiştirerek kendi vücut sıcaklığını kontrol eder. Sıcaklık termonötral zonun altına düştüğü zaman, hayvan metabolik ısı üretimini artırır. Bu zonun yukarısında, hayvan soluyarak ya da terleyerek ısıyı uzaklaştırır.**

- Endotermlerin ısıyı nasıl ürettiklerini tanımlayınız. Isı üretimi vücut büyüklüğü ile nasıl değişir? **Bakınız s. 844 ve Şekil 40.15**
- Sıcak ortamlarla başa çıkmanın buharlaşma yoluyla su kaybetme stratejisine bağlı olması niçin tehlikelidir? **Bakınız s. 846**
- Negatif geribildirim bilgisinin özelliği ve memeli termostatı tarafından kullanılan ileriyi besleme bilgisi nedir? **Bakınız ss. 847-848 ve Şekil 40.19**

# BÖLÜM ÖZETİ

## 40.1 Çok Hücreli Hayvanlar, Hücrelerinin Gereksinimlerini Nasıl Karşılar?

- Çok hücreli hayvanlar, kendi tüm hücrelerinin gereksinimlerini kararlı bir **iç ortamı** koruyarak sağlarlar; bu iç ortam iki tip hücre dışı sıvıdan oluşmuştur: doku sıvısı ve kanın plazması. **İnceleyiniz Şekil 40.1**
- Fizyolojik sistemlerin düzenlenmesi, çoğunlukla **negatif geribildirim** üzerinden olur. **İleriyi besleme bilgisi**, **ayar noktalarını** değiştirmede işlev görür. **İnceleyiniz Şekil 40.2**
- Dört çeşit **doku**, hücrelerin bir araya gelmesiyle oluşmuştur. **Epitel doku**, bariyer sağlar, salgı salgılar ve nakletme işlevi yapar. **Kas dokusunun** üç tipi (iskelet kası, kalp kası ve düz kas), kasılabilme yeteneğine sahiptir ve istemli ve istemsiz hareketlerin kaynağıdırlar. Kıkırdak, kemik, yağ dokusu ve kan dokusunu içeren **bağ dokusu,** destekleyici doku olup hücre dışı matriks içerisine gömülmüş hücrelerden yapılmıştır. **Sinir dokusu**, bilgileri işler ve iletir; bu doku, nöronlar ve glia hücreleri olmak üzere iki tip hücre içerir.

**Organlar**, dokulardan yapılmıştır; çoğu organ dört doku çeşidinin tümünü içerir. Organlar, **organ sistemleri** içerisinde gruplanır. **İnceleyiniz Şekil 40.7**

## 40.2 Sıcaklık Canlı Sistemleri Nasıl Etkiler?

- Yaşam, çevre sıcaklığının dar bir aralığında sürdürülür. **$Q_{10}$**, bir yaşamsal sürecin sıcaklığa duyarlılığının bir ölçüsüdür. $Q_{10}$ değerinin 2 olması, sıcaklığın 10°C artırıldığında reaksiyon hızının iki katına çıktığını bildirmektedir. İnceleyiniz Şekil 40.8
- Hayvanlar, sıcaklıktaki mevsimsel değişikliklere biyokimyasal ve fizyolojik adaptasyonlar sayesinde alışabilir.

## 40.3 Hayvanlar Çevreyle Isı Alışverişlerini Nasıl Değiştirir?

- **Endotermler**, çevreye olan ısı kaybını telafi etmek için önemli ölçüde metabolik ısı üretebilir. Bunu **ektotermler** genellikle yapmaz. İnceleyiniz Şekil 40.9
- **Enerji bütçeleri**, bir organizma ve onun çevresi arasındaki ısı alışverişinin tüm yollarını tanımlar. Isı alışverişinin dört yolu, **yayılma, konveksiyon, kondüksiyon** ve **buharlaşmadır.** İnceleyiniz Şekil 40.11
- Deri sıcaklığı, önemli bir değişkendir; ve kan akışından etkilenebilir. **Ters akımla alışveriş** gibi dolaşım sistemi adaptasyonları, metabolik ısıyı koruyabilir. İnceleyiniz Şekil 40.12 ve 40.13

## 40.4 Memeliler Vücut Sıcaklığını Nasıl Düzenler?

- **Termonötral zon içerisinde** memeliler, vücut büyüklükleriyle orantılı **bazal metabolik hıza** (BMR) sahiptir. İnceleyiniz Şekil 40.15 ve 40.16, WEB AKTİVİTESİ 40.1
- Memelilerde sıcaklık düzenlenmesiyle ilgili effektörlerin kontrolü, **hipotalamustaki** düzenleyici merkezden gönderilen komutlara dayanır. Bu termostat, ana negatif geribildirim sinyali olarak kendisinin sıcaklığını ve ileriyi besleme sinyali olarak da deri sıcaklığını kullanır. İnceleyiniz Şekil 40.19, ANİMASYONLA ÖĞRENME 40.1

# DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi elastin proteinini tanımlar?
   *a.* Aşırı gerilmeye karşı koymak için ağırlıklı olarak kas dokusunda işlev görür.
   *b.* Ağırlıklı olarak epitel dokuda bulunur.
   *c.* Bağ dokusunun hücre dışı matriksinde bulunur.
   *d.* Vücutta en bol bulunan proteindir.
   *e.* Nöronların uzun uzantılarının elastikliğinden sorumludur.
2. Eğer bir hayvanın metabolik hızının $Q_{10}$ değeri 2 ise, o zaman,
   *a.* bu hayvan, $Q_{10}$ değeri 3 olana göre soğuk ortama daha iyi uyum sağlayacaktır
   *b.* bu hayvan ektotermdir.
   *c.* bu hayvanın 20°C'de bir saatte kullandığı oksijen miktarı, 30°C'de kullandığının yarısı kadardır.
   *d.* hayvanın metabolik hızı, bazal düzeyde değildir.
   *e.* bu hayvan 20°C'de tutulduğunda, 30°C'de gerçekleştirdiğinin iki katı kadar ısı üretir.
3. Kahverengi yağ doku ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* ATP üretmeksizin ısı üretir.
   *b.* Hayvanların soğuğa uyum sağlamasında yalıtım sağlar.
   *c.* Kuşlardaki ısı üretiminin ana kaynağıdır.
   *d.* Sadece kış uykusuna yatan hayvanlarda bulunur.
   *e.* Kas hücreleri için yakıt sağlar.
4. Soğuk iklime uyum sağlamış endotermler, sıcak iklimlere uyum sağlamış olanlar ile karşılaştırıldığında en önemli ve en genel özelliği aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Daha yüksek metabolik hız
   *b.* Daha yüksek $Q_{10}$ değeri
   *c.* Kahverengi yağ doku
   *d.* Daha büyük yalıtım
   *e.* Kış uykusuna yatma yeteneği
5. Aşağıdakilerden hangisi, hipotalamik sıcaklık ayar noktasının metabolik ısı üretimi için düşürülmesine yol açmayacaktır?
   *a.* Soğuk bir ortama girmek
   *b.* Ateşiniz yükseldiği zaman aspirin almanız
   *c.* Kış uykusundan uyanma
   *d.* Ateşe yol açan bir enfeksiyona yakalanma
   *e.* Hipotalamusu soğutma
6. Memelilerdeki hibernasyon,
   *a.* hayvan metabolik yakıtını tükettiği zaman meydana gelir.
   *b.* vücut sıcaklığındaki düşüşle düzenlenir.
   *c.* kuşlardaki hibernasyondan daha az yaygındır.
   *d.* senenin herhangi bir zamanında olabilir.
   *e.* birkaç ay sürer ve bu sürede vücut sıcaklığı çevre sıcaklığına çok yakın seyreder.
7. Aşağıdakilerden hangisi, benzer vücut büyüklüğüne sahip bir ektoterm ve bir endoterm arasındaki önemli farklılıktır?
   *a.* Ektoterm, daha yüksek $Q_{10}$ değerlerine sahiptir.
   *b.* Sadece ektoterm, davranışsal termoregülasyonu kullanır.
   *c.* Sadece endoterm, deriye giden kan damarlarını büzüp genişletmek suretiyle ısı akışını değiştirebilir.
   *d.* Sadece endoterm, yüksek ateşe sahip olabilir
   *e.* 37°C vücut sıcaklığında, bir ektoterm endotermden daha düşük metabolik hıza sahiptir.
8. İnsan termoregülasyon sisteminde deri sıcaklığının rolünü nasıl tanımlarsınız?
   *a.* İleriyi besleme bilgisi sağlar.
   *b.* Metabolik ısı üretimi için ayar noktası olarak davranır.
   *c.* Pozitif geribildirim bilgisi sağlar.
   *d.* Hata sinyali sağlar.
   *e.* Negatif geribildirim bilgisi sağlar.
9. Alabalık gibi "soğuk" balık ile orkinos gibi "sıcak" balık arasındaki en büyük farklılık nedir?
   *a.* Kalbi terk eden kanın sıcaklığı
   *b.* Solungaçlara giren kanın sıcaklığı
   *c.* Solungaçlardaki kan damarlarının düzenlenmesi
   *d.* Beynin sıcaklığı
   *e.* Derinin hemen altındaki arterlerdeki akan kanın hacmi
10. Aşağıdaki ifadelerden hangisi termonötral zon için doğrudur?
    *a.* Metabolik ısı üretimi, değişebilir.
    *b.* Derideki kan akışı değişebilir.
    *c.* Çevre sıcaklığı, vücut sıcaklığına eşittir.
    *d.* Küçük vücutlu endotermler için alt sınır (alt kritik sıcaklık), iri vücutlu endotermler için olandan daha düşüktür.
    *e.* Metabolik ısı üretimini değiştirmeyen hipotalamik sıcaklık aralığıdır.

## TARTIŞMA

1. Homeostasis için ileriyi besleme bilgisinin avantajı nedir? Nefes alıp vermenin düzenlenmesi, kan basıncı, sindirim salgılarının salgılanması ve atıkların uzaklaştırılması için ileriyi besleme bilgisinin bazı kaynaklarının neler olabileceğini ileri sürebilirsiniz?
2. Bazı epitel dokularında, bireysel hücreler arasındaki "sıkı bağlantılar", onların arasından herhangi bir şeyin geçişini önler (bakınız Şekil 6.7); diğer durumda epitel hücreleri arasındaki bağlantılar, oldukça gevşektir. Epitel hücreleri arasındaki gevşek bağlantıya karşı sıkı bağlantının farklı organlardaki olası avantajları nelerdir? Bu farklılıklarda önemli olabilecek bazı örnekler veriniz.
3. Newton'un soğuma yasası, bir fiziksel objenin çevresiyle termal dengeye nasıl geldiğini açıklar. Yasa şu şekilde ifade edilir:

$$HL = K(T_o - T_a)$$

*HL* ısı kaybetme hızını, K termal iletim sabitesini (bir objenin ne kadar kolay ısı kaybettiği), $T_o$ objenin sıcaklığını ve $T_a$ ortam sıcaklığını ifade etmektedir. Bu ifadeyi, endotermler için metabolik hız /sıcaklık eğrisi ile karşılaştırınız. Newton'un soğuma yasasındaki K, objenin özelliklerini yansıtan sabitedir. Bir endoterm için K neyi gösterecektir? $T_o$'ın $T_b$ ile yer değiştirdiği Newton yasasının bir versiyonunu kullanarak, ortam sıcaklığı vücut sıcaklığına eşitlendiğinde niçin metabolik hız eğrisinin sıfıra uzandığını açıklayınız.
4. Yaşamla uyumlu sıcaklık aralığı, 0- 40°C şeklindedir. Endotermler, vücut sıcaklığını düzenleyerek alt sınırdan ziyade bu aralığın üst sınırına yakın tutarlar. Üst sınıra yakın tutarak yaşamanın avantajı nedir?
5. Biz memelilerin metabolik hızının, vücut kütlesinin ¾ üssüyle orantılı olduğunu söylediğimizde ne demek istediğimizi açıklayınız. Bunun aksine, memelilerin kalp büyüklüğü, vücut büyüklüğünün birinci kuvvetiyle orantılıdır. Bu farklılık, memelilerin farklı büyüklükteki kalplerinin fonksiyonu için neyi ifade eder?

## EK ARAŞTIRMA

1. Metinde, kış uykusuna yatanların vücut sıcaklığındaki düşme düzenlenmiş hipotermi –termostatın kısılması- olarak tanımlandı. Az evvel, eğer bir ektotermi soğuk ortama koyarsak onun vücut sıcaklığının düşeceğini görmüştük. Sizin yapabileceğiniz hangi deney, kış uykusuna yatan memelinin, soğuktaki bir ektoterm gibi davranmak için sıcaklık düzenleme sistemini basitçe kapatmayacağını ya da inaktif etmeyeceğini ispatlar?
2. Galápagos deniz iguanası üzerindeki gözlemler, vücut sıcaklığının havada sudakinden daha hızlı yükseldiğini göstermiştir. Öngörü, iguananın derisine kan akışını değiştirerek ısı kazancı ya da kaybını etkilediği şeklindedir. Bununla birlikte, hava ve suyun termal özellikleri farklıdır ve metinde açıklandığı gibi, hayvan karadayken nefes alıp verir fakat suya daldığında bunu yapamaz. Sizin yapabileceğiniz hangi deney, iguananın derisine kan akışını aktif olarak değiştirdiği görüşünü kuvvetlendirir?

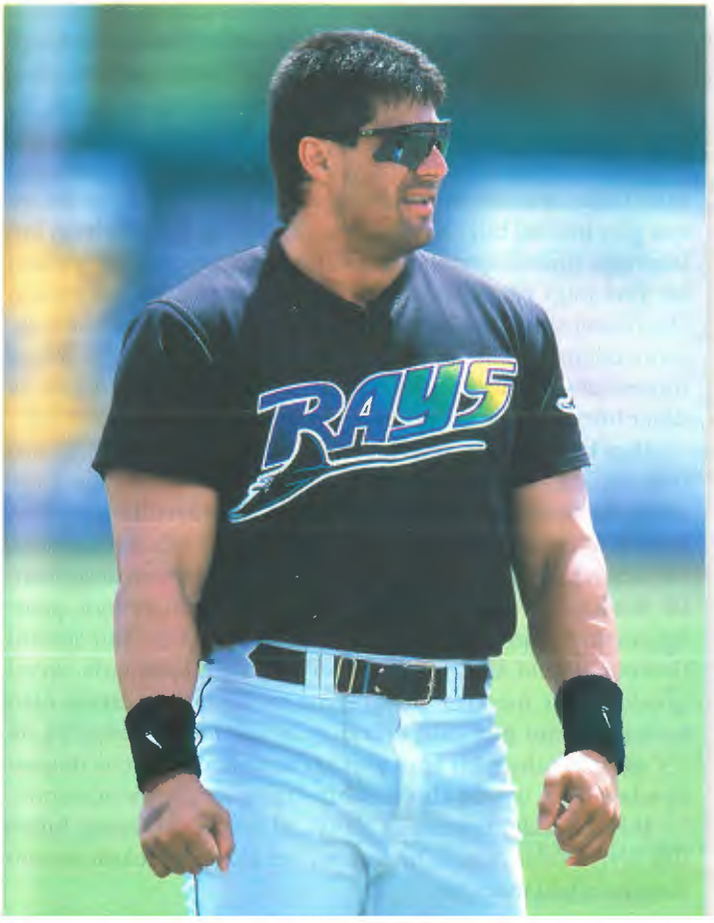
## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Kış uykusuna yatan bir hayvanın termostatı** Şekil 40.19'da özetleniş olan deneylere dayanan bu çalışmada, hipotalamik sıcaklık ve metabolik hız arasındaki ilişkinin grafiğini çizmek için kış uykusunda olan ve kış uykusunda olmayan yer sincaplarından elde edilen verileri kullanacaksınız. Daha sonra, bu verileri analiz edecek ve memelilerin kış uykusunda hipotalamusun rolü hakkındaki sonuçlara varacaksınız.

# 41 Hayvan Hormonları

## Steroid kullanıcı

Performansı güçlendirici ilaçların –özellikle *anabolik steroidlerin*- kullanımı, atletizmde bir skandal olmuştur. Olimpiyat şampiyonları, madalyalarını kaybetmiş, profesyonel atletlerin yarışmalara katılması askıya alınmış, antrenörler işlerini kaybetmiş ve istisna olan bu performanslar rekor kitaplarından silinmiştir. Performans güçlendirici ilaçların yoğun kullanımının maçlar üzerindeki büyük etkisi ve bunun yarattığı anlaşmazlıklardan dolayı Birleşik Devletler'deki beysbolun yakın tarihi, "steroid çağı" olarak isimlendirilmiştir. Performanstaki artışlar ve yeni rekorlar, yüksek emelleri olan bir atletin bunu, performans güçlendirici ilaçları kullanmaksızın başarıp başarmadığı sorusunu doğurmaktadır. U.S. Kongresi, steroidlerin tıp dışı kullanımına karşı kanunlar çıkarmıştır; ve Major Beysbol Ligi, bu yasaları ihlal eden oyunculara kurum cezaları vermektedir. Şimdiye kadar, 100'den fazla Major Lig oyuncusu, steroid kullanımını kabul etmiş ya da suçlanmıştır; ve birçoğu, 80 kadar maçta oynamama cezası almıştır.




Siz, anabolik bir steroid olan erkek seks hormonu testosteronu muhtemelen duymuşsunuzdur. Ergenlikten kısa bir süre önce, erkek üreme sistemi bu önemli kimyasal sinyalin üretimini artırır. Testosteron hücrelere girer ve orada reseptörlere bağlanarak gen ekspresyonunu değiştirir. Bu reseptörlere sahip olan hücreler, ses kalınlaşması, yüzde ve vücutta kıllanma, kas ve kemik kütlesinde artış gibi erkek ikincil cinsiyet karakterlerinin gelişmesinde görev alan hücrelerdir. Anabolik steroidler, ergenliğin gecikmesi, cinsel ereksiyon sorunu ve belirli bazı hastalıklarda meydana gelen kas kitlesi kayıpları gibi durumları tedavi etmek amacıyla kullanılır.

Bir kasa egzersiz uygulandığında, egzersiz ve steroidler arasındaki etkileşim, kasların büyümesiyle sonuçlanır. Anabolik steroidleri kötüye kullanan vücut geliştiriciler, onları, tipik olarak, normal düzeylerin ya da tedavi amaçlı dozların 10-100 katı olacak şekilde kullanırlar. Bu işlemler sonucunda bayanlarda, baylardaki gibi son derece gelişmiş iskelet kasları oluşur. Her iki eşey de testosteron için reseptörlere sahiptir; fakat normal olarak bayanlar, kanlarında erkeklerinkinden çok daha düşük konsantrasyonda testosterona sahiptir. Vücut geliştirici bayanlar bu hormonları kullandıklarında, erkeklerin kaslarına benzer kaslar geliştirirler. Onların aynı zamanda, sesleri kalınlaşır, vücutlarında ve yüzlerinde kıllanma ortaya çıkar. Bu steroidler, dişi üreme fizyolojisini

**Beysbol Nasıl Büyük Oldu** Jose Canseco, 1986'da yılın Amerikan Ligi çaylağıydı. O, 1988'de, bir sezonda 40 tur vuruşu yapan ve 40 başlangıç sayısı çalan ilk ana lig oyuncusu oldu ve Amerikan Liginin En Değerli Oyuncusu oldu. O, 2005'de *Juiced: Wild Times, Rampant Roids, Smash Hits, and How Baseball Got Big* isimli bir kitap yazdı. O, bu kitapta anabolik steroidlerin kullanıldığını kabul etti ve birçok diğer oyuncuyu suçladı.



**Anabolik Steroidler Büyük Kaslar Yaptırır** Anabolik steroidler, egzersize cevapta iskelet kaslarının gelişimini büyük ölçüde artırır. Steroidler, erkeklerde olduğu kadar bayanlar üzerinde de bu etkiye sahiptir.

kontrol eden negatif geribildirim yarattığından onların meme dokusunun küçülmesine, menstruasyonun durmasına ve kısırlaşmaya yol açar. Erkeklerdeki benzer negatif geri bildirim, kısırlığa neden olur. Davranış değişiklikleri de –"kontrolsüz hiddet"- yaygındır. Hem erkekler ve hem de bayanlar için en ciddi yan etkiler, kalp, karaciğer ve böbrek hastalıklarının ve kanser riskinin büyük ölçüde artmasıdır.

Bu risklere rağmen, atletler, avantaj sağlamak için sıklıkla anabolik steroidlere başvurmaktadır. Sporcu yönetim kuruluşları, steroidlerin kullanıldığını saptamak için kan ve idrar testleri uygular; buna karşılık, yasa dışı ilaç üretenler, fiziksel olarak istenilen sonuçları meydana getiren ancak testlerde tespit edilemeyen anabolik steroidlerin yeni formlarını tasarlamak için sürekli araştırma içersindedirler.

**BU BÖLÜMDE** Biz, hormonların hayvanlardaki anatomik, fizyolojik ve davranışsal değişiklikleri nasıl kontrol ettiği ve düzenlediğini inceleyeceğiz. İlk olarak, omurgasız yaşam döngüsünün hormonal kontrolünü inceleyeceğiz. Ardından, hormonların ve onların reseptörlerinin genel özelliklerini tartışacağız. Daha sonra da memeli hormonlarının çalışma mekanizmalarını işlevlerini ve kontrolünü tanımlayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


41.1 Hormon Nedir ve Hormonlar Nasıl Çalışır?

41.2 Sinirsel ve Endokrin Sistemler Nasıl Etkileşir?

41.3 Memelilerin Belli Başlı Endokrin Bezleri ve Hormonları Nelerdir?

41.4 Hormonların Çalışma Mekanizmalarını Nasıl Çalışırız?


## 41.1 Hormon Nedir ve Hormonlar Nasıl Çalışır?

Çok hücreli hayvanlardaki fizyolojik kontrol ve düzenleme, bilgiye ve hücre-hücre iletişimine gereksinim duyar. Hücrelerarası iletişimin çoğu, Bölüm 7'de açıklandığı gibi, kimyasal sinyallerin reseptörlere bağlanmasıyla gerçekleşir. **Hormonlar**, belirli hücre tiplerinden salınan ve uzaktaki diğer hücrelerin aktivitelerini etkileyen kimyasal sinyallerdir. Bu ve bundan sonraki bölümlerde, hormonlar ve aralarında büyüme faktörlerinin, morfogenlerin, sitokinlerin ve nörotransmitterlerin yer aldığı diğer kimyasal sinyal örnekleri hakkında bilgi edineceksiniz. Bu genel isimler, kimyasal sinyalin çalıştığı içerikten – endokrin sistem, büyüme ve gelişim, bağışıklık sistemi ya da sinir sistemi – gelir; fakat, onların çalışma prensipleri aynıdır: bir hücrenin saldığı kimyasal sinyalin giderek bir reseptöre bağlanması, bir hücresel cevaba yol açar.

Hayvanların gelişmek, büyümek ve işlev görmek için kullandığı bilgiler, belli başlı dört kaynaktan gelir: genom, endokrin sistem, bağışıklık sistemi ve sinir sistemi. Bu sistemlerin her birindeki bilgi, kimyasal sinyallerin ve onların reseptörlerinin özgüllüğünde kodlanmıştır. Daha önceki bölümlerde genetik bilgi hakkında oldukça fazla şey öğrendik. Bu ve bundan sonraki bölümlerde, endokrin, bağışıklık ve sinir sistemlerini tartışacağız. Sanmayınız ki tüm sinyaller, kimyasal maddedir; sinir sisteminde aynı zamanda, sıcaklık, basınç ve ışık gibi fiziksel bilgi kaynaklarını kodlayan reseptörlerin bulunduğu unutulmamalıdır. Sinir sistemi, vücutta bir yerden bir yere bilgi göndermek için aksiyon potansiyeli adı verilen elektriksel sinyalleri kullanır. Sistemin ne olduğuna bakmaksızın, bilginin işlenmesi, hangi hücrelerin sinyaller için reseptörlere sahip olduğuna, bu hücrelerin nasıl cevap verdiğine ve diğer hücreler ile nasıl etkileştiğine bağlıdır.

Bazı benzetmeler, bağışıklık, endokrin ve sinirsel bilgi sistemlerinin nasıl çalıştığını ayırt etmeye yardım edebilir. Bağışıklık sistemi (Bölüm 42'nin konusu) özel güvenlik kuvvetlerinden oluşmuş bir ordu gibi çalışır. Çeşitli hücresel ajanlar, vücudun kendi devriyelerini oluşturur. Devriyeler, bir güvenlik ihlali tespit ettikleri zaman alarmlarını –sitokinleri- çalarlar; onlar, vücudun savunmasını harekete geçirir. Sinir sistemi (bakınız Bölüm 45-47), özgül alıcılara özgül kablolarla sinyal gönderen bir merkezi entegrasyon ve komuta merkezi olan telefon sistemi gibi çalışır. Endokrin sistem, bir radyo ya da TV ağı gibi çalışır; bu ağın yaydığı sinyaller, açılan ve dalgası ayarlanabilen uygun alıcıya sahip kişiler tarafından alınabilir.

Bu bölümde, hormonal kimyasal sinyalleri üretip hücre dışı sıvıya salan, çeşitli hücrelerin yer aldığı **endokrin sistem** üzerine odaklanacağız.

### Kimyasal sinyaller, lokal olarak ya da uzakta etkili olabilir

**Endokrin hücreler**, kimyasal sinyalleri salgılar; **hedef hücreler**, bu sinyaller için reseptörlere sahiptir. Hücre dışı sıvıya salgılanan kimyasallar, lokal olarak difüze olurlar ve difüzyonla kana geçebilirler. Kana giren endokrin sinyaller, hormon olarak isimlendirilir ve salındıkları yerden oldukça uzakta olan hedef hücreleri aktive edebilirler (**Şekil 41.1A**). Testosteron, bir **hormon** örneğidir.

Bazı endokrin sinyaller, çok küçük miktarlarda salınır, ya da enzimler tarafından çok hızlı inaktifleştirilir, ya da lokal hücreler tarafından alınmaları öylesine etkindir ki hiçbir zaman kana uzaktaki hücreler üzerinde etkili olabilmeye yetecek miktarda difüze olmazlar. Bu sinyaller, sadece salındıkları yerin yakınındaki hedef hücreleri etkilediklerinden **parakrinler** (*para*, "yanında"; **Şekil 41.1B**) olarak isimlendirilir. Parakrinin bir örneği, yangının mediyatörlerinden biri olan histamindir. Bir endokrin sinyalin yaptığı en lokal eylem, o, kendisini salgılayan aynı hücrenin üzerindeki ya da içindeki reseptörlere bağlandığı zaman gerçekleşir. Bir kimyasal sinyal, kendisini salgılayan hücreyi etkilerse, **otokrin** fonksiyona sahiptir denir (**Şekil 41.1C**). Hormonlar ve parakrinler, şayet onların salgılanma hızları negatif geri bildirim vasıtasıyla kontrol ediliyorsa, otokrin fonksiyonlara sahip olabilir.

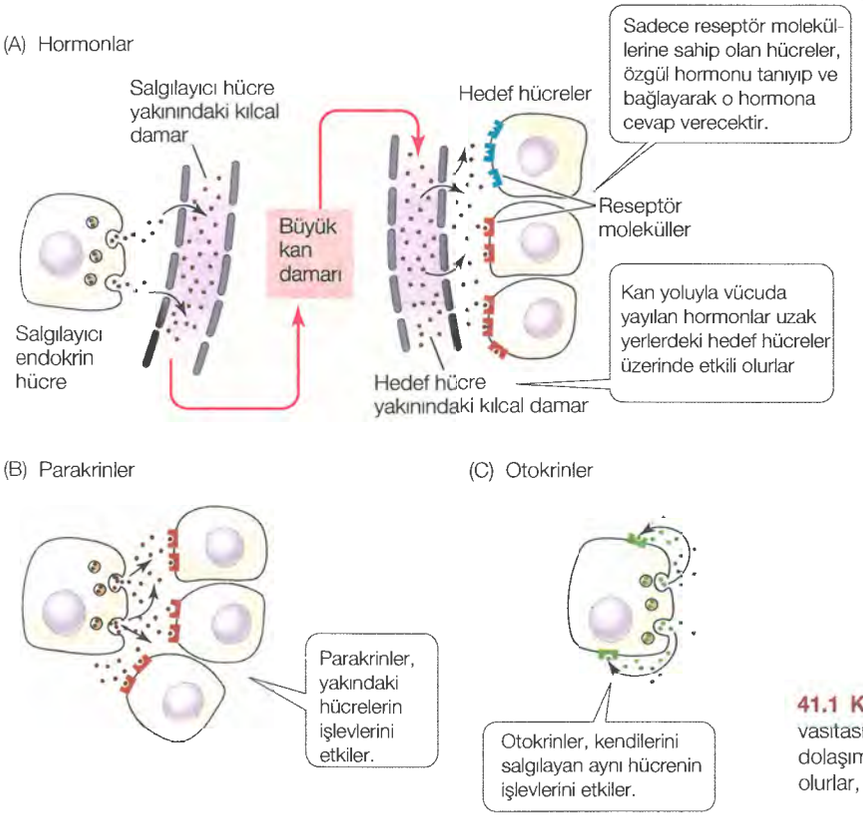
Bazı endokrin hücreler, tek hücreler olarak doku içerisinde bulunur. Örneğin, sindirim kanalının hormonları, midenin ve ince bağırsağın duvarında izole durumdaki endokrin hücreler tarafından salgılanır. Bununla birlikte birçok hormon, endokrin hücre kümelerinin oluşturduğu **endokrin bezler** denen salgı organlarından salgılanır. "Endokrin" ismi, bu bezlerin ürünlerini doğrudan hücre dışı sıvıya salgıladığı ve oradan kan içerisine geçtiği gerçeğini yansıtmaktadır. Buna zıt olarak, ter bezleri ya da tükürük bezleri gibi **ekzokrin bezler**, ürünlerini derinin yüzeyine ya da bağırsak gibi vücut boşluğu içerisine taşıyan kanallara sahiptir. Tek bir endokrin bez, birçok hormon salgılayabilir.

Hücreler arası iletişime ile ilgili gözden geçirme işlemimizi tamamlamak için, ayrıntılarını Bölüm 45-47'de inceleyeceğimiz nörotransmitterlerden ve Bölüm 54'de tartışacağımız feromonlardan bahsetmeliyiz. Sinir sisteminin hücreleri olan nöronlar, uzunlukları boyunca elektriksel sinyaller şeklinde bilgi iletirler; fakat bir nöron, o bilgiyi başka bir hücreye iletebilir ve ilettiği yerde ya başka bir nöron ya kas hücresi ya da salgı hücresi yer alır; nöron, **nörotransmitter** denen kimyasal sinyalleri salarak iletimi gerçekleştirir. Çoğu nörotransmitter, çok lokal etki yapar ve çoğunlukla kendilerini salgılayan nöron üzerine etki eder. Bununla birlikte, bazı nörotransmitterler kan içerisine difüze olurlar ve bu nedenle **nörohormon** olarak isimlendirilirler. **Feromonlar**, bir hayvanın çevreye salarak aynı türün diğer bireyleriyle iletişimini sağlayan kimyasal sinyallerdir.

### Hormonal iletişim, uzun bir evrimsel geçmişe sahiptir

Hücreler arası kimyasal iletişim, çok hücreliğin evrimi için son derece önemliydi. Bir hücreli bir cıvıksı mantar olan *Dictyostelium*, spor üreten çok hücreli yapıyı (bakınız Şekil 27.29) oluşturan bireysel hücrelilerin kümelenmesini koordine eden kimyasal bir sinyal (cAMP) kullanır. Çok hücreli hayvanların en ilkeli olan süngerlerin, sinir sistemleri yoktur; fakat onlar hücreler arası kimyasal iletişime sahiptirler. Bölüm 37'de tartışıldığı gibi bitkilerin büyümesi, çeşitli hormonlarla düzenlenir.

Hormonal iletişimin evrimi üzerine yapılan çalışmalar, ilginç genelleşmeler ortaya koymaktadır: sinyal moleküllerinin kendileri, yüksek düzeyde korunmuştur. Biz, geniş bir organizma grubunda aynı kimyasal bileşikleri buluruz; fakat, onların fonksiyonları farklıdır. Organizmalar farklı ortamları işgal etmek üzere evrimleşerek geliştiklerinde ve farklı yaşam tarzlarına sahip olduklarında, hormon-reseptör sistemleri farklı fonksiyonlara hizmet etmek üzere evrim geçirmiştir- örneğin, prolaktin hormonu (**Şekil 41.2**). Bir diğer önemli örnek, deri değiştirme ve başkalaşımın hormonal kontrolüdür; bu olaylar, yeryüzünde en fazla çeşitlilik gösteren hayvan grubu olan eklembacaklıların yaşamında oldukça önemli olaylardır (bakınız Bölüm 32). İlgili hormonlar, bu bölümün giriş kısmında tartışılan anabolik steroid sistem ile genetik olarak ilişkili olan, eski bir hormonal haberleşme sistemini temsil eder.




**41.1 Kimyasal Sinyalizasyon Sistemleri** Hormonlar (A) kan vasıtasıyla tüm vücuda yayılır. Parakrinler ve otokrinler, kan dolaşımına girmez; parakrinler (B) yakındaki hücrelere basitçe difüze olurlar, oysa otokrinler (C) kendilerini salgılayan hücreyi etkilerler.

#### EKLEMBACAKLILARDA DERİ DEĞİŞTİRMENİN HORMONAL KONTROLÜ

Tüm eklembacaklılar gibi böcekler de sert dış iskelete sahiptir. Onun için, onların büyümesi,

**Balık**
Tatlısu türlerinde ozmoregülasyon için gereklidir. Üremek için tuzlu sulardan tatlısulara geçen türlerde (ör. somon balığı), erginlerdeki prolaktin üretimi, üremenin yapılacağı akarsulara erginlerin gitmesi için dürtü yaratmada rol oynayabilir.



**Amfibiler**
Tatlısulara giren hayvanlar için derinin ozmoregülatör özelliklerini değiştirir. Bazı türlerde, erginlerin üreme yerlerine dönmesi için "su dürtüsü" yaratır. Dişilerde ovidukt gelişimini ve yumurta üretimini uyarır. Bazı türlerde, eşeysel özelliklerin gelişimini kontrol eder.





Prolaktinin yapısı, tüm omurgalı gruplarında benzerdir.



**Kuşlar**
Bazı türlerde, yuva yapma aktivitesini, kuluçkaya yatma davranışını ve her iki eşeyde de yavru bakımını uyarır. Sindirim sisteminin yukarı kısmındaki epitel hücrelerinin çoğalmasını ve bu hücrelerin dökülerek yavruların beslenmesinde kullanılan "kursak sütü" oluşturmasını uyarır.



**Memeliler**
Dişilerde meme bezlerinin gelişmesini ve süt üretimini uyarır. İnsanlarda, cinsel haz duygusundan sorumludur ve erkeklerde seksüel birleşmeyi takip eden isteksiz kalınan dönemden sorumludur.

**41.2 Prolaktinin Yapısı Korunmuştur; Fakat Fonksiyonları Değişiklik Geçirmiştir**
Prolaktin, tüm omurgalı gruplarında bulunur ve uzun bir evrimsel geçmişe sahiptir. Onun ilkin omurgalılardaki olası işlevi, vücudun tuz ve su dengesini (ozmoregülasyon) düzenlemektir. Bu işlevini bazı türlerde sürdürmektedir; diğer türlerde ise birtakım fizyolojik işlevleri kontrol etmek üzere değişim geçirmiştir; bu işlevlerin çoğu üremeyle bağlantılıdır.

deri değiştirme işlemi (*molting*, dış iskeletin atılması) sayesinde aralıklı olarak meydana gelir. İki deri değiştirme arasındaki her bir büyüme evresine *instar* adı verilir.

İngiliz fizyolog Sir Vincet Wigglesworth, böceklerde büyüme ve gelişmenin hormonal kontrolü çalışılmalarının öncüsüydü. Wigglesworth, Hemiptera takımına ait kan emen bir böcek olan *Rhodnius prolixus* üzerinde bir seri deney yaptı. *Rhodnius* yavruları yumurtadan çıktıklarında minyatür erginleri andırırlar; fakat bazı ergin özellikleri yoktur. Bu genç bireyler, olgun bir ergine gelişmeden önce beş kez deri değiştirir; kanla beslenme, her bir deri değiştirme ve büyüme olayını tetikler.

*Rhodnius*, şaşırtıcı derecede dayanıklı deney hayvanıdır —başı koparıldıktan sonra bile oldukça uzun süre yaşamını sürdürür. Wigglesworth'un çalışmaları, eğer kan emdikten bir saat sonra başları kopartılacak olursa *Rhodnius* bireylerinin yıllarca yaşayabildiğini ancak asla deri değiştirmediklerini ortaya koymuştur. Bununla birlikte, eğer kan emdikten bir hafta sonra başları kopartılacak olursa, deri değiştirirler. Wigglesworth, gecikme süresinin, deri değiştirmeyi tetikleyen maddenin baş kısmından yavaşça difüze olduğu anlamına geldiği şeklinde bir varsayımda bulundu. O, bu hipotezini **Şekil 41.3**'de gösterilmiş olan deney ile test etti.

Biz, şimdi, eklembacaklıların deri değiştirmesinin düzenlenmesinde iki hormonun sırayla çalıştığını biliyoruz: bunlar *prothorasikotropik hormon* (PTTH) ve *ekdison* hormonudur. Beyindeki hücreler PTTH üretir; ona "beyin hormonu" denmesinin nedeni budur. PTTH, taşınarak beyne bağlı olan *corpora cardiaca* denen bir çift yapıda depolanır. Uygun bir uyarıdan sonra (*Rhodnius* için kanın emilmesi) PTTH salınır ve difüze olarak hücre dışı sıvı yoluyla bir endokrin bez olan prothoraks bezine ulaşır. PTTH, prothoraks bezini ekdison hormonunu salması için uyarır. Ekdison, hedef dokular difüze olur ve deri değiştirmeyi uyarır.

Ekdison, yağda çözünen bir steroid olup kendi hedef hücrelerinin (çoğunlukla epidermis hücreleri) plazma zarını kolayca geçer. Ekdison, hedef hücrelerdeki reseptörlere bağlanır; bu reseptörler, muhtemelen, omurgalıların testosteron reseptörleriyle ilişkilidir. Hormon-reseptör kompleksi, eski kütikülün sindirilmesinde ve yeni olanın sentezlenmesinde işlev gören enzimleri şifreleyen genlerin ekspresyonunu indükleyen transkripsiyon faktörü gibi davranır. İlgili testosteron reseptörü testosterona bağlandığı zaman da gelişimde ve büyümede önemli roller

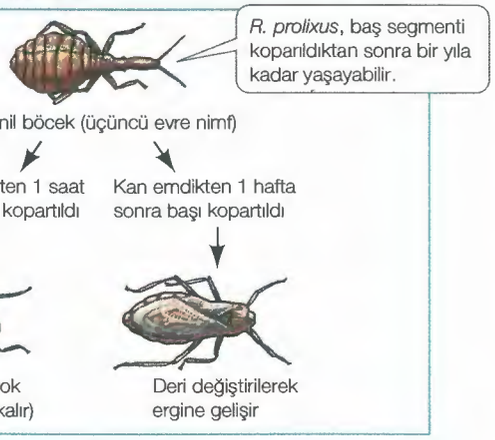
## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 41.3 Difüze Olabilen Bir Madde Deri Değiştirmeyi Tetikler

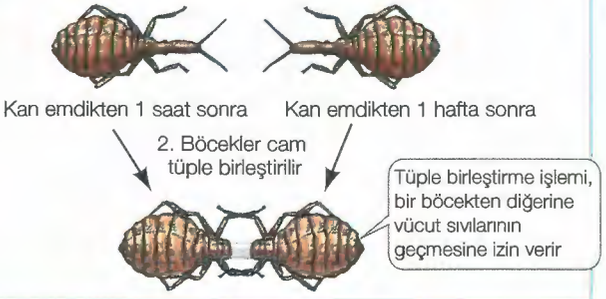
Kan emici bir hemipter türü olan *Rhodnius prolixus* bireylerinin yumurtadan çıkıp ergine gelişmesi için geçirilen beş kez deri değiştirme olayı, emilen kan tarafından tetiklenir. Sir Vincet Wigglesworth'un deneyleri, kandan oluşan bir menünün, böceğin baş kısmında deri değişimini indükleyen bazı maddelerin üretimini uyardığını göstermiştir.

**HİPOTEZ** ***R. prolixus*** **türündeki deri değiştirmeyi kontrol eden madde, baş segmentinde üretilir ve difüzyonla vücuda yavaşça yayılır.**

**GÖZLEM**




**YÖNTEM** 1. Üçüncü evre nimflerin kan emdikten sonra farklı zamanlarda başları kopartılır.




**BULGULAR**



Her iki böcek deri değiştirerek ergine gelişir

**SONUÇ** **Kandan oluşan menü, böceğin başı içerisinde bazı maddelerin üretimin uyarır ve bu maddeler vücuda difüzyonla yavaşça yayılarak deri değişimini tetikler.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

oynaması; hem kimyasal sinyalin ve hem de fonksiyonunun genel etki alanının evrimsel olarak korunduğunu göstermektedir.

PTTH ve ekdison tarafından deri değişiminin kontrolü, bir genel eklembacaklı hormon kontrol mekanizmasıdır; ve endokrin sistemin sinir sistemiyle birlikte çalışarak çeşitli bilgileri nasıl birleştirdiğini ve uzun süreli etkileri nasıl uyardığını örneklemektedir. Bir eklembacaklı sinir sisteminin hayvanın çevresi hakkında almış olduğu çeşitli bilgiler (gün uzunluğu, sıcaklık, sosyal ipuçları ve besinler gibi), büyüme ve gelişme evreleri için en uygun zamanlamayı belirlemeye yardım eder. Koşullar elverişli olduğunda beyin (sinir sistemi kısmı), prothoraks bezine (endokrin sistemin bir parçası) sinyal gönderir; prothoraks bezi, gelişim ve deri değişimiyle alakalı olan fizyolojik süreçleri yöneten hormonu (ekdison) üretir. Bu bölümde, omurgalılardaki sinir sistemi ve endokrin bezler arasında olan benzer bağlantıları daha sonra göreceğiz.

**EKLEMBACAKLILARDA OLGUNLAŞMANIN HORMONAL KONTROLÜ** Wigglesworth'un *Rhodnius* ile yaptığı deneyler, bir diğer önemli sonuç ortaya koymuştur: kullanılanın deneğin nimf olduğuna bakılmaksızın, kafası koparılmış olan böcekler her zaman deri değiştirerek doğrudan ergine gelişmektedir. Wigglesworth tarafından yapılan ilave deneyler, bu hemipterin deri değiştirerek bir başka juvenil nimfe mi ya da ergine mi dönüşeceğini belirleyen başka bir hormonun varlığını ispatlamıştır.

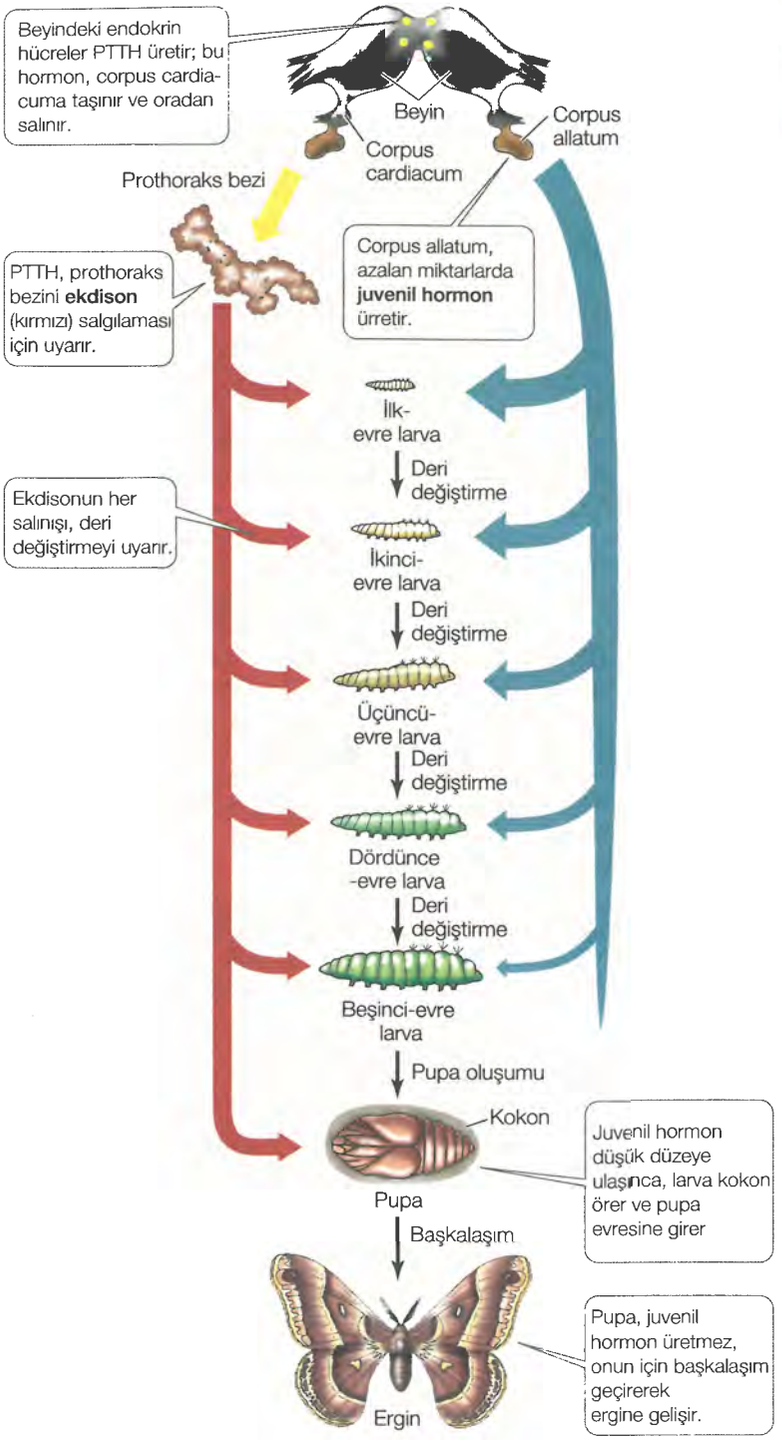
*Rhodnius*'un başı uzun olduğundan, gerideki kısma dokunmadan beyni içeren ön kısmını kaldırmak olasıdır. Bir hafta öncesinde kanla beslenmiş olan dördüncü nimf evresindeki böcekler, bu şekilde başları kısmen kopartıldığında onlar, deri değiştirerek erginlere değil beşinci evre juvenillere gelişmiştir.

Bu deneyi, bireysel böcekleri cam tüpler kullanarak birbirlerine bağlayan daha fazla sayıda deney izlemiştir. Beslenmemiş ve başı tamamen kopartılmış beşinci nimf evresindeki böcek, beslenmiş ve başı kısmen koparılmış olan (başının sadece ön kısmı kopartılmış) dördüncü nimf evresindeki böceğe bağlandığı zaman, her iki böcek de deri değiştirerek juvenillere gelişmiştir. Dördüncü nimf evresindeki böceğin başının geri kısmından gelen bir madde, her iki böceğin deri değiştirerek ergine gelişmesini önlemiştir.

Olgunlaşmayı önlemeden sorumlu olan madde, sürekli olarak *corpora allata*dan (PTTH'yı salan corpora cardiaca kısmına bağlanan yapılar) salınan **juvenil hormonudur.** Juvenil hormonu mevcut olduğu sürece, *Rhodnius* deri değiştirerek diğer juvenil nimflere gelişir. *Rhodnius*, normal olarak, beşinci nimf evresi süresince juvenil hormon üretimini durdurur ve ondan sonra deri değiştirerek ergine gelişir.

Juvenil hormon tarafından gelişimin kontrolü, tam başkalaşım geçiren kelebekler gibi böceklerde daha karmaşıktır. Bu hayvanlar, yaşam döngülerinde gelişimleriyle ilgili çok çarpıcı değişiklikler geçirir. Döllenmiş yumurtalar açıldığında *larva* ortaya çıkar; larva, beslenir deri değiştirir ve her defasında daha da büyür. Belirli sayıda deri değişimi gerçekleştirildikten sonra, *pupa evresi* denen inaktif evreye girer. Pupa, önemli vücut yeniden yapılanma süreci geçirir ve sonunda ergin çıkar.

Tam başkalaşımın mükemmel bir örneğini, ipekböceği kelebeği olan *Hyalophora cecropia* sergiler (**Şekil 41.4**).




**41.4 Başkalaşımın Hormonal Kontrolü** Üç tane hormon, ipekböceği kelebeği olan *Hyalophora cecropia* türünde, deri değiştirmeyi ve başkalaşımı kontrol eder.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 41.1 • Tam Başkalaşım

Juvenil hormon yüksek konsantrasyonda varlığını koruduğu sürece, larvalar deri değiştirerek daha iri larvalara gelişir. Juvenil hormonun seviyesi düştüğü zaman, larvalar kokon örer ve pupa evresine geçer. Pupa evresinde hiç juvenil hormon üretilmediğinden dolayı, onlar deri değiştirerek ergine gelişirler.

Böcek hormonlarının varlığı ve işlevi, hormonlar kimyasal olarak tanımlanmadan birçok yıl önce deneysel olarak gösterilmiştir. Bir organizmada belirli hormonların çok az miktarlarda bulunduğunu varsaymanız, sürpriz değildir. Ekdison ile yapılan çok önceki çalışmaların birinde, biyokimyacılar, 4 ton ipekböceğinden sadece 250 miligram saf ekdison (bir elma çekirdeğinin dörtte biri ağırlığında) üretmiştir!

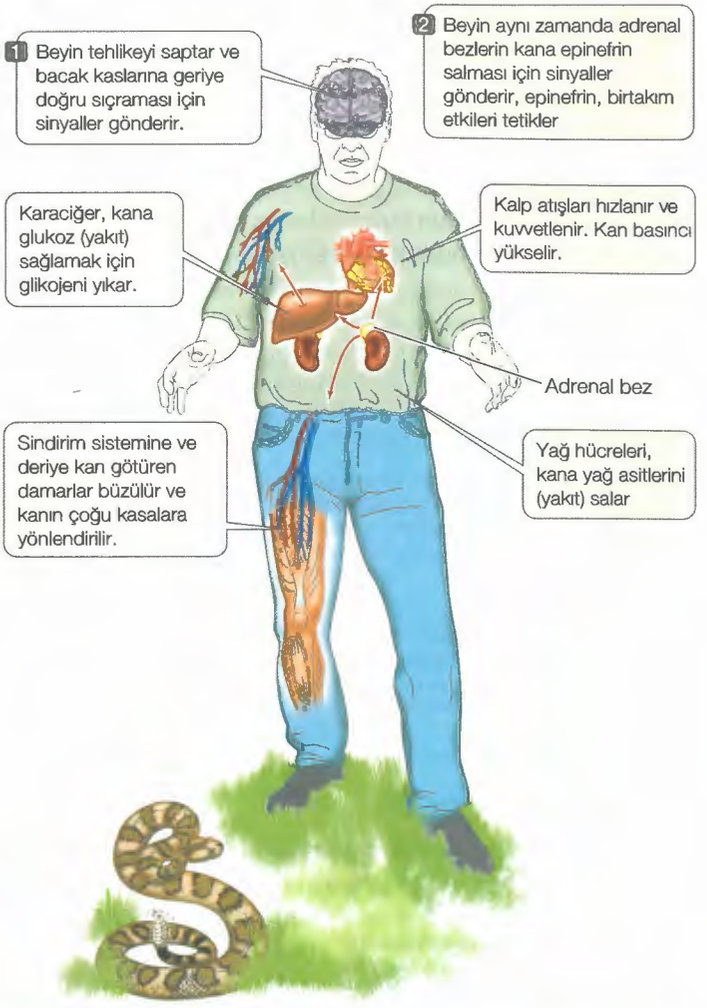
## Hormonlar üç kimyasal gruba bölünebilir

Artık hormonların uzun süreli fizyolojik ve gelişimle ilgi süreçlerde işlev görebildiğine ilişkin örnekleri görmüş durumdayız; geriye dönerek onlar hakkında bazı genel soruları sorabiliriz. Kaç çeşit hormon vardır? Onların kimyasal özelliği nedir ve onların etkileme biçimi nasıldır? Hormonlar, kimyasal yapı bakımından oldukça fazla çeşitlilik gösterir; fakat, onların büyük çoğunluğu üç grup altında sınıflandırılabilir:

- Hormonların büyük çoğunluğu, *peptid* ya da *proteindir.* Bu hormonlar (insülin bir örnektir), suda çözünürdür ve onun için taşıyıcı moleküller olmadan kan içerisinde kolayca taşınabilirler. Peptid ve protein hormonlar, kendilerini sentezleyen hücre içinde kesecikler içerisinde paketlenir; onlar, ekzositoz ile salınırlar. Bu hormonların reseptörleri, hücre yüzeyinde yer alır.
- *Steroid* hormonlar (testosteron gibi), bir steroid olan kolesterolden sentezlenir, yağda çözünürler ve hücre zarlarından kolaylıkla geçerler. Steroid hormonlar kendilerini sentezleyen hücreden dışarıya kolayca difüze olurlar; ve kan içerisinde ekseriyetle taşıyıcı moleküllere bağlanırlar. Onların reseptörleri, çoğunlukla hücre içerisinde yer alır.
- *Amin hormonlar*, çoğunlukla tirozin amino asidinden sentezlenirler (tiroksin bir örnektir). Bazı amin hormonlar, suda çözünür ve diğerleri yağda çözünürdür; onların salınma şekli buna göre farklılık gösterir.

## Hormon reseptörleri, zara bağlı ya da hücre içerisinde olabilir

Suda çözünür hormonlar, plazma zarlarından kolayca geçemezler; onun için onların reseptörleri, hedef hücrelerin yüzeylerinde konumlanmıştır. Bu reseptörler, zarı kateden üç domainli büyük glikoprotein kompleksleridir: plazma zarından dışarıya uzanan *bağlanma domaini,* reseptörü zara demirleyen *transmembran domaini* ve hücrenin sitoplazması içine doğru uzanan *sitoplazmik domain.* Bir hormon bağlanma domainine bağlandığı zaman, sitoplazmik domain ikinci mesajcıyla aktifleşen reaksiyon silsilesiyle hedef hücrenin cevabını başlatır ve sonunda protein kinazları ya da protein fosfatazları aktive eder (bakınız Şekil 7.7 ve 7.8). Genellikle bu protein kinazlar ve fosfatazlar, sitoplazmadaki enzimleri aktifleştirir ya da inaktifleştirir; bu da hücrenin cevabını doğurur. Fakat reseptör tarafından başlatılan sinyal verme silsilesi, çekirdeğe giren




**41.5 Dövüş ya da Kaç Cevabı** Bir kişi, tehlikeli bir durumla aniden karşılaştığı zaman, beyin adrenal bezlere sinyaller gönderir; adrenal bezler anında epinefrin hormonunu salar. Epinefrin, kan dolaşımıyla vücuda yayılır ve farklı dokularda dövüş ya da kaç cevabının çeşitli öğelerini indükler.

ve gen ekspresyonunu değiştiren sinyaller de meydana getirir (bakınız Şekil 7.12).

Yağda çözünür hormonlar, plazma zarından difüze olabilir; onun için bunların reseptörleri, genellikle hücre içerisindedir; yani ya sitoplazmada ya da çekirdektedir (Ancak, yağda çözünür hormonlar için zara bağlı bazı reseptörler, son zamanlarda tanımlanmıştır). Genellikle, yağda çözünür hormon ve onun reseptörü tarafından oluşturulmuş olan kompleks, hücrenin çekirdeğindeki gen ekspresyonunu değiştirerek iş yapar (bakınız Şekil 7.9).

### Hormonun eylemi, hedef hücrenin ve onun reseptörlerinin özelliğine bağlıdır

Hormon, kendi reseptörüne sahip bir hücreyle her nerede olursa olsun karşılaştığında reseptöre bağlanabilir; hormon, o reseptöre bağlanır ve cevabı tetikler. Cevabın özelliği, cevap veren hücreye ve onun reseptörlerine bağlıdır. Böylece aynı hormon, farklı tipteki hücrelerde farklı cevaplara yol açabilir.

Bir amin hormon olan *epinefrini* düşünün. Farz edelim ki siz ormanda yürüyorsunuz ve nerdeyse bir çıngıraklı yılanın üzerinden geçecektiniz. Geriye zıplarsınız. Kalbiniz, küt küt atmaya başlar ve koruyucu eylemlerin tümü harekete geçer. Zıplama ve kalbin küt küt atmaya başlaması, çok çabuk tepki gösteren sinir sisteminiz tarafından harekete geçirilir. Bununla birlikte, kasların bu cevaplarıyla eş zamanlı olarak, sizin sinir sisteminiz, böbreklerinizin hemen yukarısında yer alan böbreküstü bezinin endokrin hücrelerini epinefrin salgılamaları için uyarır. Saniyeler içerisinde, epinefrin kanınıza difüze olur ve vücudunuzda dolaşarak **dövüş ya da kaç cevabının** birçok elemanını aktive eder **(Şekil 41.5)**.

Epinefrin, kalbinizdeki reseptörlere bağlanarak kalbin daha hızlı ve güçlü atmasına neden olur. Kalbiniz, şimdi, daha çok kan pompalamaktadır. Epinefrin, aynı zamanda, bazı kan damarlarındaki reseptörlere de bağlanır. Bu hormon derinize, böbreklere ve sindirim kanalına (sindirilen besinler bekleyebilir!) kan sağlayan kan damarlarının büzülmesine neden olur ve daha fazla kanın tehlikeden kaçmanızda ihtiyacınız olan kaslara yönelmesini sağlar.

Epinefrin, aynı zamanda, karaciğerdeki hücrelere ve yağ hücreleri üzerindeki reseptörlere de bağlanır. Epinefrin, hızlı bir şekilde enerji sağlamak için, karaciğerde glikojenin glukoza yıkılmasını uyarır (bakınız Şekil 7.20). Epinefrin, yağ dokuda, yağların yağ asitlerine yıkılmasını uyarır –yağ asitleri, diğer bir enerji kaynağıdır. Bunlar, bir hormon tarafından tetiklenmiş olan birçok eylemin sadece birkaçıdır; onların hepsi, tehlikeli durumlarda hayatta kalma şansınızı artırmaya katkı yapar. Hücresel cevap, her durumda, hücrenin reseptörlerine ve bağlantılı hücre içi iletişim silsilesine bağlıdır.

## 41.1 ÖZET

**Hormonlar, endokrin hücreler tarafından hücre dışı sıvıya salınan kimyasal sinyallerdir, hücre dışı sıvıdan kana difüze olurlar ve uzaktaki hedef hücrelere taşınırlar. Suda çözünür hormonların reseptörleri, hedef hücrelerin yüzeyindir; yağda çözünür hormonların çoğunun reseptörleri, hedef hücrenin içerisindedir.**

- Juvenil hormonun başkalaşımdaki rolü nedir? **Bakınız ss. 855-856 ve Şekil 41.3 ve 41.4**
- Suda çözünür ve yağda çözünür hormonların reseptörlerine ulaşmalarının farklı biçimlerini tanımlayınız. **Bakınız s. 856**
- Tek bir hormonun vücutta neden değişik etkilere sahip olabileceğini biliyor musunuz?

Sinir sistemi ve endokrin sistem, vücudun iki büyük bilgi sistemi olduğundan onların faaliyetlerinin koordine edilmiş olması sürpriz değildir. Şimdi bu koordineli çalışmanın nasıl olduğuna göz atalım.

## 41.2 Sinirsel ve Endokrin Sistemler Nasıl Etkileşir?

Var olduğu bilinen hormonların listesi, uzundur ve gittikçe uzamaktadır. Konuyu kullanışlı hale getirmek için, öncellikle insan ve diğer memelilerin endokrin sistemi üzerine odaklanacağız (**Şekil 41.6**). İncelememize, sinir sistemi ve endokrin sistem fonksiyonlarının birleştirilmesinde yer alan hormonları göz önünde bulundurarak başlayacağız.

### Hipofiz, sinir ve endokrin sistemleri birbirine bağlar

**Hipofiz bezi**, ağız tavanının arkasında olmak üzere kafa tasarın tabanındaki bir çöküntüye oturmuştur (**Şekil 41.7A**). Hipofiz, beynin **hipotalamus** denen ve birçok fizyolojik düzenleme sisteminde görev alan beyin bölümüne bir sapla tutunmuştur. Hipofiz, hipotalamusla olan yakın bağlantısıyla, sinir sistemi ve endokrin sistem arasında arayüz olarak hizmet eder; ve birçok fizyolojik sürecin hormonal kontrolüyle alakalıdır.

Hipofiz, gelişim olarak kökeni birbirinden farklı olan iki kısma sahiptir. *Ön (anteriyör) hipofiz*, embriyonik ağız boşlu-

**Epifiz bezi**
*Melatonin*: biyolojik ritimleri düzenler

**Tiroit bezi** (bakınız Şekil 41.10 ve 41.11)
*Tiroksin (T3 ve T4)*: hücre metabolizmasını artırır; büyüme ve nöral gelişim için elzemdir
*Kalsitonin*: kalsiyumun kemiğin yapısına katılmasını uyarır

**Paratiroit bezleri** (tiroidin posteriyör yüzeyinde; bakınız Şekil 41.10)
*Paratiroit hormon (PTH)*: kemikten kalsiyumun salınmasını ve bağırsaklardan ve böbreklerden kalsiyumun absorpsiyonunu uyarır

**Adrenal bez** (bakınız Şekil 41.12)
Korteks
*Kortizol*: strese karşı metabolik cevaba aracılık eder
*Aldosteron*: tuz ve su dengesinde gereklidir
*Cinsiyet steroidleri*

Medulla
*Epinefrin* (adrenalin) ve *norepinefrin* (noradrenalin):dövüş ya da kaç reaksiyonlarını uyarır

**Gonadlar** (bakınız Bölüm 43)
Testisler (erkek)
*Testosteron:* erkek cinsel karakterlerinin gelişmesi ve korunması

Ovaryumlar (dişi)
*Estrojen*: dişi cinsel karakterlerinin gelişmesi ve korunması
*Progesteron*: hamileliği destekler



**Hipotalamus** (bakınız Şekil 41.7) Ön (anteriyör) hipofizi kontrol eden salıcı ve salınmayı-inhibe edici nörohormonları salgılar; *ADH* ve *oksitosin*, posteriyör hipofize nakledilir ve oradan salınır.

**Ön (anteriyör) hipofiz** (bakınız Şekil 41.8)
*Thyrotropin (TSH)*: tiroid bezini aktifleştirir
*Folikül uyarıcı hormon (FSH)*: dişilerde, ovaryum foliküllerinin gelişimini uyarır; erkeklerde spermatogenezi uyarır
*Lüteinleştirici hormon (LH)*: dişilerde ovulasyonu (yumurtlamayı) ve ovaryumların östrojen ve progesteron üretimin tetikler; erkeklerde, testosteron üretimini uyarır
*Kortikotropin (ACTH)*: adrenal korteksin kortizol salgılamasını uyarır
*Büyüme hormonu (GH)*: protein sentezini ve büyümeyi uyarır
*Prolaktin*: süt üretimini uyarır
*Melanosit uyarıcı hormon (MSH)*
*Endorfinler* ve *enkefalinler*: ağrı kontrolü

**Arka (posteriyör) hipofiz** (bakınız Şekil 41.7)
Hipotalamustan gelen hormonun alınması ve salınması:
*Oksitosin*: uterusun kasılmasını, süt akışını ve bireyler arasında bağlılığın oluşmasını uyarır
*Antidiüretik hormon (ADH; vazopressin olarak da bilinir)*: böbrekler tarafından suyun korunmasını vaat eder

**Timüs** (erginlerde körelir)
*Timosin:* bağışıklık sistemindeki T hücrelerini aktifleştirir

**Pankreas** (Langerhans adacıkları)
İnsülin: glukozu almak ve kullanmak için hücreleri uyarır
*Glukagon*: glukoz salması için karaciğeri uyarır
*Somatostatin*: insülin ve glukagon salınmasını yavaşlatır; ve sindirim kanalı fonksiyonlarını yavaşlatır

**Hormon üreten ve salgılayan hücrelere sahip diğer organlar**

| Organ | Hormon |
|---|---|
| Yağ doku | Leptin |
| Kalp | Atrial natriüretik peptid |
| Böbrek | Eritropoietin |
| Bağırsak | Gastrin |
| Mide | Sekretin, kolesistokinin |
| Deri | Vitamin D (kolekalsiferol) |
| Karaciğer | Somatomedinler, insülin benzeri büyüme faktörü |

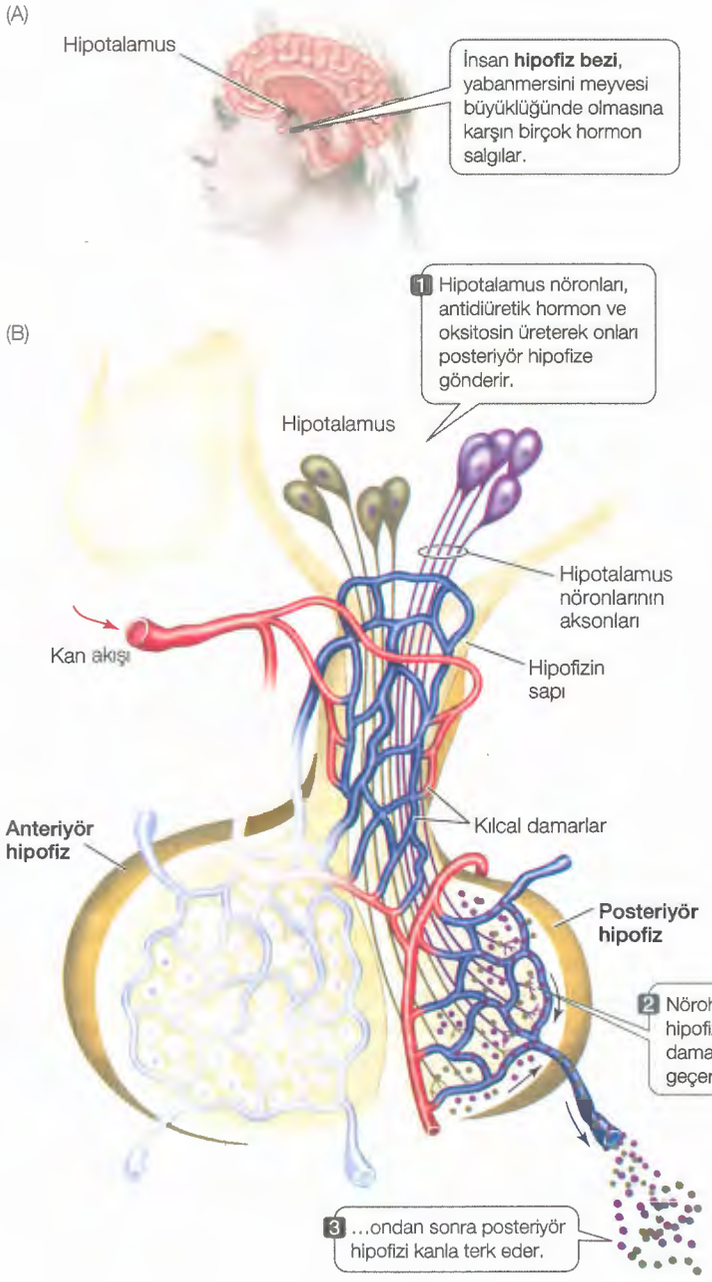
**41.6 İnsanların Endokrin Sistemi** Hormon üreten ve salgılayan hücreler, ayrı endokrin bezler şeklinde organize olmuş olabilir; ya da sindirim kanalı ve böbrekler gibi diğer organların dokuları içerisine gömülmüş olabilirler. Hipotalamus, beynin bir kısmıdır; fakat hipotalamus, hücre dışı sıvıya nörohormonları salgılayan hücreler içermektedir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 41.1 • İnsan Endokrin Bezleri

ğu tavanının dış cep oluşturmasından köken alır; oysa, *arka (posteriyör) hipofiz*, gelişen beynin tabanının oluşturduğu dış cepten gelişir. Böylece ön hipofiz, sindirim kanalı epitel dokusundan; arka hipofiz ise sinir dokusundan köken alır. Her iki kısım da sinir sistemiyle etkileşim içindedir; fakat bu etkileşim farklı şekillerdedir. Ön hipofiz, hipotalamusun salgıladığı nörohormonlar tarafından kontrol edilen endokrin hücreler içerir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 41.2 • Hipotalamus-Hipofiz-Endokrin Ekseni**




**41.7 Posteriyör Hipofizden Salınan Nörohormonlar**
Hipotalamustaki nöronlar, peptid olan iki nörohormon üretir; bunlar posteriyör hipofizde depolanır ve salınır.

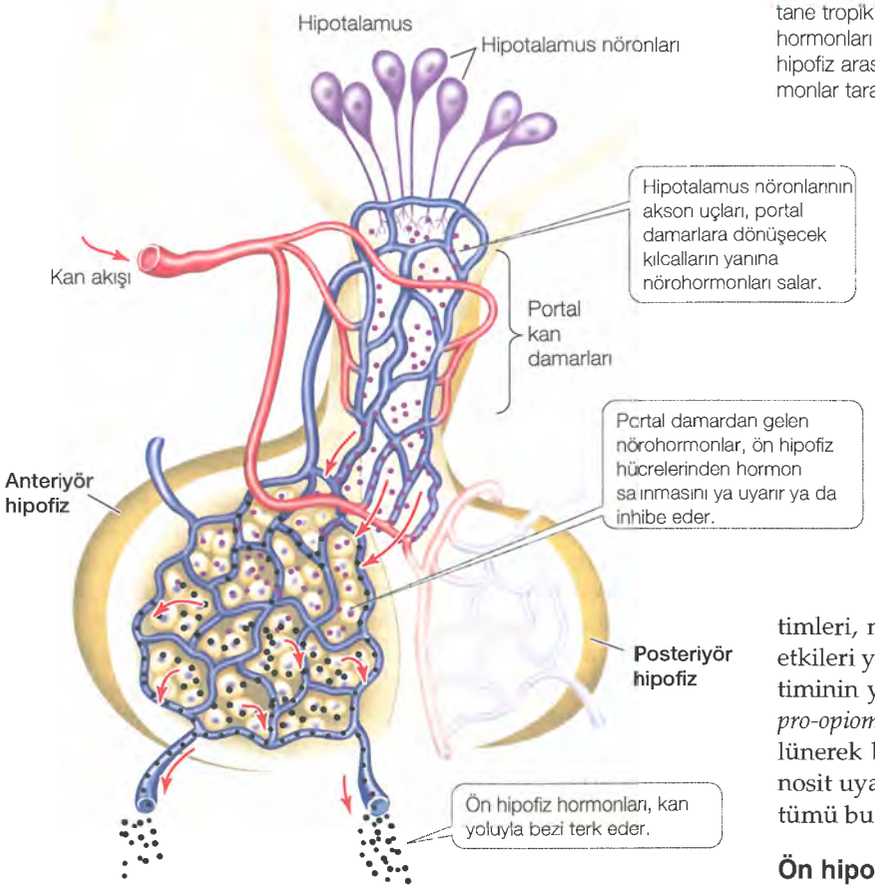
**POSTERİYÖR HİPOFİZ** Hipotalamustaki nöronlardan **posteriyör (arka) hipofizin** içerisine uzun aksonlar uzanır. Bu aksonların uçları (*terminalleri*), nöronlar tarafından üretilen antidiüretik hormon ve oksitosin adı verilen iki hormonu salar (**Şekil 41.7B**). Bu nörohormonlar, aksonlar boyunca aşağıya doğru nakledilen kesecikler içerisinde paketlenir. Bu kesecikler, bir aksiyon potansiyeli onların salınmasını uyarıncaya kadar saklanır.

**Antidiüretik hormonun (ADH)** memelilerde ve kuşlardaki ana işlevi, böbrekler tarafından korunan su miktarını artırmaktır. Böbrekler, ADH salgılanması yüksek olduğunda, yüksek konsantrasyonlu az miktarda idrar meydana getirir. ADH salgılanması düşük olduğunda, böbrekler fazla miktarda seyreltik idrar meydana getirir. Posteriyör hipofiz, kan basıncı düştüğünde ya da kan çok tuzlu olmaya başladığında, ADH salıverilişini artırır. ADH aynı zamanda *vasopressin* olarak da bilinir; çünkü bu hormon yüksek konsantrasyonlarda olduğunda, çevresel kan damarlarının büzülmesine yol açarak kan basıncının yükselmesini sağlar.

Bir kadın doğum yaparken onun posteriyör hipofizi, **oksitosin** salar; oksitosin rahmin kasılmasını uyararak bebeğin doğurtulmasını sağlar (bakınız Şekil 44.16). Oksitosin, aynı zamanda, annenin memesinden süt gelmesini sağlar. Bebeğin emmesi, annenin beynindeki nöronları uyararak oksitosin salgılanmasını uyarır. Hatta bebeğin görülmesi ya da sesinin duyulması, emziren annenin oksitosin salgılamasına ve memeden süt salınmasına yol açabilir. Bu, sinir sisteminin bilgileri nasıl birleştirdiği ve hormonların aracılık ettiği süreçlerin kontrolüne nasıl katkı yaptığına ilişkin iyi bir örnektir.

Hormonlara gelince, onlar sinir sistemini etkileyebilir. Örneğin oksitosin, bağlanmayı teşvik eder (Bölüm 7'de açılış kısmında yer alan hikayeye bakınız). Eğer oksitosin salınması deneysel olarak engellenirse, sıçanlardan koyunlara kadar memeli sınıfına ait anneler, yeni doğmuş yavrularını reddedeceklerdir; fakat eğer yavru yapmamış bir sıçana bir doz oksitosin verilecek olursa, o yavrular sanki kendisininmiş gibi kabul edecektir. Oksitosin, çeşitli hayvanlarda çift oluşturmayı ve güven kurulmasını teşvik eder. İnsanlarda oksitosin salgılanması, yakın cinsel temasla birlikte artış gösterir. Oksitosinin lakabının "kucaklama hormonu" olması sürpriz değildir.

**ANTERİYÖR HİPOFİZ Anteriyör (ön) hipofiz, tropik hormonlar** olarak davranan dört tane peptid ve protein hormon salar; tropik hormonlar, diğer endokrin bezlerin aktivitelerini kont-




**41.8 Anteriyör Hipofiz, Hipotalamus Tarafından Kontrol Edilir** Anteriyör hipofizin hücreleri, diğer endokrin bezleri kontrol eden dört tane tropik hormona ilave olarak birkaç diğer peptid hormonu ve protein hormonları üretir. Bu hücreler, hipotalamusta üretilerek hipotalamus ile ön hipofiz arasındaki sap kısmında yer alan portal damarlarla verilen nörohormonlar tarafından kontrol edilir.

rol eden hormonlardır (Şekil 41.8). Bu dört hormon, *tirotropin, lüteinleştirici hormon, folikül uyarıcı hormon* ve *kortikotropin*dir. Her tropik hormon, hipofiz bezinin farklı tipte hücreleri tarafından üretilir. Bu bölümün sonraki kısımlarında ve Bölüm 43'de tropik hormonların hedef organlarını (tiroit, testisler, ovaryumlar ve adrenal korteks) tanımladığımız zaman onlar hakkında daha çok şey anlatacağız.

Ön hipofiz tarafından üretilen diğer peptid ve protein hormonlar, *büyüme hormonu, prolaktin* (bakınız Şekil 41.2), *melanosit uyarıcı hormon, enkefalin*ler ve *endorfin*lerdir.

**Büyüme hormonu** (**GH**), çok çeşitli dokular üzerine etki ederek büyümeyi teşvik eder. En önemli etkilerinden bir tanesi, hücreler tarafından amino asitlerin alınmasını uyarmasıdır. Büyüme hormonu, aynı zamanda, karaciğerin *somatomedinler* ya da *insülin benzeri büyüme hormonları* (*IGF*) adı verilen kimyasal sinyallerin üretmesini uyarmak suretiyle büyümeyi vaat eder; karaciğerden salınan bu hormonlar kemik ve kıkırdağın büyümesini uyarır. Böylece büyüme hormonu, karaciğerdeki endokrin hücreleri uyardığından dolayı, tropik hormon olarak değerlendirilebilir.

Çocuklarda büyüme hormonunun aşırı miktarda üretilmesi, *gigantizme* yol açar; bu durumdan etkilenmiş olan bireylerin boyu yaklaşık 2.5 metreye (8 feet) kadar uzayabilir. Yeterli miktarlarda üretilmemesi *hipofizer cüceliğe* yol açar; bu bireylerin boyu normal ergin boyuna erişemez. 1950'lerin sonlarında başlayarak, çocukların ciddi büyüme hormonu eksiklikleri, insan kadavralarının hipofizlerinden çıkartılan büyüme hormonu ile tedavi edilmekteydi. Bu tedavi işlemi, önemli bir büyümeyi teşvik etmesi bakımından başarılıydı; fakat, bir bireyin kullanacağı bir yıllık hormonun karşılanması için 50 kadavranın hipofizine gereksinim duyulmaktaydı. Bilim insanları, 1980'li yıllarda, rekombinant DNA teknolojisini kullanarak, insan büyüme hormonu genini izole edip büyük miktarlarda çoğaltılabilen bakterilere aktardılar; bu olay, yeterince saf hormonun yaygın olarak bulunmasını sağlayacak kadar üretilmesini olası kıldı.

**Endorfinler** ve **enkefalinler**, vücudun doğal ağrı kesicileridir. Bu moleküller, beyinde, ağrıyı kontrol eden yollarda nörotransmitter maddeler olarak davranırlar. Onların ön hipofizdeki üretimleri, normal olarak oldukça azdır ve muhtemelen önemli etkileri yoktur. Onlar, ön hipofizin diğer iki hormonunun üretiminin yan ürünleridir. Bir gen, büyük bir ana molekül olan *pro-opiomelanokortin*i ya da POMC'yi kodlar; bu molekül, bölünerek birkaç peptid meydana getirir. Kortikotropin, melanosit uyarıcı hormon, endorfinler ve enkefalin hormonlarının tümü bu POMC molekülünün bölünmesiyle ortaya çıkar.

### Ön hipofiz, hipotalamusun nörohormonları tarafından kontrol edilir

Arka hipofizin aksine, ön hipofiz kendi hormonlarını sentezler ve salgılar; fakat, hormonların salgılanması, hipotalamustan gelen nörohormonların kontrolü altındadır. Hipotalamus, vücut içerisindeki ve dış ortamdaki koşulları hisseder ve onlar hakkında bilgi alır; ve nörohormonları salmak suretiyle bilgileri ön hipofize bildirir. Eğer deneysel olarak hipotalamus ve hipofiz arasındaki bağlantı kesilecek olursa, iç ya da dış ortam koşulları değiştiği zaman hipofiz hormonlarının salınması artık değişmez. Hipofiz hücrelerinin kültür ortamında korunduğu deneylerde, hipotalamus dokusundan çıkarılan özütlerin kültür ortamına ilave edilmesinin, bu hücrelerin bazılarının kültür ortamına kendi hormonlarını salgılamasını uyardığı saptanmıştır. Onun için, bilim insanları, hipotalamus hücrelerinden gelen salgıların, ön hipofiz hücrelerinin aktivitelerini kontrol ettiğini varsaymıştır.

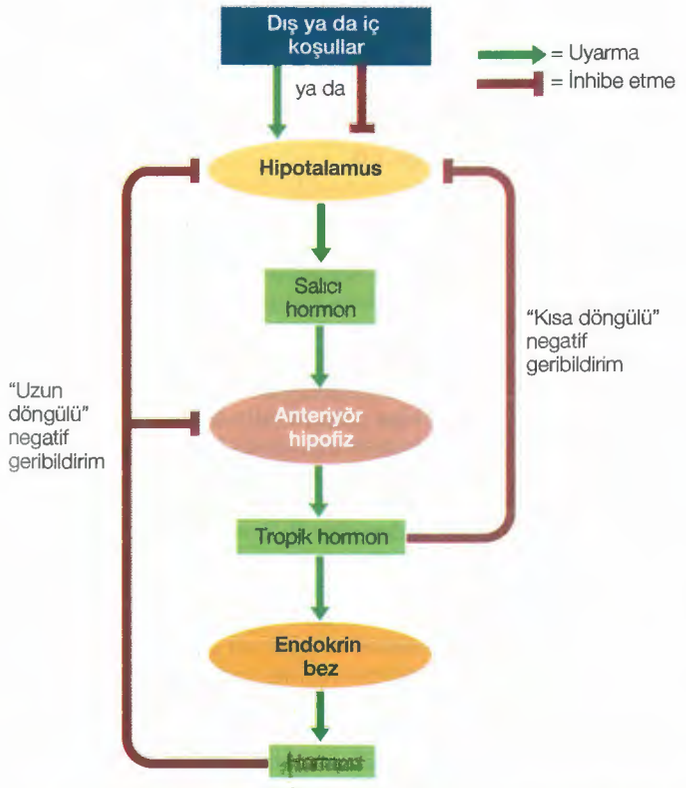
Hipotalamusun nöronları, posteriyör hipofizin içerisine uzanır fakat ön hipofize uzanmaz. Hatırlayacağınız üzere posteriyör hipofiz, sinir dokusundan geliştiği halde ön hipofiz, sindirim sistemi dokusundan gelişmiştir. Özel bir **portal kan damarları** seti, hipotalamus ve ön hipofiz arasındaki boşlukta köprü oluşturur (bakınız Şekil 41.8). Böylece, hipotalamustaki nöronlardan gelen salgıların kana geçtiği ve portal damarlarla aşağıya doğru ön hipofize iletildiği ön görülmüştür; bu salgılar orada, ön hipofiz hormonlarının salınmasını uyarır.

1960'lı yıllarda Roger Guillemin ve Andrew Schally'nin liderliklerindeki bilim adamlarından oluşmuş iki büyük ekip,

bu hipotalamus salgıları için bir araştırma başlattı. Herhangi bir memeli bireyinde bu tür nörohormonların miktarları çok az olduğundan dolayı, mezbahalardan toplanan çok fazla sayıda domuz ve koyun hipotalamusu, frigorifik (soğutuculu) kamyonlarla laboratuvarlara gönderilmiştir. 270.000 koyun hipotalamusu kullanılarak gerçekleştirilen bir ekstraksiyon (özütünü çıkarma) işlemi sonucunda sadece 1 miligram saf **tirotropin salıcı hormon** (**TRH**) elde edilebilmiştir. TRH, izole edilen ilk hipotalamus *salıcı hormonudur* (yani, salınmayı-uyarıcı hormon). Bu hormonun, glutamik asit, histidin ve prolin amino asitlerinden oluşmuş basit bir tripeptid olduğu anlaşılmıştır. Bu hormon, bir tropik hormon olan tirotropini salması için ön hipofizin belirli hücrelerini uyarır; tirotropin de tiroit bezinin aktivitesini uyarır.

TRH'ın keşfinden bir süre sonra Guillemin'nin ve Schally'nin ekipleri, **gonadotropin salıcı hormonu** (**GnRH**) tanımladı; bu hormon, gonadların (ovaryumlar ve testisler) aktivitesini kontrol eden tropik hormonları salması için ön hipofizin belirli hücrelerini uyarır. Bu keşifleri için Guillemin ve Schally, 1977 Nobel Tıp Ödülünü aldılar. Şimdi aralarında hem salıcı hormonların ve hem de salınmayı inhibe edici hormonların yer aldığı, hipotalamusun birçok diğer nörohormonu bilinmektedir. Ön hipofizi kontrol eden belli başlı hipotalamus nörohormonları şunlardır:

- Tirotropin salıcı hormon
- Gonadotropin salıcı hormon
- Prolaktin salıcı ve salınmayı inhibe edici hormonlar
- Büyüme hormonu salıcı hormon




**41.9 Çoklu Geribildirim Döngüleri, Hormon Salgılanmasını Kontrol Eder** Çoklu negatif geribildirim döngüsü, hipotalamustan ön hipofize ve endokrin bezlere uzanan komuta zincirini kontrol eder.

- Büyüme hormonu salınmasını inhibe edici hormon (somatostatin)
- Kortikotropin salıcı hormon

### Negatif geribildirim döngüleri hormon salgılanmasını düzenler

Ön hipofizin endokrin hücreleri, hipotalamusun salıcı ve salınmayı inhibe edici hormonları tarafından kontrol edildiği gibi, aynı zamanda, onların uyardıkları hedef bezlerin hormonları tarafından doğrudan ya da dolaylı negatif geribildirim kontrolü altındadır (**Şekil 41.9**). Örneğin, ön hipofizden salgılanan kortikotropine cevap olarak adrenal bez tarafından üretilen kortizol hormonu, kan dolaşımıyla hipofize ulaşır ve daha fazla tropik hormon salınmasını inhibe eder. Kortizol, aynı zamanda, kortikotropin salıcı hormonun salınmasını inhibe ettiğinden hipotalamus için negatif geri bildirim sinyali olarak davranır. Bazı durumlarda bir tropik hormon, karşılık gelen salıcı hormonu üreten hipotalamus hücreleri üzerinde negatif geri bildirimle kontrol da yaratabilir.

## 41.2 ÖZET

**Hipofiz, sinir sistemi ve endokrin sistem arasındaki ara yüzdür. Posteriyör hipofiz iki tane nörohormon salar. Hipotalamustan gelen diğer nörohormonların kontrolü altında olan ön hipofiz, diğer endokrin bezleri kontrol eden hormonlar salar.**

- Beyin ve hipofizin iki kısmı arasındaki anatomik ve işlevsel ilişkiyi tanımlayınız.
- Ön hipofizin tropik hormonları nelerdir ve onlar endokrin sistemi nasıl etkiler? **Bakınız ss. 859-860 ve Şekil 41.8**

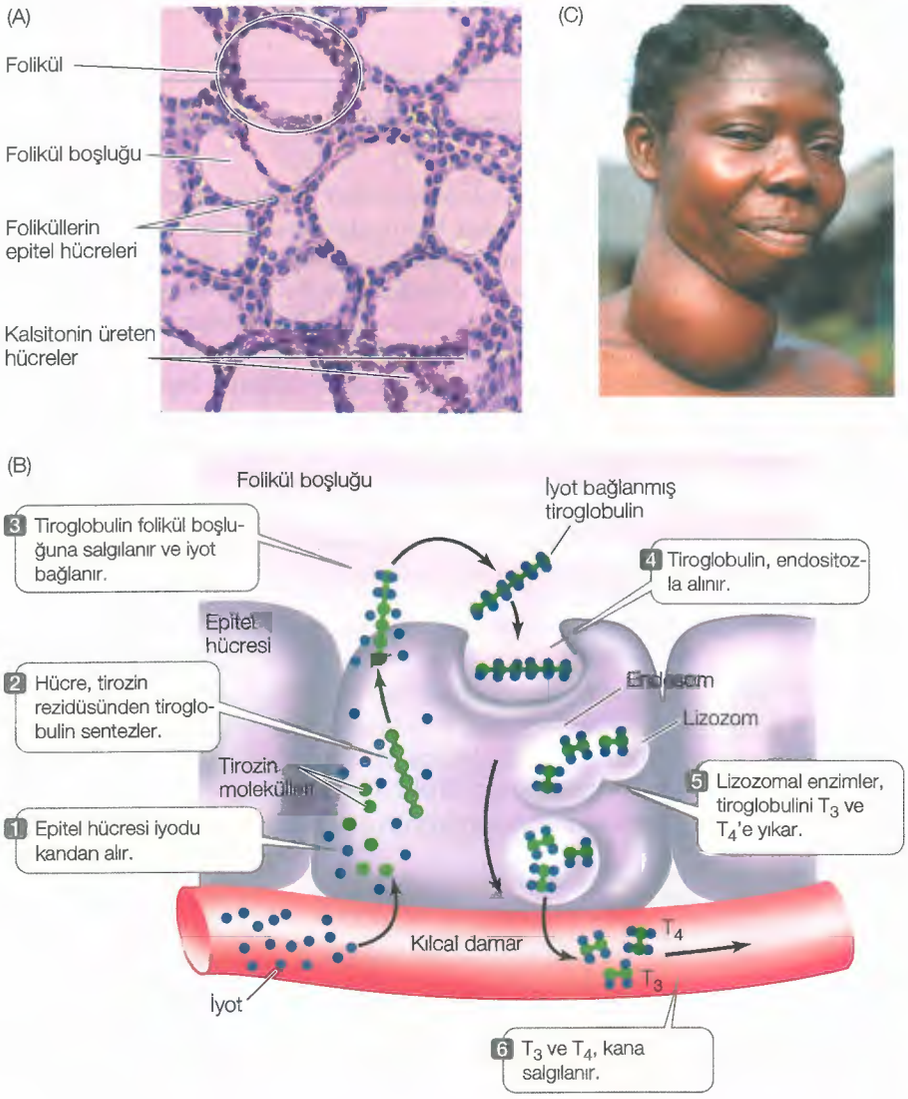
Artık, endokrin sistemlerin kontrol edildiği bazı mekanizmaları bilmekteyiz; memeli vücudundaki belli başlı endokrin bezlerin işlevlerine daha ayrıntılı olarak bakacağız.

## 41.3 Memelilerin Belli Başlı Endokrin Bezleri ve Hormonları Nelerdir?

Hormonlar, memelilerin tüm fizyolojik sistemlerindeki işlevleri düzenlemeye yardım eder. Bu bölümde, fizyolojik süreçlerde hormonların yapmış olduğu önemli birkaç işi örnek olarak inceleyeceğiz. İzleyen bölümlerde daha fazlasını göreceğiz.

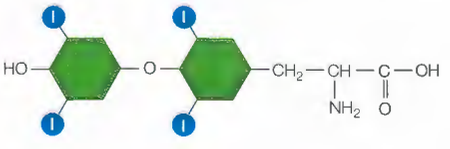
### Tiroit bezleri tiroksin salgılar

**Tiroit bezi**, nefes borusunun (*trake*) ön kısmına sarılmıştır ve her iki yanda lob şeklinde genişlemiştir (bakınız Şekil 41.6). Tiroit bezinde iki tip hücre vardır ve bu hücre tiplerinin her biri kendine özgü hormon üretir. Tiroksin, koloit içeren yuvarlak bir yapı olan *foliküller*i meydana getiren epitel hücreleri tarafından üretilir, depolanır ve salınır (**Şekil 41.10A ve B**). Kalsitonin ise foliküller arasındaki alanlarda yer alan hücreler tarafından üretilir.

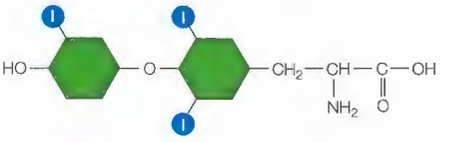



**41.10 Tiroit Bezi Çok Sayıda Folikülden Oluşur** (A) Tiroit bezinin bu enine kesitinde, epitel hücrelerinin çevrelediği çok sayıda folikül görülmektedir. Kalsitonin salgılayan hücreler, folikküllerin arasındaki alanda yer alırlar. (B) Folikülün epitel hücreleri, tiroglobulin sentezler ve folikülün boşluğu içerisine salgılar; burada tiroglobuline iyot bağlanarak epitel hücreleri tarafından işlemden geçirilip $T_3$ ve $T_4$ oluşturulmasına kadar saklanır. (C) İyot yetersizliği, hipotiroit guatrla sonuçlanabilir. Bu durumda, işlevsel tiroksinin olmaması, aşırı miktarda tiroglobulin sentezine ve sonuç olarak da folikküllerin büyümesine neden olmaktadır.

**Tiroksin** bir glikoprotein olan **tiroglobulin** şeklinde oluşmaya başlar; folikül hücreleri, tiroglobulini uzun zincirler şeklinde sentezler ve sentezlenen bu molekül büyük ölçüde tirozin rezidülerinden meydana gelmiştir. Bu tiroglobulin molekülleri, depolanmak üzere folikül içerisine verilince, tirozin rezidülerine, bir ya da iki tane iyot atomu bağlanır. Tiroit bezi tiroksin salması için uyarıldığında, folikül hücreleri, tiroglobulini endositozla folikülden alır. Alınan bu tiroglobulin, daha sonra bölünerek sadece iki tirozin rezidüsünden meydana gelmiş daha küçük molekülleri oluşturur ve bu moleküller, folikül hücrelerini terk eder. Eğer bu moleküller, tirozin rezidüsünün dört yerine iyot bağlanıp maksimum düzeyde iyotlanmışsa, bu hormon tetraiyodotironin ya da $T_4$'dür;




eğer sadece üç yerine iyot bağlanmışsa, bu hormon triiyodotironin ya da $T_3$'dür.




Tiroit, genellikle, $T_3$'ün yaklaşık dört katı kadar $T_4$ salar; ancak $T_3$, vücut hücrelerinde daha aktif olan hormondur. Dolaşımdaki $T_4$ molekülleri, hedef hücre içerisindeki bir enzimle $T_3$'e dönüştürülebilir. Onun için, her hedef hücre, $T_4$'dün daha aktif $T_3$'e dönüştürülmesini kontrol ederek kendisinin tiroit hormonlarına olan duyarlılığını ayarlayabilir. Tiroksin hakkında bir şeyler okuduğunuzda, tartışılan eylemin özellikle $T_3$'e ait olduğu aklınızda bulunsun.

## TİROKSİN HÜCRE METABOLİZMASINI DÜZENLER

Tiroksin memelilerde hücre metabolizmasını düzenlemede birçok rol oynar. Tiroksin, suda çözünürdür, onun için hücreye rahatlıkla girer ve çekirdekteki reseptörlere bağlanır. Bu reseptörler, vücudun çoğu hücresinde bulunur; ve tiroksinle birleştiklerinde bunlar, çok sayıdaki genin transkripsiyonunu uyaran transkripsiyon faktörü olarak iş görür; bu genlerin ürünleri, enerji metabolik yollarında, nakil proteinlerin ve yapısal proteinlerin sentezinde rol alan enzimlerdir. Sonuç olarak, tiroksin çoğu hücrenin ve dokunun metabolik hızını yükseltir. Birkaç gün soğuğa maruz kalmak, tiroksin salınmasının artışına, $T_4$'ün $T_3$'e dönüşümünde artışın olmasına ve böylece bazal metabolik hızda artışa neden olur (bakınız Kısım 40.4). Tiroksin, özellikle büyüme ve gelişim sırasında ciddi öneme sahiptir; bu hormon, amino asit alımını ve protein sentezini vaat eder. İnsan fetüsünde ya da büyüme çağında olan çocuklardaki tiroksin yetersizliği, fiziksel ve zihinsel gelişimin büyük ölçüde gerilemesine yol açar, bu durum, *kretinizm* olarak bilinir.

Ön hipofiz tarafından üretilen tropik hormon **tirotropin** ya da **tiroit uyarıcı hormon** (**TSH**), tiroitteki tiroksin üreten folikül hücrelerini aktifleştirir. Hipotalamusta üretilen ve ön hipofize portal damarlarla taşınan tirotropin salıcı hormon (TRH), hipofizin TSH üreten hücrelerini aktifleştirir. Hipotalamus, TRH salgılanmasının artırılacağını ya da azaltılacağını belirlemek için sıcaklık ya da gün uzunluğu gibi çevresel bilgileri

kullanır. Bu basamakların sırası, daha önce kortizol için tanımlandığı gibi, bir negatif geri bildirim döngüsü tarafından düzenlenir (bakınız Şekil 41.9). Dolaşımdaki tiroksin, hipofiz hücrelerinin TRH'a cevap vermesini inhibe eder; böylece tiroksin seviyesi yüksek olduğu zaman daha az TSH salınırken tiroksin düzeyi düşük olduğu zaman daha fazla TSH salınır. Dolaşımdaki tiroksin, aynı zamanda, hipotalamus tarafından TRH üretilmesi ve salınması üzerine negatif geri bildirim uygular.

*Guatr*, büyümüş olan tiroit bezidir (**Şekil 41.10C**); bu durum, ya **hipertiroidizm** (tiroksinin aşırı üretilmesi) ya da **hipotiroidizm** (tiroksin yetersizliği) ile birlikte gelişebilir. Negatif geri bildirim döngüsünün tiroksin vasıtasıyla TSH salınımını kontrol etmesi, iki çok farklı durumun aynı belirtiyle nasıl sonuçlanabileceğini açıklamaya yardım eder.

*Hipertiroit* guatrın en yaygın nedeni, TSH reseptörü için bir antikorun yer aldığı bir otoimmün hastalıktır. Bu antikor, folikül hücreleri üzerindeki TSH reseptörlerine bağlanır ve aktive eder; bu olay, tiroksin hormonunun kontrolsüz biçimde üretilmesine ve salınmasına yol açar. Yüksek tiroksin düzeyinden gelen negatif geri bildirimden dolayı, TSH'ın kandaki düzeyi oldukça düşüktür; fakat tiroidin maksimum düzeyde uyarılması devam eder ve tiroit daha da büyür. Hipertiroidi olan bireylerin metabolik hızları yüksektir; bu bireyler gergin ve sinirli olurlar, ekseriyetle kendilerini ateşli hissederler, göz kürelerinin gerisinde yağ birikimi gelişebilir ve bu olay bireylerin gözlerinin şişkinleşmesine yol açar.

*Hipotiroit* guatr, dolaşımda TSH üretimini sonlandıracak yeterli düzeyde tiroksin olmadığı zaman meydana gelir. Bu durumun en yaygın nedeni diyetteki iyodun yetersizliğidir; folikül hücreleri, iyot olmaksızın tiroksin yapamaz. Yeterli tiroksin olmazsa, TSH düzeyi yüksek kalır ve tiroit fazla miktarlarda tiroglobulin üretmeye devam eder. Ancak, yeterli miktarda iyot hazır olmadığından, tiroglobuline iyot bağlanması yetersiz olur. Tiroglobulin, folikül hücrelerinde parçalara bölündüğü zaman, işlevsel tiroksin ($T_3$ ya da $T_4$) meydana gelmez. TSH düzeyi yüksek kalır ve daha fazla tiroglobulin sentezini uyarır; tiroit gittikçe büyür. Hipotiroidizmin belirtileri arasında, düşük metabolik hız, soğuğa karşı hoşgörüsüzlük, genel fiziksel ve zihinsel uyuşukluk yer alır.

Guatr, dünya nüfusunun yaklaşık %5'ini etkilemektedir. Sanayileşmiş ülkelerde sofra tuzuna iyodun ilave edilmesi hipotiroit guatrın görülme sıklığını büyük ölçüde indirgemiştir; fakat, bu durum dünyanın diğer kısımlarında halen daha yaygındır.

### Üç hormon kan kalsiyum konsantrasyonlarını düzenler

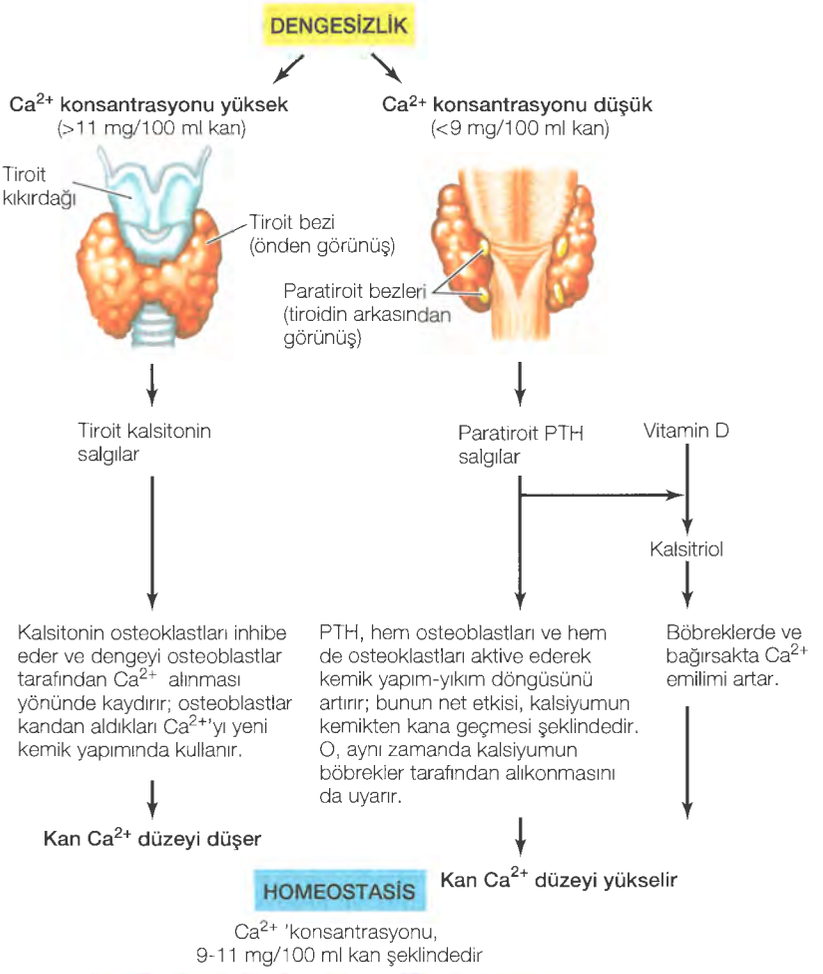
Kandaki kalsiyum konsantrasyonunun düzenlenmesi, ciddi ve zor bir iştir. Ciddidir; çünkü kan kalsiyum konsantrasyonlarının dar bir aralığın üstene çıkması ya da altına düşmesi ciddi sorunlara yol açabilir. Kandaki kalsiyum düzeyi bu aralığın altına düştüğü zaman, sinir sistemi aşırı uyarılır, bu durum kas spazmlarına ve hatta nöbetlere yol açabilir. Kandaki kalsiyum düzeyi bu aralığın üstüne çıktığı zaman, sinir sistemi baskılanır ve kaslar –kalp kası dahil- zayıflar. Kandaki kalsiyum konsantrasyonun düzenlenmesi zordur, çünkü, vücuttaki kalsiyumun sadece % 0.1'lik kısmı hücre dışı sıvı içerisinde yer alır. Kalsiyumun %1'lik kısmı kaslarda ve %99'luk kısmı kemiklerde yer alır. Onun için, vücut, kanda çok küçük bir kalsiyum havuzunu çok hassas konsantrasyonda korumak zorundadır; ve bu küçük havuz, kemikte ve hücrelerde bulunan çok büyük kalsiyum havuzundaki nispeten küçük kaymalardan büyük ölçüde etkilenebilir.

Vücut, kan kalsiyum düzeylerini değiştirmek için aşağıda belirtilmiş olan çoklu mekanizmalara sahiptir:

- Kemikte depolama ya da kemikten absorblama
- Kalsiyumun böbrekler tarafından dışarıya atılması ya da alıkonması
- Kalsiyumun sindirim kanalından emilmesi

Bu mekanizmalar, kalsitonin, paratiroit hormon ve kalsitriol (vitamin D'den sentezlenir) hormonları tarafından kontrol edilir.

**KALSİTONİN KAN KALSİYUMUNU AZALTIR** Tiroit tarafından salınan **kalsitonin**, esas olarak kemik döngüsünü düzenlemek suretiyle kandaki kalsiyum konsantrasyonunu düşürür (**Şekil 41.11**). Kemik, Kısım 48.3'de tartışacağımız gibi, eski kemiğin yıkılması ve yeni kemiğin yapılmasını içeren dinamik




**41.11 Kalsiyumun Hormonal Düzenlenmesi** Kalsitonin, paratiroit hormon (PTH) ve vitamin D, kandaki kalsiyum düzeylerini düzenler.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 41.3 • Kalsiyumun Hormonal Düzenlenmesi

bir süreçte sürekli olarak yeniden şekillendirilir. *Osteoklast* adı verilen hücreler, kemiği yıkar ve kana kalsiyum salar; *Osteoblast* adı verilen hücreler ise kandan kalsiyumu alır ve yeni kemiğin içerisine depolar. Kalsitonin, osteoklastların aktivitesini azaltır ve böylece kandan kalsiyumun uzaklaştırılıp osteoblastlar tarafından kemikte depolanmasını elverişli kılar. Ergin insanlardaki kemik döngüsü, çok yüksek değildir; onun için kalsitonin, ergin bireylerdeki kalsiyum homeostasisinde büyük rol oynamaz. Kalsitonin, muhtemelen, kemikleri aktif olarak büyümekte olan genç bireylerde daha önemlidir.

**PARATİROİT HORMONU KAN KALSİYUMUNU ARTIRIR** **Paratiroit bezleri**, tiroit bezinin posteriyör yüzeyine gömülmüş olan dört tane küçücük yapıdır (bakınız Şekil 41.11). Onların ürettikleri tek bir hormon olan **paratiroit hormonu** (aynı zamanda **PTH** ya da *parathormon* adı verilir), kan kalsiyum düzeyinin ayarlanmasında en önemli hormondur. Dolaşımdaki kalsiyum, paratiroit hücrelerinin plazma zarındaki reseptörleri aktifleştirir. Bu reseptörler aktif olduğu zaman, onlar PTH sentezini ve salınımını inhibe eder. Kandaki kalsiyum düzeyi düştüğünde bu inhibisyon ortadan kalkarak PTH sentezi ve salınımı tetiklenir.

PTH, hem osteoklastlar ve hem de osteoblastlar üzerine etki ederek kemik döngüsünü uyarır. PTH'in bu işleminin nihaiyi sonucu, kandaki kalsiyumun net olarak artışıdır.

PTH'ın kandaki kalsiyum konsantrasyonunu yükseltmesinin bir başka mekanizması, kalsiyumu idrarla atmak yerine geri emilimini sağlamak için böbrekleri uyarmasıdır. PTH, ayrıca, vitamin D'den kalsitriol sentezlenmesini aktive eder; kalsitriol ise besinlerden gelen kalsiyumun sindirim kanalından emiliminin artmasına yol açar.

**VİTAMİN D BİR HORMONDUR** *Vitamin*, vücutta küçük miktarlarda gereksinim duyulan fakat sentezlenemeyen bir maddedir; onun için vitaminler, yenen besinlerden elde edilmelidir. Bu tanıma göre **vitamin D,** bir vitamin değildir; çünkü vücut onu sentezleyebilir.

Kış günlerinin kısa olduğu ve kış diyetlerinde çoğunlukla et, balık, mandıra ürünleri ve taze sebzelerin bulunmadığı yüksek enlemlerde yaşayan insanlar arasında, kırılgan kemiklerin yaygın olduğu bilinmektedir. Bu durum, morina balığı karaciğer yağı (bol miktarlarda vitamin D içerir) yenilerek tersine çevrilebildiğinden, bilim insanları, diyetteki vitaminin gerekli olduğunu varsaymaktadır. Biz, şimdi, vitamin D'nin deri hücrelerinde sentezlendiğini bilmekteyiz; deride kolesterol, ultraviyole ışığı tarafından vitamin D'ye (*kalsiferol* de denir) dönüştürülür. Vitamin D, kanda dolaşır ve uzaktaki hücrelere etki eder; böylece o, aslında bir hormondur.

### PTH kan fosfat düzeylerini düşürür

Kemikteki mineraller, öncelikli olarak kalsiyum ve fosfattan oluşmuştur. Böylece PTH, kemikten kalsiyum salınımını uyardığında aynı zamanda fosfat salınımına da yol açar. Her iki elementin kandaki aşırı konsantrasyonları, tehlikeli olabilir. Kalsiyum ve fosfatın kan içerisindeki normal konsantrasyonları, onların bir çözeltide kalsiyum fosfat tuzları şeklinde çökelecekleri düzeyin birazcık altındadır. Böylece, küçük bir yükselme, çökelmeye neden olabilir; ve böbrek taşları ve atardamarların duvarında kalsiyum birikmesi (atardamarların sertleşmesi) gibi hastalıklara yol açabilir. Bu riski azaltmak için PTH, böbrekler üzerine etki ederek idrar içerisinde fosfat atılımını artırır.

### İnsülin ve glukagon kan glukoz konsantrasyonlarını düzenler

*Diabetes mellitus*, 1920'li yıllardan önce, zayıflık, uyuşukluk ve vücut kütlesinde dramatik kayıplarla karakterize olan ölümcül bir hastalıktı. Bu hastalığın, midenin hemen altında yer alan (bakınız Şekil 41.6) büyük bir bez olan **pankreas** ile ve glukoz metabolizmasının anormal olmasıyla bir şekilde bağlantılı olduğu bilinmekteydi; fakat bu bağlantı açık değildi.

Bugün, diabetes mellitusun (şeker hastalığı) bir protein hormon olan **insülinin** olmaması nedeniyle (tip I diyabet ya da juvenil başlangıçlı diyabet) ya da hedef dokularda insüline cevabın yokluğu nedeniyle (tip II ya da yetişkin başlangıçlı diyabet) meydana geldiğini bilmekteyiz. Glukoz, hücreye aktif taşımayla değil difüzyonla girer; fakat hücre zarları glukoza karşı fazla geçirgen değildir. Onun için, hücre zarlarında glukozun hücre içerisine girişini kolaylaştıran glukoz taşıyıcıları adı verilen proteinler vardır. Kas ve yağ dokularında çok yaygın olarak bulunan glukoz taşıyıcıları, insülin tarafından kontrol edilir. İnsülin hücre zarındaki reseptörüne bağlandığı zaman, bu glukoz taşıyıcılarının sitoplazmik keseciklerden hücre zarına taşınmasına yol açarak hücre zarını glukoz için daha geçirgen kılar. İnsülin mevcut olmadığı zaman, bu taşıyıcılar, endositozla sitoplazmik havuza geri döndürülür.

İnsülinin ya da insülin duyarlılığının olmaması durumunda, glukozun hücrelere girişi, bozulur; ve kanda fazla miktarda glukoz birikerek idrarla birlikte glukoz atılmaya başlar. Aynı zamanda idrar üretimi de artar. Kandaki glukozun yüksek konsantrasyonda olması, dışarıya atılan idrar miktarını iki mekanizma ile artırır. Birincisi, suyun ozmos ile hücrelerden kana geçmesine yol açar ve kanın hacmindeki bu artış, idrar üretiminde artışın olmasıyla sonuçlanır. İkinci olarak, böbrek tübüllerinde artmış olan glukoz, ozmos ile idrar içerisine daha fazla su çeker. Böylece şeker hastası olan bireyler, su kaybetmeye başlarlar; fakat daha da önemlisi, onlar, metabolik yakıt yoksunluğu çekerler. İnsülin yokluğunda kas ve yağ dokuları tarafından glukozun alınması bozulduğundan dolayı, kas hücreleri yakıt olarak yağ ve proteine bağımlı hale gelir; ve yağ doku, trigliserit depolarını tekrar dolduramaz. Sonuç olarak, tedavi edilmeyen şeker hastalarının vücudu, gittikçe zayıflar.

Yüz yıllardır, şeker hastalarının beklentileri, umutsuzdu. Bir değişiklik, Toronto Üniversitesinde hekim olan Frederick Banting ve bir tıp öğrencisi olan Charles Best'in pankreas dokusundan hazırlanan bir özütün enjeksiyonu ile şeker hastalığı semptomlarının azaltılabileceğini keşfetmesiyle 1921 yılında nerdeyse bir gecede geldi. Bu özütün aktif elemanının tamı tamına 51 amino asitten meydana gelmiş küçük bir protein hormon olan insülin olduğu bulundu. Bugün Birleşik Devletlerde üretilin insülini kullanmak suretiyle yerine koyma tedavisinin uygulanması, tip I şeker hastalığına sahip 1.5 milyondan fazla insanın normal yaşam sürdürmesine izin vermiştir.

**LANGERHANS ADACIKLARI** İnsülin, pankreastaki endokrin hücrelerin oluşturduğu kümelerde üretilir. Bu kümeler, onları keşfeden Alman tıp öğrencisine atfen **Langerhans adacıkları** olarak isimlendirilir. Bu adacıklar, her biri kendilerine özgü hormon üreten üç tip hücre içerir.

- Beta (β) hücreleri insülin üretir ve salgılar.
- Alfa (α) hücreleri glukagon üretir ve salgılar; bu hormon çoğunlukla insülinin yaptığının zıttı olan etkilere sahiptir.
- Delta (δ) hücreleri, somatostatin adı verilen hormonu üretir.

Pankreasın geri kalan kısmı ekzokrin dokudan yapılmıştır; bu ekzokrin dokuların ürettiği enzimler ve diğer salgılar, kanallarla sindirim kanalına ulaşırlar ve orada sindirim olayına katılırlar.

Yemek yedikten sonra, glukoz bağırsaklardaki besinlerden emildiğinde kandaki konsantrasyonu yükselir. Bu artış, insülin salması için adacıkların β hücrelerini uyarır; bu uyarı, vücuttaki tüm hedef hücrelerin dolaşımdaki glukozu yakıt olarak kullanmasına ve glukozu, glikojen ve yağ gibi depolanma ürünlerine dönüştürmesine yol açar. Bağırsaklar artık besin içermediği zaman, kandaki glukoz konsantrasyonu düşer ve adacıklar insülin salmayı durdurur. Sonuç olarak, çoğu hücre, yakıt olarak glukozdan daha ziyade glikojen ve yağ kullanmaya başlar. Eğer kandaki glukoz konsantrasyonu normal seviyenin büyük ölçüde altına düşerse, adacıkların α hücreleri, **glukagon** salar; glukagon, karaciğeri depolanmış durumdaki glikojeni yıkmak ve kana glukoz salınmasını sağlamak için uyarır. Bu olaylar, Kısım 51.4'de daha ayrıntılı olarak tartışılacaktır.

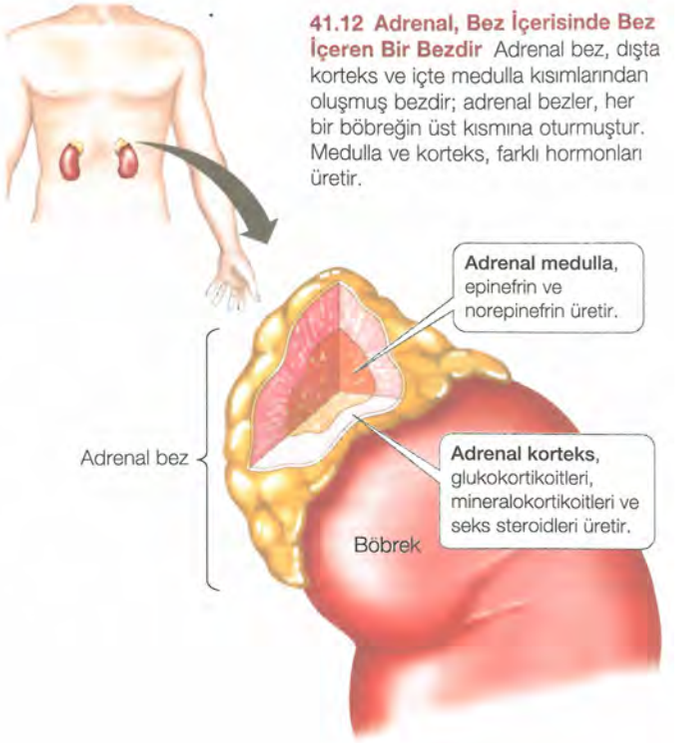
**SOMATOSTATİN** **Somatostatin**, pankreasın delta (δ) hücrelerinden, kandaki hızlı glukoz ve amino asit artışına cevap olarak salınır. Bu hormon, adacıklar içerisinde parakrin fonksiyonlara sahiptir: hem insülinin ve hem de glukagonun salınmasını inhibe eder. Bu hormonun pankreas dışındaki işlevi, bağırsakların sindirimle ilgili aktiviteleri yavaşlatmak ve böylece besin maddelerinin sindirim sisteminden emildiği süreyi uzatmaktır. Somatostatin, çok az miktarlarda olmak üzere hipotalamustaki hücreler tarafından da üretilir. Bu somatostatin, portal kan damarı içerisinde ön hipofize taşınarak orada büyüme hormonu ve tirotropinin salınmasını inhibe eden nörohormon olarak iş görür.

### Adrenal bezin her birinde iki bez vardır

**Adrenal bez**, her bir böbreğin yukarı kısmına oturmuştur ve sırtınızın orta kısmının hemen altında konumlanmıştır. İşlevsel ve anatomik olarak her bir adrenal bez, bez içerisinde bezden oluşmuştur (Şekil 41.12). Öz ya da **adrenal medulla**, iki hormon üretir: **epinefrin** (aynı zamanda *adrenalin* olarak bilinir) ve daha az miktarlarda olmak üzere **norepinefrin** (ya da *noradrenalin*). Medulla, sinir dokudan gelişir ve sinir sisteminin kontrolü altındadır. Medullayı steroid hormonları üreten **adrenal korteks** kuşatır. Korteks, büyük ölçüde ön hipofiz tarafından üretilen kortikotropin tarafından olmak üzere hormonal kontrol altındadır.

**ADRENAL MEDULLA** Adrenal medulla, stresli durumlara cevap vermede epinefrin ve norepinefrin üreterek vücudu eyleme karşı harekete geçirir. Bu bölümde daha önce gördüğümüz gibi epinefrin kalp atış hızını ve kan basıncını artırır, kan akışını bağırsaklar ve deri yerine aktif kaslara yöneltir. Norepinefrin de benzer işlevlere sahiptir.

Epinefrin ve norepinefrin hormonlarının her ikisi de suda çözünürdür ve her ikisi de hedef hücrelerin yüzeyindeki aynı reseptör setine bağlanır. Bu *adrenerjik reseptörlerin* α-*adrenerjik* ve β-*adrenerjik* olmak üzere iki genel tipi vardır; her tip, hücre




**41.12 Adrenal, Bez İçerisinde Bez İçeren Bir Bezdir** Adrenal bez, dışta korteks ve içte medulla kısımlarından oluşmuş bezdir; adrenal bezler, her bir böbreğin üst kısmına oturmuştur. Medulla ve korteks, farklı hormonları üretir.

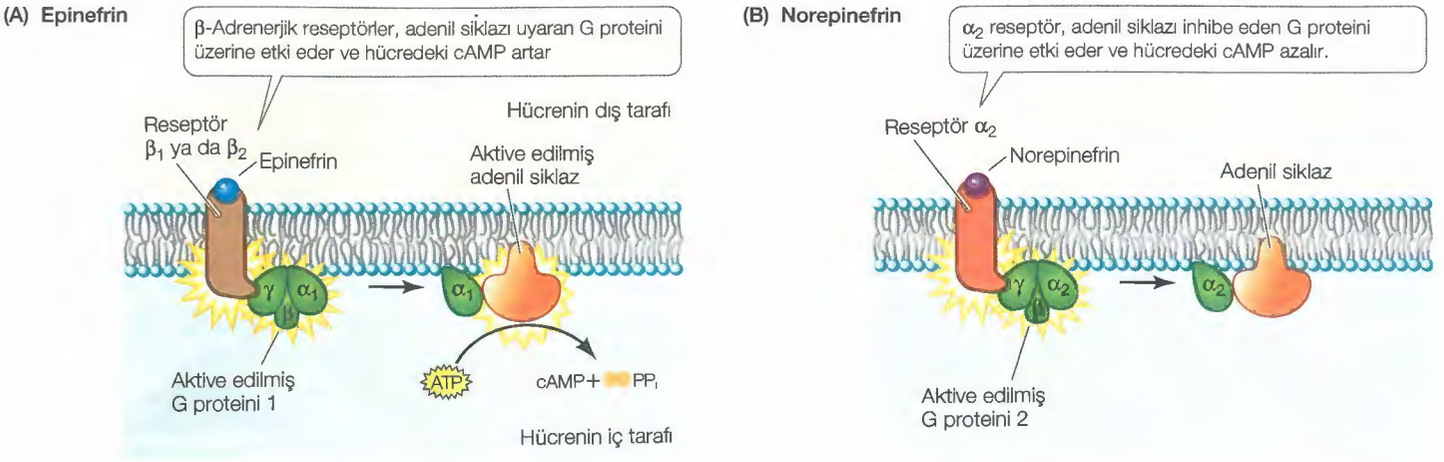
içerisindeki farklı eylemleri uyarır (Şekil 41.13). α-Adrenerjik reseptörler, simpatik sinir sisteminin hedef hücreleri üzerinde en yaygındırlar; ve onlar, norepinefrine karşı epinefrine olandan çok daha kuvvetli cevap verirler. β-Adrenerjik reseptörler, epinefrin ve norepinefrinin her ikisine de eşit olarak cevap verir. β-Adrenerjik reseptörlerin bir sınıfı, simpatik sinirlerden sinir almamış hücreler üzerinde bulunur; böylece onlar, dolaşımdaki epinefrine cevap verecek pozisyondadırlar. Onun için, *beta blokör* denen ilaçlar (onlar, seçici olarak β-adrenerjik reseptörleri engelledikleri için bu isim verilmiştir), norepinefrinin fizyolojik düzenleyici işlevini bozmaksızın epinefrine karşı dövüş ya da kaç cevabını indirgeyebilir. Beta blokörler, yaygın olarak, ağız kuruması ve yükselmiş kalp atış hızı (kalp çarpıntısı) gibi huzursuzluk semptomlarını azaltmada kullanılır.

**ADRENAL KORTEKS** Adrenal korteksin hücreleri, kolesterolü kullanarak **kortikosteroidler** denen steroid hormonların üç sınıfını üretirler:

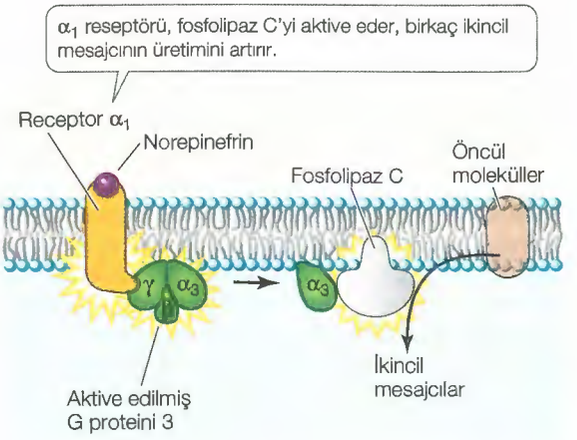
- *Glukokortikoidler*, kan glukoz konsantrasyonlarını etkilediği gibi bazı yönlerden yağ, protein ve karbonhidrat metabolizmalarını da etkiler.
- *Mineralokortikoidler*, hücre dışı sıvının su ve tuz dengesini etkiler.
- *Seks steroidleri*, eşeysel gelişimde, seksüel davranışlarda ve anabolizmada rol oynar.

Erişkinlerde, adrenal korteks, sadece önemsiz miktarlarda seks steroidi salgılar. Seks steroidlerin başlıca üreticileri, gelecek bölümde göreceğimiz gibi, gonadlardır.

Ana mineralokortikoid olan **aldosteron** (Şekil 41.14A), sodyumun korunması ve potasyumun atılması için böbrekleri uyarır; bunu Bölüm 51'de tartışacağız. Eğer bir hayvandan adrenal bezler uzaklaştırılacak olursa, sodyum hayvanın di-




**41.13 Hormonlar Çeşitli Sinyal İletim Yollarını Aktive Edebilir** Epinefrin ve norepinefrin, farklı sinyal iletim yollarında etkili olan G protein-bağlı adrenerjik reseptörlere bağlanırlar. Epinefrin, hem α-ve hem de β-adrenerjik reseptörlere eşit şekilde etki eder; norepinefrin ise çoğunlukla α-adrenerjik reseptörlere etki eder.

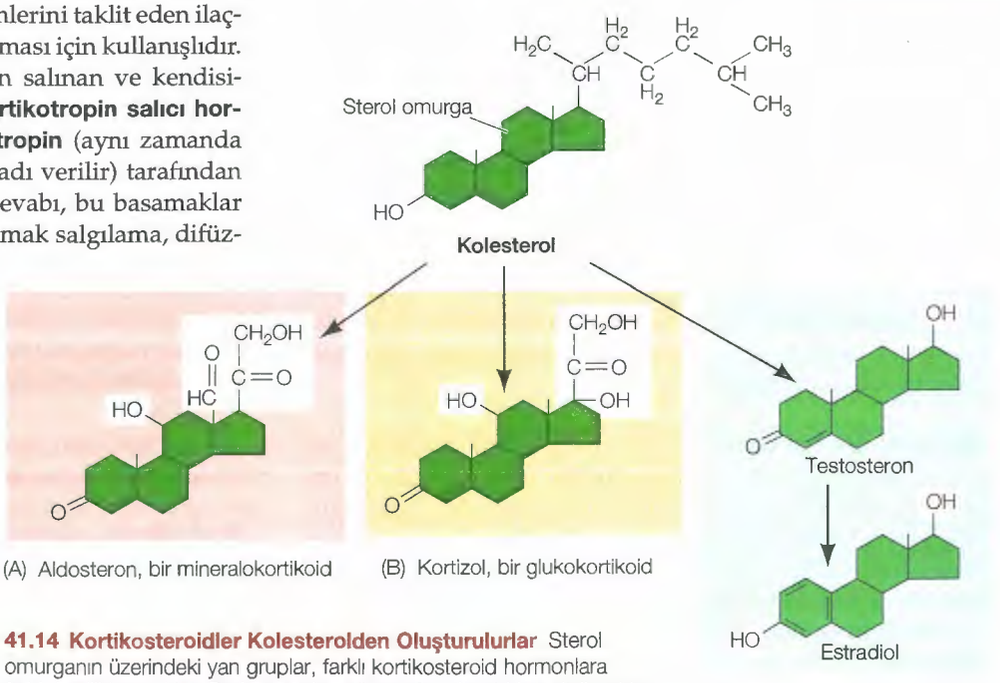



yetine eklenmelidir; ya da onun sodyumu gittikçe azalacak ve hayvan ölecektir.

İnsanlardaki ana glukokortikoid, **kortizol**dur (**Şekil 41.14B**); kortizol, strese karşı vücudun metabolik cevabına aracılık etmesi bakımından ciddi öneme sahiptir. Stresli bir uyarıda (örneğin korku ya da öfkeye neden olan) dakikalar içerisinde kan kortizol seviyeniz yükselir. Sizin dövüş ya da kaç cevabınız için önemli olamayan hücreler, kan glukozu kullanımlarını azatlamaları ve enerji için onun yerine yağları ve proteinleri kullanma yolunu seçmeleri için kortizol tarafından uyarılırlar. Hasta hissetmenin, alerjik reaksiyonlara sahip olmanın ya da yaraların iyileşmesinin zamanı değildir; onun için kortizol aynı zamanda bağışık sistem reaksiyonlarını engeller. Bu yüzden kortizol ve onun eylemlerini taklit eden ilaçlar, yangının ve alerjik cevapların azaltılması için kullanışlıdır.

Kortizolün salınması, ön hipofizden salınan ve kendisinin salınması hipotalamustan gelen **kortikotropin salıcı hormon** tarafından kontrol edilen **kortikotropin** (aynı zamanda *adrenokortikotropik hormon* ya da **ACTH** adı verilir) tarafından kontrol edilir. Kortizolün strese karşı cevabı, bu basamaklar zincirine sahip olduğundan ve her basamak salgılama, difüzyon, dolaşım ve hücre aktifleşmesi olaylarını içerdiğinden, bu cevap epinefrinin strese karşı vermiş olduğu cevaptan çok daha yavaştır. Ayrıca, birçok durumda kortizol, gen ekspresyonunu değiştiren transkripsiyon faktörü gibi davranır ve bu değişiklikler zaman alır.

Strese karşı verilecek cevapların kortizol tarafından kapatılması, onların açık olması kadar önemlidir. Sıçanlardaki stres üzerine yapılmış olan bir çalışma, yaşlı sıçanların genç sıçanlardaki kadar etkili bir şekilde stres reseptörlerini açtıklarını göstermiştir; fakat




**41.14 Kortikosteroidler Kolesterolden Oluşturulurlar** Sterol omurganın üzerindeki yan gruplar, farklı kortikosteroid hormonlara farklı özellikler verirler. Bu hormonların üç sınıfının her birine ait örnekler burada gösterilmiştir.

yaşlı sıçanlar, reseptörleri hızlıca kapatma yeteneklerini yitirmişti. Sonuç olarak, onlar, insanlarda gözlenen stresin yol açtığı çok iyi bilinen sindirim sistemi problemleri, kardiyovasküler problemler, inmeler, bozulmuş bağışık sistem fonksiyonları, kansere ve başka hastalıklara karşı duyarlılıkta artış gibi sonuçlara katlanmaktadır. Bu konuda yapılan daha ileri çalışmalar, kortizolün hipotalamus üzerine uyguladığı negatif geri bildirim etkisiyle bu stres cevaplarının kapatıldığını göstermiştir; negatif geri bildirim, kortikotropin salıcı hormonun salınmasında azalmaya yol açmaktadır (bakınız Şekil 14.9). Ya tekrarlanan stres ya da kortizolün uzun süreli tıbbi kullanımı nedeniyle bu negatif geri bildirim mekanizmasının tekrarlanan aktivasyonu, hipotalamustaki kortizola duyarlı hücrelerin kademeli olarak kaybedilmesine yol açar; ve dolayısıyla stres cevabını sonlandırma yeteneği azalır.

### Seks steroidleri gonadlar tarafından üretilir

**Gonadlar** – erkeklerin testisleri ve dişilerin yumurtalıkları- sperm ve yumurta ürettikleri gibi hormon da üretirler. Erkek steroidlerine topluca **androjenler** denir ve baskın olanı *testosteron*dur. Dişi steroidleri, **östrojen** ve **progesteron**dur. Baskın östrojen olan *estradiol*, testosterondan sentezlenir. Erkek ve dişilerin her ikisi de testosteron sentezler, fakat, dişiler testosteronu estradiyole dönüştüren bir enzime (aromataz) sahiptir (**Şekil 41.14C**).

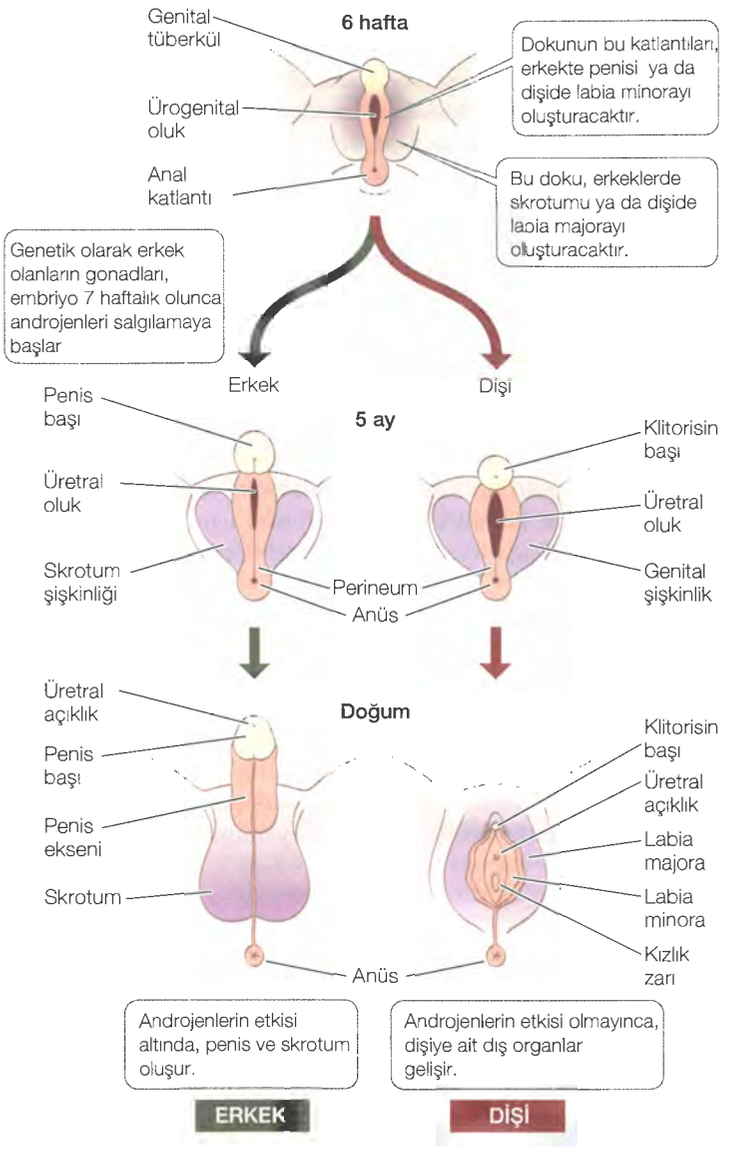
Seks steroidleri, gelişimle ilgili önemli etkilere sahiptir: onlar, bir memeli embriyosunun fenotipik olarak dişiye ya da erkeğe gelişip gelişmeyeceğini belirler. Doğumdan sonra, seks steroidleri, üreme organlarının olgunlaşmasını, meme ve yüz kılları gibi ikincil eşey karakterlerinin korunmasını kontrol eder. Erişkinlerin seksüel davranışı ve üremesinde onların oynadıkları roller, Bölüm 43'de tanımlanmıştır.

**ERKEN GELİŞME** Seks steroidleri etkilerini, insan embriyosu gelişip yedi haftalık olunca göstermeye başlar. Embriyo, o zamana kadar, cinsiyetlerin her birine gelişme potansiyeline sahiptir. Memelilerde ve kuşlarda cinsiyet belirlenmesi için talimatlar genler içerisinde saklıdır. Memelilerde, iki X kromozomu alan bireyler normal olarak dişi olur; bir X ve bir Y kromozomunu alan bireyler ise normal olarak erkek olur (bakınız Kısım 12.4).

Bu genetik talimatlar, seks steroidlerin üretilmesi ve etkisiyle gerçekleştirilir. İnsanlarda Y kromozomunun bulunması, normal olarak, farklılaşmamış olan embriyonik gonadların gelişimin yedinci haftasında androjenleri üretmeye başlamasına yol açar. Bu androjenlere cevap olarak üreme sistemi, erkeğin üreme sitemi şeklinde gelişir. Eğer o zaman androjenler üretilmezse, dişi üreme yapıları gelişir (**Şekil 41.15**). Başka bir değişle, androjenler insanda erkek gelişimini tetiklemek için gereklidir; ve bu koşul olmazsa dişi meydana gelir.

**ERGENLEŞMENİN BAŞLAMASI** Seks steroidleri, insanlarda seksüel olgunlaşmanın zamanı olan **ergenlik** üzerinde çarpıcı etkilere sahiptir. Seks steroidleri, genç gonadlar tarafından düşük seviyelerde üretilirler; fakat, onların üretimi ergenliğin başlangıcında –12-13 yaş dolaylarında- hızla artar. Niçin bu ani artış olmaktadır?

Yetişkinlerde olduğu gibi gençlerde de gonadlar tarafından seks steroidlerinin üretilmesi, birlikte **gonadotropinler** adı verilen tropik hormonlar olan **lüteinleştirici hormon** (**LH**)




**41.15 Seks Steroidleri İnsan Seks Organlarının Gelişimini Yönetir** İnsan embriyosunun erken evresindeki seks organları, farklılaşmamıştır. Androjenler, erkek seks organlarının gelişimini öngörür. Androjenlerin yokluğunda dişi seks organları meydana gelir.

ve **folikül uyarıcı hormon** (**FSH**) tarafından kontrol edilir. Ön hipofiz tarafından bu tropik hormonların üretilmesi, hipotalamusun nörohormonu olan gonadotropin salıcı hormonun (GnRH) kontrolü altındadır. Gonadlar, ergenlikten önce gonadotropinlere cevap verebilir ve ön hipofiz de GnRH'a cevap verebilir; fakat hipotalamus çok düşük seviyede GnRH üretir. Ergenlik, hipotalamusun GnRH üreten hücrelerinin seks steroidlerinden ve gonadotropinlerden gelen negatif geri bildirime olan duyarlıklarındaki azalmayla başlatılır. Sonuç olarak, GnRH salınışının artması, gonadotropinlerin artan üretimini ve bundan dolayı seks steroidlerinin artan üretimini uyarır.

Dişilerde ergenleşme döneminde LH ve FSH düzeylerindeki artış, ovaryumların dişi cinsiyet (seks) hormonları üretmesini uyarır. Bu hormonların dolaşımdaki düzeylerinin artması, eşeysel olarak olgunlaşmış bir bayanın özelliklerinin gelişmesini başlatır: göğüsler, vajina ve rahim büyür; kalçalar

genişler; deri altındaki yağ miktarı artar; kasık bölgesinde kıllanma olur; ve menstrual döngü başlar.

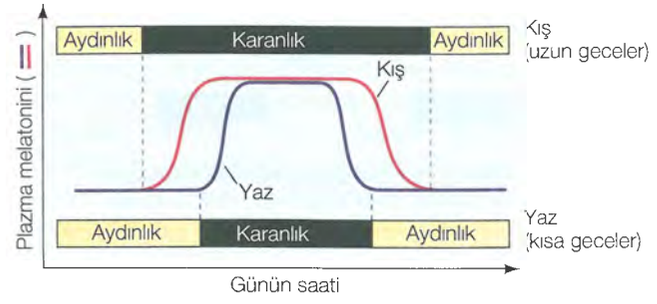
Erkeklerde LH düzeyindeki artış, testislerdeki hücre grubunun testosteron üretimini artırmaları için uyarır; bu uyarı, buluğ çağıyla birlikte ortaya çıkan fizyolojik, anatomik ve psikolojik değişiklikleri başlatır. Ses kalınlaşır, yüzde ve vücutta kıllanma başlar, testisler ve penis daha da büyür. Bu bölümün başlangıcında gördüğümüz gibi, testosteron aynı zamanda kemiklerin ve iskelet kaslarının gelişmesine yardım eder. Erkeklerdeki FSH, sperm üretimini uyarır.

### Melatonin biyolojik ritimlerde ve fotoperiyodisite olayında işe karışır

**Epifiz bezi**, beynin iki yarımküresi arasında konumlanmıştır ve bir sapla beyne bağlanmıştır. Epifiz bezi, triptofan amino asitinden bir amin hormon olan **melatonini** sentezler. Epifiz bezi, melatonini karanlıkta salar ve onun için gece uzunluğunu işaretler. Işığa maruz kalmak, melatoninin salınmasını inhibe eder.

Melatonin, omurgalılarda, **fotoperiyodisite** olayını da kapsayan biyolojik ritimlerde rol alır; fotoperiyodisite, gün uzunluğundaki mevsimsel değişiklikler nedeniyle, fizyolojik değişikliklerin ortaya çıkması olayıdır. Örneğin, birçok tür, günler uzamaya başladığında üreme koşullarına girer (**Şekil 41.16**). İnsanlar, sıkı fotoperiyodik değildir; fakat günlük biyolojik ritimlerin, aydınlık ve karanlığın günlük döngüsüyle eşzamanlı hale getirilmesinde melatonin rol oynayabilir.

(A)




(B)



**41.16 Melatonin Mevsimsel Değişiklikleri Düzenler** (A) Melatonin salınması, karanlıkta olur ve ışığa maruz kalındığında inhibe edilir. Günlük melatonin salınma süresinin, böylece, gün uzunluğundaki (fotoperiyod) değişikliğe bağlı olarak değişmesi, bazı hayvanlarda çok belirgin olarak mevsimsel fizyolojik değişiklikleri teşvik eder. (B) Bu Sibirya hamsteri, kış mevsiminde beyazdır ve üremez. Yaz mevsiminde, alacalı kahverengi olur ve ürer.

### Bazı kimyasallar hormon olarak etki edebilir

Biz, belli başlı endokrin bezleri ve onların hormonlarını bu bölümde tartıştık; fakat, çok daha fazla hormon vardır. İzleyen bölümlerde vücudun organ sistemlerini tartıştığımızda; hormonların, üretildikleri dokularda bu dokuların işlevlerini kontrol eden hormonlar olarak işlev gördüklerini sıklıkla ifade edeceğiz.

## 41.3 ÖZET

**Memelilerde belli başlı endokrin bezler arasında hipotalamus, hipofiz bezi, tiroit bezi, paratiroit bezleri, pankreas, böbreküstü bezleri, gonadlar ve epifiz bezi yer alır. Bu bezlerin her biri, fizyoloji ve gelişimi kontrol etmede ciddi roller oynayan hormonları salgılar ve hormonlara cevap verir.**

- Tiroksinin nasıl üretildiğini ve tiroksin üretiminin ve salınmasının nasıl kontrol edildiğini açıklayınız. **Bakınız ss. 861-862 ve Şekil 41.10**
- Kandaki kalsiyum konsantrasyonu nasıl düzenlenir? **Bakınız ss. 863-864 ve Şekil 41.11**
- Şeker hastalığının iki tipinin hormonal temeli nedir? **Bakınız s. 864**
- Seks steroidlerinin geribildirim kontrolündeki hangi değişiklikler, ergenlikle sonuçlanır? **Bakınız ss. 867-868**

Endokrin sistemin çalışılması, kolay değildir. Birçok hormon, çok küçük miktarlarda salınır ve bazıları, hücre dışı sıvıdan hızlı bir şekilde ortadan kaybolur. Bir hormonun reseptörleri, vücuttaki çok çeşitli hücrelerde bulunabilir; ve bu hücreler, aynı hormona farklı şekillerde cevap verebilir. Hormonların nasıl çalıştıklarını öğrenmede bu güçlüklerin üstesinden nasıl geleceğiz?

## 41.4 Hormonların Çalışma Mekanizmalarını Nasıl Çalışırız?

Hormon faaliyetlerinin çalışılmasını, farklı problem setlerine bölebiliriz. İlk olarak, hormonları saptayabilme, tanımlayabilme ve ölçebilmemiz gerekir. İkinci olarak, hormonlar için reseptörleri tanımlayabilmemiz ve karakterize edebilmemiz gerekir. Üçüncü olarak, farklı dokulardaki hormonlar tarafından aktive edilen sinyal iletim yollarını anlamamız gerekir.

### Hormonlar immünoserolojik yöntemlerle saptanabilir ve ölçülebilir

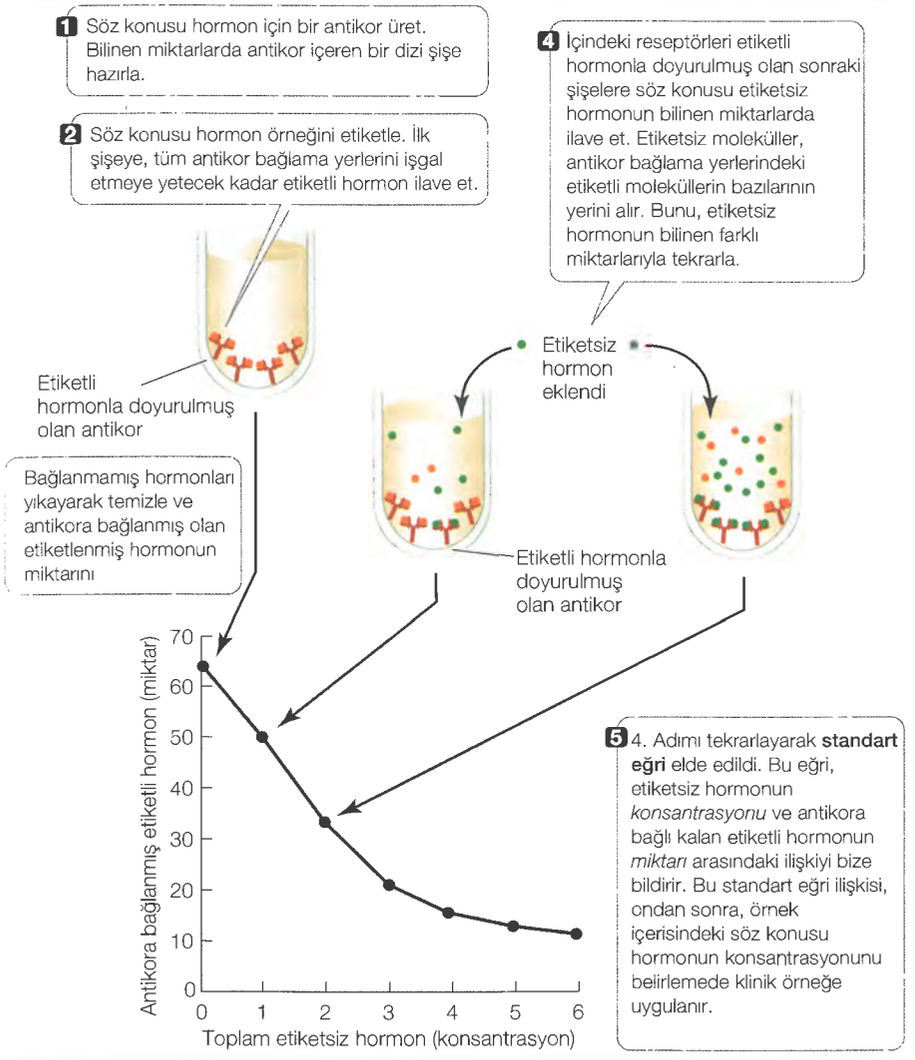
Görmüş olduğumuz gibi, testosteron çok çarpıcı ve çeşitli etkilere sahiptir; oysa onun erişkin bir erkek bireyin kanındaki konsantrasyonu, mililitre başına sadece *bir gramın milyarda* 30-100'ü kadardır. Hipotalamusun nörohormonlarını ölçmek, mililitre başına bir gramın *trilyondaki* aralığına kalibrasyonların yapılmasını gerektirir.

Hormonların küçük miktarlarını saptayabilme ve ölçebilme, önemli bir atılımdır. Rosalyn Yalow, *radyoimmünolojik* yöntem adı verilen bir yöntem geliştirdi; bu yöntemde, bir antijen (hormon ya da ölçülmesi istenen diğer maddeler) ve

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ARAÇLAR

### 41.17 İmmünoserolojik Yöntem, Küçük Konsantrasyonların Ölçülmesine İzin Verir

İmmünoserolojik yöntem, bir örneğin bilinmeyen konsantrasyonunu ölçebilmek için saflaştırılmış hormonun (ya da ölçülmesi istenen diğer maddenin) etiketlenmiş ve etiketsiz örneklerini ve o hormona karşı olan bir antikoru kullanmak suretiyle standart bir eğri geliştirir.




o antijene karşı yapılmış olan antikor arasındaki etkileşimi izlemek için radyoaktif etiketler (O, iyodun radyoaktif izotoplarını kullandı) kullanıldığından yönteme bu isim verilmiştir. Günümüzde, genellikle, radyoaktif olmayan etiketler kullanılmaktadır; onun için tekniğe daha basit olarak **immünoserolojik yöntem** adı verilmektedir (Şekil 41.17). Kandaki hormonların miktarını ölçmeyi başarabilmek, birçok önemli hormonal mekanizmayı çalışmayı olası kılmıştır.

Hormonlar, basit aç-kapa düğmeleri değildir ve bir hormonun önemli bir karakteristiği, onun etkili olacağı süredir. Bu zaman süresi, hormonun kandaki *yarılanma süresiyle* (hormon moleküllerinin yarısının ortadan kalkması için geçen sürenin uzunluğu olarak tanımlanır) ölçülebilir. Endokrin hücreler, hormonunu salgılamak için uyarıldıktan bir süre sonra, hormonun kandaki düzeyi maksimuma ulaşır. Araştırmalar, bir seri kan örneği alıp immünoserolojik yöntemi kullanarak, dolaşım sistemindeki bu hormonun maksimum konsantrasyonunun yarısına düşmesi için ne kadar süre geçtiğini belirleyebilir. Daha önce görmüş olduğumuz gibi, epinefrine karşı verilen dövüş ya da kaç cevabının başlaması ve bitmesi nispeten çabuktur; kandaki epinefrinin yarılanma ömrü, sadece 1-3 dakikadır. Kortizol ve tiroksin gibi diğer hormonların etkileri, çok daha uzun periyotlar boyunca varlıklarını sürdürür, onların yarılanma ömrü, günler ya da haftalar şeklindedir.

İmmünoserolojik yöntem, aynı zamanda, doz-cevap ilişkisinin ölçülmesini kolaylaştırmıştır. Bir ilacın ya da bir doğal hormonun tedavi amaçlı kullanımını değerlendirmek için, vücudun o ilaca ya da hormona duyarlılığını bilmek ciddi biçimde önemlidir. Kandaki ilaçların ya da hormonların konsantrasyonlarını ölçebilmek, hekimlerin ilaç dozlarını uygun bir şekilde ayarlamalarına yardım eden doz-cevap eğrilerinin oluşturulmasını olası kılar (Şekil 41.18).

### Bir hormon birçok reseptörde etkili olabilir

Farklı reseptörler, tek bir hormonun eylemlerinin aracılığına dahil olabilirler. Belirli bir hormon için mevcut reseptörler arasında hafif farklılıklar olduğundan, özgül cevapların engellenmesi ya da uyarılmasında ilaçların çok seçicilik yaratması olasıdır. Biyokimyasal ayırma teknikleri sayesinde çok sayıda reseptör, tanımlanmış, izole edilmiş ve saflaştırılmıştır. Örneğin, bir hormon, bir cam kolon içerisinde paketlenmiş durumdaki reçine boncuklar gibi bir maddeye bağlanabilir. O hormona karşı re-




**41.18 Doz-Cevap Eğrileri, Vücudun Bir Hormona Karşı Cevabını Ölçer** Eşik değer ve maksimum dozlar arasındaki doz-cevap eğrisi, sıklıkla, S biçimindedir. Bir sistemin tepkisini değiştiren herhangi bir şey –hedef hücrelerdeki reseptörlerin sayısında bir artış ya da azalış gibi- eğrinin durumunu etkiler.

septörler içerdiği düşünülen hücrelerin özütü, kolona eklenir ve reseptörler boncuklar üzerindeki hormon moleküllerine bağlanır. Hormon-reseptör kompleksleri, daha sonra, boncuklardan yıkanabilir ve reseptörler izole edilebilir. Bu tekniğe **afinite kromatografisi** adı verilir.

Daha fazla reseptör izole edilip karakterize edildiğinde araştırmacılar, bu reseptörlerin, sıklıkla, ortak yapısal özelliklere sahip familyalar içerisinde yer aldığını keşfetti. Bu ortak özellikler, reseptörlerin genlerindeki ortak nükleotid sekansından kaynaklanmaktadır. Genomik analizler, birçok yeni reseptörün keşfedilmesine yol açmıştır. Araştırmacılar, reseptör gen sekanslarını bilmek için homolojileri taşıyan sekanslar için genomu "tarar"; bir "ipucu" elde ettiklerinde, yeni bir reseptör için aday olan bir gen bulmuşlardır. Onlar, daha sonra, reseptörün bağlandığı (ligand) molekülü tanımlayabilirler, vücut içerisinde reseptörün bulunduğu yeri tanımlarlar ve reseptörün fizyolojik etkilerini karakterize ederler.

Bir reseptörün moleküler kimliğini bilmek ve onun konsantrasyonunu ölçmeyi başarabilmek, reseptörün regülasyonunu çalışmayı olası kılar. Biz yukarıda, hormonların salınmasının negatif geribildirim kontrolü altında olduğunu gördük. Benzer şekilde, bir hormon için reseptörlerin bolluğu, geribildirim kontrolü altında olabilir. Bazı durumlarda, bir hormonun yüksek konsantrasyonunun sürmesi, onun reseptörlerinin sayısını azaltabilir; bu süreç, **azaltarak düzenleme** (**downregulation**) olarak bilinir. Hormon salgılanması baskılandığında, reseptörlerin **artırarak düzenlenmesi** (**upregulation**) meydana gelebilir. Reseptör bolluğunun ayarlanması, hormonal iletişime karşı vücudun duyarlılığını kontrol eden önemli bir mekanizmadır.

Azaltarak düzenlemenin bir örneği, kandaki yükselmiş insülin konsantrasyonu ve insülin reseptörlerinin kaybıyla karakterize olan tip II şeker hastalığında meydana gelir. Genetik faktörler, muhtemelen, işe karışmış olmasına karşın, hastalığın olası acil bir nedeni, aşırı karbonhidrat alınmasıyla insülin salınması için pankreasın aşırı uyarılmasıdır; bu, insülin reseptörlerinin azaltarak düzenlenmesine yol açar. Artırarak düzenlemenin bir örneği, beta blokörlerin (bakınız sayfa 865) düzenli bir dozuna sahip olan insanlarda görülebilir. β-adrenerjik reseptörlerin aktivitesi, zaman içerisinde engellendiğinde, daha fazla reseptör üretilir. Eğer kişi, ilaç tedavisini aniden sonlandıracak olursa, reseptörlerin etkileri artırılır; ve bu durum, iç sıkıntısında artışla sonuçlanır. Böyle ilaçların uzun süreli kullanımında dozlardaki değişiklikler, genellikle, azar azar yapılır ve dikkatlice denetlenir.

## 41.4 ÖZET

**Hormonların çalışma mekanizmasını çalışmak, hormon konsantrasyonlarını ölçebilmeyi ve hormon reseptörlerini tanımlayıp karakterize etmeyi gerektirir.**

- İmmünoserolojik yöntemin nasıl uygulandığını açıklayınız. Bakınız s. 869 ve Şekil 41.17
- Belirli bir hormon için reseptörler nasıl belirlenir? Bakınız ss. 869-870

## BÖLÜM ÖZETİ

### 41.1 Hormon Nedir ve Hormonlar Nasıl Çalışır?

- **Endokrin hücreler**, bu moleküller için reseptörlere sahip olan diğer hücrelerdeki cevapları indükleyen kimyasal sinyaller salgılar. Bazı durumlarda endokrin hücreler, **endokrin bezler** şeklinde kümelenmiştir.
- **Hormonlar**, hücreden salgılanan endokrin sinyallerdir; hormonlar kan içerisinde dolaşır ve salgılandığı hücreden uzaktaki **hedef hücrelere** bağlanır. İnceleyiniz Şekil 41.1
- Hormonların kimyasal yapıları, yüksek düzeyde korunmuştur; fakat evrimleşme sürecinde hormonlar, farklı hayvan gruplarında farklı işlevler edinmiştir. İnceleyiniz Şekil 41.2
- PTTH ve ekdizon isimli iki hormon, eklembacaklılarda deri değiştirmeyi kontrol eder. Üçüncü bir hormon olan **juvenil hormon** erginleşmeyi önler. Bir böcek juvenil hormon üretimini durdurduğu zaman, deri değiştirerek erginleşir. İnceleyiniz Şekil 41.3 ve 41.4, ANİMASYONLA ÖĞRENME 41.1
- Çoğu hormon peptid, protein, steroid ya da amindir. Peptid ve protein hormonlar ve bazı aminler, suda çözünürdür; steroidler ve bazı aminler, yağda çözünürdür.
- Suda çözünür hormonların reseptörleri, hücre yüzeyinde konumlanmıştır. Yağda çözünür çoğu hormonun reseptörleri ise hücre içerisindedir.
- Hormonlar, farklı hedef hücrelerde farklı cevaplara yol açabilir. İnceleyiniz Şekil 41.5

### 41.2 Sinirsel ve Endokrin Sistemler Nasıl Etkileşir?

- İnsandaki belli başlı endokrin bezler, vücuda yayılmış durumdadır. İnceleyiniz Şekil 41.6, WEB AKTİVİTESİ 41.1
- **Hipofiz bezi**, sinir ve endokrin sistemler arasındaki arayüzdür. **Anteriyör hipofiz**, embriyonik ağız dokusundan gelişir; **posteriyör hipofiz**, gelişmekte olan beyinden gelişir.
- Posteriyör hipofiz, iki **nörohormon** salgılar: **antidiüretik hormon** ve **oksitosin**. Anteriyör hipofiz **tropik hormonları** (tirotropin, kortikotropin, lüteinleştirici hormon ve folikül uyarıcı hormon), **büyüme hormonunu, prolaktini**, melanosit uyarıcı hormonu, **endorfinleri** ve **enkefalinleri** salgılar.
- Anteriyör hipofiz, **hipotalamustaki** hücreler tarafından üretilen ve anteriyör hipofize **portal kan damarları** yoluyla taşınan nörohormonlar tarafından kontrol edilir. İnceleyiniz Şekil 41.7 ve 41.8, ANİMASYONLA ÖĞRENME 41.2
- Hormonların salınması, negatif geribildirim döngüleriyle kontrol edilir. İnceleyiniz Şekil 41.9

## 41.3 Memelilerin Belli Başlı Endokrin Bezleri ve Hormonları Nelerdir?

- **Tiroit bezi**, hücre metabolizmasını kontrol eden **tiroksini** salgılar ve **tirotropin** tarafından kontrol edilir. İnceleyiniz Şekil 41.10
- Kandaki kalsiyum düzeyi, üç hormon tarafından düzenlenir. Tiroitten salınan **kalsitonin**, kemikte kalsiyum biriktirilmesini öngörerek kan kalsiyum düzeyini düşürür. **Paratiroit hormon**; boşaltım sistemiyle kalsiyum atılımını azaltıp kemik yıkımını öngörerek kan kalsiyum düzeyini artırır. **Vitamin D**, sindirim kanalından kalsiyum emilimini öngörür. İnceleyiniz Şekil 41.11, ANİMASYONLA ÖĞRENME 41.3
- **Pankreas** üç hormon salgılar: **insülin**, hücreler tarafından glukoz alınmasını uyarır ve kan glukoz düzeyini düşürür; **glukagon**, kan glukoz düzeyini yükseltir ve **somatostatin**, besin maddelerini işleme hızını yavaşlatır.
- **Adrenal bez**, biri diğerinin içerisinde olan iki kısma sahiptir. İç kısım olan **adrenal medulla**, strese cevap olarak **epinefrin** ve **norepinefrin** salar. Dış kısım olan **adrenal korteks, kortikosteroidlerin** üç sınıfını üretir: glukokortikoidleri, mineralokortikoidleri ve çok küçük miktarlarda olmak üzere seks steroidleri. İnceleyiniz Şekil 41.12 ve 41.13
- **Aldosteron**, böbreklerin sodyumu koruyup potasyumu atması için uyaran bir mineralokortikoiddir. **Kortizol**, stresli uyarılara cevap olarak salınan bir glukokortikoiddir, fakat adrenal medullanın hormonlarından daha yavaş etki eder. İnceleyiniz Şekil 41.14
- Seks hormonları (erkekte **androjenler,** dişilerde **östrojenler** ve **progesteron**) tropik hormonlara cevap olarak **gonadlar** tarafından üretilirler. Seks hormonları, seksüel gelişimi, *ikincil* seksüel özellikleri ve üreme fonksiyonlarını kontrol eder. İnceleyiniz Şekil 41.14 ve 41.15
- **Epifiz bezi**, biyolojik ritimlerin kontrol edilmesinde işlev gören **melatonini** salar. İnceleyiniz Şekil 41.16

## 41.4 Hormonların Çalışma Mekanizmalarını Nasıl Çalışırız?

- **İmmünoserolojik** teknikleri, hormonların ve diğer maddelerin konsantrasyonlarını ölçmede kullanılır. İnceleyiniz Şekil 41.17
- Hormonlara bir hücrenin duyarlılığı, o hücredeki reseptörlerin **azaltılarak düzenleme** ya da **artırarak düzenleme** yoluyla değiştirilebilir. Bu bölümün kavramlarını gözden geçirmek için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 41.2.

# DENEME TESTİ

1. Ergenlikten önce,
   *a.* hipofiz, lüteinleştirici hormon ve folikül uyarıcı hormon salgılar; fakat gonadlar tepkisizdir.
   *b.* hipotalamus, fazla gonadotropin salıcı hormon salgılamaz.
   *c.* erkekler, güçlü egzersiz programlarıyla büyük kas gelişimini uyarabilirler.
   *d.* erkek seks organlarının gelişiminde testosteron rol oynamaz.
   *e.* genetik bakımından dişiler, östrojen mevcut olmazsa erkek genital organı geliştirecektir.
2. Hem epinefrin ve hem de kortizol, strese cevap olarak salgılanır. Aşağıdaki ifadelerden hangisi bu hormonların *her ikisi* için de doğrudur?
   *a.* Kandaki glukoz miktarını artırıcı yönde etki ederler.
   *b.* Reseptörleri hedef hücrelerin yüzeyinde yer alır.
   *c.* Adrenal korteks tarafından salınırlar.
   *d.* Salgılanmaları, kortikotropin tarafından uyarılır.
   *e.* Stres oluşunca saniyeler içinde kana salgılanırlar.
3. Büyüme hormonu,
   *a.* erginlerin boylarının daha da uzamasına neden olabilir.
   *b.* protein sentezini uyarır.
   *c.* hipotalamustan salınır.
   *d.* sadece kadavralardan elde edilebilir.
   *e.* bir steroiddir.
4. PTH,
   *a.* osteoblastları yeni kemik üretmek için uyarır.
   *b.* kan kalsiyum düzeyini düşürür.
   *c.* kalsitonin salınmasını uyarır.
   *d.* tiroit bezi tarafından üretilir.
   *e.* kan kalsiyum düzeyi düştüğünde salınır
5. Steroid hormonlar,
   *a.* sadece adrenal korteks tarafından üretilirler.
   *b.* reseptörleri sadece hücre yüzeyinde yer alır.
   *c.* suda çözünürdürler.
   *d.* hedef hücredeki protein aktivitesini değiştirerek etki ederler.
   *e.* hedef hücredeki gen ekspresyonunu değiştirerek etki ederler.
6. Ekdizon hormonu,
   *a.* posteriyör hipofizden salınır.
   *b.* böceklerde deri değiştirmeyi uyarır.
   *c.* PTTH mevcut olmadıkça, böceğin larval evrede kalmasına yol açar.
   *d.* prothorasik bezlerden gelen juvenil hormonun salgılanmasını uyarır.
   *e.* böcek dış iskeletinin esnekliğini sağlayarak böceğin büyümesine izin verir.
7. Posteriyör hipofiz,
   *a.* oksitosin sentezler.
   *b.* hipotalamustan salınan nörohormonların kontrolü altındadır.
   *c.* tropik hormonları salgılar.
   *d.* nörohormonları salgılar.
   *e.* tiroksinin geribildirim kontrolü altındadır.
8. Aşağıdakilerden hangisi guatr gelişimine katkı yapar?
   *a.* Diyette yeterince iyot bulunmaması.
   *b.* TSH reseptörlerini uyaran otoimmün antikorlar.
   *c.* Dolaşımdaki $T_3$ ve $T_4$'ten geribildirim olmaması
   *d.* Tiroglobulinin aşırı üretimi.
   *e.* Yukarıdakilerin hepsi.
9. Aşağıdakilerin hangisi, şeker hastalığını olası nedenidir?
   *a.* Pankreasın β hücreleri tarafından aşırı miktarda insülin üretilmesi.
   *b.* Pankreasın α hücrelerinin kaybedilmesi.
   *c.* İnsülin reseptörlerinin kaybedilmesi.
   *d.* Glukagonun aşırı üretilmesi.
   *e.* Somatostatin reseptörlerinin kaybedilmesi.
10. Aşağıdaki ifadelerden hangisi tüm hormonlar için doğru bir ifadedir?
    *a.* Bezler tarafından salgılanırlar
    *b.* Hücre yüzeylerinde reseptörlere sahiptirler.
    *c.* Farklı hücrelerde farklı cevapları uyarabilirler.
    *d.* Her hormonu bir gen kodlamaktadır.
    *e.* Farklı türlerde aynı hormon bulunduğu zaman, bu hormon aynı işi yapar

## TARTIŞMA

1. Hem hipertiroidinin ve hem de hipotiroidinin guatr oluşumuna nasıl yol açabildiğini açıklayınız. Cevabınızda hipotalamus ve hipofizin rollerine değininiz.
2. Sinir sisteminin hücreleri olan nöronlar, insüline gereksinim duymazlar. Bu niçin böyle olmuş olabilir ve niçin önemlidir?
3. Anabolik steroidlerin kötüye kullanılmasının çeşitli yan etkileri, bu bölümün açılış kısmında bahsedilmiştir. Bu etkilerden bazıları, steroidin doğrudan etkisine uygun olarak gelişir; fakat diğerleri, steroidin negatif geribildirim eylemine uygun olarak ortaya çıkar. Her birine örnek vererek tartışın ve olası mekanizmalarını açıklayın.
4. Sindirim gibi kısa süreli bir süreci kontrol eden hormon iletişim sisteminden beklediğiniz özellikleri, gelişim gibi uzun süreli bir süreci kontrol eden hormon iletişim sisteminden beklediklerinizle karşılaştırınız.

## EK ARAŞTIRMA

Her ilkbahar mevsiminde erkek geyikler, çiftleşme sırasında erkekler arasında görülen rekabette kullanmak üzere boynuzlarını geliştirirler. Her sonbahar mevsiminde ise bu boynuzlar düşer. Çoğu geyik türünün dişi bireyleri boynuz geliştirmemelerine karşın ren geyikleri bir istisnadır. Dişi ren geyikleri, ilkbaharda boynuz geliştirirler, fakat sonbaharda boynuzları düşmez. (Kış mevsimi boyunca, onlar yiyecek alanlarını erkeklere karşı savunmada boynuzlarını kullanırlar). Ayrıca, yeni doğmuş ren geyikleri doğumdan sonra boynuz geliştirmeye başlarlar. Boynuz gelişiminin hormonlarla kontrol edildiğini varsayarsak, ren geyiklerindeki boynuz gelişiminin kontrolünü nasıl araştırırsınız? Hangi hormonal testleri kullanmak isteyebilirsiniz? Yılın zamanı ve boynuz gelişimi arasındaki ilişkiye göre, hangi hipotezi test edersiniz?

# 42 İmmünoloji: Hayvan Savunma Sistemleri

## Atina'nın Vebası

*Görünürde kural olarak hiçbir neden yok; fakat, sağlıklı görünen insanların başlarında şiddetli bir ateş, gözlerde kızarıklık ve yangı, boğaz ve dil gibi iç kısımlara doğru kanlanma ve doğal olmayan kokuşmuş nefes çıkarma görülmekte.*

Atinalı tarihçi Thucydides, MÖ 430 yılında bunları yazdı. O, hızla yayılış gösteren bir enfeksiyon hastalığı olan vebayı böyle tanımladı, bu hastalık eski Yunan'daki Atina şehrini silip süpürüyordu ve orada yaşayan insanların yaklaşık üçte birini öldürdü.

Bir yıl sonra MÖ 431 yılında Spartalılar Atina'yı çevirdi. Sparta, oldukça disiplinli silahlı kuvvetlere sahip bir devletti; Atina ise liman yakınlarındaydı ve güçlü donanmaya sahipti. Atina lideri Pericles, kendi deniz üstünlüğünün avantajını kullanmaya karar verdi. O, denizel gücünün düşmanları şehrin dışında tutacağına ve Atinalılara yiyecek sağlamayı sürdüreceklerine güvenerek askerlerine Spartalıların kırsal bölgelerini terk etmeleri emrini verdi. Kırsal kesimde yaşayan insanlar, Atina'ya doldu.

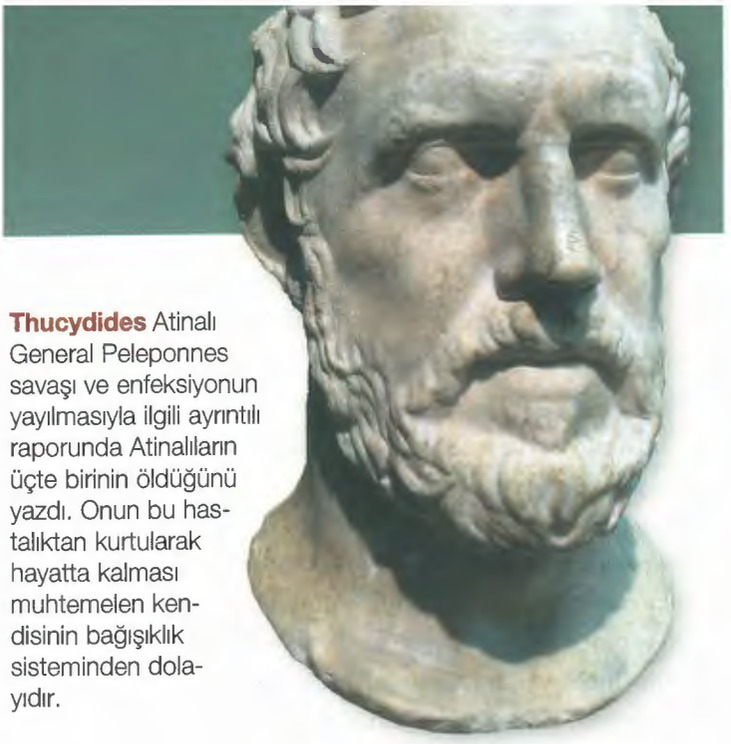
Atina'nın gittikçe daha da kalabalık olması, hijyen koşullarının azalması ve insanların birbirlerine daha yakın yaşamaya başlamaları, şehrin enfeksiyon hastalıkları için bir bakteri üretim yeri haline gelmesine yol açtı. Thucydides, meşhur *Peleponnes Savaşının Tarihi* kitabında, vebanın Atina'ya Afrika'dan geldiği tahmininde bulundu. Onun hastalıkla ilgili yapmış olduğu ayrıntılı klinik tanım, hastalığın özelliklerini inceleyen tıp tarihçileri arasında büyük tartışmaları başlatmıştır. 1994 yılında Atina yakınlarında bir mezarlıkta, vebadan ölmüş olduğu düşünülen bir düzine insan kalıntısı bulundu. İskeletlerden elde edilen dişlerin pulpalarının PCR (polimeraz zincir reaksiyonu) analizleri, tifoya yol açan bakterilerden gelen DNA sekanslarının varlığını ortaya koydu; ve vebanın nedeni olarak bunun olduğu önerildi. Diğer bilim insanları, Thucydides'in hastalıkla ilgili tanımını delil olarak kullanıp günümüzdeki tifonun klinik tanısıyla karşılaştırarak bu görüşe katılmadılar. Etken ne olursa olsun, Thucydides'ten (vebadan kurtulmuş çok az sayıda şanslı kişiden biriydi) alınan başka bir pasaj aşağıdaki notları içeriyordu:

*Henüz, hasta olup ölümden kurtularak iyileşenler en şefkatli olanlardı. Bunlar bu deneyimin ne olduğunu biliyorlardı ve artık kendileri için hiçbir korku yoktu; aynı adam için hastalıkla ilgili iki kez saldırı hiçbir zaman yoktu ve en azından hiçbir zaman ölümcül değildi.*

Bu paragraftan iki soru doğmaktadır: Birincisi, bir kişi bu hastalıkta nasıl hayatta kalabildi? Ve ikincisi, hayatta kalanlar, daha sonraki enfeksiyonlara karşı nasıl dirençli olabildi?



**Peleponnes Savaşı** Sparta'nın ablukası ve Atina Peloponez müttefikleri, daha sonraki kalabalığın ortaya çıkmasına yol açtı ve bir enfeksiyon hastalığının yayılmasına maruz bıraktı.



**Thucydides** Atinalı General Peleponnes savaşı ve enfeksiyonun yayılmasıyla ilgili ayrıntılı raporunda Atinalıların üçte birinin öldüğünü yazdı. Onun bu hastalıktan kurtularak hayatta kalması muhtemelen kendisinin bağışıklık sisteminden dolayıdır.

Thucydides'in kaydetmiş olduğu gözlemlerden yaklaşık 2.500 yıl sonra, biz bu sorulara bazı yanıtlar bulmuş durumdayız. Bu yanıtlar, patojenleri belirleyip onlarla savaşan memeli bağışıklık sistemiyle ilgili çalışmalardan gelmektedir. Thucydides, hastalığa yakalandığı zaman, T hücreleri adı verilen özelleşmiş beyaz kan hücreleri, onun vücut hücreleri yüzeylerinde bulunup enfeksiyon yapan ajanın proteinlerini tanıdı. Bu tanıma olayı, enfekte olmuş hücrelerin öldürülmesiyle ve antikorlar tarafından hastalığın etkeninin yıkılmasıyla sonuçlanan olaylar serisini başlattı. Antikorlar, B hücreleri adı verilen farklı bir beyaz kan hücresi grubu tarafından yapılan özgül proteinlerdir. T ve B hücrelerinin bazı soyları, onun vücudunda "hafıza hücreleri" olarak varlığını sürdürmüş ve hastalığa daha sonra maruz kaldığında onu savunmuştur. Memeli bağışıklık sisteminin nasıl çalıştığı ve onun elemanlarının vücudu nasıl savunduğu, bu bölümün odaklandığı konudur.

**BU BÖLÜMDE** Biz ilk olarak, doğuştan gelen özgül olmayan bağışık sistemin, çoğu patojenin vücuda girmesini nasıl önlediği ve bunların yaptıklarıyla ilgili tanımlamalar yapacağız. Daha sonra, özgül ve uyumsal bağışıklık sisteminin, eski Atinalıları öldürmüş olması muhtemel tifo bakterisi gibi vücuda saldıran patojenleri nasıl hedef aldığına bakacağız. Genetik materyalin tekrar karılmasının, çok fazla çeşitlilik gösteren potansiyel saldırganlar ile hayvanların savaşmasına nasıl yardım ettiğine bakacağız;ve son olarak, karmaşık ve oldukça önemli olan bu sistem bozulduğunda ne olacağını göreceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


42.1 Hayvanların Belli Başlı Savunma Sistemleri Nelerdir?
42.2 Özgül Olmayan Savunmanın Özellikleri Nelerdir?
42.3 Özgül Bağışıklık Nasıl Gelişir?
42.4 Humoral Bağışık Cevap Nedir?
42.5 Hücresel Bağışık Cevap Nedir?
42.6 Hayvanlar Böylesine Çok Farklı Antikorları Nasıl Yaparlar?
42.7 Bağışıklık Sistemi Bozulduğunda Ne Olur?


## 42.1 Hayvanların Belli Başlı Savunma Sistemleri Nelerdir?

Hayvanlar, **patojen** adı verilen hastalık yapıcı zararlı organizmalar ve virüslere karşı kendilerini koruyan çeşitli savunma yollarına sahiptir. Bu savunma sistemleri, *kendisinden olan* – hayvanın kendi molekülleri- ve *kendisinden olmayan* ya da yabancı moleküller arasındaki ayırım üzerine dayanır. Savunma tepkisi, üç evreyi kapsar:

- *Tanıma aşaması.* Organizma, kendisinden olan ve kendisinden olmayan arasındaki ayırımı yapabilmelidir.
- *Aktivasyon aşaması.* Tanıma olayı, hücrelerin ve moleküllerin istilacıyla savaşımın verileceği yere hareket etmelerine yol açar.
- *Efektör aşaması.* Hareketli hücreler ve moleküller, istilacıyı imha eder.

Savunma mekanizmaların iki genel tipi vardır.

- **Özgül olmayan savunmalar** ya da *doğuştan gelen* savunmalar, patojenlere karşı ilk savunma hattını oluştururlar. Onlar, tipik olarak çok çabuk davranırlar; ve bunlar arasında deri gibi engeller, istilacılara karşı toksik olan moleküller, içeriye sızan yabancıyı yiyerek fagositoz yapan hücreler (**makrofajlar** gibi **fagositler**) yer alır. (Kısım 6.5'den fagositozun bir endositoz şekli olduğu ve bir hücrenin büyük bir partikülü ya da başka bir hücreyi yuttuğunu hatırlayınız.) Bu sistem geniş bir organizma ya da molekül grubunu tanır ve dakikalar ya da saatler içerisinde çok çabuk cevap verir. Çoğu hayvan, özgül olmayan savunmalara sahiptir.
- **Özgül savunmalar**, özgül patojenleri hedef seçmiş *uyumsal* mekanizmalardır. Örneğin, özgül bir savunma sistemi, bir virüsü tanıyıp ona bağlanan bir antikor protein üretebilir ve eğer o virüs kan dolaşımına girecek olursa onun yok edilmesine yardım eder. Bu sistemler, bir moleküldeki atomların özgül düzenlenme biçimlerini tanırlar; ve tipik olarak gelişimleri yavaştır ve uzun ömürlüdürler. Özgül savunma mekanizmaları, omurgalı hayvanlarda bulunur.

Memeliler, savunma mekanizmalarının her ikisine de sahiptir ve bu bölüm, bu konu üzerine odaklanmıştır. Memelilerde ve diğer omurgalılarda, özgül ve özgül olmayan mekanizmalar *koordine* olmuş savunma sistemi olarak birlikte çalışırlar. Özgül savunmaların etkili hale gelmesi günler ya da haftalar aldığından dolayı özgül olmayan savunmalar, vücudun ilk savunma hattıdır.

### Kan ve lenf dokuları savunmada önemli roller oynar

Memeli savunma sisteminin elemanları, vücuda yayılmıştır ve hemen hemen tüm doku ve organların hepsiyle etkileşim içersindedir. Aralarında timüs, kemik iliği, dalak ve lenf düğümlerinin yer aldığı *lenfoid dokular*, savunma sisteminin vazgeçilmez kısımlarıdır (**Şekil 42.1**). Kan ve lenf, Bölüm 50'de tartışılmış olan savunma dışı fonksiyonlarıyla birlikte kompleks sistemlerdir. Onların herbiri, aynı zamanda, savunmada merkezi role sahiptir.

Kan ve lenfin her ikisi de içerisinde hücrelerin askıda bulunduğu sıvılardan oluşmuştur:

- **Kan plazması**, iyonları, çözünmüş durumdaki molekülleri ve çözünür özellikteki proteinleri içeren sarımtırak bir çözeltidir. Plazma içerisinde, kırmızı kan hücreleri, beyaz kan hücreleri ve trombositler (kanın pıhtılaşmasında gerekli olan hücre parçacıkları) yer alır. Beyaz kan hücreleri, normal olarak, sadece kapalı dolaşım sistemine (kalp, atardamarlar, kılcal damarlar ve toplardamarlar) özgüdür; beyaz kan hücreleri ve trombositler aynı zamanda lenf içerisinde de bulunur.
- **Lenf**, kandan ve diğer dokulardan köken alan bir sıvıdır ve vücutta hücrelerarası boşlukta birikir. Lenf bu alanlardan yavaş yavaş hareket ederek lenf sisteminin damarları içerisine girer. Çok küçük lenf kılcalları, bu sıvıyı daha büyük damarlar içerisine iletir; bu damarlar, sonunda birleşerek birlikte torasik kanal adı verilen bir büyük damarı oluşturur. Torasik kanal, kalbin yakınındaki ana damar (sol köprücük altı toplardamarı) ile birleşir. Damarların oluşturduğu bu sistem sayesinde lenf, sonunda, kana ve dolaşım sistemine dönmüş olur.

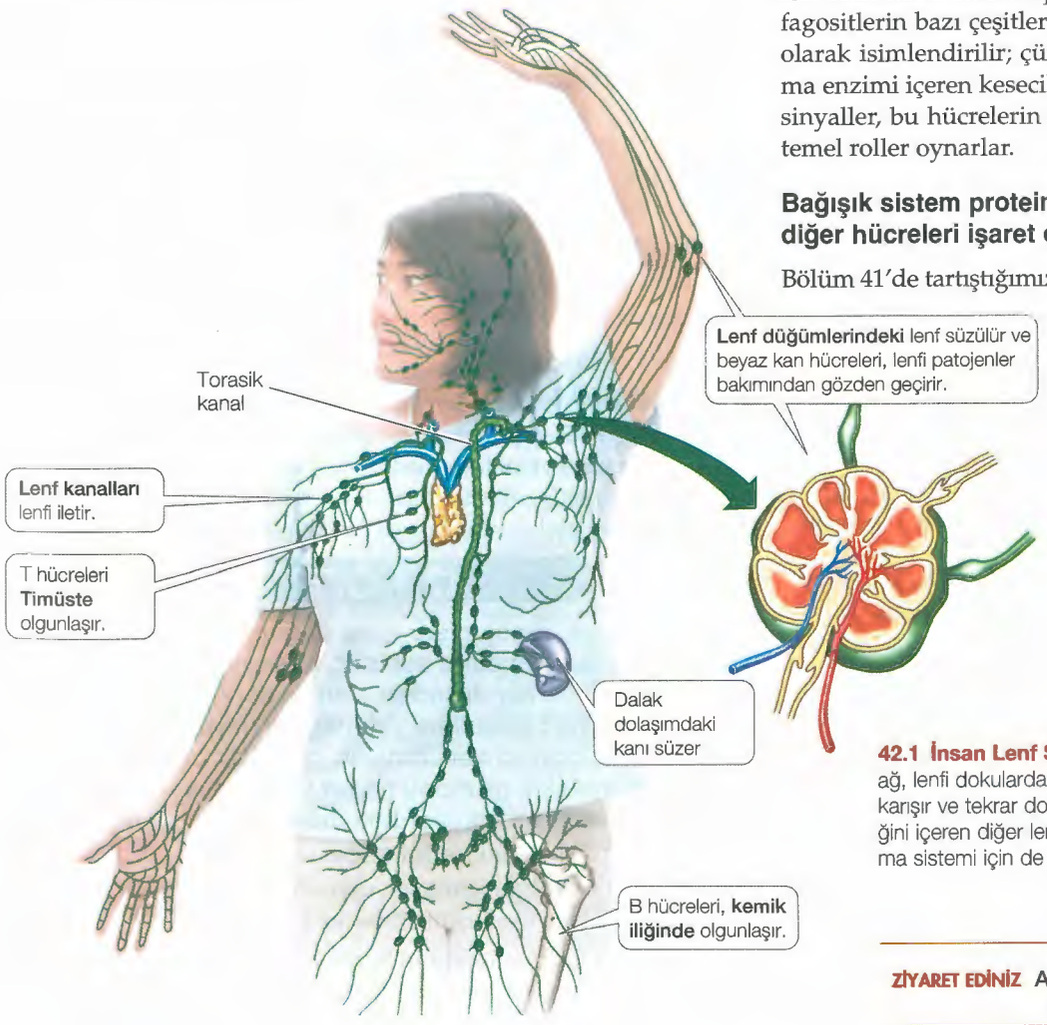
Lenf damarları boyunca birçok yerde **lenf düğümü** adı verilen küçük yuvarlağımsı yapılar yer alır; lenf düğümleri, **lenfosit** adı verilen beyaz kan hücrelerini içerir. Lenf, lenf düğümlerinden geçerken lenfositler, vücuda girmiş olan yabancı hücrelerle ve moleküllerle karşılaşır; ve eğer onlar tanınırsa bağışık cevap başlatılır.

### Beyaz kan hücreleri birçok savunmada rol oynar

İnsan kanının bir mililitresi, tipik olarak, *5 milyar* kırmızı kan hücresi ve *7 milyon* beyaz kan hücresi içerir. Bu hücrelerin tümü, kemik iliğindeki çok potansiyelli kök hücrelerden (sürekli olarak bölünmek suretiyle farklı birçok hücre tipini oluşturabilen farklılaşmamış hücreler) köken alır. **Şekil 42.2**'yi incelediğinizde **beyaz kan hücrelerinin** (aynı zamanda *lökositler* de denir) iki büyük ailesini göreceksiniz: *fagositler* ve *lenfositler*. **B hücreleri** ve **T hücrelerini** içeren lenfositler, fagositlerden daha küçüktür ve fagositoz yapmazlar. Her aile, özel işlevleri olan farklı hücre tiplerini içerir. Doğal katil hücreler ve fagositlerin bazı çeşitleri, aynı zamanda, topluca *granulositler* olarak isimlendirilir; çünkü onlar, çok sayıda granül (savunma enzimi içeren kesecikler) içerirler. Savunma proteinleri ve sinyaller, bu hücrelerin işlev görmesinde ve etkileşimlerinde temel roller oynarlar.

### Bağışık sistem proteinleri patojenleri bağlar ya da diğer hücreleri işaret eder

Bölüm 41'de tartıştığımız hormonların faaliyetlerine benzer şekilde, memeli vücudunu savunan hücreler, birlikte çalışırlar, birbirleriyle ve içeriye sızmış olan patojenin hücreleriyle etkileşime girerler. Bu hücre-hücre etkileşimleri, çeşitli anahtar proteinler sayesinde başarılır; bu proteinler arasında reseptörler, diğer hücrelerin yüzey proteinleri ve sinyal molekülleri yer alır. Belli başlı rol oynayıcılardan dördü, burada listelenmiştir; ve onlar, bu bölümde daha sonra ayrıntılı olarak tartışılacaktır.

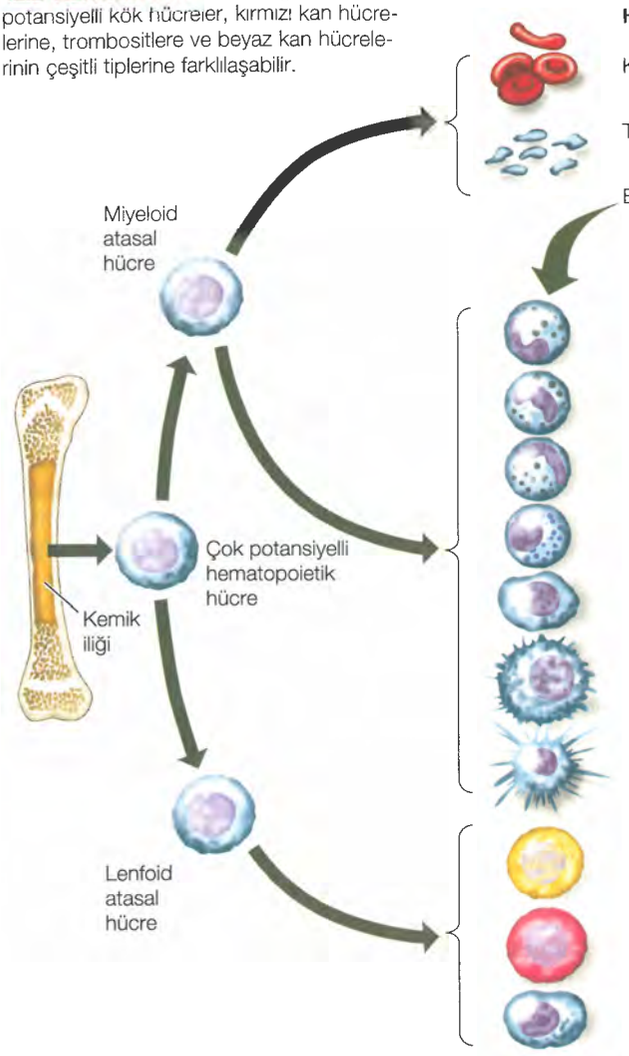



**42.1 İnsan Lenf Sistemi** Kanallar ve damarlardan oluşan bir ağ, lenfi dokulardan toplar ve kalbe doğru taşır; orada kanla karışır ve tekrar dokulara pompalanır. Timüs, dalak ve kemik iliğini içeren diğer lenfoid dokular, aynı zamanda vücudun savunma sistemi için de önemlidir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 42.1 • Bağışıklık Sisteminin Hücreleri

**42.2 Kan hücreleri** Kemik iliğindeki çok potansiyelli kök hücreler, kırmızı kan hücrelerine, trombositlere ve beyaz kan hücrelerinin çeşitli tiplerine farklılaşabilir.




| HÜCRE TİPİ | İŞLEVİ |
|---|---|
| Kırmızı kan hücreleri (eritrositler) | Oksijen ve karbon dioksit taşımak |
| Trombositler (çekirdeksiz hücre parçacıkları) | Kanın pıhtılaşmasını başlatmak |
| Beyaz kan hücreleri (lökositler) | |
| GRANÜLLÜ HÜCRELER | |
| Bazofiller | Histamin salar,; T hücrelerinin gelişmesini vaad edebilir |
| Eozinofiller | Antikorla kaplanmış parazitleri öldürür |
| Nötrofiller | Yangıyı uyarır |
| Mast hücreleri | Hasar gördüğü zaman histamin salar |
| GRANÜLSÜZ HÜCRELER | |
| Monositler | Makrofajlara ve dendritik hücrelere gelişir |
| Makrofajlar | Mikroorganizmaları yutar ve sindirir; T hücrelerini aktive eder |
| Dendritik hücreler | T hücrelerine antijenleri sunar |
| B lenfositleri | Antikor üreten hücreleri ve hafıza hücrelerini oluşturmak üzere farklılaşır |
| T lenfositleri | Virüsle enfekte olmuş hücreleri öldürür; diğer beyaz kan hücrelerinin aktivitelerini düzenler |
| Doğal katil hücreler | Virüsle enfekte olmuş hücreleri ya da kanserli vücut hücrelerine saldırır ve parçalar |

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 42.1 • Bağışıklık Sisteminin Hücreleri**

- **Antikorlar**, bağışıklık sistemi tarafından kendinden olmayan ya da *değiştirilmiş benlik* (majör doku uyuşması proteini, bir patojen tarafından değiştirilmiştir) olarak tespit edilmiş olan belirli maddelere özgül olarak bağlanan proteinlerdir. Bu bağlanma, virüsleri ve toksinleri etkisiz kılabilir; ve kendisinden olmayan hücreler üzerindeki etiketler olarak davranabilir, böylece bağışıklık sistemi hücreleri için onlara saldırmak daha kolaylaşır.
- **Majör doku uyuşması kompleksi** (**MHC**) proteinleri, iki sınıf içerisinde yer alır. MHC I proteinleri, memeli vücudundaki çoğu hücrenin yüzeylerinde bulunur. MHC II proteinleri, bağışıklık sisteminin çoğu hücresinde bulunur. MHC proteinleri, önemli kendi kendini tanımlama etiketleridir ve lenfositler ile makrofajlar arasındaki koordineli etkileşimlerinde büyük rol oynarlar.
- **T hücresi reseptörleri,** T hücrelerinin yüzeyindeki integral zar proteinleridir. Onlar, diğer hücrelerin yüzeyindeki kendi MHC molekülleriyle sunulan kendisinden olmayan maddeleri tanır ve onlara bağlanır.
- **Sitokinler**, birçok hücre tipi tarafından salınan çözünür özelliğe sahip proteinlerdir. Hücre yüzey reseptörlerine bağlanırlar ve onların hedef hücrelerinin davranışını değiştirirler. Çeşitli sitokinler, B hücrelerini, makrofajları ve T hücrelerini aktifleştirir ya da etkisiz kılar.

## 42.1 ÖZET

**Hayvanlar, patojenlere karşı özgün ve özgün olmayan savunmalara sahiptir. Mekanizmaların her iki çeşidi de kendisinden olan ile kendisinden olmayanı ayırt edebilme yeteneğine dayanmaktadır. Özgün olmayan savunmalar, geniş bir organizma ya da molekül grubunu hedef seçer, oysa özgün savunmalar moleküllerdeki atomların özgül düzenlenme biçimlerini hedef seçer.**

- Özgül ve özgül olmayan savunmalar arasındaki farklılıkları listeleyiniz **Bakınız s. 874**
- Beyaz kan hücrelerinin iki sınıfı nelerdir ve onlar omurgalı savunma sistemlerinde nasıl işlev yapar? **Bakınız s. 875 ve Şekil 42.2**

Bir hastalığın akıbeti –konağın yaşaması ya da ölümü- sıklıkla, hem hızlı gelişen özgül olmayan yanıtlara ve hem de uzun ömürlü olan ve istilacı patojene karşı özgül olarak verilen yanıtlara bağlıdır. Şimdi, omurgalıları hastalıklardan koruyan özgül olmayan savunmaları inceleyeceğiz.

## 42.2 Özgül Olmayan Savunmanın Özellikleri Nelerdir?

Özgül olmayan savunmalar, patojenlerin vücuda girmesini engellemeye yönelik genel koruma mekanizmalarıdır. Yukarıda not edildiği gibi, onlar hem zaman hem de mekan olarak ilk savunma hattını sağlarlar. Esasen, onlar, özgül bağışıklığa zıt olarak "gitmeye hazırdır; halbuki bir patojenin ya da toksinin yabancı olduğu anlaşılmasının ardından özgül bağışıklığın gelişmesi zaman alır. Memelilerdeki özgül olmayan mekanizmalar, fiziksel engelleri, hücresel ve kimyasal savunmaları içerir (Tablo 42.1).

### Engeller ve lokal etmenler istilacılara karşı vücudu savunur

İç organlarda hastalığa neden olan patojen bir bakterinin insan derisi üzerine konduğunu varsayalım. Bu bakterinin tam hedefine ulaşabilmesi için karşılaştığı sorunlar, oldukça zordur. İlk olarak, derinin oluşturduğu fiziksel engel vardır. Bakteriler, sağlam deriden nadiren sızabilir, ancak, yaralanmış deri enfeksiyon riskini artırır. Derinin tuzluluğu ve kuruluğu, istilacının gelişmesine elverişli olmayabilir. Diğer taraftan, normal olarak vücudumuzun yüzeyinde yaşayan ve hastalığa neden olmaksızın bazen çok büyük sayılarda çoğalabilen bazı bakteriler ve mantarlar vardır. Onlar, **normal flora** olarak değerlendirilir. Vücudumuzun bu doğal sakinleri, besin maddeleri ve alan için patojenlerle yarıştıklarından dolayı özgül olmayan savunma oluştururlar.

Burun yüzeyine konmuş bir patojen düşünün. Burnun iç yüzeyinde bulunan (aynı zamanda sindirim, solunum ve ürogenital sistemlerin) mükoz zarlar, **lizozim** enzimi içerir; bu enzim, birçok bakterinin hücre duvarına saldırarak onları *parçalar* (patlatır). Burun içerisindeki mukus, havada taşınan mikroorganizmaları yakalar; ve bu filtreyi geçmiş olanların çoğunluğu, ise solunum yollarının daha derinlerindeki mukus içerisinde yakalanır. Mukus ve yakalanmış olan patojenler, solunum yollarındaki sillerin çırpılma hareketiyle hareket ettirilir, mukustan oluşmuş tabaka ve içinde hapsedilmiş olan dökuntüler, sürekli olarak yukarıya doğru, yani burna ve ağza doğru hareket ettirilerek bu kısımlardan dışarıya atılabilir ya da yutulurlar. Hapşırma, mikroorganizmaları solunum yollarından uzaklaştırmanın bir diğer yoludur.

**TABLO 42.1**

**İnsanda Özgül Olmayan Savunmalar**

| SAVUNMA MEKANİZMASI | İŞLEV |
|---|---|
| **Yüzey engelleri** | |
| Deri | Patojenlerin ve yabancı maddelerin girişini önler |
| Asit salgılar | Bakterilerin deri yüzeyinde gelişmesini inhibe eder |
| Mukus | Patojenlerin girişini önler; patojenleri öldüren defensinleri üretir |
| Mukus salgılar | Sindirim ve solunum yollarında bakterileri ve diğer patojenleri yakalar |
| Burun kılları | Burnun geçiş yollarındaki bakterileri süzer |
| Siller | Mukusu ve yakalanmış maddeleri solunum yollarından dışarıya doğru hareket ettirir |
| Mide sıvısı | Konsantre HCl ve proteazlar, midedeki patojenleri parçalar |
| Vajinadaki asit | Mantarların ve bakterilerin dişi üreme yollarında gelişmesini sınırlar |
| Gözyaşı, tükürük | Kayganlaştırır ve temizler; bakterileri parçalayan lizozim içerir |
| **Özgül olmayan hücresel, kimyasal ve eşgüdümlü savunmalar** | |
| Normal flora | Patojenlerle yarışır; patojenlere karşı toksik maddeler üretebilir |
| Ateş | Mikropların çoğalmasını engelleyici ve vücudun tamir süreçlerini hızlandıran geniş boyutlu bir cevap |
| Öksürme, hapşırma | Patojenleri, üst solunum yollarından dışarıya atar |
| Yangısal cevap (damarlarından kan plazmasının ve fagositlerin sızmasını içerir) | Patojenlerin komşu dokulara yayılmasını sınırlar; savunmayı yoğunlaştırır, patojenleri ve ölü doku hücrelerini sindirir; fagositlerin ve lenfositlerin bölgeye gelmeye cezp eden kimyasal aracılar salar. |
| Fagositler (makrofajlar ve nötrofiller) | Vücuda giren patojenleri yutar ve parçalar |
| Doğal katil hücreler | Virüsle enfekte olmuş ya da kanserli vücut hücrelerine saldırır ve lizise uğratır (eritir) |
| Antimikrobiyal proteinler İnterferonlar | Virüsle enfekte olmuş hücrelerden salınarak, sağlıklı dokuları viral enfeksiyonlardan korur; hareketli özgün savunma |
| Kompleman proteinler | Mikroorganizmaları eritir, fagositozu güçlü kılar ve yangısal cevaplarda ve antikor cevaplarında yardım eder |

Son olarak, müköz zarlar **defensin** üretir; defensinler 18-45 amino asit uzunlukta olan peptidler olup hidrofobik domainler içerirler. Onlar, aralarında bakterilerin, mikrobik ökaryotların ve zarflı virüslerin yer aldığı geniş bir patojen grubuna karşı toksiktirler. Defensinler, bu organizmaların plazma zarlarının içerisine kendilerini sokarlar ve zarları geçirgen hale getirirler; böylece istilacıları öldürürler. Defensinler, aynı zamanda, fagositler tarafından da üretilirler; onlar, fagositozla yakalanan patojenleri öldürür. Bitkiler de patojenlere maruz kalmaya yanıt olarak defensin üretir (bakınız Bölüm 39).

Ağız içerisine yerleşmiş bir bakteriyi göz önüne alalım. Eğer bu bakteri, tükürük içerisindeki lizozimden kurtulup hayatta kalırsa sindirim kanalına (mide, ince bağırsak ve kalın bağırsak) girer ve başka savunmalar ile karşılaşır. Midedeki, mide özsuyu, birçok bakteri için öldürücü bir ortamdır; çünkü midenin içerisine hidroklorik asit ve proteazlar salgılanır. Bakteriler, normal olarak, incebağırsağın astarının içerisine giremez; ve bazı patojenler, sindirim kanalının bu kısmına boşaltılan safra tuzları tarafından öldürülür. Bu savunma hatlarını geçerek hayatta kalan herhangi bir bakteri (normal floradakiler dahil) kalın bağırsağa girer ve dışkıyla hızlı bir şekilde vücuttan uzaklaştırılır.

Bu engellerin ve lokal etkenlerin tümü, özgül olmayan savunmalardır; çünkü onlar, vücuda girmiş tüm istilacı patojenlere karşı aynı şekilde davranırlar. Bunların çoğu, *epitel doku* adı verilen, organların iç ve dış yüzeylerini kaplayan dokunun özellikleridir. Bu ilk savunma hattından kurtulmayı başaran herhangi bir patojeni, daha karmaşık özgül olmayan savunmalar beklemektedir.

### Özgül olmayan diğer savunmalar özelleşmiş proteinleri ve hücresel süreçleri içerir

Vücudun iç ve dış yüzeylerine sızan patojenler, daha karmaşık özgül olmayan savunmalarla karşılaşır. Bunlar, savunma hücrelerinin aktifleştirilmesini, *kompleman* ve *interferon* proteinleri gibi çeşitli savunma proteinlerinin salgılanmasını içerir.

**KOMPLEMAN PROTEİNLER** Omurgalıların kanı, antimikrobiyal **kompleman sistemini** yapan 20'den fazla farklı protein içerir. Bu sistem, hem özgül olan hem de özgül olmayan yanıtları içeren çeşitli mekanizmalar tarafından aktifleştirilir. Bu proteinler, karakteristik bir sıra içerisinde ya da kademeli olarak iş görür; ve her protein bir sonrakini aktive eder:

- Onlar, ilk olarak, bir mikrobun yüzeyindeki özgün elemanlara ya da mikrobun yüzeyine henüz bağlanmış olan bir antikora bağlanır. Her iki durumda da bağlanma, fagositlerin mikrobu tanımasına ve parçalamasına yardım eder.
- Onlar, daha sonra, yangısal cevabı aktive eder ve enfeksiyon yerine fagositleri çeker (cezp eder).
- Onlar, son olarak, içeriye sızmış hücreleri (bakteriler gibi) parçalarlar.

**İNTERFERONLAR** Bir hücre bir patojen ile enfekte olduğunda, az miktarlarda **interferon** adı verilen sinyal proteinlerini üretir; interferonlar, komşu hücrelerin enfeksiyona karşı direncini artırır. İnterferonlar, sitokinlerin bir sınıfıdır ve birçok omurgalıda bulunurlar. Çift iplikçikli (viral) RNA'yı içeren çeşitli moleküller, interferonların üretilmesini indüklemektedir. Böylece interferonlar, virüslere karşı özgül olmayan ilk savunma hattı olarak özellikle önemlidirler. İnterferonlar, enfekte olmamış hücrelerin plazma zarları üzerindeki reseptörlere bağlanarak eğer hücreler sonradan enfekte olurlarsa virüsün çoğalmasını inhibe eden iletişim yollarını uyarırlar. Ayrıca, interferonlar, bakteri ya da virüs proteinlerini peptidlere parçalamaları için hücreleri teşvik eder; bu, özgül bağışıklıkta ilk adımdır (bakınız Kısım 42.3).

**FAGOSİTLER** Bazı fagositler, dolaşım ve lenf sistemlerinde serbestçe dolaşır; diğerleri, kan damarlarından dışarıya çıkabilir ve belirli dokulara tutunur. Patojenik hücreler, virüsler ya da bu istilacıların parçacıkları, fagositler tarafından tanınabilir ve daha sonra onlar fagositler tarafından sindirilir. Defensinler, nitrik oksit ve reaktif oksijen, fagositlerin içinde aracılık yapar ve bu fagositler daha sonra patojenleri öldürür.

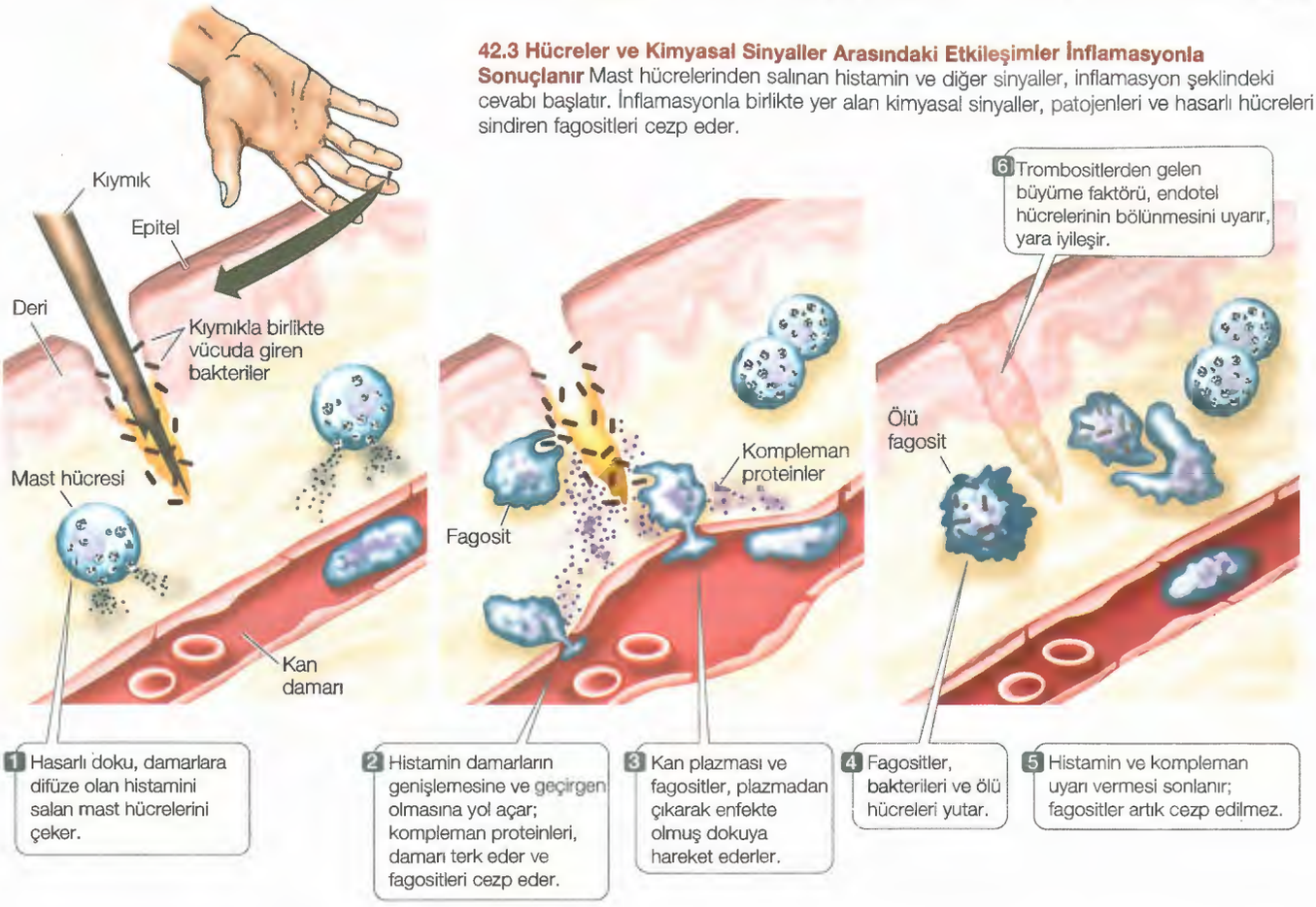
**DOĞAL KATİL HÜCRELER** **Doğal katil hücreler** olarak bilinen lenfositlerin bir sınıfı, virüsle enfekte olmuş hücreleri ve bazı tümör hücrelerini normal hücrelerden ayırt edebilir ve bu hedef hücrelerin apoptozunu başlatırlar. Bu özgül olmayan eyleme ilave olarak, doğal katil hücreler, antikorla-etiketlenmiş hedef hücreleri parçalamak suretiyle özgül savunma mekanizmalarıyla etkileşime girerler.

### İnflamasyon enfeksiyon ya da incinmeye karşı eşgüdümlü bir yanıttır

Enfeksiyon ya da incinme nedeniyle doku zedelendiğinde, vücut **İnflamasyon** ile cevap verir. Bu cevap, iç kısım ve yüzey dahil vücudun hemen hemen her yerinde olabilir. İnflamasyon, önemli bir olaydır: o, hasarın yayılmasını durdurmak için hasarlı alanı izole eder; hücreleri ve molekülleri, hasarlı bölgeye toplayarak istilacıyı öldürür ve iyileşmeyi sağlar. Doku hasarına karşı ilk cevap vericiler, **mast hücreleridir**; bu hücreler, deriye ve organların astarlarına yapışırlar ve aşağıda verilmiş olan çok sayıda kimyasal sinyali salarlar:

- **tümör nekroz faktörü**, bir sitokin proteini olup hedef hücreleri öldürür ve bağışıklık hücrelerini aktifleştirir.
- **prostaglandinler**, kan damarlarının genişletilmesinin de aralarında bulunduğu çeşitli cevaplarda rol oynayan yağ asidi türevleridir. Prostaglandinler, sinir uçlarıyla etkileşim içindedir ve inflamasyonun neden olduğu ağrıdan kısmen sorumludurlar.
- **histamin**, alerjik reaksiyonların bazı tiplerinde görülen kaşıntı, gözlerde sulanma ve döküntülerin oluşmasına yol açan amino asit türevidir.

İnflamasyondaki kızarıklık ve ateş, enfekte olmuş ya da zedelenmiş alandaki kan damarlarının genişlemesi ve sızıntılarından kaynaklanmaktadır (**Şekil 42.3**). Fagositler, iltihaplanmış alana girerek orada, ölmüş doku hücrelerini ve istilacıları yutarlar. Fagositler, inflamasyonla birlikte gelişen iyileşmelerin çoğundan sorumludur. Onlar, bir takım sitokinler üretir; bu sitokinler (diğer işlevlerinin yanı sıra) vücutta ateşin yükselmesi için beyne sinyal gönderir. Vücut sıcaklığındaki bu yükselme, lenfosit üretimini, fagositozu ve dolayısıyla bağışıklık cevabın oluşmasını hızlandırır. Bazı durumlarda patojenler, sıcaklık duyarlıdır; ve onların gelişmesi inhibe edilir. İnflamasyondaki ağrı, şişmeye bağlı olarak gelişen basınçtaki artıştan kaynaklanır; sızmış olan enzimlerin sinir uçlarındaki etkisi ve prostaglandinlerin etkisi, sinir uçlarının ağrıya karşı duyarlığını artırır.




**42.3 Hücreler ve Kimyasal Sinyaller Arasındaki Etkileşimler İnflamasyonla Sonuçlanır** Mast hücrelerinden salınan histamin ve diğer sinyaller, inflamasyon şeklindeki cevabı başlatır. İnflamasyonla birlikte yer alan kimyasal sinyaller, patojenleri ve hasarlı hücreleri sindiren fagositleri cezp eder.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 42.2 • İnflamasyon Yanıtı**

İnflamasyonu takiben, irin birikebilir. İrin, sızmış sıvı ve ölü hücrelerden oluşmuş bir karışımdır; bu ölü hücreler arasında bakteriler, nötrofiller (en bol bulunan beyaz kan hücreleri –bakınız Şekil 42.2) ve hasarlı vücut hücreleri yer alır. İrin, inflamasyonun normal sonucudur; ve makrofaj adı verilen fagositoz yapan hücreler tarafından daha da sindirilmek suretiyle yavaş yavaş tüketilir.

### İnflamasyon tıbbi sorunlara yol açabilir

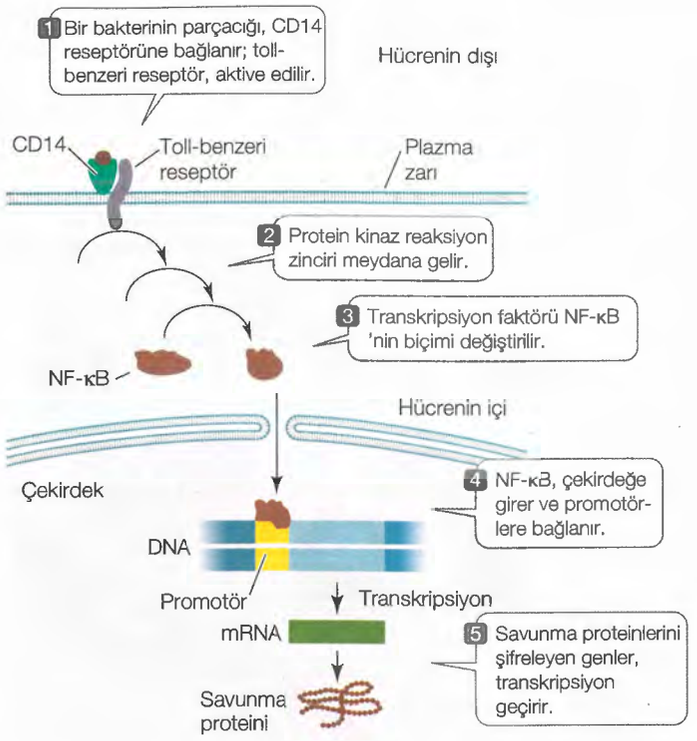
İnflamasyon, genellikle iyi bir şey olmakla birlikte, bazen iltihaba bağlı cevap, yersiz bir şekilde güçlü olup bazı alerjilerle, otoimmünite vakalarıyla ve kan zehirlenmesi (sepsis) ile sonuçlanabilir. Bu gibi durumlarda verilen cevap, orijinal olarak oluştuğu yerdekinden daha büyük tehlikeye yol açar. Alerjiyi ve otoimmün hastalıkları, Kısım 42.7'de tartışacağız. Şiddetli bakteri enfeksiyonlarının yer aldığı bazı vakalarda, inflamasyon yanıtı lokal olarak kalmaz. Bunun yerine bu yanıt, *sepsis* adı verilen bir durumda kan dolaşımıyla yayılır. Lokal enfeksiyonlarda ya da incinmelerde olduğu gibi, kan damarları genişler; fakat damarların genişlemesi tüm vücutta gerçekleşir. Kan basıncının düşmesi, tıbbi açıdan acil durumla sonuçlanır ve öldürücü olabilir.

Aşırı iltihaplanmanın neden olduğu şişme, ağrı ve ateş belirtileri, güçsüz duruma getirecek kadar can sıkıcı olabilir. Romatoid artrit ve obstrüktif akciğer hastalığı gibi hastalıklar, atletik yaralanmalar gibi kazalar, doku hasarlarıyla ve iltihaplı cevaplarla sonuçlanır. Aşırı iltihaplanmanın üstesinden gelmek için, iltihaplanmayı ve onun belirtilerini azaltan çeşitli sitokinlere ve sinyal yollarına etki eden ilaçlar geliştirilmiştir. Örneğin söğüt ağacının (*Salix*) kabuğunun ateş ve şişmeye karşı güçlü bir antidot içerdiği bin yıldır bilinmektedir. On dokuzuncu yüzyılda, aktif madde olan salisilik asit izole edildi; ve daha iyi bir versiyonu olan asetil salisilik asit yapıldı. Aspirin olarak bilinen bu ilaç, prostaglandinlerin sentezindeki metabolik yolda yer alan bir enzimi inhibe ederek çalışmaktadır. Diğer iltihap giderici ilaçlar, prostaglandin metabolik yolu üzerine, tümör nekroz faktörünün etkileri üzerine ve histaminin etkileri üzerine etki yapmaktadır.

### Hücre iletişim yolları vücudun savunmasını uyarır

Vücuda giren patojen, bir sinyal olarak kabul edilebilir. Bu sinyale cevap olarak, vücut fagositozu ve diğer savunma süreçlerini düzenleyen molekülleri (kompleman proteinler, interferonlar ve diğer sitokinler) üretir. Şaşırtıcı olmayan bir şekilde, sinyal ve cevap arasındaki bağlantı, Kısım 7.3'de göz önünde bulundurduklarımıza benzerlik gösteren bir sinyal iletim yoludur. Reseptörlerin anahtar grubu, **toll-benzeri reseptörlerdir.** Toll protein, ilk olarak böceklerde tanımlanmıştır; bu protein böceklerde gelişimde ve enfeksiyonun hissedilmesinde gereklidir. Karşılaştırmalı genomik, insanlarda en az on tane benzer reseptörün bulunduğunu ortaya koymuştur.

Toll-benzeri reseptörler, hem özgül hem de özgül olmayan savunmalarda işe karışan ve sonunda en az 40 genin transkripsiyonuyla sonuçlanan protein kinaz reaksiyon serisinin




**42.4 Hücresel Sinyal iletimi ve Savunma** Bir patojenik molekülün toll-benzeri reseptöre bağlanması, bir sinyal iletim yolunu başlatır; bu olay, ürünleri özgül ve özgül olmayan savunmalarda işlev gören genlerin transkripsiyonu ile sonuçlanır. CD14, aralarında makrofajlar ve monositlerin yer aldığı beyaz kan hücrelerinin yüzeyinde ifade edilir.

bir parçasıdır (Şekil 42.4). CD14 proteini (farklılaşma kümesi için), toll-benzeri reseptöre bağlanan bir zar proteinidir. Bu metabolik yolu uyaran moleküller arasında, bakteri ve fungus kökenli hücre duvarı parçacıklarıdır. Bu parçacık moleküllerinin reseptöre bağlanması, transkripsiyon faktörü NF-κB'nin üç boyutlu yapısında bir değişikliğe yol açan moleküler değişiklikler serisini harekete geçirir. (NF-κB, aktive *B* hücrelerinin nükleer faktör *kappa* hafif zincir enhansırı anlamına gelmektedir. O, hem özgül olan hem de özgül olmayan bağışık sistemlerin aktivasyonunda anahtar transkripsiyon faktördür.) Biçim değişikliği, NF-κB'nin çekirdek içerisine girerek genlerin promotör bölgelerine bağlanmasına izin verir ve savunma proteinlerini kodlayan genlerin transkripsiyonunu aktive eder.

## 42.2 ÖZET

**Özgül olmayan savunmalar, patojenlere karşı savunmanın ilk hattıdır. Bunlar, deri gibi fiziksel engelleri, savunma proteinlerini ve inflamasyon gibi eşgüdümlü yanıtları içerir.**

- Kompleman proteinleri ve interferonlar, vücudu mikroplara karşı nasıl savunur? **Bakınız s. 878**
- İnflamasyon cevabını tanımlayınız. **Bakınız s. 878-879 ve Şekil 42.3**

Doğuştan gelen bağışıklık sisteminin özgül olmayan kendi savunmaları, çoğunlukla, bir patojenik enfeksiyonu defetmek ya da önlemek için yeterlidir. Fakat birçok durumda bu sistem, belirli bir patojen için uyarlanmış özgül bağışıklık ile beraber çalışır. Şimdi, özgül bağışıklığın gelişimini ve işlevini inceleyeceğiz.

# 42.3 Özgül Bağışıklık Nasıl Gelişir?

Yirminci yüzyıldan önce, bilim insanları uzunca bir süre, kanın bir şekilde patojenlere karşı bağışıklıkta işin içerisine karıştığından şüphelenmişti. Bir yüzyıl önce, Emil von Behring ve Shibasabura Kitasato, Almanya'nın Marburg Üniversitesinde, kanın özgül bağışıklıkta önemli bir faktör olduğuna işaret eden anahtar bir deney gerçekleştirdiler (Şekil 42.5). Onlar, öldürücü dozun altında difteri toksini enjekte edilmiş kobayların, kendi kan serumlarında (kan pıhtılaştıktan sonra arta kalan hücresiz kısım) geliştirmiş oldukları bir faktörün, aynı toksinin öldürücü dozundan diğer kobayları koruduğunu göstermişlerdir. Başka bir deyişle, **alıcılar** bağışıklık geliştirmişti. Ayrıca, bağışıklık özgüldü: kobaylar tarafından yapılmış olan bağışıklık faktörü, enjeksiyon yapılmış olanları sadece difteriye neden olan bakterinin bir suşundan elde edil özgün toksine karşı koruma yapmaktaydı.

Behring, bu hayvan modeline dayanarak, serum korumasının aynı zamanda insan hastalıklarında da çalışabileceğini anladı. O, difteriye karşı çocukları korumadaki çabaları nedeniyle Nobel Ödülü kazandı. Daha sonra, bu bağışıklığın etkeni olarak bir antikor proteini tanımlandı; başka bireylerden alınan antikorlar sayesinde gelişen bağışıklık sürecine, *pasif bağışıklık* adı verilir.

Bu bölümde, özgül bağışıklık sisteminin esas özelliklerini ana hatlarıyla anlatacağız; bu sistemin çoğu gerçekte kan serumunda meydana gelir. Özgül cevapların iki temel tipini göz önünde bulunduracağız: antikorları üreten *humoral bağışık cevap* ve enfekte olmuş hücreleri tahrip eden *hücresel bağışık cevap*.

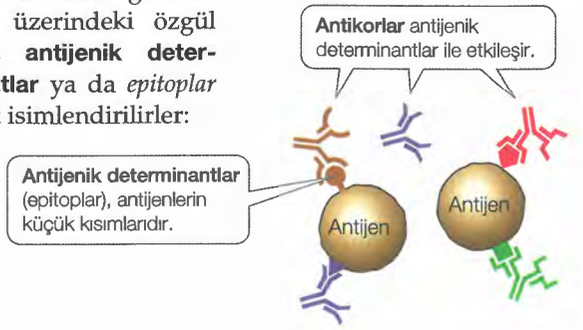
**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 42.2 • Hamilelik Testi

### Kazanılmış bağışıklık dört anahtar özelliğe sahiptir

Kazanılmış bağışıklık sisteminin dört önemli özelliği şunlardır: özgüllük; kendisinden olanı yabancı olandan ayırt edebilme yeteneği; çok fazla çeşitlilik gösteren yabancı moleküllere cevap verebilme yeteneği; ve immünolojik hafıza.

**ÖZGÜLLÜK** Lenfositler (B ve T hücreleri), özgül bağışıklığın çok önemli elemanlarıdır. B hücreleri tarafından üretilen T hücresi reseptörleri ve antikorlar, kendisinden olmayan özgül maddeleri ya da kimliği değiştirilmiş maddeleri (**antijenler**) tanırlar ve bağlanırlar; ve bu etkileşim, özgül bağışıklık cevabını başlatır. Bağışıklık sisteminin tanıdığı antijenler üzerindeki özgül yerler, **antijenik determinantlar** ya da *epitoplar* olarak isimlendirilirler:

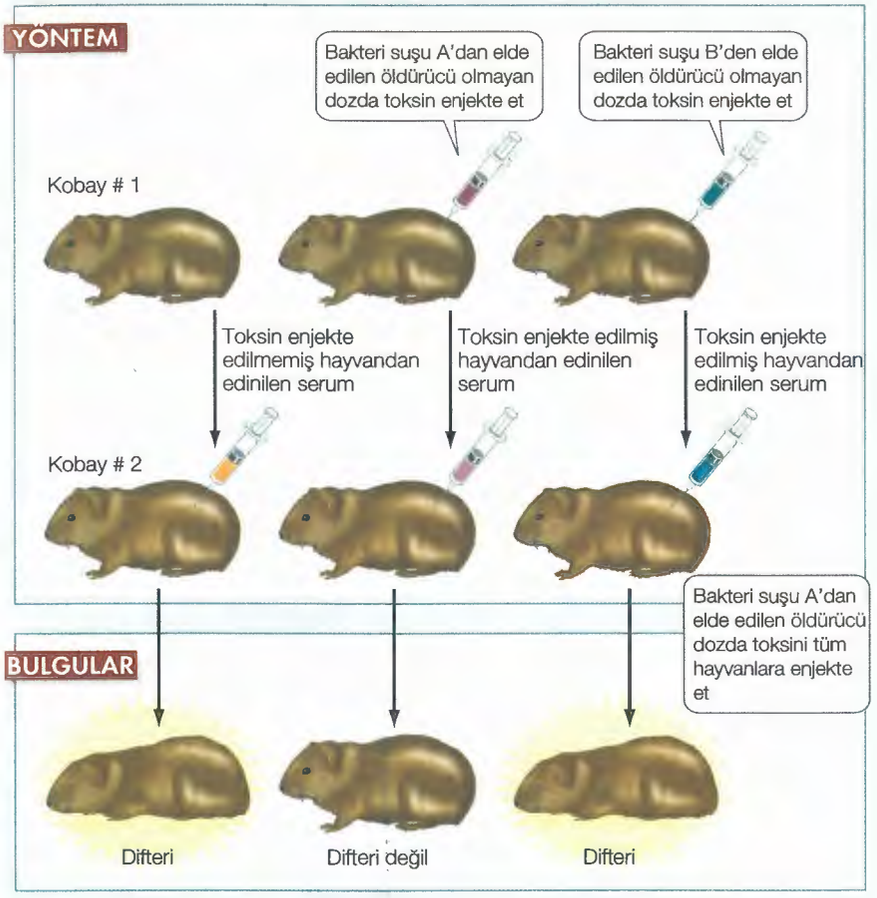


## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 42.5 Özgül Bağışıklığın Keşfi

Yirminci yüzyıla kadar, çoğu insan, difteriye neden olan bakterilerin saldırısından hayatını kaybetti , ve çok azı yaşamını sürdürebildi. Emil von Behring ve Shibasabura Kitasato, bir hayvanı model olarak kullanan çok önemli bir deney yaptı ve difteriye karşı bağışıklıktan sorumlu olan faktör (ya da faktörlerin), kan serumu içerisinde olduğunu kanıtladı.

**HİPOTEZ** **Difteri toksinin öldürücü olmayan dozu enjekte edilmiş kobaylardan elde edilen serum, toksinin öldürücü dozuna maruz bırakılan diğer kobaylan korur.**




**SONUÇ** **Toksine maruz kalmış kobayların serumu, farklı suşlardan değil de bakterinin genetik olarak aynı suşundan elde edilen öldürücü dozdaki toksine karşı, daha sonra maruz kalındığında koruyucu olmaktadır.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Antijenik determinant, büyük bir molekülün özgül bir kısmıdır ve bir proteinin içerisinde bulunabilen belirli bir amino asit dizisi olabilir. Antijenler, genellikle proteinler ya da polisakkaritlerdir; içeriye sızmış tek bir bakterinin üzerinde birden çok antijen bulunabilir. Tek bir antijenik molekül, birden daha fazla sayıda farklı antijenik determinanta sahip olabilir. Konak olan hayvan, antijenin varlığına, T hücresi reseptörlerinin ve antikorların işe karıştığı çok özgül savunmalar ile cevap verir. Bu reseptörler ve çözünür proteinler, antijenik determinantlara bağlanırlar. Her bir T hücresi ve her bir antikor, tek bir antijenik determinant için özgüldür.

Bu bölümün geri kalan kısmında, antijenik determinantlara sadece "antijenler" diyeceğiz.

**KENDİSİNDEN OLANI YABANCI OLANDAN AYIRT ETME** İnsan vücudu, on binlerce farklı protein içerir; bu proteinlerin her biri, bağışık cevap üretebilme yeteneğine sahip özgül üç boyutlu yapıya sahiptir. Böylece vücuttaki her hücre, muazzam sayıda antijen taşır. Bir bireyin bağışıklık sisteminin çok önemli gereksinimi, vücudunun kendi antijenlerini tanıması ve onlara saldırmamasıdır. Bu, birkaç sayfa sonra karşılaşacağınız klonal delesyon sayesinde başarılır.

**ÇEŞİTLİLİK** Bağışıklık sisteminin zorlukları çoktur. Patojenler, birçok formda olabilir: virüsler, bakteriler, protistler, funguslar ve çok hücreli parazitler. Ayrıca, her patojenik türün, genellikle çok sayıda farklı genetik suşa mevcuttur; ve her suş, çok sayıda yüzey özelliğine sahiptir. Hesaplamalar değişebilir, fakat makul bir tahminle insanlar, 10 milyon kadar farklı antijene özgül olarak cevap verebilmektedir. Bir antijenin tanınması üzerine, bağışıklık sistemi, uygun özgüllüğe sahip lenfositleri aktive ederek cevap verir. Bu kapasite, Kısım 42.6'da tanımlanan özel genetik rekombinasyon mekanizması tarafından sağlanır.

**BAĞIŞIKLIK HAFIZASI** Belirli bir tip patojene bir kez cevap verildikten sonra bağışıklık sistemi, o patojeni "hatırlar" ve gelecekte aynı tehlikeyle karşılaşınca ekseriyetle çok daha çabuk ve daha güçlü bir şekilde cevap verilebilir. Bu **bağışıklık hafızası**, ekseriyetle, suçiçeği gibi çocukluk hastalıklarının tekrarlanmasından bizleri korur. Bağışıklık sistemi, vücuda verilmiş olan antijenleri "hatırladığından" dolayı, özgül hastalıklara karşı aşılanma iş yapar.

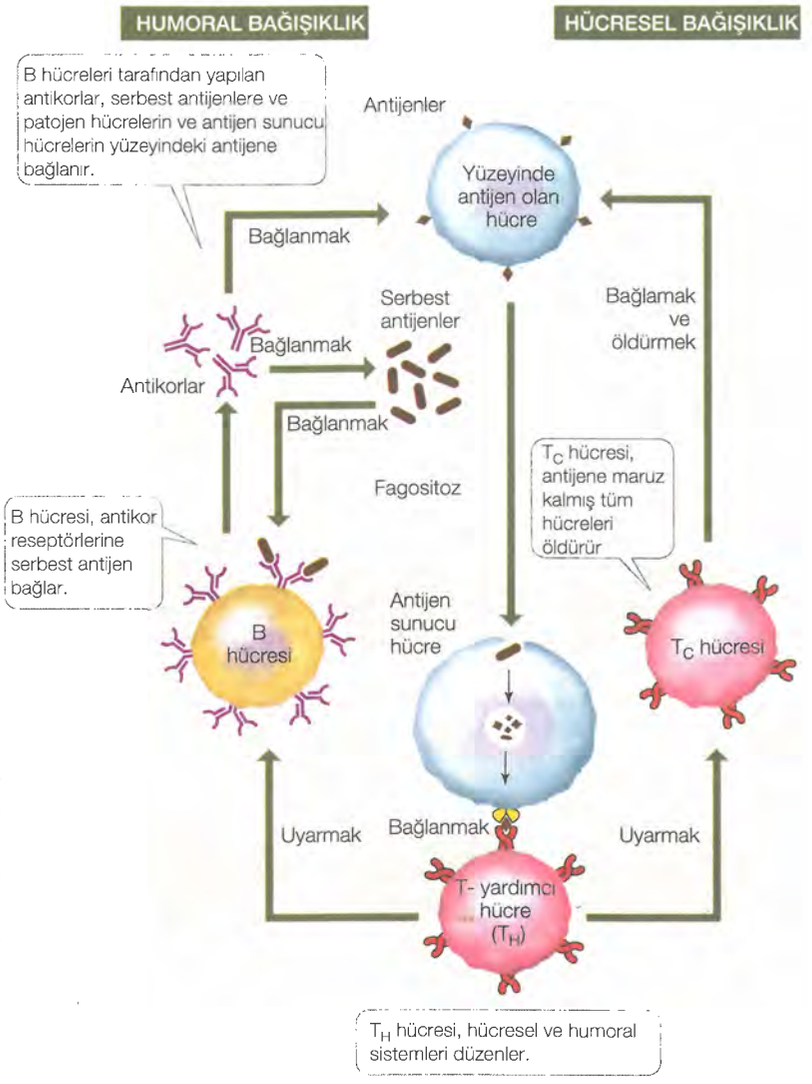
Özgül bağışık savunmanın bu özelliklerinin dördü, hem humoral bağışık cevabı ve hem de hücresel bağışık cevabı karakterize eder.

### Özgül bağışık cevapların iki tipi birbirini etkiler: genel bakış

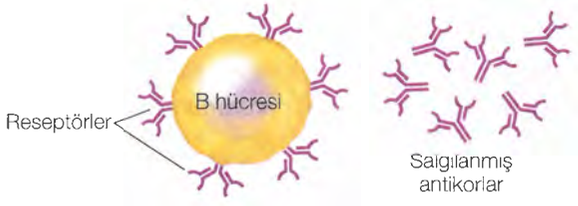
Özgül bağışıklık sistemi, istilacılara karşı iki tip cevap oluşturur: humoral bağışık cevap ve hücresel bağışık cevap. Antikorları yapan B hücreleri, humoral bağışık cevabın çalışan işçileridir; sitotoksik (öldürücü) T hücreleri ise hücresel bağışık cevabın işçileridir.

**42.6 Özgül Bağışıklık Sistemi** Humoral bağışıklık, B hücreleri tarafından antikorların üretilmesini gerektirir. Hücresel bağışıklık, sitotoksik T hücrelerinin aktivasyonu gerektirir; T hücreleri, antijeni ifade eden hücrelere bağlanır. Daha fazla ayrıntı için , Şekil 42.13'e bakınız.

Bu iki cevap, eşzamanlı olarak ve işbirliği yaparak çalışır ve birçok mekanizmayı paylaşır. Bu iki süreçte erken gelişen anahtar olay, antijenin üç boyutlu yapısının bağışıklık sistemine maruz bırakılmasıdır. Bir antijenik molekül ya da molekülün bir parçası, hücrenin plazma zarına eklendiğinde ve özgün epitop yapısı zardan dışarıya doğru çıkıntı oluşturduğu zaman, orada yakınlardaki T ve B hücrelerine maruz kalırlar. Çok farklı tipte hücre, antijeni, bağışıklık sistemine bu şekilde "sunabilir"; ve bu hücreler topluca **antijen sunucu hücreler** olarak adlandırılır. **Şekil 42.6,** antijen sunumunun özetini ve T ve B hücrelerinin bağışık cevaptaki rollerini göstermektedir. İki cevabı birleştiren anahtar oyuncu, *T-yardımcı* ($T_H$) *hücredir.* $T_H$ hücresi, sunucu hücre üzerindeki antijene bağlanarak her iki cevaptaki olayları uyarır.



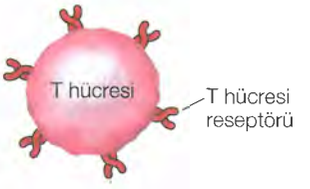

**HUMORAL BAĞIŞIK CEVAP Humoral bağışık cevapta** (Latincede *humor,* "sıvı" demek) antikorlar, kandaki, lenfteki ve doku sıvılarında bulunan patojenler üzerindeki antijenler ile etkileşime girer. Bir hayvan, kendisinin karşılaşabileceği hemen hemen her antijene bağlanmayı yapılabilecek, şaşırtıcı boyutta çeşitliliğe sahip antikorlar üretebilir. Antikorlar, B hücreleri tarafından salgılanır ve kan ve lenf içerisinde serbest olarak dolaşırlar. Belirli bir B hücresi, aynı zamanda kendi yüzeyinde de reseptörlere sahiptir; bu reseptörler hücrenin ürettiği antikorlar ile aynı özgüllüğe sahiptir.




Özgül bir antijen ilk kez vücuda girdiğinde, bu antijen gösterilebilir ve daha sonra bir B hücresi reseptörüne bağlanarak saptanabilir. Bu bağlanma, B hücresini aktive eder; B hücresi, antikorun çok sayıda kopyasını yapar ve salgılar.

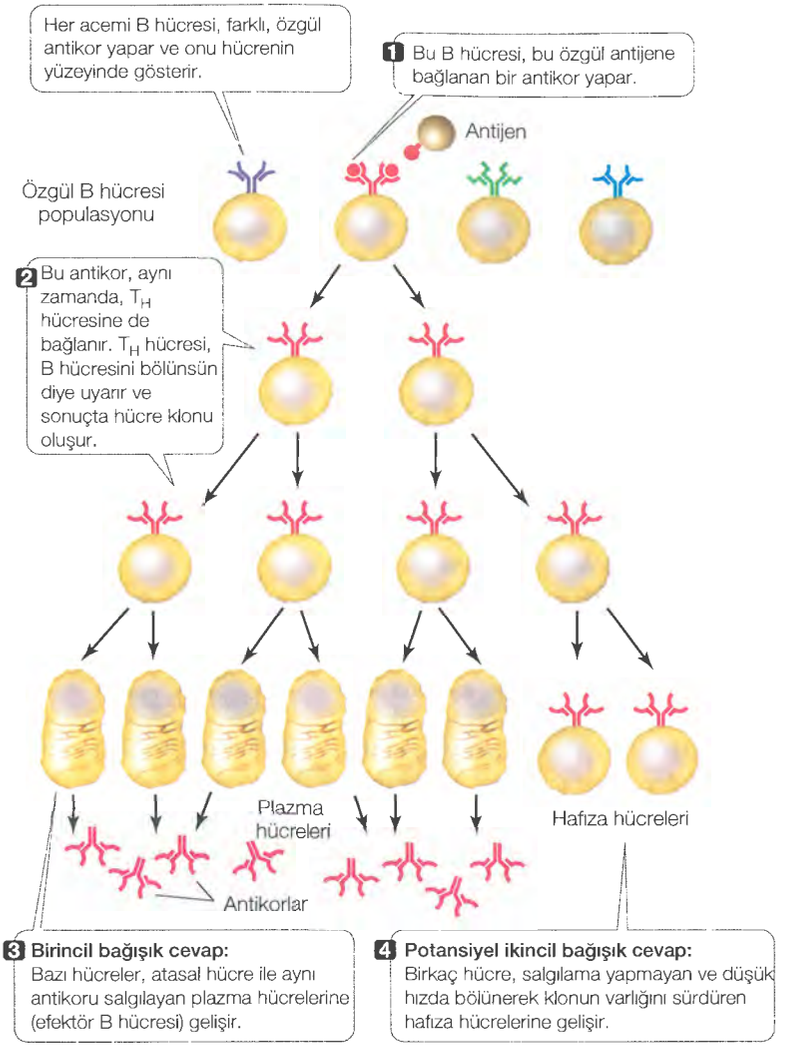
**HÜCRESEL BAĞIŞIK CEVAP Hücresel bağışık cevap,** konak hayvanın hücresi içine yerleştirilmiş olan antijenlere karşı yöneltilir. Hücresel bağışık cevap, virüsle enfekte olmuş hücreleri ya da mutasyonların yol açtığı özgün proteinleri ifade eden kanser hücreleri gibi mutasyona uğramış hücreleri saptar ve imha eder.

Lenf düğümlerinde, kan dolaşımında ve hücrelerarası alanlarda bulunan T hücreleri, hücresel bağışık cevabı gerçekleştirir. Bu T hücreleri, antijenleri tanıyan ve onlara bağlanan integral zar proteinlerine –T hücresi reseptörleri- sahiptir. T hücresi reseptörleri, yapı ve işlev olarak daha ziyade antikorlara benzerlik gösterir; her biri, özgül antijenlere bağlanan özgül moleküler konfigürasyon içerir. Bir T hücresi bir antijene bağlandığı zaman, bu bağlanma, tipik olarak antijen içeren hücrenin tamamen parçalanmasıyla sonuçlanan bağışık cevabı başlatır.




## Genetik değişiklikler ve klonal seçim özgül bağışık cevabı yaratır

Humoral ve hücresel bağışık cevaplar için henüz tanımlanmış olan reaksiyonlar gerçekleşmeden önce, vücut, farklı antijenlere bağlanma yeteneğine sahip olan çok fazla çeşitte lenfosit üretmeye gereksinim duyar. Bu muhteşem çeşitlilik nasıl doğmaktadır? Belirli antijenler için özgün olan lenfositler nasıl çoğalır? Yanıt, DNA'nın yeniden düzenlenme ve **klonal seçme** süreçlerinde yatmaktadır. Hatta vücut, bu reseptörler için antijenlerle karşılaşmadan önce, bu süreçler, B ve T lenfositlerindeki gibi antikor-benzeri özgüllüklere sahip olan muazzam sayıda farklı reseptör meydana getirir.




**42.7 B Hücrelerinde Klonal Seçim** Bir B hücresinin yüzeyindeki özgül reseptöre bir antijenin bağlanması, o hücrenin bölünmesini uyarır; ve o istilacıya karşı savaşacak genetik olarak özdeş olan hücre klonu meydana gelir.

*Çeşitlilik, öncelikli olarak DNA değişiklikleri tarafından meydana getirilir*; kromozomların yeniden düzenlenmesi ve diğer mutasyonlardan oluşan bu değişiklikler, B ve T hücreleri kemik iliğinde oluştuktan hemen sonra meydana gelir. Her B hücresi, sadece bir çeşit antikor üretebilir; böylece milyonlarca farklı B hücresi vardır. Benzer şekilde, özgül T hücresi reseptörleri olan milyonlarca farklı T hücresi vardır. Bu antikorların ve reseptörlerin oluşumu için mekanizmaları, bu bölümde daha sonra tanımlayacağız. Şimdilik, kazanılmış bağışıklık sisteminin "önceden geliştirilmiş" olduğunu – *antijenlerin muazzam çeşitliliğine cevap vermek için makinelerin tümünün zaten orada hazır olduğu; hatta antijenler ile henüz karşılaşmadan önce* - akılda tutunuz.

- *Antijen bağlanması, belirli bir B ya da T hücresini çoğalmak için "seçer".* Bir antijen, bir B hücresinin üzerindeki yüzey reseptörüne uyduğu ve bağlandığı zaman, bu B hücresi aktive olur. Bu hücre, hücre klonu (tek bir hücreden türemiş genetik olarak özdeş olan grup) oluşturmak üzere bölünür; oluşan hücrelerin hepsi, reseptör için aynı özgüllüğe sahip antikorlar üretir ve salgılar (**Şekil 42.7**). Bağlanma, aktivasyon ve çoğalma, T lenfositlerine de uygulanır. Bir yabancı ya da anormal hücre antijeni, bir T hücresi reseptörüne bağlandığı zaman, bu bağlanma, belirli bir reseptörü olan T hücresinin çoğalmasını aktive eder. Bağlanma ve aktivasyon, belirli bir lenfositi seçerken çoğalma, klonu meydana getirir; bundan dolayı "klonal seçme" terimi kullanılmaktadır.

### Bağışıklık ve bağışıklık hafızası klonal seçmeden kaynaklanır

Bir omurgalı hayvan belirli bir antijene ilk kez maruz kaldığında, B hücresi antikor moleküllerini üretmeden ve o antijene özgü T hücreleri yavaş yavaş artış göstermeden önce bir bekleme süresi (ekseriyetle birkaç gün) vardır. Fakat yıllar sonrasında –bazen ömür boyu- bağışıklık sistemi, belirli antijeni "hatırlar". Bu nasıl olur?

Aslında cevap, aktive edilmiş lenfositlerin bölünüp *iki tip* kardeş hücre oluşturmak üzere farklılaşmasında yatmaktadır. Bu hücreler, efektör hücreler ve hafıza hücreleridir.

- **Efektör hücreler**, antijene saldırıyı gerçekleştirir. **Plazma hücreleri** adı verilen efektör B hücreleri, antikorlar salgılar. Efektör T hücreleri, sitokinleri ve kendisinden olmayan ya da değiştirilmiş olan hücreleri tahrip eden reaksiyonları başlatan diğer molekülleri başlatır. Efektör hücreler, sadece birkaç gün yaşar.
- **Hafıza hücreleri**, kısa sürede daha fazla efektör hücre ve daha fazla hafıza hücresi üretmek üzere bölünme yeteneğini koruyan uzun ömürlü hücrelerdir. Hafıza B hücreleri ve T hücreleri, vücutta onlarca yıl yaşayabilir ve nadiren bölünürler.

Lenfositlerin bu iki tipi, bir antijene karşı iki farklı şekilde cevap verebilir:

- Vücut belirli bir antijenle ilk kez karşılaştığı zaman, **birincil bağışık cevap** aktive edilir; bu durumda, antijeni tanıyan "tecrübesiz" (bundan önce antijenle karşılaşmamış) lenfositler, efektör ve hafıza hücrelerinin klonlarını üretmek üzere çoğalırlar.
- Belirli bir antijene karşı birincil bağışık cevaptan sonra, aynı antijen ile sonradan karşılaşmak, çok daha hızlı ve güçlü **ikincil bağışık cevabı** tetikleyecektir. O antijene bağlanan hafıza hücreleri, çoğalarak plazma hücreleri ve efektör T hücrelerinden meydana gelen büyük bir ordunun oluşmasını başlatır.

### Aşılar, immünolojik hafızanın bir uygulamasıdır

Difteriye maruz kalmış hayvanların serumunu kullanmanın diğer hayvanları hastalıktan koruduğunu Behring'in deneyinden hatırlayacaksınız (bakınız Şekil 42.5). Not ettiğimiz gibi, o, pasif bağışıklık yaratmak için insanlar üzerinde bu yöntemi kullandı. Biz şimdi, bunu *aktif bağışıklık* ile karşılaştırabiliriz; aktif bağışıklıkta bağışık sistem, hafıza hücrelerinin yol açtığı uzun süreli korumayı da kapsayan özgül bir cevap geliştirir. Behring'in deneyinde difteriden kurtulup hayatta kalan ve

serum veren hayvanlar, aktif bağışıklığa sahipti.

Difteri gibi birçok hastalığa maruz kalınca gelişen aktif bağışıklık ve bağışıklık hafızasına, bu hastalıklara karşı doğal bağışıklık sağladıkları için teşekkür ediyoruz. Ayrıca, yaşam için tehlikeli olan birçok hastalığa karşı **aşılama** yapılarak yapay bağışık sağlanması olasıdır. Aşılama, bir antijenin hastalığa yol açmayan bir formunun vücuda girişini sağlamaktır.

Aşılama, kişiyi hasta yapmaksızın hafıza hücrelerini meydana getirerek birincil bağışık cevabı başlatır. Eğer aynı antijeni taşıyan patojen, daha sonra, saldıracak olursa, özgül hafıza hücreleri şimdiden mevcuttur. Onlar, antijeni tanır ve yoğun bir şekilde lenfosit ve antikor üretimiyle istilacıyı çabucak alt eder.

Bağışıklama ya da aşılama için kullanılan antijenler, patojenik organizmalar tarafından üretildiklerinden, hastalığa yol açmasınlar diye yapıları değiştirilmelidir; fakat onlar, halen daha bağışık cevabı kışkırtabilme yeteneğine sahiptir. Bunu yapmanın üç genel yolu vardır:

- *İnaktivasyon*, patojenleri ısıtarak ya da kimyasallarla öldürmeyi kapsar.
- *Zayıflatma*, hücreleri laboratuvarda virüsle defalarca enfekte etmek suretiyle virüsün virülansını azaltma işlemidir; bu işlem, virüste mutasyonlarla sonuçlanır ve bu mutasyonlar, virüsü toksik olmayan duruma getirir; fakat virüs halen daha yabancı olarak tanınır.
- *Rekombinant DNA teknolojisi*, lenfositlere bağlanıp onları aktive eden, fakat protein toksinin zararlı kısmını içermeyen peptid parçacıklarını üretmek için kullanılabilir.

İnsanda ciddi hastalıklara neden olduğu bilinen 70'den fazla bakteri, virüs, fungus ve parazitin çoğu için aşılar halihazırda mevcuttur ya da gelecek birkaç yıl içinde hazırlanacaktır (Tablo 42.2). Aşılama, sanayileşmiş ülkelerde çiçek, difteri ve çocuk felci gibi öldürücü bazı hastalıkları tamamen ya da nerdeyse tamamen ortadan kaldırmıştır.

**TABLO 42.2**

**Aşıları Mevcut Olan Bazı İnsan Patojenleri**

| ENFEKSİYON ETKENİ | HASTALIK | AŞILANAN POPULSAYON |
|---|---|---|
| **Bakteriler** | | |
| *Bacillus anthracis* | Şarbon | Biyolojik savaşta risktedirler |
| *Bordetella pertussis* | Boğmaca | Çocuklar ve erginler |
| *Clostridium tetani* | Tetanos | Çocuklar ve erginler |
| *Corynebacterium diphtheriae* | Difteri | Çocuklar |
| *Haemophilus influenzae* | Menenjit | Çocuklar |
| *Mycobacterium tuberculosis* | Verem | Tüm insanlar |
| *Salmonella typhi* | Tifo | Etkene maruz kalan alanlardaki insanlar |
| *Streptococcus pneumoniae* | Zatürree | Yaşlı kişiler |
| *Vibrio cholerae* | Kolera | Etkene maruz kalan alanlardaki insanlar |
| **Virüsler** | | |
| Adenovirüs | Solunum hastalığı | Askeri personel |
| Hepatitis A | Karaciğer hastalığı | Etkene maruz kalan alanlardaki insanlar |
| Hepatitis B | Karaciğer hastalığı, kanser | Tüm insanlar |
| İnfluenza virüsü | Grip | Tüm insanlar |
| Kızamık virüsü | Kızamık | Çocuklar ve gençler |
| Kabakulak virüsü | Kabakulak | Çocuklar ve gençler |
| Çocuk felci virüsü | Çocuk felci | Çocuklar |
| Kuduz virüsü | Kuduz | Etkene maruz kalan insanlar |
| Kızamıkçık virüsü | Kızamıkçık | Çocuklar |
| Vaccinia virüsü | Çiçek | Laboratuvar çalışanları, askeri personel |
| Varisella-zoster virüsü | Suçiçeği | Çocuklar |

### Hayvanlar, kendinden olanı yabancıdan ayırt eder ve kendi antijenlerini hoşgörür

Normal olarak, vücut, kendi moleküllerine karşı *hoşgörülüdür*-aynı moleküller, başka bireylerde bağışık cevap yaratacaktır. Bu olay, T ve B hücrelerinin erken farklılaşması sırasında onlar kendi antijenleriyle karşı karşıya kaldıkları zaman öncelikle olur. Olgunlaşmamış herhangi B ya da T hücresi, kısa süre içerisinde programlanmış hücre ölümü (apoptoz) geçiren kendi antijenlerine karşı bağışık cevap düzenleme potansiyeli gösterirler. Bu sürece **klonal delesyon** adı verilir.

## 42.2 ÖZET

**Özgül bağışık sistem, antijen adı verilen kendisinden olmayan ya da değiştirilmiş kendi moleküllerine karşı, tepki verir. Bu sistem, şaşırtıcı düzeyde çeşitlilik yaratır. Bağışıklık hafızası, klonal seçimden kaynaklanır.**

- Bir antijen, özgül bağışık cevabı nasıl başlatır? **Bakınız ss. 881-882**
- Klonal seçimi tanımlayınız. Bağışık hafızaya nasıl katkı yapar? **Bakınız ss. 882-883 ve Şekil 42.7**
- Aşılar, bağışıklık hafızasını nasıl kullanırlar? **Bakınız ss. 883-884**

Artık, özgül bağışıklık sisteminin genel özelliklerini öğrenmiş durumdayız, B lenfositlerini ve humoral bağışık cevabı daha ayrıntılı inceleyelim.

# 42.4 Humoral Bağışık Cevap Nedir?

Her gün, klonal delesyonunun testini yapan milyarlarca B hücresi yaşamını sürdürür ve kemik iliğinden dolaşıma salınır. B hücreleri, humoral bağışık cevap için bir temeldir.

**yourBioPortal.com**

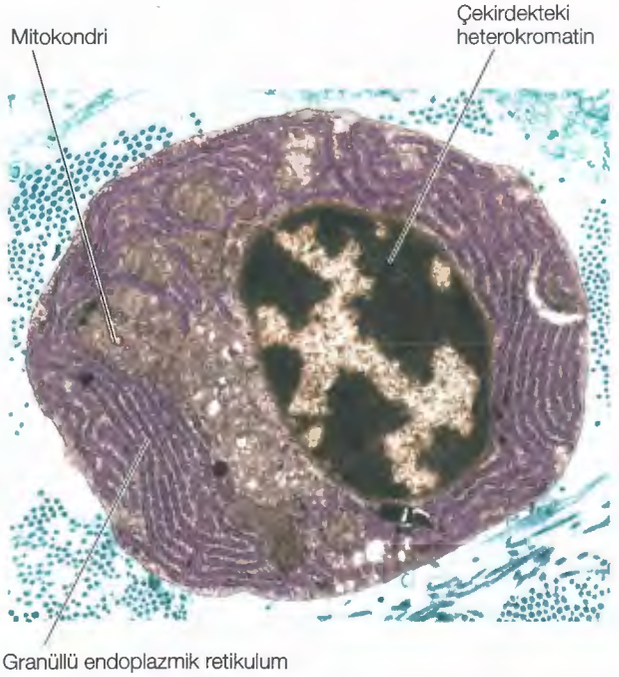
ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 42.3 • Humoral Bağışık Cevap**

## Bazı B hücreleri plazma hücrelerine gelişir

Bir B hücresi, kendi hücre yüzeyinde bir reseptör protein yaparak işe başlar. Görmüş olduğumuz gibi, eğer B hücresi, bu reseptöre bağlanan antijen tarafından aktive edilirse, plazma hücresi ve hafıza hücresi klonlarını meydana getirir. Plazma (efektör B) hücreleri, kan dolaşımına antikorlar salgılar (bakınız Şekil 42.7).

Ekseriyetle, antikor salgılayan plazma hücresine gelişen acemi B hücresi (henüz antijenle karşılaşmamış olan), aynı özgüllüğe sahip T-yardımcı hücresi ($T_H$) de antijene bağlanmalıdır (bakınız Şekil 42.6). B hücresinin bölünmesi ve farklılaşması, $T_H$ hücresinden gelen kimyasal sinyallerin alınmasıyla uyarılır. Böylece, Kısım 42.5'de göreceğimiz gibi, B hücresi, aynı zamanda, antijen-sunucu hücre olarak işlev görür.

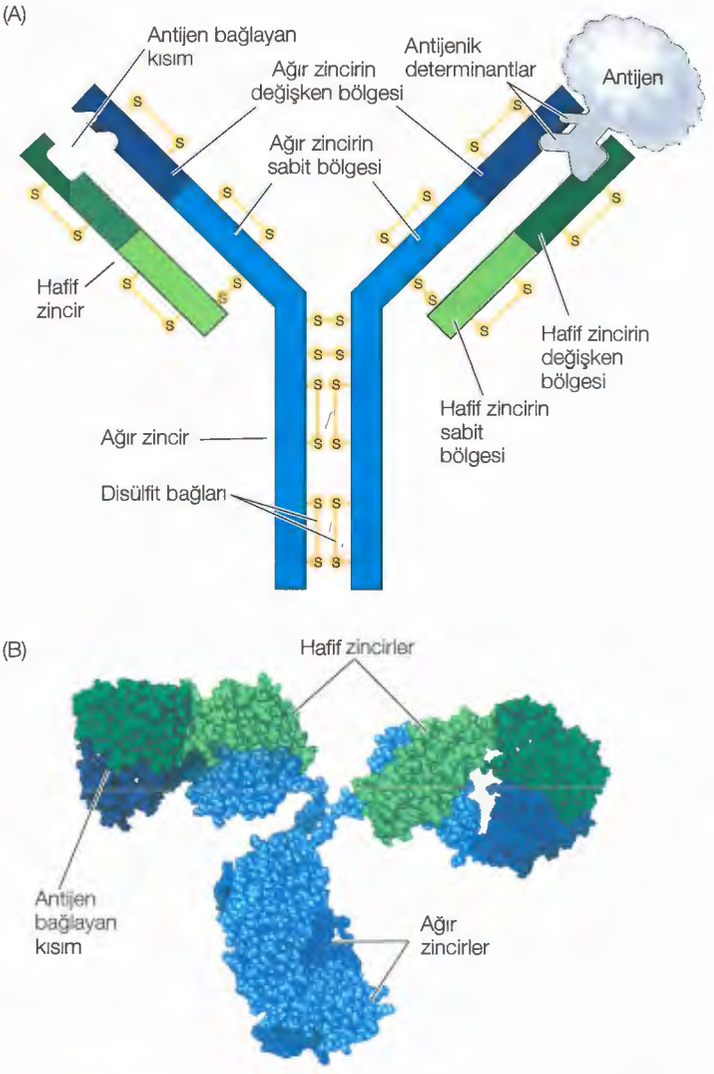
Plazma hücreleri geliştiğinde, onların sitoplazmalarındaki ribozom sayısı ve endoplazmik retikulum miktarı büyük ölçüde artar (**Şekil 42.8**). Bu artışlar, hücrelerin çok fazla miktarlarda antikor proteini sentezleyip salgılamasına izin verir -saniyede 2.000'e varacak kadar protein üretebilirler! *Bir B hücresinden türeyen plazma hücrelerinin hepsi, atasal B hücresine başlangıçta bağlanmış olan antijen için özgül antikorlar üretir.* Böylece antikor özgüllüğü, B hücreleri çoğaldığında korunur.




**42.8 Bir Plazma Hücresi** Fazla miktarda heterokromatini (koyu kahverengi) olan belirgin çekirdek ve bol miktarda granüllü endoplazmik retikulum (mor), aktif olarak protein sentezleyip salgılayan bu hücrenin özellikleridir. Bu durumda, bir B hücresi özgül bir antikor yapmaktadır. Bu özelleşmiş işlev için gerekli olmayan genlerin tüm blokları, heterokromatin bölgede inaktif durumda tutulmaktadır.

## Farklı antikorlar ortak bir yapıyı paylaşır

Bir protein sınıfına ait olan antikorlar, **immünoglobülin** olarak adlandırılırlar. İmmünoglobülinlerin birkaç tipi vardır; fakat hepsi, dört polipeptid zincirinden oluşmuş bir tetramer içerir (**Şekil 42.9**). Her bir immünoglobülin molekülündeki bu polipeptidlerin iki tanesi özdeş *hafif zincir*, ve iki tanesi özdeş *ağır zincirdir.* Disülfit bağları, zincirleri bir arada tutar. Her bir




**42.9 Bir İmmünoglobülinin Yapısı** Dört tane polipeptid zinciri (ikisi hafif, ikisi ağır), bir immünoglobülin molekülünü yapar. Burada immünoglobülin hem diyagramla (A) ve hem de üç boyutlu (B) olarak gösterilmiştir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 42.3 • İmmünoglobülin Yapısı**

polipeptid zinciri, sabit bir bölgeye ve değişken bir bölgeye sahiptir:

- **Sabit bölgelerin** amino asit sekansları, immünoglobülinler arasında benzerdir. Onlar, her bir immünoglobülinin varış yerini ve işlevini –sınıfını- belirler.
- **Değişken bölgelerin** amino asit sekansları, her bir özgül immünoglobülin için farklıdır. Onların üç boyutlu antijen bağlama yerleri, onların ikincil yapısıyla belirlenir ve antikor özgüllüğünden sorumludurlar.

Her bir immünoglobülin molekülü üzerindeki iki tane antijen bağlam yeri, birbirinin aynıdır ve antikoru *bivalent* (*bi*, "iki"; *valent*, "bağlama") yapar. Bir defada iki antijen molekülünü bağlayabilme yeteneği, her bir antijen üzerinde çok sayıda epitopun bulunmasıyla birlikte, antikorların antijenlerle çok büyük kompleksler oluşturmasına izin verir. Örneğin, bir tane antikor, bir antijenin iki molekülüne bağlanabilir. Diğer bir antikor, aynı antijene farklı epitoplarda bağlanabilir. İlk antikorla önceden bağlanmış olan antijen moleküllerinden birisine üçüncü antijen molekülü ile birlikte bağlanabilir. Üçüncü bir antikor, kompleksin bir kısmını oluşturan antijen moleküllerinden bir tanesine dördüncü antijen molekülüyle bağlanabilir. Çoklu antijenler ve çoklu antikorların bu şekilde bağlanmaları, daha büyük komplekslerin oluşmasına yol açabilir; bu büyük kompleksler, fagositler tarafından yenilerek tahrip edilmeleri için kolay hedef olurlar.

### İmmünoglobülinlerin beş sınıfı vardır

Değişken bölgeler, bir immünoglobülinin özgüllüğünden sorumuyken, ağır zincirin sabit bölgeleri immünoglobülinin sınıfını belirler – örneğin, onun integral bir zar reseptörü ya da kana salgılanan çözünür bir antikor olup olmayacağını belirler. Beş immünoglobülin sınıfı, **Tablo 42.3**'de tanımlanmıştır. En bol bulunan sınıf, IgG'dir; bu çözünür antikor proteinleri, kanın toplam immünoglobülin içeriğinin yaklaşık yüzde 80'nini oluşturur. Onlar, ikinci bağışık cevap sırasında en fazla miktarda yapılırlar. IgG molekülleri, vücudu çeşitli şekillerde savunur. Örneğin, bazı IgG molekülleri antijenlere bağlandıktan sonra, onlar ağır zincirleriyle makrofajlara bağlanırlar. Bu bağlanma, makrofajların fagositozla antijenleri imha etmesine izin verir.

### Monoklonal antikorlar birçok kullanıma sahiptir

Antikorların özgüllüğü, bilim insanlarına onların laboratuvarda özgül maddelerin saptanmasında kullanılabileceği fikrini vermiştir. Bir hekimin bir bayanın kanındaki östrojen hormonunun düzeyini ölçmek istediğini varsayalım. Hormonlar kanda çok küçük miktarlarda bulunduğundan onların konsantrasyonları, geleneksel kimyasal yöntemlerle etkin bir biçimde genellikle ölçülemez. Daha duyarlı yöntemlere gereksinim duyulur. Bir yol, hastanın kan örneğine östrojen için özgün olan bir antikor ilave etmek ve ne kadar antijen-antikor kompleksi oluştuğunu gözlemek olacaktır.

Bununla birlikte, kompleks bir antijene karşı bağışık cevap, poliklonaldır – yani, çoğu antijen, birçok farklı antijenik determinant taşır ve her biri B hücrelerinin farklı bir klonu tarafından yapılmış olan antikorların kompleks bir karışımını meydana getirecektir. Ayrıca, biyokimya çalışmamızda vurguladığımız gibi, birçok biyolojik molekül benzer yapı bölgelerini paylaşır – Örneğin insan steroid hormonlarının tümü, benzer çoklu halkasal yapıya sahiptir (bakınız Şekil 3.22). Östrojene hedeflenmiş antikorların bir poliklonal grubu,bigi verici olamayabilir; çünkü antikorların bazıları kan örneğinde bulunan herhangi steroid hormona bağlanacaktır. Sadece bir özgül epitopa –**monoklonal antikor**- bağlanacak olan bir antikoru bol miktarda üreten B hücrelerinin klonunun kulla-

## TABLO 42.3

### Antikor Sınıfları

| SINIF | GENEL YAPI | YERLEŞİM | İŞLEV |
|---|---|---|---|
| IgG | Monomer | Kan plazmasında serbest olarak; yaklaşık yüzde 80'ni dolaşımda antikor olarak | Birincil ve ikincil bağışık cevaplarda yer alan en bol antikor; plasentayı geçer ve fetüsün pasif olarak bağışıklık kazanmasını sağlar |
| IgM | Pentamer | B hücresinin yüzeyi; kan plazmasında serbest olarak | B hücresi zarı üzerinde antijen reseptörü; birincil bağışık cevap sırasında B hücreleri tarafından salınan ilk antikor sınıfı |
| IgD | Monomer | B hücresinin yüzeyi | Olgun B hücresinin hücre yüzey reseptörü; B hücresi aktivasyonunda önemli |
| IgA | Dimer | Tükürük, ter, süt ve diğer vücut salgıları | Müköz yüzeyleri korur; epitel hücrelerine patojenlerin tutunmasını önler |
| IgE | Monomer | Sindirim kanalı ve solunum yollarını astarlayan dokularda ve derideki plazma hücreleri tarafından salgılanır | Mast hücrelerine ve bazofillere bağlanarak onları daha sonra antijen bağlamaya duyarlı hale getirir; inflamasyon ve bazı alerjik cevaplara katkı yapan histaminin salınmasını tetikler |

nılması, daha yararlı olacaktır. Böyle bir klon, nasıl üretilebilir?

Tek bir antikor üreten bir hücre klonu, bir tümör hücresi ile (sonsuz bir ömre sahip ve kültürde çoğaltılabilen bir hücre) tek bir B hücresi (belirli bir ömür uzunluğuna sahiptir ve çok miktarda antikor üretir) kaynaştırılmak suretiyle yapay olarak meydana getirilebilir. Sonuçta oluşan ve **Hibridoma** adı verilen bu hibrit hücre, kültürde çoğalır ve özgül monoklonal antikorlar meydana getirir (**Şekil 42.10**). Bu uygulamayla kullanışlı monoklonal antikorlar üretmek için, hibridoma klonları, hedef molekül için özgün olan antikorları üretenleri izole etmek için ayıklanmalıdır. Monoklonal antikor üretimi için, son zamanlarda, rekombinant DNA teknolojisini kullanan yeni yöntemler geliştirilmiştir. Bu yaklaşımlar, canlı hayvanlara antijen enjeksiyonuna, onların B hücrelerinin izolasyonuna ya da hibridomaların üretilmesi ve ayıklanmasına gereksinim duymaz.

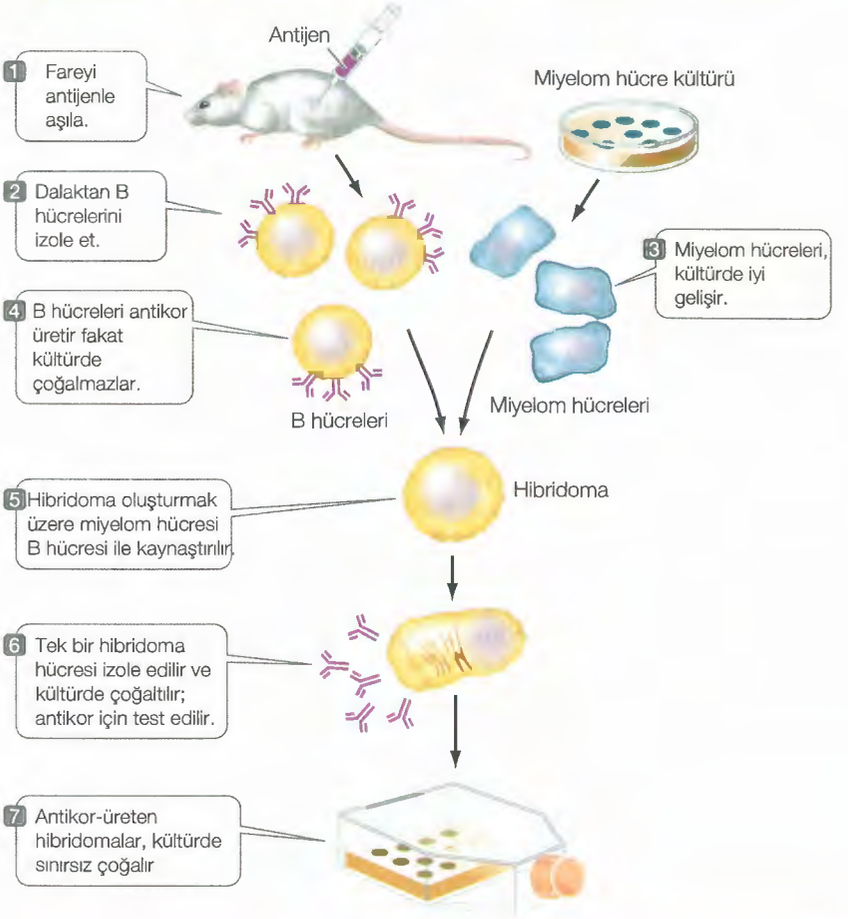
Monoklonal antikorların, pek çok uygulama alanı vardır:

- *İmmünoserolojik yöntemi*, dokularda ve sıvılardaki moleküllerin çok küçük miktarlarını saptamak için monoklonal antikorları kullanır. Örneğin bu teknik, gelişen embriyo tarafından üretilen bir hormon olan insan koryonik gonadotropin hormonunu saptayan hamilelik testlerinde kullanılır.
- *İmmünoterapi yöntemi*, kanser hücrelerinin yüzeylerindeki antijenlere karşı hedeflenmiş monoklonal antikorları kullanır. Antikora bir radyoaktif ligandın ya da toksinin bağlanması, antikoru tıbbi bakımdan "akıllı bomba" yapar. İlgili yaklaşımda, antikorun kendisinin bağlanması, kanseri imha edecek hücresel bağışık cevabı tetiklemeye yeterlidir. Bu, trastuzumab (Herceptin ®) adı verilen ilaçtaki durumdur; burada, bazı meme kanseri hücrelerinin üzerindeki bir büyüme faktörü reseptörüne bir monoklonal antikor bağlanmaktadır.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 42.10 Monoklonal Antikor Üretimi İçin Hibridoma Yaratmak

Miyelom (kemik iliği kanseri) hücrelerinin çoğalma özellikleri ile özgül antikor üretme yeteneği bir araya gelsin diye, kanserli miyelom hücreleri ve normal B hücreleri kaynaştırılabilir.




## 42.4 ÖZET

**Humoral bağışık cevap, B hücreleri tarafından antijenlere karşı yöneltilmiş özgül antikorların sentezlenmesi üzerine dayanır. Bir antikorun özgüllüğü, onun değişken bölgesindeki amino asit sekansından kaynaklanır. Monoklonal antikorlar, antijen üzerindeki bir epitopa özgüldür; teşhis ve tedavide kullanmak için yapay olarak üretilebilirler.**

- B hücresi bir antijene nasıl cevap verir? **Bakınız s. 885**
- Bir antijen molekülünün yapısı işleviyle nasıl ilişkilidir? **Bakınız ss. 885-886 ve Şekil 42.9**
- Monoklonal antikor nedir? Nasıl kullanılırlar? **Bakınız ss. 886-887 ve Şekil 42.10**

B hücreleri, antikor üretmek suretiyle, humoral bağışık cevabın oluşturulmasında ana oyunculardır. Biz şimdi, tüm evrelerinde T hücrelerinin faal olduğu hücresel bağışık cevabı inceleyeceğiz.

## 42.5 Hücresel Bağışık Cevap Nedir?

Efektör T hücrelerinin iki tipi (T-yardımcı hücreleri ve sitotoksik T hücreleri), vücudun kendi hücreleri için bağışık sistemin toleransının önemini vurgulayan MHC proteinleri adı verilen majör doku uyuşması kompleksinin proteinleriyle birlikte, hücresel bağışık cevapta işlev görür.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 42.4 • Hücresel Bağışık Cevap

### T hücresi reseptörleri hücre yüzeylerindeki antijenleri bağlar

B hücreleri gibi T hücreleri de özgül zar reseptörlerine sahiptir. T hücresi reseptörü, bir immünoglobülin değil, fakat, moleküler ağırlığı yaklaşık IgG'nin moleküler ağırlığının yarısı kadar olan bir glikoproteindir. Her biri ayrı bir gen tarafından şifrelenen iki polipeptid zincirinden yapılmıştır (**Şekil 42.11**). Böylece iki zincir, sabit ve değişken amino asit sekansları olan ayrı bölgelere sahiptir. İmmünoglobülinlerde olduğu gibi değişken bölgeler, antijenlere özgül olarak bağlanmak için yerler sağlar. Fakat bir büyük farklılık vardır: antikorlar, protein gibi yapısı bozulmamış bir antijene bağlanırken, T hücresi reseptörleri, antijen-sunucu bir hücrenin yüzeyinde gösterilen proteinden gelen bir peptid gibi, bir antijen parçasına bağlanır.

Bir T hücresi, özgül bir antijen ile temas sayesinde aktive edildiği zaman, çoğalır ve bir klon oluşturur. Ondan türeyen hücreler, iki tip efektör T hücresine farklılaşır:

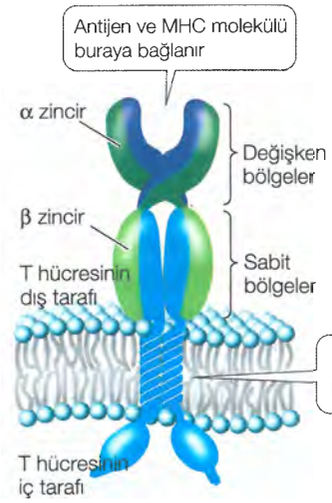
- **Sitotoksik T hücreleri** ya da **$T_C$** hücreleri, virüsle enfekte olmuş ya da mutasyona uğramış hücreleri tanır ve parçalanmalarını indükleyerek (bakınız sayfa 890) onları öldürür.
- **T-yardımcı hücreleri** (**$T_H$** hücreleri, aynı zamanda yardımcı T hücreleri de denir), hem hücresel ve hem de humoral bağışık cevaplara yardım ederler.

T lenfositleri, vücudun kendi hücrelerine saldırmaksızın hücrelerin üzerindeki yüzey antijenlerini nasıl tanır? Bu sorulara cevap vermek için, *MHC* genleri tarafından şifrelenen bir protein grubunun işlevini bilmek gerekir.

### MHC proteinleri antijeni T hücrelerine gösterir

Biyolojik moleküller arasındaki tanınma olayı üç boyutlu yapıyı (enzimler, reseptörler ve antikorlar düşünüldüğünde) gerektirdiğinden, hücresel düzeyde tanınmanın, aynı zamanda, yapıyı içermesi gerektiğini – bu durumda hücre yüzeyini- anlamlı kılmaktadır. Memelilerin hücre yüzey proteinlerinin birkaç tipi, bu süreçte rol alır; fakat biz burada, bir grup genin ürünleri olan *majör doku uyuşma kompleksi* ya da MHC üzerine odaklanacağız.

MHC proteinleri, plazma zarı glikoproteinleridir. Onların ana rolü, antijenleri ya da antijenlerin parçacıklarını bir T hücresi reseptörüne göstererek, bir şekilde kendisinden olan ve kendisinden olmayan antijenler arasındaki ayırımın yapılabilmesini sağlamaktır. İnsanlarda, MHC sınıf I proteinleri için üç tane genetik lokus ve MHC sınıf II proteinleri için üç lokus vardır. Bu altı lokusun her biri, 100 kadar farklı allele sahiptir. Olası çok fazla allel kombinasyonu ile, farklı insanların büyük bir olasılıkla farklı MHC genotiplere sahip olması sürpriz değildir. Böylece, MHC proteininin özgün üç boyutlu yapısı, kendine-hoşgörüde önemlidir: T hücresi reseptörü, majör doku uyuşma kompleksine ve antijene birlikte bağlanır.




**42.11 Bir T Hücresi Reseptörü** T lenfositleri üzerindeki reseptörler, B lenfositleri üzerindekilerden daha küçüktür, fakat onların iki polipeptidi, hem değişken hem de sabit bölgeler içerir. B hücresi reseptörlerinde olduğu gibi, sabit bölge reseptörü plazma zarına tespit ederken değişken bölge antijene bağlanmak için özgüllük sağlar.

**TABLO 42.4**

**T Hücreleri ve Antijen-Sunucu Hücreler arasındaki Etkileşim**

| SUNUCU HÜCRE TİPİ | SUNULAN ANTİJEN | MHC SINIFI | T HÜCRESİ TİPİ | T HÜCRESİ YÜZEY PROTEİNİ |
|---|---|---|---|---|
| Herhangi hücre | Hücre içi protein parçacığı | Sınıf I | Sitotoksik T hücre ($T_C$) | CD8 |
| Makrofajlar ve B hücreleri | Hücre dışı proteinlerden gelen parçacıklar | Sınıf II | Yardımcı T hücre ($T_H$) | CD4 |

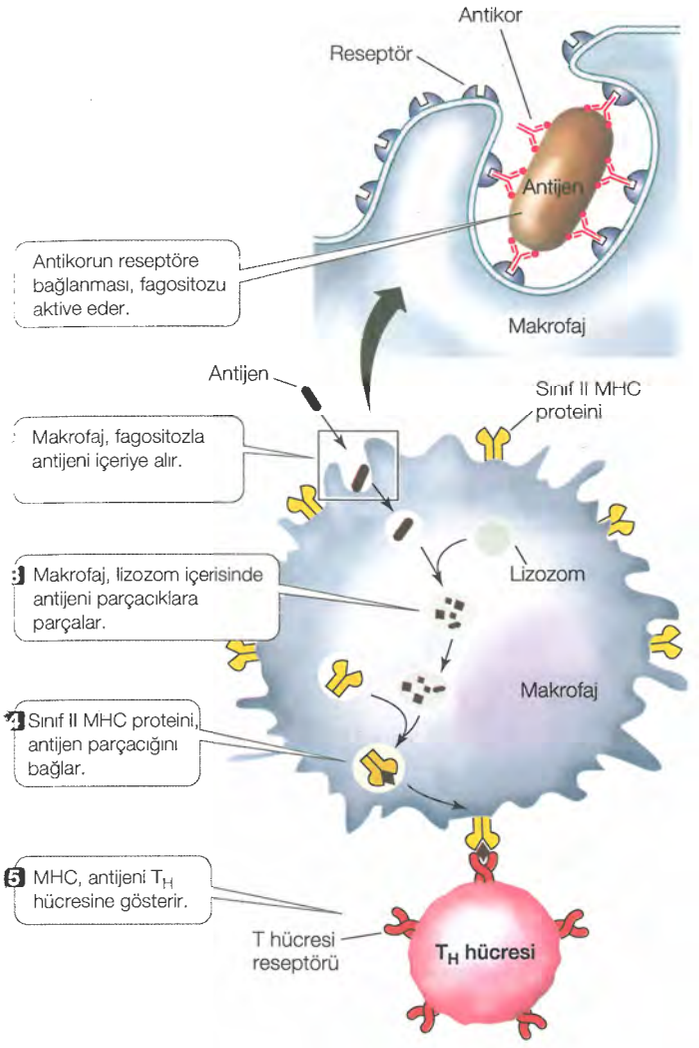
MHC proteinlerinin iki sınıfı vardır. Her ikisi de farklı T lenfositlere antijen sunmada işlev görür:

- **Sınıf I MHC** proteinleri, hayvan vücudundaki çekirdekli her hücrenin yüzeyinde çoğunlukla bulunur. Hücresel proteinler, bir proteozom (bakınız Şekil 16.24) tarafından küçük peptidlere indirgendiğinde, bir MHC I proteini bir parçacığa bağlanabilir ve onu plazma zarına taşıyabilir. MHC I proteini, plazma zarında, kendisine bağlanmış olan parçacık hücrenin dış tarafına doğru bakacak şekilde konumlanır; hücrenin dış kısmında hem MHC ve hem de parçacık, $T_C$ hücreleriyle etkileşime girebilir. $T_C$ hücreleri, MHC I'i tanıyan ve ona bağlanan CD8 adı verilen bir yüzey proteinine sahiptir.
- **Sınıf II MHC** proteinleri, çoğunlukla, B hücrelerinin, makrofajların ve diğer antijen-sunucu hücrelerin (bakınız Şekil 42.2) yüzeylerinde bulunur. Bu hücrelerden biri, virüs gibi yabancı bir antijeni yediğinde, antijen, bir koful içerisinde parçalanır. Bir MHC II molekülü, bu parçacıklardan bir tanesine bağlanabilir ve onu hücre yüzeyine taşır; hücre yüzeyinde bir $T_H$ hücresine gösterime sunulur (**Şekil 42.12**). $T_H$ hücreleri, MHC II'yi tanıyan ve ona bağlanan CD4 adı verilen bir yüzey proteinine sahiptir.

MHC proteinleri üzerindeki bilgiler, antijenlerin hücresel kökenleri ve T lenfositleri **Tablo 42.4**'de özetlenmiştir. Antijen gösteriminde onların rollerini yerine getirmesi, hem MHC I ve hem de MHC II proteinleri, yaklaşık 10-20 amino asitlik bir peptidden oluşmuş antijen bağlama yerlerine sahiptir. T hücresi reseptörü, sadece antijenik parçacığı tanımaz, aynı zamanda parçacığın bağlandığı MHC I ya da MHC II moleküllerini de tanır.

MHC proteinleri, gelişimleri sırasında T hücrelerinin seçiminde önemli rol oynar:

1. *Kendi MHC moleküllerine bağlanma*. T hücresi reseptörü için nihai amaç tek başına bir antijene bağlanmak değil, antijen-MHC kompleksine bağlanmaktır. Burada, T hüc-




**42.12 Makrofajlar Antijen-Sunucu Hücrelerdir** Bir antijenin parçacığı, makrofajın yüzeyindeki MHC II tarafından gösterilir. Özgül T-yardımcı hücre üzerindeki T hücresi reseptörleri, ondan sonra, antijen-MHC II kompleksine bağlanabilir ve etkileşime girer.

relerinin bağlanması için pozitif seçim vardır. Kendinden olan MHC'yi tanımayan T hücreleri (antijen-sunucu hücreye bağlanmazlar), gelişimlerinden biraz sonra ortadan kaldırılır; arta kalan diğer T hücreleri, bir sonraki seçilim aşamasına devam eder.

2. *Kendi MHC moleküllerine bağlanmış kendi peptidlerine bağlanma.* Burada, T hücrelerinin bağlanması için negatif seçim vardır; dolayısıyla, kendi antijenleriyle etkileşime giren T hücrelerinin ilerideki üretimini ortadan kaldırır. Bu seçilim olaylarının her ikisi de timüs bezinde olur (bakınız Şekil 41.6).

### T-yardımcı hücreler ve MHC II proteinleri humoral bağışık cevaba katkı yapar

Bir $T_H$ hücresi, seçilim süreçlerini yaşadığı ve bir antijen sunucu makrofaja bağlandığı zaman, sitokinler salar; sitokinler ise $T_H$ hücresini aktive ederek onların çoğalmasını ve aynı özgüllüğe sahip $T_H$ hücrelerinden oluşmuş bir klon üretmesini sağlar. Bu noktaya kadar olan aşamalar, humoral bağışık cevabın aktivasyon fazını oluşturur; ve onlar, lenfoid dokular içerisinde gerçekleşir. Daha sonra efektör faz gelir; efektör fazda $T_H$ hücreleri, acemi B hücrelerini aktive eder; bu B hücreleri ürettikleri antikorlarla aynı özgüllüğe sahiptir.

B hücreleri, aynı zamanda, antijen-sunucu hücrelerdir. B hücreleri, aldıkları antijenleri kendilerinin yüzey immünoglobülin reseptörlerine bağlayarak endositozla parçalar ve antijenik parçacıkları sınıf II MHC proteinleri üzerinde gösterime sunarlar. Bir $T_H$ hücresi, sunulan antijen-MHC II kompleksine bağlandığı zaman, bu hücre, B hücresinin plazma hücrelerinden oluşan bir klon üretmesine yol açan sitokinleri salar (**Şekil 42.13A**). Sonunda, plazma hücreleri antikorları salgılar ve humoral bağışık cevabın efektör fazı tamamlanır.

### Sitotoksik T hücreler ve MHC I proteinleri hücresel bağışık cevaba katkı yapar

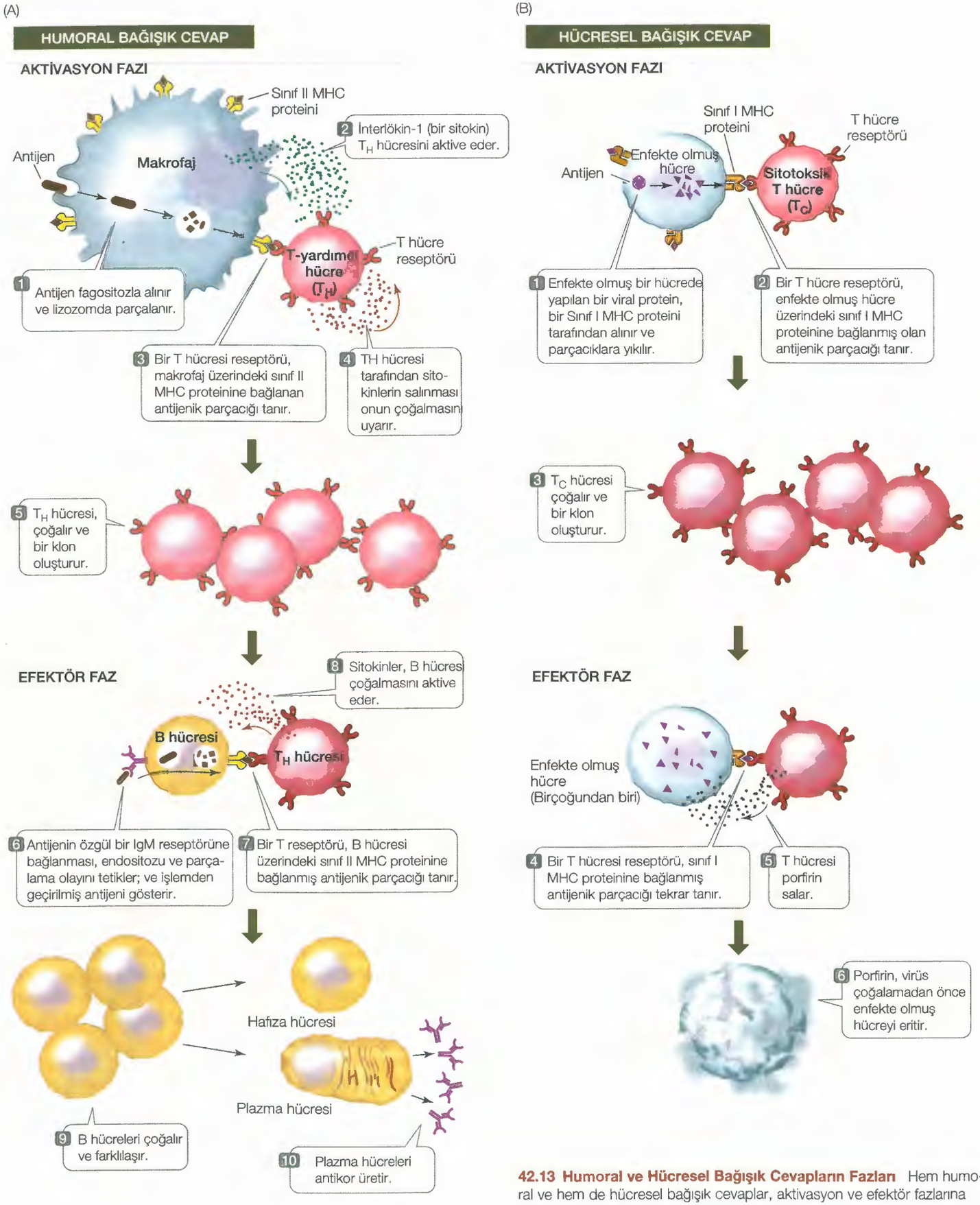
Sınıf I MHC proteinleri, sınıf II MHC proteinlerinin humoral bağışık cevapta oynadıkları role benzer şekilde, hücresel bağışık cevapta rol oynarlar. Virüsle enfekte olmuş ya da mutasyona uğramış hücreler, yabancı ya da anormal proteinler ve peptid parçacıkları, MHC I molekülleriyle birleşir. Meydana gelen kompleks, hücre yüzeyinde gösterime sunulur ve $T_C$ hücrelerine gösterilir. $T_C$ hücresi, bu antijen-MHC I kompleksini tanıyıp kendisine bağlandığı zaman, o, çoğalması için aktive edilir (**Şekil 42.13B**).

Hücresel bağışık cevabın efektör fazında $T_C$ hücreleri, aynı antijen-MHC I kompleksini taşıyan hücreleri tanır ve onlara bağlanır. Bu bağlanmış $T_C$ hücreleri, *perforin* adı verilen bir madde üretir; perforin, bağlanmış hedef hücreyi parçalar. Ayrıca, $T_C$ hücreleri, hedef hücre üzerindeki özgül bir reseptöre (Fas adı verilir) bağlanabilir; bu reseptöre bağlanma o hücredeki apoptozu başlatır. Hücre parçalanması (lizis) ve programlanmış hücre ölümünden oluşan bu iki mekanizma, antijen içeren konak hücreyi yok etmek üzere birlikte çalışır. $T_C$ hücreleri, kendinden olmayan antijenler ile kompleks oluşturmuş olan kendi MHC proteinlerini tanıdığından, virüsle enfekte olmuş kendi hücrelerini vücuttan temizlemeye yardım eder.

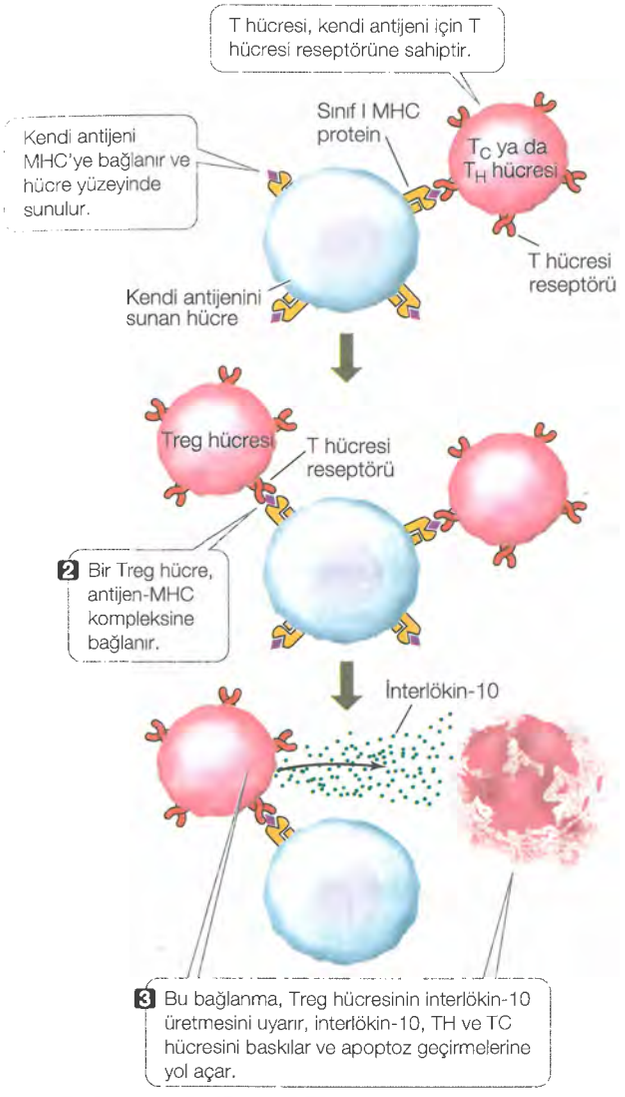
Antijen-MHC kompleksinin onun reseptörüne bağlanmasına ilave olarak, bir T hücresi, aktivasyon için ikinci bir sinyal almalıdır. Bu *yardımcı uyarıcı* sinyal, ilk özgül bağlanmadan sonra meydana gelir. Bu sinyal, T hücresi yüzeyindeki diğer bir reseptör ile belirli antijen sunucu hücrelerin üzerindeki B7 adı verilen bir protein arasındaki etkileşimi gerektirir. Bu ikinci bağlanma olayı, T hücresinin aktivasyonuna, yani sitokin üretmesine ve çoğalmasına, yol açar.

### Düzenleyici T hücreleri, humoral ve hücresel bağışık cevapları bastırır

Bölüm 40'da açıkladığımız gibi, *homeostasis* –iç ortamın sabit tutulması- hayvan biyolojisinin ayırıcı özelliğidir. **Düzenleyici T hücreleri** (**Treg**) adı verilen T hücrelerinin üçüncü sınıfı, bağışık cevapların kontrol dışına çıkmamasını garanti altına alır. $T_H$ ve $T_C$ hücreleri gibi düzenleyici T hücreleri de timüs




**42.13 Humoral ve Hücresel Bağışık Cevapların Fazları** Hem humoral ve hem de hücresel bağışık cevaplar, aktivasyon ve efektör fazlarına sahiptir; onların hepsinde T hücreleri rol alır.




**42.14 Treg Hücreleri ve Tolerans** Düzenleyici T hücreleri (Treg) adı verilen T hücrelerinin özel bir sınıfı, kendi antijenlerine karşı cevap verilmesi olayında bağışıklık sisteminin aktivasyonunu engeller.

bezinde üretilir, T hücresi reseptörüne sahiptirler ve eğer bu reseptörler antijen-MHC komplekslerine bağlanırlarsa aktive edilirler. Fakat Treg hücreleri, önemli bir yönden farklılık gösterirler: Treg hücrelerinin tanıdıkları antijenler, *kendi antijenleridir*. Treg hücrelerinin aktivasyonu, onların *interlökin 10* adı verilen sitokini salgılamalarına neden olur; interlökin 10, T hücresi aktivasyonunu engeller ve aynı antijen-sunucu hücreye bağlanmış olan $T_C$ ve $T_H$ hücrelerinin apoptozuna yol açar (**Şekil 42.14**).

Treg hücrelerinin önemli rolü, "kendi" antijenlerine toleransa aracılık etmek suretiyle homeostasisi korumaktır. Böylece onlar, kendisinden olanı kendisinden olmayandan ayırt etmek için mekanizmalardan birini oluşturur. Bunu nasıl biliriz? Treg hücrelerinin rolü için iki ayrı kanıt vardır. Birçok diğer biyolojik çalışmada olduğu gibi, neden-ve-sonuç ilişkisi, deneysel manipülasyonlar ve genetik kullanılarak çözüldü:

- Eğer bir farenin timüsündeki Treg hücreleri deneysel olarak yıkılacak olursa, farenin bağışık sistemi kontrol dışı gelişir ve kendi antijenlerine karşı güçlü bağışık cevaplar oluşturur (*otoimmünite* – bakınız Kısım 42.7).
- İnsanlarda, Treg hücre fonksiyonu için önemli olan bir gen mutasyona uğradığında, X-bağlı kalıtılan nadir bir hastalık meydana gelir. İPEX (immün disregülasyon, poliendokrinopati ve enteropati, *X*-bağlı) olarak adlandırılan bu hastalığa sahip olan çocuk, pankreasa, tiroide ve bağırsağa saldıran bağışık cevap meydana getirir. Etkilenmiş bireylerin çoğu, yaşamının ilk birkaç yılı içerisinde ölür.

### MHC proteinleri doku nakillerinde önemlidir

İnsanlarda, majör doku uyuşma kompleksinin bir sonucu, organ nakil ameliyatı gelişimi ile önemli oldu. MHC tarafından üretilen proteinler, her bireye özgün olduğundan eğer onlar başka bir bireye nakledilirlerse yabancı antijenler olarak davranırlar. Bir bireyden diğerine nakledilen organ ya da doku parçası, konak vücut tarafından yabancı (kendinden olmayan) olarak tanınır ve bir süre sonra bağışık cevaba yol açar; ondan sonra, konağın hücresel bağışıklık sistemi tarafından doku öldürülür ya da "reddedilir". Fakat eğer doku nakli, doğumdan hemen sonra yapılırsa ya da nakledilen doku, genetik olarak özdeş olan kişiden (tek yumurta ikizi) alınırsa, materyal kendi dokusu olarak tanınır ve reddedilmez.

Siklosporin gibi hastaların bağışıklık sistemini baskılayan ilaçların kullanılmasıyla, doku reddi sorununun üstesinden gelinebilir. Siklosporin, T hücresi gelişimi için gerekli olan bir transkripsiyon faktörünün aktivasyonunu engeller. Ancak, bu yaklaşım, doku nakli yapılan kişinin patojenlere karşı kendisini savunma yeteneğini riske atmaktadır. Bu problem, antibiyotiklerin ve enfeksiyonlarla savaşmak için geliştirilmiş diğer ilaçların kullanılmasıyla halledilmelidir.

## 42.5 ÖZET

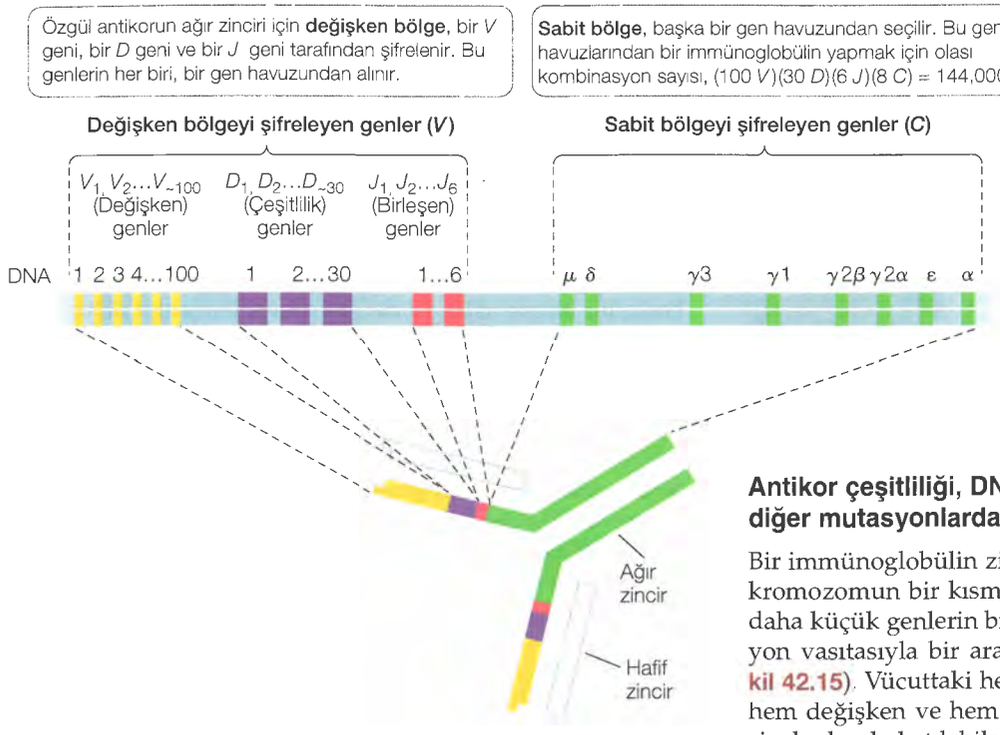
**Hücresel bağışık cevap, virüsle enfekte olmuş ya da mutasyona uğramış vücut hücrelerinin yüzeylerinde ifade edilen antijenlere karşı etki eder. Antijen –MHC komplekslerine bağlanan T hücresi üzerindeki özgül reseptörler, hücre yüzeyinde sergilenir. Gelişim sırasında, kendi MHC proteinlerini tanıyan T hücreleri seçilir. Treg hücreleri, vücudun kendi antijenlerine karşı bağışık cevabı baskılar.**

- Hücresel bağışıklıkta T hücresi reseptörünün rolleri nelerdir? **Bakınız s. 888**
- Hücresel bağışık cevapta MHC proteinleri, hangi kısımda rol oynar? **Bakınız ss. 888-889**
- Virüsle enfekte olmuş bir hücreye karşı verilen hücresel bağışık cevap sırasında ne olur? **Bakınız s. 889 ve Şekil 42.13**

Biz genlerin, bağışıklık sisteminin çeşitli elemanlarını şifrelediğine ve bu elemanlarda muhteşem çeşitliliğe yol açtığına üstü kapalı olarak değindik. Şimdi, bu çeşitliliği olası kılan genetik mekanizmaları gözden geçireceğiz.

## 42.6 Hayvanlar Böylesine Çok Farklı Antikorları Nasıl Yaparlar?

Her bir olgun B hücresi, tek bir antijeni hedeflemiş, özgül amino asit sekansına sahip olan bir tane –ve sadece bir tane– özgül antikor yapar. Görmüş olduğumuz gibi, bir insanın karşı karşıya kaldığı ya da kalabileceği milyonlarca olası epitop vardır. İmmünoglobulinlerdeki olası amino asit sekansları




**42.15 Ağır Zincir Genleri** Fare immünoglobülin ağır zincirleri, dört domaine sahiptir; onların her biri, benzer genlerin oluşturduğu kümeden seçilen birtakım olası genden biri tarafından şifrelenir.

milyonlarca olduğuna göre, moleküler genetik açıklama, her biri bir antikor molekülünü kodlayan milyonlarca gen vardır şeklinde olacaktı. Yaklaşık sayıları kullanan basit bir hesaplama, bunun mümkün olmadığını göstermektedir:

bir immünoglobülin ağır zinciri = 500 amino asit 1500 bp DNA tarafından kodlanır

bir immünoglobülin hafif zinciri = 200 amino asit 600 bp DNA tarafından kodlanır

onun için,

bir antikor (her biri 2 özdeş hafif ve ağır zincir içerir) = 2100 bp DNA

10 milyon farklı antikor = 21 milyar bp DNA

Bu sayı, tüm insan genomunun büyüklüğünün 7 katıdır! Antikor çeşitliliğini yaratmak için başka bir yol olmalıdır.

Her immünoglobülin için kendisini kodlayan tek bir genin olması yerine, farklılaşan B hücrelerinin genomunun, proteinin birkaç *bölgesi* ya da *domainleri* için sınırlı sayıda allele sahip olduğu ve *bu allellerin kombinasyonlarının* çeşitlilik yarattığı anlaşılmıştır. Bu bölümde, memelilerin her bir bireyini karakterize eden, muhteşem büyüklükte immünolojik çeşitliliği meydana getiren bu genetik desteyi karmanın alışılmadık sürecini tanımlayacağız. Daha sonra, benzer olayların, vücut içerisinde farklı işlevlere ve farklı hücresel yerleşimlere sahip olan beş immünoglobülin sınıfını nasıl ürettiğini göreceğiz.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 42.5 • Bir B Hücresi bir Antikor Yapar

## Antikor çeşitliliği, DNA'nın yeniden düzenlenmesi ve diğer mutasyonlardan kaynaklanır

Bir immünoglobülin zincirini kodlayan her bir gen, gerçekte, kromozomun bir kısmı boyunca dağılmış durumda bulunan daha küçük genlerin birkaç kümesinden genetik rekombinasyon vasıtasıyla bir araya toplanmış bir "süper gendir" (Şekil 42.15). Vücuttaki her hücre, immünoglobülin zincirlerinin hem değişken ve hem de sabit bölgelerinin sentezine potansiyel olarak katılabilen ayrı kümelerde yerleşmiş yüzlerce immünoglobülin genine sahiptir. Çoğu vücut hücresinde ve dokularda, bu genler bütün olarak kalır ve bir başkasından ayrılmıştır. Fakat B hücresi gelişimi sırasında, bu genler kesilir, yeniden düzenlenir ve DNA rekombinasyon olaylarında bir araya getirilerek birleştirilir. Birleştirilmek için her kümeden rastgele bir gen seçilir, ve diğerleri silinir (Şekil 42.16).

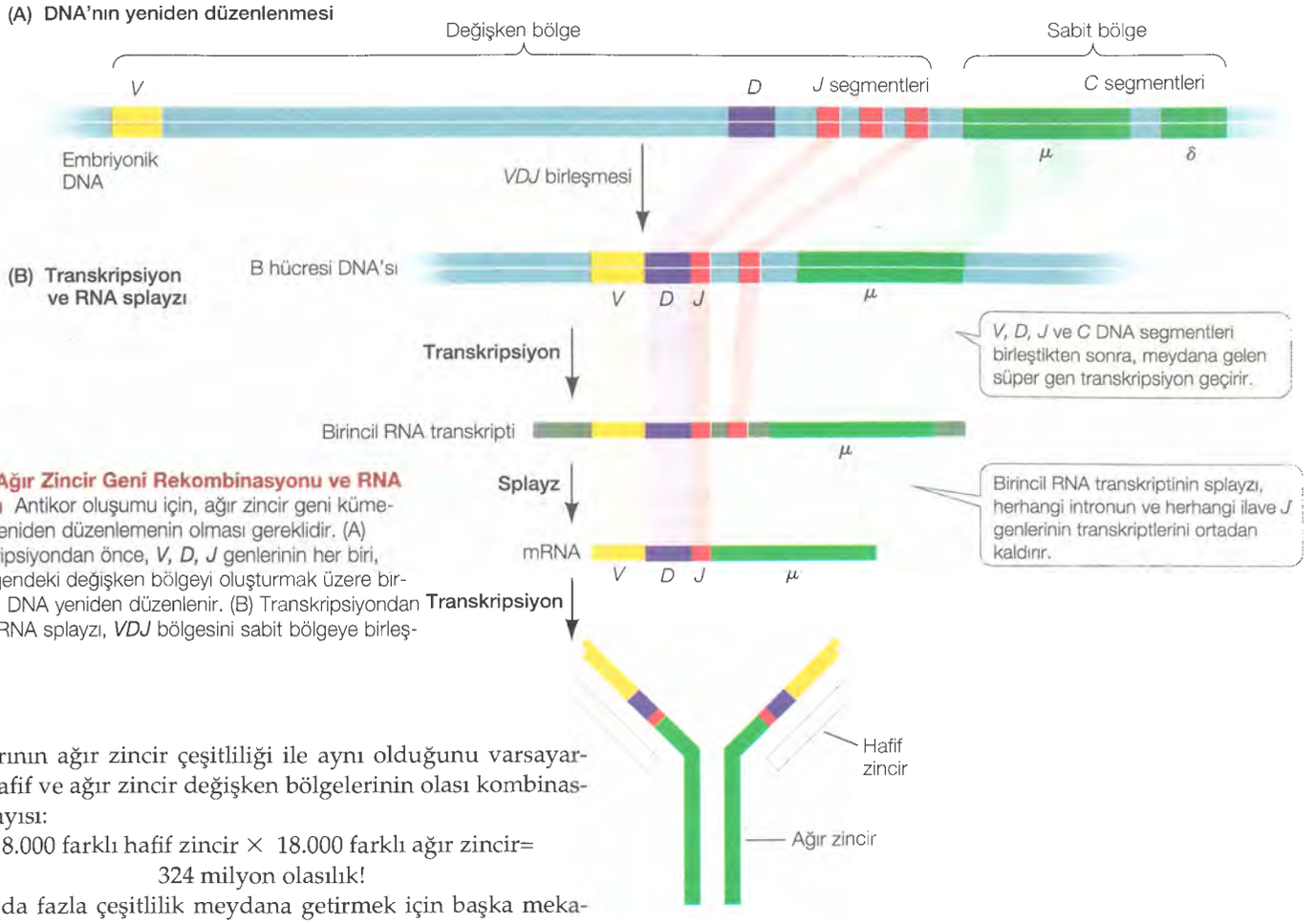
Bu durumda, özgün bir immünoglobülin süper geni, rastgele seçilmiş "kısımların" bir araya getirilmiş şeklidir. Her bir B hücresi öncülü, iki süper gen oluşturur; bunlardan birisi özgül olan ağır zincir için ve diğeri, bağımsız olarak oluşturulan özgül hafif zincir içindir. Geri dönüşümsüz hücre farklılaşmasının bu çarpıcı örneği, aynı başlama genomundan çok fazla çeşitlilikte immünoglobülin meydana getirmektedir. Döllenmiş yumurtadan türemiş olan tüm somatik hücrelerin aynı DNA'ya sahip olduğu şeklindeki genellemeye, bu durum çok büyük bir istisnadır.

Hem insanlarda ve hem de farelerde, immünoglobülin ağır zincirlerini şifreleyen gen kümeleri, bir çift kromozom üzerinde; hafif zincirler için olanlar ise diğer iki kromozom üzerindedir. Hafif zincirin değişken bölgesini iki gen ailesi; ağır zincirin değişken bölgesini ise üç gen ailesi şifreler.

Şekil 42.15, farelerdeki ağır zincirin sabit ve değişken bölgelerini şifreleyen gen ailelerini göstermektedir. Değişken bölgenin üç kısmının her birini şifreleyen çoklu genler vardır: 100*V*, 30 *D* ve 6 *J* genleri. Her bir B hücresi, ağır zincirin değişken bölgesinin final şifreleme sekansını (*VDJ*) yapmak için, bu kümelerin her birinden rastgele bir gen seçer. Onun için, bu rastgele rekombinasyon işlemiyle yapılabilen farklı ağır zincirlerin sayısı, oldukça büyüktür:

$$100V \times 30\,D \times 6\,J = 18.000 \text{ olası kombinasyon}$$

Şimdi, hafif zincirin de benzer şekilde oluştuğunu göz önüne alırsak, rastgele rekombinasyonun benzer miktarda çeşitlilik yapması olasıdır. Eğer potansiyel hafif zincir çeşitliği




**42.16 Ağır Zincir Geni Rekombinasyonu ve RNA Splayzı** Antikor oluşumu için, ağır zincir geni kümesinde yeniden düzenlemenin olması gereklidir. (A) Transkripsiyondan önce, *V, D, J* genlerinin her biri, süper gendeki değişken bölgeyi oluşturmak üzere birleşirken DNA yeniden düzenlenir. (B) Transkripsiyondan sonra, RNA splayzı, *VDJ* bölgesini sabit bölgeye birleştirir.

miktarının ağır zincir çeşitliliği ile aynı olduğunu varsayarsak, hafif ve ağır zincir değişken bölgelerinin olası kombinasyon sayısı:

18.000 farklı hafif zincir × 18.000 farklı ağır zincir=
324 milyon olasılık!

Daha da fazla çeşitlilik meydana getirmek için başka mekanizmalar vardır:

- *V, D* ve *J* bölgelerini şifreleyen DNA sekansları, art arda dizilerek yeniden düzenlendiklerinde, rekombinasyon olayı çok hassas değildir ve birleşmelerde hatalar olur. Bu *hassas olmayan rekombinasyon*, çerçeve kayması mutasyonları yaratabilir, birleşme yerlerinde yeni kodonlar oluşturabilir; bu, amino asit değişikliği ile sonuçlanabilir.
- DNA sekansları kesildikten sonra, onlar birleştirilmeden önce, *terminal transferaz* enzimi çoğunlukla, DNA parçalarının serbest uçlarına bazı nükleotidleri ekler. Bu ilave edilen bazlar, baz eklenmesine dayalı mutasyonlar yaratır.
- İmmünoglobülin genlerinde, *kendiliğinden mutasyon oluşma hızı* nispeten yüksektir. Bir kez daha bu süreç, fazla sayıda yeni allel meydana getirebilir ve antikor çeşitliliğine katkı yapar.

DNA'nın rastgele yeniden düzenlenmesi sayesinde yapılabilen milyonlarca kombinasyon için mevcut olan bu olasılıkları göz önüne aldığımız zaman, bağışıklık sisteminin neredeyse her doğal ya da yapay madde için cevap oluşturabilmesi sürpriz değildir.

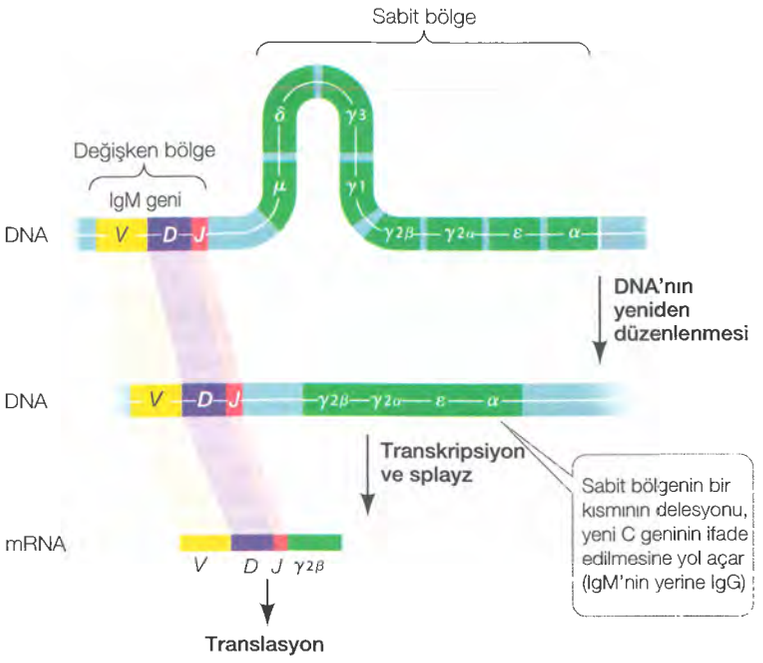
Transkripsiyon öncesi işlemler tamamlandığında, her süper gen transkripsiyon geçirir ve daha sonra translasyonla bir immünoglobülin hafif zinciri ya da ağır zinciri üretilir. Bunlar, aktif bir immünoglobülin proteini oluşturmak üzere birleşir.

Bu genetik sistem, halen daha diğer çeşit değişiklikleri meydana getirebilme yeteneğine sahiptir. B hücresi ya da plazma hücresi, kendi antijen özgüllüğünü korurken ürettiği immünoglobülin sınıfını değiştirebilir.

### İmmünoglobülin sınıfını değiştirmede sabit bölge rol alır

Tablo 42.3'de immünoglobülinlerin farklı sınıfları ve onların işlevleri tanımlanmıştır. Genel olarak, bir B hücresi, bir defada sadece bir sınıfı üretir. Fakat **sınıf değiştirme** meydana gelebilir; bu durumda B hücresi, sentezlediği immünoglobülin sınıfını değiştirir. Örneğin, IgM yapan bir B hücresi, IgG yapmaya geçebilir.

Bir B hücresi, yaşamının erken döneminde IgM moleküllerini üretir; bu moleküller, özgül antijenin onu tanımasından sorumlu olan reseptörlerdir. Şu anda, ağır zincirin sabit bölgesi, μ geni adı verilen en ilk sabit bölge geni tarafından şifrelenir (bakınız Şekil 42.16). Eğer B hücresi, daha sonra humoral bağışık cevap sırasında plazma hücresi olursa, hücrenin DNA'sında başka bir delesyon olur; ve değişken bölge genlerini (aynı *V, D* ve *J* genlerinden oluşmuştur), orijinal DNA molekülü üzerinde daha uzakta konumlanmış olan sabit bölge genine bitiştirir (**Şekil 42.17**). Böyle bir DNA delesyonu, ağır zincirinin sabit bölgesi farklı olan ve onun için de farklı işlev gören yeni bir immünoglobülinin üretilmesiyle sonuçlanır (bakınız Tablo 42.3). Bununla birlikte bu immünoglobülin, aynı değişken bölgelere sahiptir ve bu nedenle, atasal B hücresi tarafından üretilen IgM gibi aynı antijenik özgüllüğe sahiptir. Yeni immünoglobülin proteini, sabit bölge genlerinin komşu olduğu değişken bölge genlerine bağlı olarak, dört sınıftan (IgA, IgD, IgE ya da IgG) birine girer.




**42.17 Sınıf Değiştirme: C Bölgelerinin Değiş Tokuşu** *V*, *D*, *J* ve *C* genlerinin birleştirilmesiyle oluşturulan süper genin (*bakınız* Şekil 42.16) daha sonradan değiştirilebilmesi, farklı *C* bölgesinin transkripsiyon geçirmesine neden olur. Sınıf değiştirme olarak bilinen bu değişiklik, sabit bölge gen kümesinin bir kısmının delesyonu ile başarılır. Burada, IgM'den IgG'ye sınıf değiştirme görülmektedir.

Bu sınıf değiştirme işini ne tetikler ve belirli bir B hücresinin değişeceği sınıfı ne belirler? T-yardımcı ($T_H$) hücreleri, bağışık cevap sürecini yönetir ve antijene saldırının özelliğini belirler. Bu T hücreleri, sitokin sinyaller göndermek suretiyle sınıf değiştirme işini indükler. Sitokinlerin hedef B hücreleri üzerindeki reseptörlere bağlanması, sinyal iletim şelalesi yaratır; bu da, immünoglobülin genlerinin ekspresyonunun değiştirilmesine ve rekombinasyonuna yol açar.

## 42.6 ÖZET

**Bağışıklık sistemi, ağır ve hafif zincirlerin değişken bölgelerini şifreleyen genleri yeniden düzenlemek suretiyle farklı özgüllüklere sahip olan milyonlarca immünoglobülin yapabilir. İlave mekanizmalar, immünoglobülinlerdeki çeşitliği daha da artıran mutasyonlar yaratır. İmmünoglobülin molekülünün sınıfı, ağır zincirin sabit bölgesini şifreleyen genlerin rekombinasyonuyla değiştirilebilir.**

- Nispeten küçük sayıda genle, farklı özgüllüğe sahip olan milyonlarca antikor, nasıl üretilebilmektedir? **Bakınız ss. 892-893 ve Şekil 42.15 ve 42.16**
- Sınıf değiştirmede immünoglobülinin sabit bölgesinin rolü nedir? **Bakınız s. 893-894 ve Şekil 42.17**

Bağışıklık sistemini aktive eden ve antikor çeşitliliği yaratan çok sayıda ve karmaşık olan hücresel etkileşimleri göz önüne alınacak olursa, bağışıklık sistemi başarısız olduğunda bazı noktaları algılamış olabilirsiniz. Biz şimdi, bu karmaşık sistemin bir ya da birden fazla elemanında işlev bozukluğu olacak olursa meydana gelecek bazı durumları inceleyeceğiz.

## 42.7 Bağışıklık Sistemi Ne Olur?

Bağışıklık sistemi, bazen şu veya bu şekilde bizi başarısız kılar. Alerjik reaksiyonlarda olduğu gibi aşırı tepki verebilir; otoimmün hastalıklarda olduğu gibi vücudumuzun kendi antijenlerine saldırabilir ya da bağışıklık yetersizliği hastalığında olduğu gibi zayıf işlev görebilir ya da hiç işlev görmez.

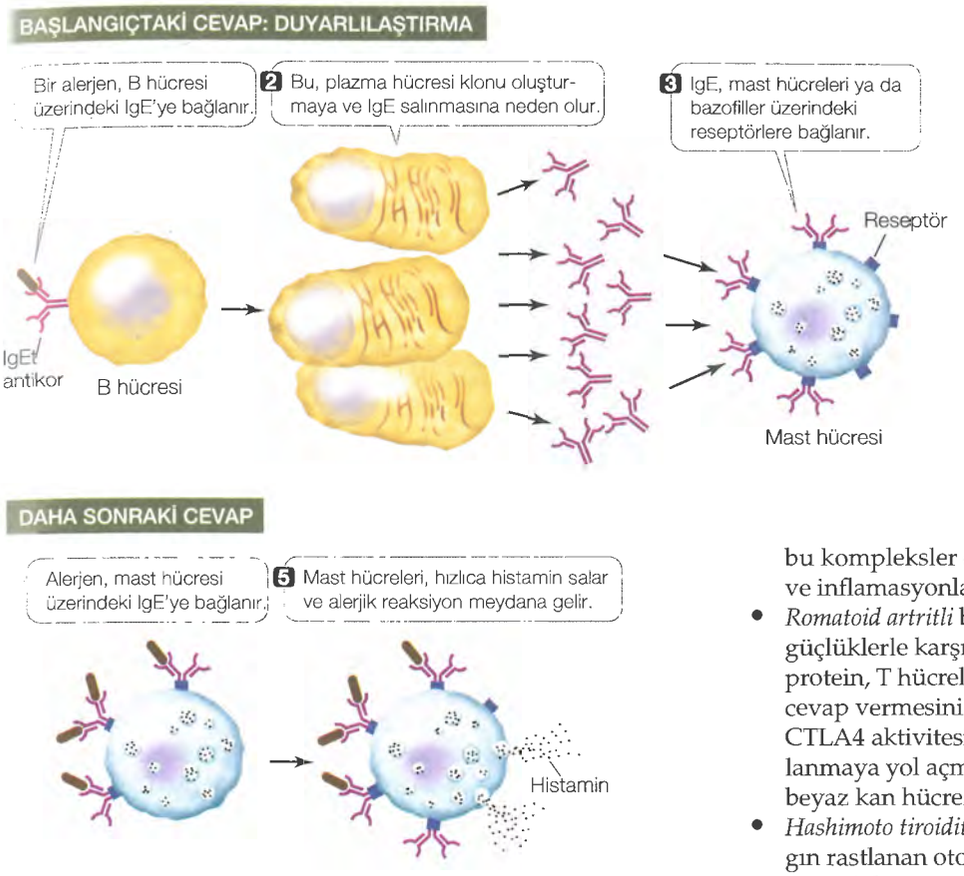
### Alerjik reaksiyonlar aşırı duyarlılıktan kaynaklanır

İnsan bağışıklık sistemi, bir antijen dozuna (aşırı duyarlı olduğu) aşırı reaksiyon verdiği zaman, **alerjik reaksiyon** meydana gelir. Antijenin kendisinin konağa herhangi bir tehlikesi olmamasına karşın, uygun olmayan bağışık cevap, inflamasyon ve başka semptomlar meydana getirebilir; bunlar, ciddi hastalıklara hatta ölüme neden olabilir. Alerjik reaksiyonlar, bu olayın en bilindik örnekleridir. Alerjik reaksiyonların iki tipi, ani aşırı duyarlılık ve gecikmiş aşırı duyarlılıktır.

**ANİ AŞIRI DUYARLILIK** Bir alerjik birey, yiyecek, polen ya da böcek zehri gibi çevreden gelen bir antijene (bu durumda alerjen adı verilir) maruz kaldığında, **ani aşırı duyarlılık** meydana gelir. Birey, bu alerjene cevap olarak çok fazla miktarda IgE meydana getirir. Bu gerçekleştiği zaman, dokulardaki mast hücreleri ve kandaki bazofiller, IgE'nin sabit ucuna bağlanır. Eğer o birey, aynı alerjene tekrar maruz kalırsa, IgE'ye alerjen bağlanması, mast hücreleri ve bazofillerin hızla bol miktarda histamin salmasına yol açar (**Şekil 42.18**). Bu durum, kan damarlarının genişlemesi, inflamasyon ve nefes almada güçlük gibi belirtiler ile sonuçlanır. Şiddetli alerjik reaksiyon eğer antihistaminik ilaçlarla tedavi edilmese, ölüme yol açabilir. Bazı kişilerin, alerjenlere karşı aşırı miktarda IgE üretmesinin nedeni bilinmemektedir. Genetik faktörlerin, bazı kişileri alerjik cevaplara karşı yatkın hale getirdiği konusunda bazı kanıtlar vardır.

Polene karşı alerji, *duyarsızlaştırma* (*desentizasyon*) adı verilen işlemi uygulayarak tedavi edilebilir. Bu işlem, alerjenin çok küçük miktarlarını (tipik olarak, hoşa gitmeyen bitki dokusunun ekstratını) deri altına enjeksiyonunu gerektirir; bu miktar, IgG üretimini uyarmak için yeterli fakat IgE üretimini uyarmak için yeterli değildir. Kişi bir dahaki sefere alerjene maruz kaldığında IgG, alerjene bağlanır; ve IgE alerjene bağlanıp zararlı etkiler meydana getirmeden önce alerjeni bloke eder.

Duyarsızlaştırma, yiyeceklerdeki alerjenler için çalışmaz; çünkü IgE'nin bu maddelere karşı verdiği cevap öylesine güçlüdür ki antijenin küçük bir miktarı bile reaksiyonu alevlendirir. Yiyecek alerjisi olanlar için –ABD'de yaklaşık 3 milyon kişi vardır- en iyi yaklaşım, bu alerjenleri içeren yiyeceklerden sakınmaktır. Bu, zor olabilir; fakat, yiyeceklerdeki tüm içerikleri gösteren etiketler, yardımcı olacaktır. Moleküler biyologlar, aşı geliştirmek ya da alerjik epitoplardan yoksun genetiği değiştirilmiş yiyecekler üretmek amacıyla alerjen olarak davranan antijenleri belirlemeye başlamışlardır.




**42.18 Bir Alerjik Reaksiyon** Alerjen, B hücrelerinin bol miktarda IgE antikoru yapmasını uyaran, bir antijendir; bu antikorlar, mast hücrelerine ve bazofillere bağlanır. Vücut tekrar aynı antijen ile karşılaşacak olursa, bu hücreler çok fazla miktarda histamin üretir; histaminin fazla olması fizyolojik olarak zararlı etkiler yaratır.

**GECİKMİŞ AŞIRI DUYARLILIK** **Gecikmiş aşırı duyarlılık**, bir antijene maruz kaldıktan saatler sonrasına kadar başlamayan alerjik reaksiyondur. Bu durumda, antijen, antijen sunucu hücreler tarafından alınır ve bir T hücre cevabı, başlatılır. Bir örnek, zehirli sarmaşığa (*Toxicodendron radicans*) maruz kaldıktan sonra gelişen kızarıklıktır.

### Otoimmün hastalıklara, kendi antijenlerine karşı gelişen reaksiyonlar neden olur

Timüs bezinde T hücrelerinin ayıklanmasındaki hatalar, T hücrelerinin kendi antijenlerini taşıyan antijen-MHC komplekslerine bağlanmasıyla sonuçlanabilir. **otoimmünitenin** kesin kökeni bilinmemesine karşın, birkaç hipotez vardır:

- *Klonal delesyonun başarısızlığı.* Kendi antijenlerine karşı antikor yapan lenfosit klonu, Treg hücreleri ve apoptoz tarafından, yıkılmış olması gerekirken yıkılmamıştır.
- *Moleküler mimikri.* Virüs gibi kendinden olmayan bir antijeni tanıyan T hücreleri, ona benzer yapıya sahip olan kendi antijenini de yabancı olarak tanır.

Otoimmünite, her zaman hastalıkla sonuçlanmaz; fakat bazı otoimmün hastalıklar yaygındır:

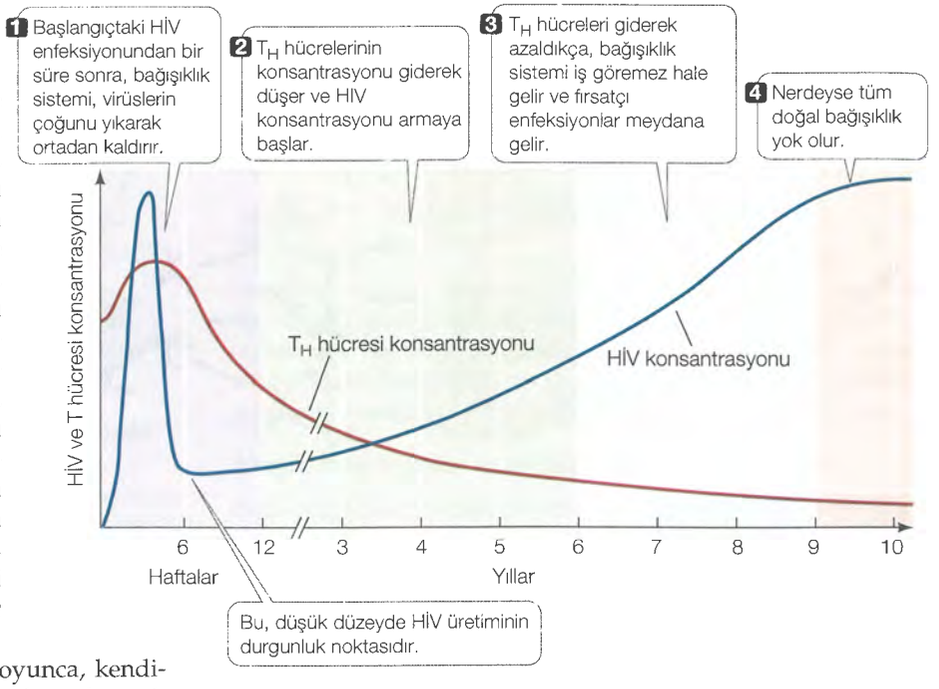
- *Sistemik lupus eritematozus* (SLE) hastalıklı bireyler, aralarında DNA ve nükleer proteinlerin de yer aldığı birçok hücresel elemana karşı antikora sahiptirler. Bu antinükleer antikorlar, ciddi hasarlara yol açabilir; çünkü onlar, normal doku antijenlerine bağlandıklarında ve dolaşımda büyük antijen-antikor kompleksleri oluşturduklarında, bu kompleksler dokularda tıkanıklar meydana getirmekte ve inflamasyonları alevlendirmektedir.
- *Romatoid artritli* bireyler, T hücresi cevabını sonlandırmada güçlüklerle karşılaşırlar. CTLA4 adı verilen bir engelleyici protein, T hücrelerinin vücudun kendi antijenlerine karşı cevap vermesini engeller. Romatoid artritli bireylerde CTLA4 aktivitesinin düşük olması, eklemlerde iltihaplanmaya yol açmaktadır; zira bu durumda aşırı miktarda beyaz kan hücresi sızmaktadır.
- *Hashimoto tiroiditi*, 50 yaşın üzerindeki kadınlarda en yaygın rastlanan otoimmün hastalıktır. Bağışıklık hücrelerinin tiroit dokusuna saldırması sonucunda bireylerde halsizlik, depresyon, kilo artışı ve diğer belirtiler ortaya çıkar.
- *İnsülin bağımlı diabetes mellitus* ya da tip I şeker hastalığı, çoğunlukla çocuklarda ortaya çıkar. Pankreasın bir protein hormonu olan insülini üreten hücrelerindeki birkaç proteine karşı bağışık reaksiyonların olması nedeniyle, bu hastalık ortaya çıkar. Bu reaksiyon, insülin üreten hücreleri öldürür; bu nedenle tip I şeker hastalığına sahip olan bireyler, yaşamlarını sürdürmek için günlük insülin almak zorundadırlar.

### AIDS bir bağışıklık yetersizliği hastalığıdır

Bir takım kalıtsal olan ve sonradan kazanılmış olan *bağışıklık yetersizliği hastalıkları* vardır. Bazı bireylerde, T ve B hücreleri hiçbir zaman oluşmaz; diğerlerinde, B hücreleri, plazma hücrelerini oluşturma yeteneklerini kaybeder. Her iki durumda da etkilenmiş olan birey, bağışık cevap meydana getiremez ve böylece, patojenlere karşı ana savunma hattından yoksundur. Hem humoral ve hem de hücresel bağışık cevaplarda çok önemli roller alması nedeniyle TH hücresi, belki de bağışıklık sisteminin en önemli elemanıdır (bakınız Şekil 42.6). Bu hücre, **insan bağışıklık yetersizliği virüsünün** (**HİV**) hedefidir; bu retrovirüs, **kazanılmış bağışıklık yetersizliği sendromuna** (**AİDS**) neden olur.

HİV, virüsü içeren vücut sıvılarıyla (kan, semen, vajinal sıvı ya da anne sütü gibi) kişiden kişiye nakledilebilir. Alıcı doku, ya kandır (kan nakliyle) ya da bir organı astarlayan mükoz zardır (mukus, yüksek konsantrasyonda lenfosit içerir). HİV, başlangıçta, kandaki ve dokulardaki makrofajları, $T_H$ hücrelerini, antijen-sunucu dendritik hücreleri enfekte eder. İlk olarak, virüs enfeksiyonuna karşı bağışık cevap vardır ve $T_H$ hücreleri, aktive edilir. Fakat HİV, $T_H$ hücrelerini enfekte ettiğinden dolayı bu

**42.19 Bir HİV Enfeksiyon Süreci** Bir HİV enfeksiyonu, semptomlar ortaya çıkmadan önce var olduğu bilinmeksizin uzunca yıllardır taşınıyor




hücreler, hem HİV tarafından öldürülür hem de $T_C$ hücreleri, enfekte olmuş olan $T_H$ hücrelerini parçalar. Sonuç olarak $T_H$ hücrelerinin sayısı, enfeksiyonun bir ay kadar sonrasında azalır. Bu arada, enfekte olmuş hücreler tarafından HİV'in aşırı üretilmesi, humoral bağışık sistemi aktive eder. Antikorlar, HİV'e bağlanır ve kompleksler, fagositler tarafından ortadan kaldırılır. Kandaki HIV düzeyi, aşağıya iner. Ancak, $T_H$ hücresindeki azalmadan dolayı halen daha düşük düzeyde enfeksiyon vardır (**Şekil 42.19**). Bu süreç, "durgunluk noktası" adı verilen düşük, kararlı bir düzeye erişir. Bu nokta, kişiler arasında değişiklik gösterir ve hastalığın ilerleme hızının en kuvvetli göstergesidir. Hatta tedavi edilmeden bile, şiddetli AİDS belirtilerinin ortaya çıkması, çoğu kişi için 8-10 yıl alır. Bazılarında bir yıl gibi kısa bir zaman, diğerlerinde 20 yıl gibi uzun bir süre alabilir.

HİV taşıyıcı bireyler, bu durgun dönem boyunca, kendilerini iyi hisseder; ve $T_H$ hücresi düzeyleri, onların bağışık cevap oluşturmaları için yeterlidir. Bununla birlikte, sonunda virüs $T_H$ hücrelerini parçalar ve bu hücrelerin sayısı, enfekte olmuş bireyin $T_H$ hücrelerinin normal olarak enfeksiyonları ortadan kaldıramayacağı noktaya düşer; ve kişi enfeksiyonlara karşı çok hassas olur. Bu enfeksiyonlar sonunda, uçuk virüsünün neden olduğu Kaposi sarkomu (bir deri tümörü), bir fungus olan *Pneumocystis jirovecii* türünün yol açtığı zatürree ve Epstein-Barr virüsünün neden olduğu lenfoma tümörleri gelişebilir. Patojenler, konağın iflas etmiş bağışık sisteminin avantajını kullandığından bu durumlar, *fırsatçı enfeksiyonlar* nedeniyle meydana gelmektedir. Bu enfeksiyonlar, kişinin bir ya da iki yıl içerisinde ölümüne yol açar.

HİV'in moleküler biyolojisi ve yaşam döngüsü, çok kapsamlı bir şekilde çalışılmıştır (bakınız Şekil 16.6). İlaç tedavileri, cDNA'dan viral RNA yapan *revers transkriptaz* enzimi üzerine ve öncül olan büyük virüs proteinini keserek onun aktif olan nihai proteinine dönüştüren *virüs proteazı* gibi virüs proteinlerini inhibe etme üzerine odaklanmıştır. Bu tür ilaçların kombinasyonları, uzun süre hayatta kalmayı sağlamaktadır. Maalesef, birçok tıbbi tedavide olduğu gibi, HİV ilaçları, AİDS'in dünyada yaygın olduğu özellikle fakir bölgelerde, ihtiyacı olanların hepsine sağlanamamaktadır. Sonuç olarak, dünya genelinde, her yıl AİDS hastalığından yaklaşık 2 milyon kişi ölmektedir.

## 42.7 ÖZET

**Bağışıklık sistemi kusurları arasında alerjik reaksiyonlar (antijenlere karşı aşırı duyarlılık), otoimmün hastalıklar (kendi antijenlerine karşı reaksiyonların neden olduğu) ve bağışıklık yetersizliği hastalıkları yer alır.**

- Ani aşırı duyarlılık nasıl gelişir? **Bakınız s. 894 ve Şekil 42.18**
- Otoimmün hastalık nedir? Bir örnek veriniz. **Bakınız s. 895**

HİV enfeksiyonu süresince insan bağışıklık sisteminde gelişen olayları tanımlayınız. **Bakınız ss. 895-896 ve Şekil 42.19**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 42.1 Hayvanların Belli Başlı Savunma Sistemleri Nelerdir?

- Patojenlere karşı hayvan savunmaları, vücudun kendisinden olan ile olmayanı ayırt etme yeteneğine dayandırılmıştır.
- **Özgül olmayan (doğuştan gelen) savunmalar**, vücudu birçok çeşit patojenden koruyan kalıtsal mekanizmalardır. Bu savunmalar, tipik olarak, çabuk cevap verir.
- **Özgül olan savunmalar**, özgül patojenlere karşı cevap veren uyumsal mekanizmalardır. Özgül olmayan savunmalara göre daha yavaş gelişirler; fakat daha uzun ömürlüdürler.
- Savunmaların birçoğu, kan plazmasında ve lenfte taşınan hücreler ve proteinler tarafından yerine getirilir. İnceleyiniz Şekil 42.1, WEB AKTİVİTESİ 42.1
- Beyaz kan hücreleri, iki genel grup içerisinde yer alırlar. **Fagositler**, fagositoz yoluyla patojenleri yutan **makrofajları** içerir. **B hücreleri** ve **T hücrelerini** içeren **lenfositler**, özgül cevapların oluşumunda görev alırlar. İnceleyiniz Şekil 42.2, ANİMASYON-LA ÖĞRENME 42.1

## 42.2 Özgül Olmayan Savunmanın Özellikleri Nelerdir?

- Bir hayvanın özgül olmayan savunmaları, deri gibi fiziksel engelleri ve **normal flora** olarak bilinen vücutta yer alan rekabetçi mikroorganizmaları içerir. İnceleyiniz Tablosu 42.1
- **Kompleman sistem**, 20'den fazla farklı antimikrobiyal proteinden oluşmuş olup bu proteinler zar geçirgenliğini değiştirir ve hedef hücreleri öldürür.
- Fagositler ve **doğal katil hücreler** gibi dolaşımda yer alan savunma hücreleri, içeriye sızan istilacıları ortadan kaldırır.
- **İnflamasyon cevabı**, vücuda giren patojenlere karşı bazı hücre tiplerini ve proteinleri harekete geçirir. **Mast hücreleri,** damarların genişlemesine ve daha "sızdıran" hale gelmesine yol açan **histamin** salgılarlar. İnceleyiniz Şekil 42.3,WEB AKTİVİTESİ 42.2
- **Toll-benzeri reseptörleri** içeren bir hücre haberleşme yolu, vücut savunmasını uyarır. İnceleyiniz Şekil 42.4

## 42.3 Özgül Bağışıklık Nasıl Gelişir?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 42.2**

- Özgül bağışık cevaplar, özgül **antijenleri** tanır, olağanüstü çeşitliliğe sahip **antijenik determinantlara** cevap verir, kendisinden olanı ve olmayanı ayırt eder, daha önce karşılaşmış olduğu antijenleri hatırlar.
- Her bir antikor ve her bir T hücresi, tek bir antijenik determinant için özgüldür. **T hücresi reseptörleri**, virüsle enfekte olmuş hücrelerin ve anormal hücrelerin yüzeyindeki antijenlere bağlanır.
- **Humoral bağışık cevap**, kan, lenf ve doku sıvılarında yer alan patojenlere yöneliktir. **Hücresel bağışık cevap**, konak hücrenin içine yerleşmiş antijene yöneliktir. Her iki cevabın oluşmasına hücre yüzeyinde sunulan antijenik parçacıklar aracılık eder; bu parçacıklar, **majör doku uyuşma kompleksinin** proteinleriyle birlikte yer alırlar.
- **Klonal seçim**, bağışık cevap ve **immünolojik hafızanın** özgüllüğünden ve çeşitliliğinden sorumludur. İnceleyiniz Şekil 42.7
- Aktive edilmiş B ya da T lenfositi, antijenlere saldıran **efektör hücreleri** ve uzun ömürlü olan ve nadiren bölünen **hafıza hücrelerini** üretir. Efektör B hücreleri, **plazma hücreleri** olarak adlandırılır ve özgül **antikorlar** salgılarlar.
- **Aşılama**, bağışıklık cevabın oluşmasını tetikleyen, fakat patojen olmayan değişikliğe uğratılmış patojenlerin ya da antijenlerin vücuda verilmesi işlemidir.

## 42.4 Humoral Bağışık Cevap Nedir?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 42.3**

- B hücreleri, humoral bağışık cevabın temelini oluşturur. Acemi B hücreleri, antijenin bağlanmasıyla ve aynı özgüllüğe sahip olan $T_H$ hücreleri tarafından uyarılmalarıyla aktive edilirler; ondan sonra plazma hücrelerini oluştururlar. Bu hücreler, özgül antikorları sentezler ve salgılarlar.
- **İmmünoglobülinin** temel birimi, dört polipeptidden oluşmuş bir tetramerdir. Bu tetramerde, her birinde **sabit** ve **değişken bölgelerin** bulunduğu birbirine özdeş iki ağır zincir ve birbirine özdeş iki hafif zincir yer alır. İnceleyiniz Şekil 42.9,WEB AKTİVİTESİ 42.3
- Değişken bölgeler, bir immünoglobülinin özgüllüğünü belirler; ağır zincirin sabit bölgeleri ise, immünoglobülinin **sınıfını** belirler. İmmünoglobülinlerin vücuttaki yerleşimleri ve işlevleri birbirinden farklı olan beş sınıfı vardır. İnceleyiniz Tablosu 42.3
- **Monoklonal antikor**, bir B hücresini bir tümör hücresi ile birleştirip bir **hibridoma** oluşturmak suretiyle meydana getirilebilir. İnceleyiniz Şekil 42.10

## 42.5 Hücresel Bağışık Cevap Nedir?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 42.4**

- T hücreleri, hücresel bağışık cevabın efektörleridir. T hücresi reseptörleri, değişken ve sabit bölgeleri olan immünoglobülinlere yapısal olarak, bir miktar benzerlik gösterir. İnceleyiniz Şekil 42.11
- T hücrelerinin üç tipi vardır: **Sitotoksik T hücreleri**, virüsle enfekte olmuş hücreleri ya da mutasyona uğramış hücreleri tanır ve öldürür. **T-yardımcı hücreler**, hem hücresel ve hem de humoral bağışık cevapları yönetir. **Düzenleyici T hücreler**, diğer T hücrelerin vücudun kendi antijenine karşı bağışık cevap üretmesini engeller.
- Majör doku uyuşma kompleksinin (MHC) genleri, antijenik parçacıklara bağlanarak onları T hücrelerine gösteren zar proteinlerini şifreler. İnceleyiniz Şekil 42.12 ve 42.13
- Konağın bağışıklık sistemi, nakledilen doku üzerindeki MHC proteinlerini yabancı olarak tanıdığı zaman yabancı dokuya bağışıklık sistemiyle saldırıyı başlatır ve nakledilen organ reddedilir.

## 42.6 Hayvanlar Böylesine Çok Farklı Antikorları Nasıl Yaparlar?

**BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 42.5**

- B hücrelerinin genomunda, immünoglobülin polipeptid zincirlerinin bölgelerini kodlayan genler, rastgele rekombinasyon geçirir; böylece her bir hücre özgül antikor proteini üretebilir. İmmünoglobülin zincirleri, *V, D, J* ve *C* genlerinin farklı kombinasyonlarından oluşturulan "süper genlerden" elde edilirler. DNA'nın bu şekilde yeniden düzenlenmesi ve yeniden birleşme işlemi, birbirinden farklı milyonlarca immünoglobülin zinciri verir. İnceleyiniz Şekil 42.15 ve 42.16
- Bir B hücresi plazma hücresi haline gelince **sınıf değişikliği** yapabilir; bu olayda, bir ya da daha fazla sayıda sabit bölge genlerinin delesyonu, faklı sabit bölgeye ve farklı işleve sahip olan bir immünoglobülinin üretilmesiyle sonuçlanır. İnceleyiniz Şekil 42.17

## 42.7 Bağışıklık Sistemi Bozulduğunda Ne Olur?

- Bir **alerjik reaksiyon**, belirli antijenlere karşı ani ya da gecikmiş **aşırı duyarlılığın** neden olduğu, uygun olmayan bir bağışık cevaptır. İnceleyiniz Şekil 42.18
- Bağışıklık sistemi, kendi antijenlerine saldıran B ve T hücreleri ürettiğinde otoimmün hastalıklar meydana gelir.
- Bağışıklık yetersizliği hastalıkları, bağışıklık sisteminin bir ya da birkaç kısmının görev yapmamasından kaynaklanmaktadır. **AIDS**, HİV enfeksiyonu nedeniyle TH hücrelerinin sayısının azalmasından kaynaklanan sonradan kazanılmış bir bağışıklık yetersizliği hastalığıdır. İnceleyiniz Şekil 42.19

## DENEME TESTİ

1. Fagositler zararlı bakterileri nasıl öldürür?
   *a.* Endositozla.
   *b.* Antikorlar üreterek.
   *c.* Kompleman proteinlerle.
   *d.* T hücrelerini uyararak.
   *e.* İnflamasyon ile.
2. İmmünoglobülinler ile ilgili olarak, aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Antikorların iş yapmalarına yardım ederler.
   *b.* Antijenik determinantları tanır ve bağlanırlar.
   *c.* Hayvandaki en önemli genlerin bazılarını şifrelerler.
   *d.* Özgül olmayan savunma mekanizmalarında ana elemanlarıdır.
   *e.* Beyaz kan hücrelerinin özelleşmiş bir sınıfıdırlar.
3. Bir antijenik determinant ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Özgül bir kimyasal gruplamadır.
   *b.* Çok farklı moleküllerin bir parçası olabilir.
   *c.* Bir antikora bağlanan, antijenin bir kısmıdır.
   *d.* Hücrenin, bir kısmı olabilir.
   *e.* Tek bir protein, yüzeyinde sadece bir tane determinanta sahiptir.
4. T hücresi reseptörleri,
   *a.* humoral bağışık sistem için birincil reseptörlerdir.
   *b.* karbonhidrattır.
   *c.* hayvan daha önce antijenle karşılaşmadıkça, işlev göremezler.
   *d.* plazma hücreleri tarafından üretilir.
   *e.* virüs enfeksiyonlarıyla savaşmada önemlidirler.
5. Klonal seçme teorisine göre,
   *a.* bir antikor, karşılaştığı antijen ile eşleşmek için biçimini değiştirir.
   *b.* bireysel olarak bir hayvan, B hücrelerinin sadece bir tipine sahiptir.
   *c.* bireysel olarak bir hayvan, B hücrelerinin birçok tipine sahiptir ve her biri bir çeşit antikor üretir.
   *d.* her bir B hücresi, çok farklı tiplerde antikor üretir.
   *e.* lenfositlerin kendine karşı olan birçok klonu, kan dolaşımında yer alır.
6. İmmünolojik tolerans,
   *a.* antijene maruz kalmaya bağımlıdır.
   *b.* yaşamada daha geç gelişir ve ekseriyetle yaşamı tehlikeye sokar.
   *c.* doğumda ortadan kalkar.
   *d.* kompleman sisteminin aktivitelerinden kaynaklanır.
   *e.* DNA splayzından kaynaklanır.
7. Antikorlardaki olağanüstü çeşitliliğin meydana gelmesinde, aşağıdakilerden hangisinin rolü vardır?
   *a.* Monoklonal antikorların yaptıkları işlevinin.
   *b.* Protein moleküllerinin splayzının.
   *c.* Sitotoksik T hücrelerinin işlevinin.
   *d.* Genlerin yeniden düzenlenmelerinin.
   *e.* Onların belirgin olarak özgüllüğe sahip olmamaları.
8. Aşağıdakilerden hangisi B hücrelerinin cevabında herhangi bir role sahip değildir?
   *a.* T-yardımcı hücreleri
   *b.* Büyüme faktörleri
   *c.* Makrofajlar
   *d.* Revers transkriptaz
   *e.* Sınıf II MHC genlerinin ürünleri
9. Majör doku uyuşması kompleksi,
   *a.* hücrelerin yüzeyinde bulunan özgül proteinleri şifreler.
   *b.* T hücresi bağışıklığında rol oynamaz.
   *c.* antikorlarla cevap vermede rol oynamaz.
   *d.* nakledilmiş dokuların reddedilmesinde rol oynamaz.
   *e.* çok allelli tek bir lokus tarafından şifrelenir.
10. Aşağıdakilerden hangisi, HİV'in neden olduğu bağışıklık yetersizliğinde önemlidir?
    *a.* Bakterilerin neden olduğu zatürree enfeksiyonu.
    *b.* Aktive olmuş $T_H$ hücrelerinin HİV tarafından enfeksiyonu.
    *c.* Kan plazmasında serbest olarak dolaşan HİV
    *d.* HİV ile enfekte olmuş hücrelere karşı yapılmış olan antikorlar.
    *e.* T hücrelerindeki artış.

## TARTIŞMA

1. Bir antikor molekülünün bir antijenle etkileşime giren kısmını tanımlayınız. Bir enzimin aktif merkeziyle nasıl bir benzerliğe sahiptir? Bir enzimin aktif merkezinden nasıl farklılık gösterir?
2. İmmünoglobülinler ve T hücresi reseptörlerini yapı ve işlev bakımından karşılaştırınız.
3. Bir bireydeki antikor özgüllüğündeki çeşitliliği, enzim çeşitliliğine kıyasla tartışınız. Bir hayvandaki her hücre, organizmanın tüm enzimleri için genetik bilgi içerir mi? Her hücre, organizmanın tüm immünoglobülinleri için genetik bilgi içerir mi?
4. Hücre yüzeyindeki MHC'yi belirleyen gen ailesi, tek bir kromozom üzerindedir. Babanın MHC tipi, A1, A3, B5, B7, D9 ve D11'dir. Annenin genotipi, A2, A4, B6, B7, D11 ve D12'dir. Onların çocuğu A1, A4, B6, B7, D11 ve D12 genotipine sahiptir. Ebeveynlerin haplotipleri nelerdir –yani, her bir ebeveynin iki kromozomunun her birinde, hangi alleller bağlıdır? MHC tipini belirleyen genler arasında rekombinasyon olmadığını varsayarsak, aynı ebeveynlerin A1, A2, B7, B8, D10 ve D11 genotipine sahip çocukları olabilir mi?

## EK ARAŞTIRMA

Etkili bir HİV aşısının geliştirilmesi, aşılanan kişilerde HİV virüsüne karşı hem hücresel ve hem de humoral bağışıklığın gelişmesini gerektirir. İnsanlar üzerinde potansiyel yeni bir aşı yapma çalışmaları bakımından bunun ne anlama geldiğini açıklayınız.

# 43 Hayvan Üremesi

## Patlarcasına seks

Birçok önemli bitkinin tozlaşmasını sağlayan ve kıymetli bir besin olan balı üreten bal arısı türü *Apis mellifera*, kayıtlı tarih boyunca insanlar için çekici çalışma konusu olmuştur. Bu sosyal böceklerin özgün seks yaşamı, en ilgi çekici olaylar arasındadır.

Dişi bal arılarının yüzde 99'undan daha fazlası, üremez. Onlar, sadece bir dişinin –kraliçe- üremesine yardım etmek için vardırlar. Kovanda, her hangi bir zamanda, sadece bir adet kraliçe vardır. Kraliçe, yumurtaların tümünü koyar; ve onun tüm işi yumurta koymaktır. Kraliçe, aynı zamanda, bir yumurtanın döllenip döllenmeyeceğini de belirler. Döllenmiş yumurtalar, dişilere; döllenmemiş yumurtalar ise erkeklere gelişir. Şimdi siz, yumurtayı erkek birey döller diyeceksiniz! Evet, erkek bireyin spermi yumurtayı döller; fakat, bu durumda dişi –yani kraliçe arı- çiftleşmenin ardından sperm-



leri depolar ve spermlerin kendi yumurtalarına verilmesini kontrol eder.

Sonuçta, her kovan, yeni bir kraliçeye sahip olmalıdır. Bazen eski kraliçe ölür. Diğer zamanlarda, *oğul verme* olarak bilinen bir olayda kraliçe ve ona eşlik eden işçi arılar, yeni bir koloni oluşturmak üzere mevcut kovandan ayrılırlar. Kraliçenin ölmesi ya da kovandan ayrılmasına bağlı olarak, yeni bir kraliçe meydana getirilmelidir. Arta kalan işçi arılar, eski kraliçe tarafından içerisine döllenmiş yumurtalar bırakılmış olan birkaç bal peteği hücresini genişletir. Buradaki yumurtalardan çıkan larvalar, onların büyüyerek müstakbel kraliçelere gelişmesini uyaran özel besinlerle beslenirler.

Pupa evresine girerek kraliyet odacığından ilk çıkan kraliçe, kraliçelikte gözü olan diğer kraliçe adaylarını öldürür. Ondan sonra kraliçe, çiftleşme uçuşu için kovandan ayrılır. Dört bir yandan gelen erkekler, bir döllenmemiş kraliçenin mevcut olduğu şeklinde mesaj alırlar ve onun etrafında toplanırlar. Uçuş sırasında kraliçe, 15-20 erkekle çiftleşir; ve her eşleşme bir olaydır. Bir erkek, penisini kraliçenin vajinasına yerleştirmeyi başardıktan sonra, kelimenin tam anlamıyla patlar; dişi bireyin içerisine sadece spermlerini değil eşey organlarını da bırakır (bu eşey organları daha sonra dışarı bırakılacaktır). Bu işlem, diğer erkeklerle de tekrarlanır, ve bu işlemden sonra erkekler ölürler. Kraliçe, yuvaya dönerek depolamış olduğu spermleri ömür boyu kullanır ve yumurta koymaya başlar.

Kraliçe, yaklaşık 2 yıl yaşar ve her gün 3.000 kadar yumurta bırakır. Eğer sperm salacak olursa, yumurtalar döllenir ve bunlar, kısır olan dişi bireylere gelişir; bu dişiler yaşamlarını kraliçenin beslenmesine, yuvanın bakımına, nektar ve polen toplamaya ve kız kardeşlerini yetiştirmeye adamışlardır. Döllenmemiş yumurtalar, erkeklere gelişir; erkekler, kendilerini

**Özgün Bir Üreme stratejisi** Bal arıları ve Hymenoptera takımına ait diğer arılar arasında üreyen dişi birey sadece kraliçedir; burada merkezi kısımda görülen, yumurtalarını peteğe bırakmakta olan kraliçedir. Kraliçeye bakan dişi işçi arılar, kısırdır.



**Oğul Verme Yeni Bir Kraliçe Demektir** Yeni bir bal arısı kolonisi oğul verdiği zaman, kraliçe kendisine eşlik eden işçi arılarla birlikte kovanı terk eder. Yeni kraliçe çıkacak ve eski kovanın sorumluluğunu devralacaktır; bu zamanlarda birkaç erkek birey, ölmeden önce yapmaları gereken ana işlevi –yani döllenmemiş kraliçeyi dölleme işini- yerine getirirler.

kabul edecek kraliçeyi araştırmak için uçuncaya kadar –ender bir olay- faydalı hiçbir iş yapmadan kovanın çevresinde aylak aylak dolaşırlar. Böylece, ürettiği erkeklerin sayısını sınırlamak, kraliçenin yararınadır.

Doğal seçme, bazı şaşırtıcı adaptasyonlarla sonuçlanmıştır; ancak bunların hiçbirisi üreme olayında yer alanlar kadar şaşırtıcı değildir. İster eşeyli ya da eşeysiz olsun ister tuhaf ya da başka bir biçimde gerçekleşiyor olsun birisinin türünün üremesini sağlama dürtüsünün çevresindeki anatomi, fizyoloji, biyokimya ve davranış konuları, oldukça ilginç çalışma konularıdır.

**BU BÖLÜMDE** Hayvanların yavru üretmeleriyle ilgili çeşitli yolları gözden geçireceğiz. İlk olarak, sadece tek bir ebeveynin yer aldığı eşeysiz üremeyi inceleyeceğiz. Daha sonra, yumurta ve spermin birleşerek yeni diploid bir birey oluşturduğu eşeyli üremeyi göreceğiz. Son olarak, insan üreme sisteminin anatomisi, işlevi ve endokrin kontrolleri ile insan fertilitesini artırma ve sınırlandırmada kullanılan yeni teknolojiler üzerinde duracağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


43.1 Hayvanlar Eşeysiz Olarak Nasıl Çoğalırlar?
43.2 Hayvanlar Eşeyli Olarak Nasıl Çoğalırlar?
43.3 İnsanın Erkek ve Dişi Üreme Sistemleri Nasıl Çalışır?
43.4 Üreme Nasıl Kontrol Edilebilir?


# 43.1 Hayvanlar Eşeysiz Olarak Nasıl Çoğalırlar?

Bazı türler sadece eşeysiz, birçok tür hem eşeyli ve hem de eşeysiz olarak çoğalabilmesine karşın, eşeyli üreme, hemen hemen tüm hayvanların evrensel özelliğidir. Eşeysiz üremeyle meydana getirilmiş olan yavrular, genetik olarak birbirlerinin ve ebeveynlerinin kopyalarıdır. Eşeysiz çoğalmada, çiftleşmek için zaman ve enerji harcanmadığından verimlidir ve populasyonun her üyesi, kaynaklarını yavruya dönüştürebilir. Ancak, eşeysiz çoğalma, eşeyli çoğalmanın aksine genetik çeşitlilik yaratmaz; ve bu çeşitlilik, çevresel değişikliğe cevap olarak adaptasyonları şekillendirmede doğal seçme için ham materyal olmaktadır. Böyle bir değişiklik olduğu zaman, genetik çeşitliliğin olmaması, o tür için dezavantaj olabilir.

Çoğunluğu omurgasızlar olmak üzere çeşitli hayvanlar, eşeysiz olarak çoğalırlar. Onlar, çoğunlukla, zemine bağlanma eğiliminde olan türlerdir ve çiftleşmek için eşlerini arayamazlar; ya da onlar seyrek populasyonlarda yaşarlar ve potansiyel eşleriyle nadiren karşılaşırlar. Eşeysiz çoğalan türlerin, nispeten sabit olan çevrelerde bulunması olasıdır; böyle ortamlardaki genetik çeşitlilik, türün başarısı için daha az öneme sahiptir. Gerçektende eşeysiz üreme, çevre koşulları değişmediği sürece, belirli bir ortamda başarılı olan bir genotipi korumanın en iyi yoludur. Eşeysiz çoğalmanın üç genel biçimi vardır: *tomurcuklanma, rejenerasyon* ve *partenogenez*.

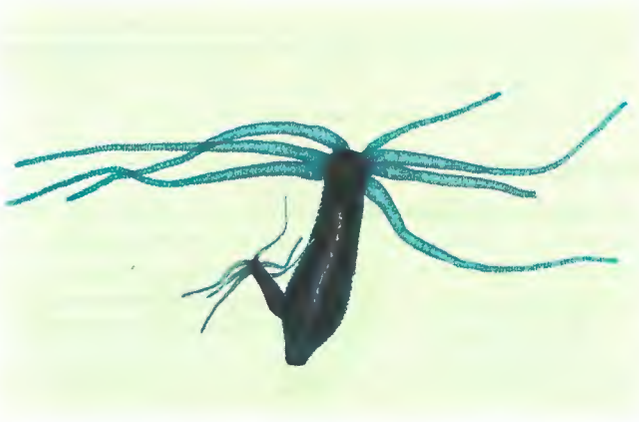
### Tomurcuklanma ve rejenerasyon, mitoz bölünme yoluyla yeni bireyler meydana getirir

Birçok basit çok hücreli hayvan, **tomurcuklanmayla** yavru meydana getirir. Yeni bireyler, atasal hayvanın gövdesinden dışarıya doğru gelişen bir çıkıntı ya da tomurcuktan oluşur. Mitotik hücre bölünmesiyle bir tomurcuk gelişir ve bu tomurcuk ana bireyden kopmadan önce hücreler farklılaşır (**Şekil 43.1A**). Tomurcuk, genetik olarak, ana bireye özdeştir; ve ondan ayrılıp bağımsız kalmadan önce ebeveyni kadar büyüklüğe erişebilir.

**Rejenerasyon**, ekseriyetle, hasarlı dokuların ya da kaybedilmiş üyelerin yenilenmesi olarak düşünülür; fakat bazı durumlarda bir organizmanın kopan parçaları, yenilenme yoluyla tam bir birey meydana getirebilir. Örneğin, derisidikenliler, dikkat çekecek ölçüde rejenerasyon yeteneğine sahiptirler. Eğer denizyıldızları parçalara bölünürse ve bir kol ile merkezi diskten bir kısım içeren her parça, yeni bir hayvana gelişebilir (**Şekil 43.1B**). 1900'lü yılların başlarında, Narragansett Körfezindeki istiridye avcıları, kendi istiridyelerini avlayan denizyıldızlarını yok etmeye çalıştılar. Bir denizyıldızı ile karşılaştıkları her zaman, bıçaklarıyla parçalayıp tekrar denize attılar. Sonuç olarak, denizyıldızı populasyonu, patlarcasına artış gösterdi.

Su dalgaların gelgit bölgesine uyguladığı kuvvet nedeniyle bir hayvan parçalandığı zaman, rejenerasyon meydana

(A) *Hydra* sp.



(B) *Fromia* sp.



**43.1 Eşeysiz Çoğalmanın İki Şekli** (A) Tomurcuklanma: Yeni bir birey ergin hidradan dışarıya doğru bir çıkıntı olarak gelişir. (B) Rejenerasyon: Ergin bir denizyıldızının merkezi diskinin bir parçası ve ayrılmış tek bir kol, yenilenmek suretiyle tam bir organizmaya gelişebilir.

gelebilir. Bazı durumlarda, dış kuvvetler olmadan da kırılma meydana gelebilir. Denizel halkalı solucanların bazı türleri, duyu organlarını taşıyan güdük bir başa sahip segmentler geliştirir. Bu segmentler, daha sonra, ayrılır ve her biri yeni bir solucan oluşturur.

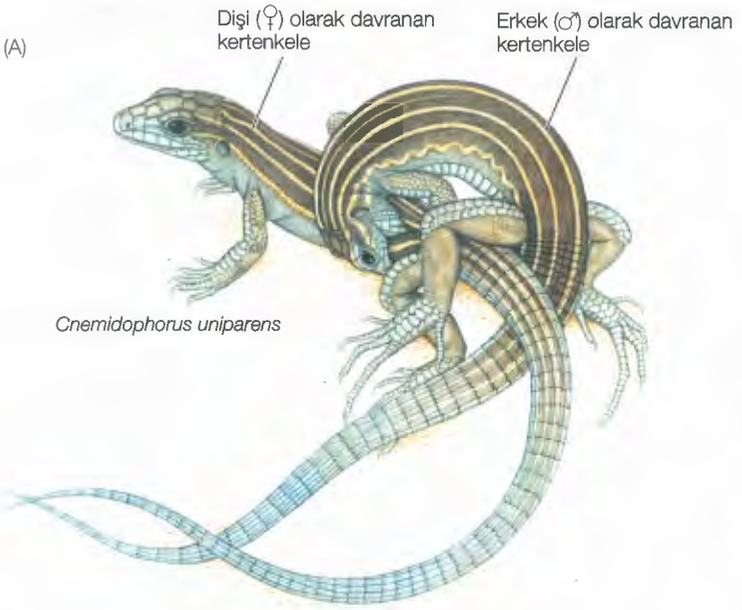
## Partenogenez, döllenmemiş yumurtaların gelişmesidir

Gelişmek için tüm yumurtaların döllenmesi zorunlu değildir. Eklembacaklılardaki eşeysiz çoğalmanın bir yaygın şekli, yavruların döllenmemiş yumurtalardan gelişmesidir. **Partenogenez** olarak bilinen bu olay, balıkların, amfibilerin ve sürüngenlerin bazı türlerinde de görülür. Partenogenetik olarak çoğalan çoğu tür, aynı zamanda, eşeyli olarak ürer ya da en azından diğer zamanlarda eşeyli üreme davranışı sergiler.

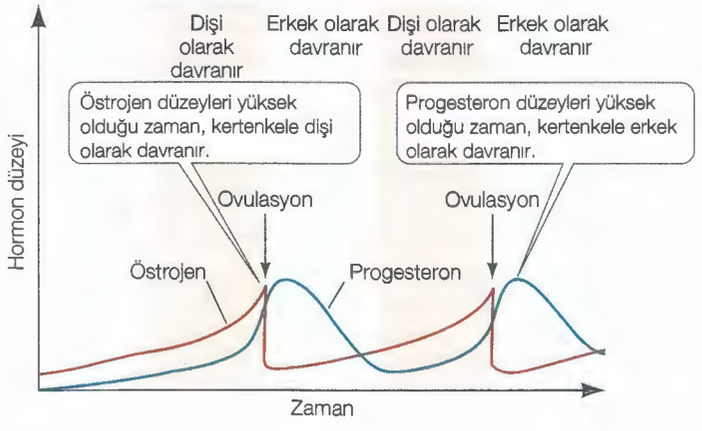
Partenogenez, bazı türlerde, eşey belirleme mekanizması olarak işlev görür. Bu bölümün başlangıç kısmında gördüğümüz gibi, bal arılarında (çoğu karıncalarda ve yaban arılarında da) erkekler döllenmemiş yumurtalardan gelişirler ve haploittirler. Dişiler, döllenmiş yumurtalardan gelişir ve diploittirler.

Bazı türlerdeki partenogenetik çoğalma, spermler dişi üreme kanalına verilmese ve yumurtalar döllenmese bile, eşeysel davranışın sergilenmesini ister. Teksas Üniversitesinden David Crews ve onun öğrencileri tarafından kapsamlı bir şekilde incelenmiş bir örnek, kamçı kuyruklu bir kertenkele türünün partenogenetik çoğalmasıdır. Bu türün erkek bireyleri yoktur; fakat dişiler erkek gibi davranabilir. Dişi bireyler, sperm üretip nakletmemelerine karşın, kur yapma ve çiftleşme olaylarına her bakımdan katılırlar (**Şekil 43.2**). Özgül bir dişi, ister dişi ister erkek olarak davransın, döngüsel hormonal durumlara bağlıdır. Östrojen düzeyi yüksek olduğu zaman bu dişi, dişi olarak davranır. Progesteron seviyesi zirvede olduğu zaman, bu dişi erkek olarak davranır. Seksüel aktiviteden kaynaklanan uyarılar, ovaryumlardan yumurtaların salınmasını tetikler.

(A)




(B)




**43.2 Seksüel Davranış, Eşeysiz Çoğalma İçin Gerekli Olabilir** (A) Partenogenetik olarak çoğalan kamçı kuyruklu kertenkelelerin tümü dişidir; fakat onlar üreme davranışı sırasında erkek rolü sergilerler. Seksüel davranıştan gelen uyarılar, ovulasyonun gerçekleşmesi için gereklidir. (B) Ovaryum döngüsünün evresi, kamçı kuyruklu kertenkelenin bir bireyinin oynayacağı rolü belirler.

## 43.1 ÖZET

**Çoğu hayvan, eşeyli olarak çoğalır; fakat birçoğu sadece eşeysiz çoğalabildiği gibi bazıları hem eşeyli ve hem de eşeysiz çoğalabilir. Eşeysiz çoğalma, tomurcuklanmayla, rejenerasyonla ya da partenogenezle gerçekleşir.**

- Değişken bir ortamda yaşayan bir hayvan için eşeysiz çoğalma, neden dezavantaj olabileceğini açıklayınız. **Bakınız s. 900**
- Partenogenez, bal arılarındaki eşey belirlenmesiyle nasıl işliklidir? **Bakınız s. 901**

Eşeysiz çoğalma, kaynakları kullanmanın verimli bir yoludur. Bununla birlikte, çoğu tür eşeyli olarak üredığinden, genetik çeşitlilik yaratan eşeyli üremenin çok büyük bir avantajı olmalıdır.

## 43.2 Hayvanlar Eşeyli Olarak Nasıl Çoğalırlar?

Bir organizmanın genomunu sürdürmede eşeysiz üremenin verimliliği göz önüne alındığında, eşeyli üremenin yaygın olması, bir derece sürprizdir. Hatta mayoz bölünmenin evrimi – mitoz bölünmeyle karşılaştırıldığında son derece karmaşık bir süreç- evrimsel biyologlar arasındaki tartışmaların ve çoğu spekülasyonun konusu olmuştur. Ve elbette ki çiftleşme davranışları, maliyeti ve riskleri gerektirir. Bu maliyet içerisinde, çiftleşecek eş bulmak, eşi cezp etmek ve eş için rekabet etmek için enerji ve zaman harcanması yer alır; ayrıca, beslenme ve mevcut yavruların bakımı gibi diğer faaliyetlerden vazgeçmenin yer aldığı fırsat maliyetini de içerir. Riskler arasında, avlanmaya karşı daha fazla maruz kalma ve fiziksel hasarların ortaya çıkma olasılığının daha fazla olması yer alır. Bu dezavantajların olmasına karşın, ökaryotik organizmaların çoğu eşeyli olarak çoğalmaktadır. Böylece genetik çeşitlilik üretmenin, "eşeyli üremenin maliyetine" galip gelen bir evrimsel avantaja sahip olduğu görünmektedir (bakınız Kısım 21.4).

Eşeyli üreme, diploid bir birey meydana getirmek üzere haploid iki eşey hücresinin birleşmesini gerektirir. *Gamet* adı verilen bu haploid hücreler, **gametogenez** sırasında üretilir; gametogenez, mayoz hücre bölünmesinin yer aldığı bir süreçtir. Mayozdaki iki olay, genetik çeşitliliğe katkı yapar: homolog kromozomlar arasında gerçekleşen *krossing over* ve kromozomların *bağımsız dağılımları* (bakınız Kısım 11.5 ve 12.1). Eşeyli üremenin kendisi de genetik çeşitliliğe katkı yapar. Tek bir bireyin gametleri arasındaki genetik varyasyon ve her hangi iki ebeveyn arasındaki genetik varyasyon, eşeyli üreyen bir çift bireyin her hangi iki yavrusu arasındaki genetik varyasyon için çok büyük bir potansiyel yaratır.

Hayvanlardaki eşeyli üreme, üç temel olaydan oluşur:

- *Gametogenez*: gametleri meydana getirme
- *Yumurtlama ya da çiftleşme*: gametleri bir araya getirme
- *Döllenme*: gametleri birleştirme

Gametogenez süreci, eşeyli üreyen hayvan türleri arasında birbirlerine çok benzerdir. Döllenme olayı da çok farklı türler arasında oldukça benzerdir. Onun için, gametogenez ile ilgili tartışmamızın ağırlık noktası genellikle memeliler olurken döllenme ile ilgili tartışmamızda başrolde denizkestaneleri olacaktır; aslında diğer birçok hayvan grubunu göz önüne aldığımızda bu olaylar, önemli ölçüde farklılık göstermeyecektir. Bunun aksine, yumurtlama ve çiftleşme için geliştirilmiş olan adaptasyonlar, türler arasında anatomik, fizyolojik ve davranış bakımından inanılmaz çeşitlilik gösterir.

### Gametogenez yumurta ve sperm üretir

Gametogenez, **gonadlarda** meydana gelir; gonadlar, erkeklerde testisler (tekili *testis*), dişilerde ise **ovaryumlardır** (tekili *ovaryum*). Erkeklerin oldukça küçük olan gametleri ya da **spermler**, kamçılarını çırpmak suretiyle hareket eder. Dişilerin daha büyük olan gametleri, yani yumurta ya da **ovum** (çoğulu *ova*), hareketsizdir.

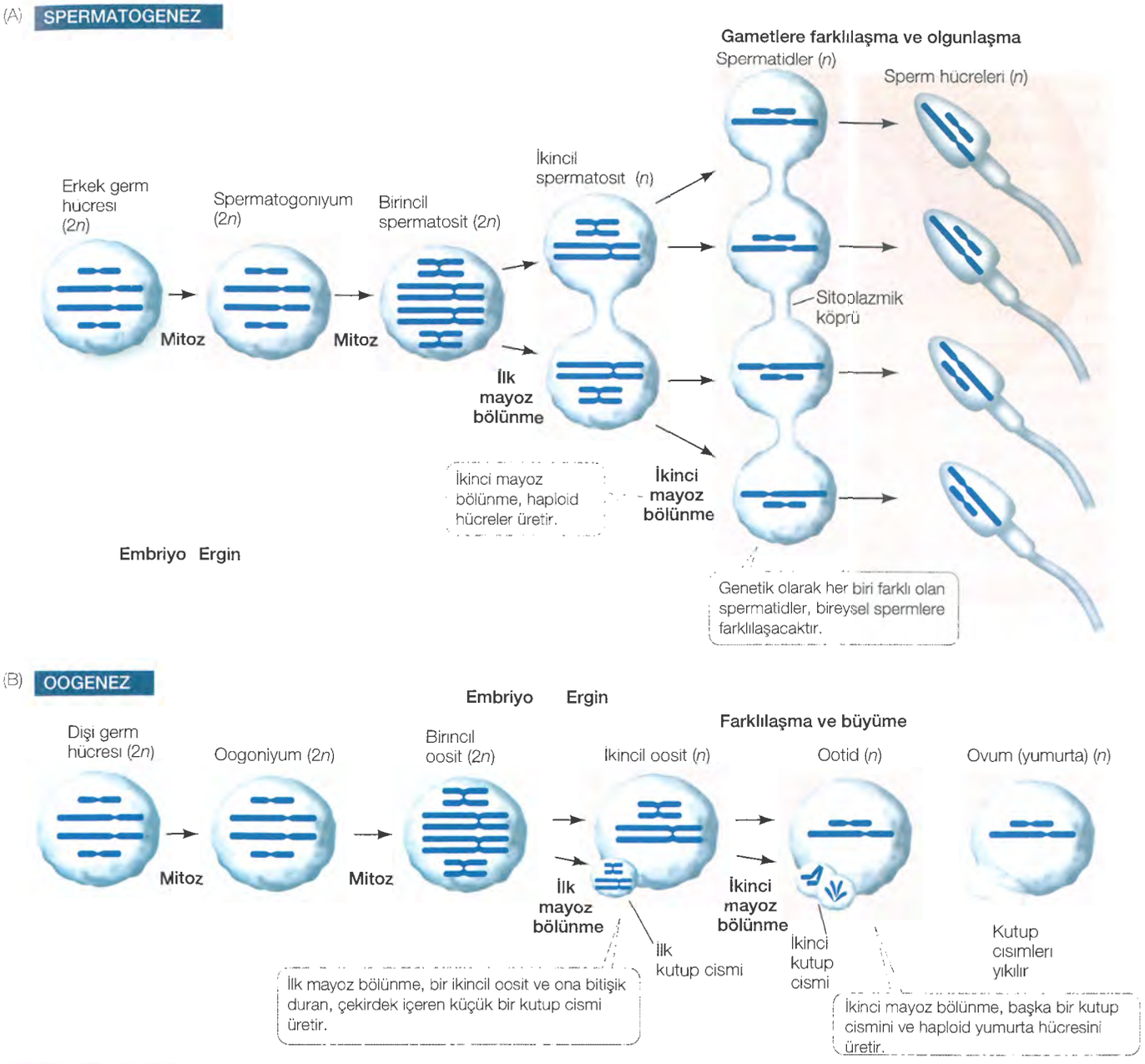
Gametler, **germ hücrelerinden** üretilir; germ hücreleri, embriyonun en erken hücre bölünmeleri sırasında ortaya çıkarlar ve vücudun diğer tüm hücrelerinden (*somatik hücreler*) ayrı kalırlar. Germ hücreleri, gonatlar oluşmaya başlayıncaya kadar embriyonun vücudunda ayrı tutulurlar. Daha sonra, germ hücreleri, gelişen gonadlara göç ederler; bu hücreler gonadlarda varlıklarını sürdürürler ve mitoz bölünmeyle çoğalarak erkek bireylerde **spermatogoniyumları** (çoğulu *spermatogonia*) ve dişilerde **oogoniyumları** (çoğulu *oogonia*) meydana getirir. Spermatogoniyumlar ve oogoniyumlar, diploittirler ve mitozla çoğalırlar.

Gametogenezdeki bir sonraki adım, kromozom sayısını haploid sayıya indirgeyen mayoz bölünmedir (bakınız Kısım 11.5). Mayoz bölünmeye giren spermatogoniyumlar ve oogoniyumlar, **birincil spermatositler** ve **birincil oositlerdir**. Mayoz bölünmenin basamakları, erkek ve dişilerde benzer olmasına karşın, gametogenez eşeyler arasında farklılık gösterir.

**SPERMATOGENEZ** Spermatogoniyuma gelişen erkek germ hücrelerinin başlangıçtaki çoğalmaları, embriyoda mitoz bölünmeyle devam eder. **Şekil 43.3A**'da gösterildiği gibi, birincil spermatositler, ondan sonra, ilk mayotik bölünmeyi geçirerek **ikincil spermatositleri** oluşturur. Mayoz bölünmeye giren her bir birincil spermatosit için, ikinci mayotik bölünme sonunda dört tane haploid **spermatid** meydana gelir. Memelilerde birincil spermatositlerin ürünü, her bölünmeden sonra *sitoplazmik köprülerle* birbirine bağlı kalır. Memeli spermatositlerinin gelişimleri sırasında sitoplazmik köprülerle birbirleriyle bağlı kalmalarının bir nedeni, erkeklerde eşey kromozomlarının asimetrik olmasıdır. İkincil spermatositlerin yarısı X kromozomunu alırken diğer yarısı Y kromozomunu alır. Y kromozomu, X kromozomundan daha az sayıda gen içerir; ve sadece X kromozomu üzerinde bulunan bazı genlerin ürünleri, spermatosit gelişimi için gereklidir. Sitoplazmik temasın varlığını sürdürmesi sayesinde, spermatositlerin sadece yarısı X kromozomuna sahip olmasına karşın dört spermatositin hepsi, X kromozomunun gen ürünlerini paylaşabilir.

Bir spermatid, olgun sperme çok az benzerlik taşır. Spermatid, daha ileri farklılaşmalarla (*spermiogenez*) sıkılaşır, aerodinamik şekil alır ve bir kamçı gelişerek hareketli olur. Gelecek bölümde, insan sperminin üretilmesine göz atacağız.

**OOGENEZ** Spermatogoniyumlar gibi oogoniyumlar da mitoz bölünmeyle çoğalırlar (**Şekil 43.3B**). Meydana gelen birincil oositler, hemen, ilk mayotik bölünmenin profaz evresine girerler. İnsan dahil birçok türde, oositler bu noktada gelişimsel olarak bir duraksamayla karşılaşır ve günlerce, aylarca ya da yıllarca bu durumda kalabilir. İnsanlarda, bu bekleme peri-




**43.3 Gametogenez** Erkek ve dişi germ hücreleri, mitozla çoğalır ve diploid spermatogoniyumları ve oogoniyumları üretir; bu hücreler, mayoza girmeden önce birincil spermatositlere ve birincil oositlere gelişirler. (A) Spermatogoniyumlar, ergin bireylerde mitozla bölünmeye devam ederek spermatositlerin istikrarlı kaynağını oluştururlar; spermatositler, mayozla bölünerek haploid spermatidleri üretirler. Spermatidler, spermlere farklılaşır. Birçok türde üretilen spermatositler, spermler olgunlaşıncaya kadar sitoplazmik köprülerle temaslarını sürdürür. (B) Memelilerde oogoniyumlar, embriyoda bölünmelerini durdurur; ve birincil oositler, yumurtlanma ve döllenme olayları oluncaya kadar mayozun profaz I evresinde bekler. Her bir oosit, yumurta hücresine (ovum) olgunlaşacak olan bir tane haploid ootid üretecektir.

yodu, en az on yıldır (yani, ergenliğe kadar); ve bazı birincil oositler, profaz I evresinde 50 yıl kadar (yani, menopoza kadar) bekler. Buna karşın, birincil spermatosit farklılaşırken bu işlemi tamamlamak için spermatogenez devam eder ve kesintiye uğramaz.

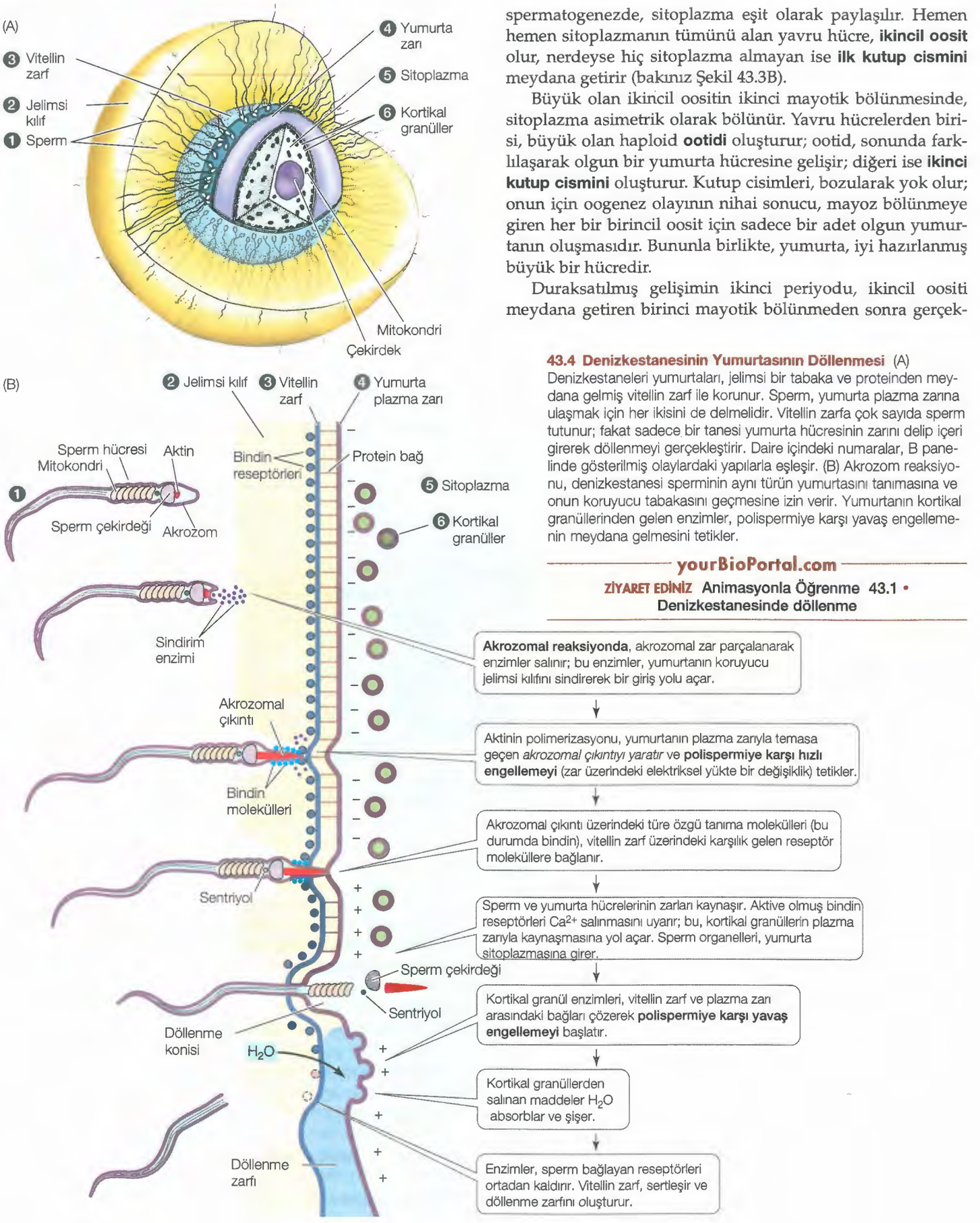
Bu uzatılmış profaz I evresi boyunca ya da o sonlanmadan kısa bir süre önce birincil oosit, ribozomların, RNA'nın, sitoplazmik organellerin ve enerji depolarının üretimindeki artış sayesinde gelişir ve büyür. Bu noktada, birincil oosit, tüm enerjiyi, ham maddeleri ve RNA'yı edinir; yumurta hücresi, döllenmenin ardından ilk hücre bölünmelerinde yaşamını sürdürmek için bu RNA'ya gereksinim duyacaktır. Gerçektende, yumurta içerisindeki besin maddeleri, embriyo annenin dolaşım sistemi tarafından beslenineceye kadar ya da kendi başına beslenebileceği duruma gelinceye kadar embriyoyu besler.

Birincil oosit, mayoz bölünmeyi sürdürdüğü zaman, onun çekirdeği, hücrenin yüzeyine yakın bir yerde ilk mayotik bölünmeyi tamamlar. Bu bölünmenin yavru hücreleri, sitoplazmayı eşit olmayan bir şekilde paylaşır. Bu asimetri, spermatogenezden diğer büyük bir farklılığı temsil etmektedir;

spermatogenezde, sitoplazma eşit olarak paylaşılır. Hemen hemen sitoplazmanın tümünü alan yavru hücre, **ikincil oosit** olur, nerdeyse hiç sitoplazma almayan ise **ilk kutup cismini** meydana getirir (bakınız Şekil 43.3B).

Büyük olan ikincil oositin ikinci mayotik bölünmesinde, sitoplazma asimetrik olarak bölünür. Yavru hücrelerden birisi, büyük olan haploid **ootidi** oluşturur; ootid, sonunda farklılaşarak olgun bir yumurta hücresine gelişir; diğeri ise **ikinci kutup cismini** oluşturur. Kutup cisimleri, bozularak yok olur; onun için oogenez olayının nihai sonucu, mayoz bölünmeye giren her bir birincil oosit için sadece bir adet olgun yumurtanın oluşmasıdır. Bununla birlikte, yumurta, iyi hazırlanmış büyük bir hücredir.

Duraksatılmış gelişimin ikinci periyodu, ikincil oositi meydana getiren birinci mayotik bölünmeden sonra gerçek-




**43.4 Denizkestanesinin Yumurtasının Döllenmesi** (A) Denizkestaneleri yumurtaları, jelimsi bir tabaka ve proteinden meydana gelmiş vitellin zarf ile korunur. Sperm, yumurta plazma zarına ulaşmak için her ikisini de delmelidir. Vitellin zarfa çok sayıda sperm tutunur; fakat sadece bir tanesi yumurta hücresinin zarını delip içeri girerek döllenmeyi gerçekleştirir. Daire içindeki numaralar, B panelinde gösterilmiş olaylardaki yapılarla eşleşir. (B) Akrozom reaksiyonu, denizkestanesi sperminin aynı türün yumurtasını tanımasına ve onun koruyucu tabakasını geçmesine izin verir. Yumurtanın kortikal granüllerinden gelen enzimler, polispermiye karşı yavaş engellemenin meydana gelmesini tetikler.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 43.1 • Denizkestanesinde döllenme**

leşir. Yumurta, ovaryumdan bu durumda dışarıya atılabilir. İnsan dahil birçok türde, ikincil mayotik bölünme, yumurta sperm tarafından döllenineye kadar tamamlanmaz.

### Döllenme sperm ve yumurtanın birleşmesidir

**Döllenme** olayında, haploid sperm ve haploid yumurtanın birleşmesi, embriyoya gelişecek olan **zigot** adı verilen tek bir diploid hücre meydana getirir. Bununla birlikte, döllenme, hayvanın tüm genetik yapısını tamamlayarak eski haline getirmekten daha fazlasını yapar. Döllenmeyle birlikte yer alan süreçler, yumurta ve spermin bir araya gelmesine yardım eder, farklı türlerin yumurta ve sperminin birleşmesini önler, ve yumurtanın metabolik olarak aktifleşmesi için içerisine sadece tek bir spermin girmesini garanti altına alır. Döllenme, bir seri karmaşık olayı içerir:

- Sperm ve yumurta, birbirini tanır.
- Spermin *aktive edilmesi*, ona yumurtanın plazma zarından girme yeteneği kazandırır
- Yumurtanın plazma zarı, tek bir spermin plazma zarıyla kaynaşır.
- Yumurta, ilave spermlerin girişini engeller.
- Yumurta metabolik olarak aktifleştirilir ve gelişmeyi başlatması için uyarılır.
- Yumurta ve sperm çekirdekleri kaynaşarak, zigotun diploid çekirdeğini oluşturur.

**SPERM-YUMURTA ETKİLEŞİMİNDE ÖZGÜLLÜK** Sperm ve yumurta arasındaki etkileşimlere, özgül tanıma molekülleri aracılık eder. Bu moleküller, spermin aktivitelerinin diğer hücrelere doğu değil yumurta hücrelerine doğu yönlendirilmesini garanti altına alır; ve onlar, yumurtaların yanlış türlerden gelen spermler ile döllenmesini önlemeye yardım eder. Daha sonra bahsedilmiş olan işlev, yumurta ve spermlerini çevresindeki suya bırakan sucul türlerde özellikle önemlidir; çünkü, bu türlerin yumurtaları, başka türlerden gelen spermlerle kolayca karşılaşabilirler. Böyle bir tür için denizkestanesi iyi bir örnektir; bu türün döllenme mekanizması, çok iyi çalışılmıştır.

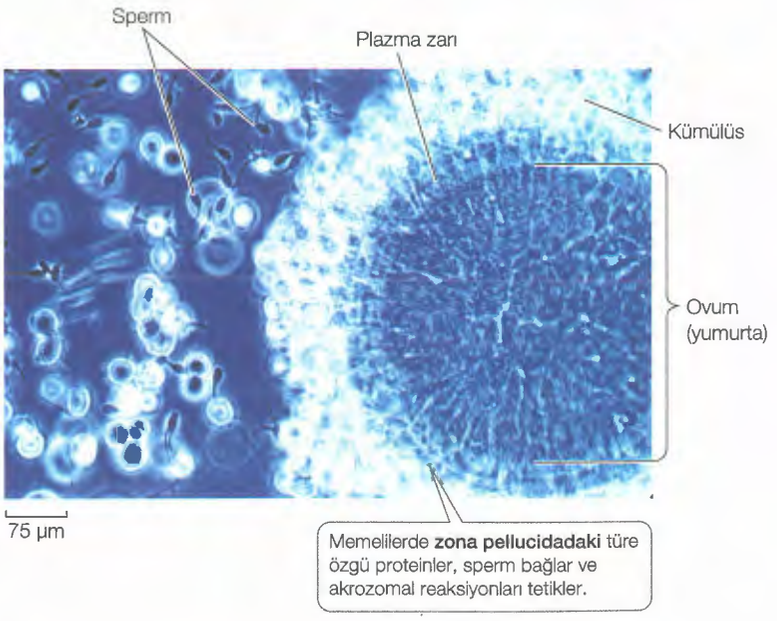
Denizkestanelerinin yumurtaları, spermin hareketliliğini artıran ve onların yumurtaya doğru yüzmesine neden olan kimyasal cezp ediciler salarlar. Bu kimyasal cezp ediciler, türe özgüdür. Örneğin, denizkestanesinin bir türünün yumurtaları, 14 amino asitten oluşmuş özgül bir peptid salar. Bu peptid yumurtadan difüzyonla yayıldığı zaman, aynı türün spermi üzerindeki reseptörlere bağlanır. Spermler, mitokondrilerindeki solunumu ve hareketliliği artırarak cevap verir. Spermler, bu peptidle karşılaşmadan önce çok küçük daireler çizecek şekilde yüzerler; fakat, peptid bağlandıktan sonra spermler peptidin konsantrasyon gradiyentinin yüksek olduğu yere doğru enerjik bir şekilde yüzerek, bu maddeyi salgılayan yumurtaya ulaşır.

Sperm yumurtaya ulaştığı zaman, yumurtanın plazma zarıyla kaynaşmadan önce, koruyucu iki tabakayı geçmesi gerekir. Denizkestanesinin yumurtaları, bir **jelimsi kılıf** ile örtülüdür; bu kılıf, proteinden oluşmuş **vitellin zarfının** etrafını kuşatır çoğalırlar (**Şekil 43.4A**). Spermin bu koruyucu tabakalara saldırıdaki başarısı, spermin baş kısmının önünde yer alan **akrozom** adı verilen zarla çevrili yapıya bağlıdır.

Enzimleri ve diğer proteinleri içeren akrozom, sperm çekirdeğini koruyan bir başlık oluşturur. Sperm, kendi türüne ait bir yumurtayla temas kurduğu zaman, jelimsi kılıf içerisindeki maddeler, *akrozomal reaksiyonu* tetikler; bu reaksiyon, spermin baş kısmını ve altta yer alan akrozomal zarı örten plazma zarının yıkılmasıyla başlar (**Şekil 43.4B**). Akrozomal enzimler salınır ve jelimsi kılıf sindirilmek suretiyle içerisinde bir delik açılır.

Akrozomal reaksiyonu tarafından tetiklenen aktin polimerizasyonunun bir sonucu olarak, spermin baş kısmından dışarıya doğru *akrozomal çıkıntı* adı verilen bir yapı uzanır. Akrozomal çıkıntı, *bindin* adı verilen türe özgü tanıma molekülleri ile kaplıdır; ve yumurtanın vitellin zarfı üzerinde bindin reseptörleri vardır. Bu iki molekül arasındaki etkileşim, spermin yumurtanın plazma zarıyla temas etmesini sağlar. Bu temas, sperm ve yumurta zarlarının kaynaşmasıyla ve *döllenme konisinin* oluşumuyla sonuçlanır; döllenme konisi, spermin baş kısmını yutar ve onu yumurtanın sitoplazması içerisine getirir. Büyük ölçüde spermin orta-parçasını oluşturan sperm mitokondrisi de yumurtanın sitoplazması içerisine sürüklenir; fakat bu mitokondri parçalanır ve gözden kaybolur, böylece yeni denizkestanesinin mitokondrileri ve mitokondriyal genleri sadece yumurta kökenlidir.

İç döllenme gerçekleştiren hayvanlarda çiftleşme davranışları, türe özgüllüğü garantilemeye yardım eder; fakat, yumurta-sperm tanıma mekanizmaları da varlığını sürdürmektedir. Memelilerin yumurtası, **cumulus** adı verilen kalın bir tabakayla çevrelenmiştir; bu tabaka, jelatinimsi bir matriks içerisindeki anaya ait gevşek bir hücre topluluğundan meydana gelmiştir (**Şekil 43.5**). Kümülüsün altında, **zona pellucida** adı verilen bir glikoprotein zarf vardır; bu zarfın işlevi, denizkestanesi yumurtalarının vitellin zarfına benzerlik gösterir. Memelilerin spermleri, dişi üreme kanalına boşaltıldığı




**43.5 Sperme Karşı Engeller** Diğer memelilerin yumurtaları gibi bu insan yumurtası, kümülüs ve zona pellucida ile çevrilmiştir; spermin yumurtayı döllemesi için bu tabakaların her ikisini de delip geçmesi gerekir. Yalnız tek bir sperm, zona pellucidayı delip geçer ve plazma zarı ile kaynaşır.

zaman, metabolik olarak aktive edilirler ve bir yumurtayla karşılaşırlarsa akrozomal reaksiyonu gerçekleştirebilirler.

Denizkestanesi yumurtalarının jelimsi kılıfının aksine memeli yumurtalarının kümülüsü, akrozomal reaksiyonu tetiklemez. Sperm, zona pellucidaya temas ettiği zaman, türe özgü glikoprotein spermin baş kısmı üzerindeki tanıma moleküllerine bağlanır. Bu bağlanma, akrozomal reaksiyonu tetikler ve zona pellucidayı sindirerek bir giriş yolu açacak olan akrozomal enzimler salınır. Spermin baş kısmı, yumurtanın plazma zarına ulaştığı zaman, diğer proteinler onun yapışmasını ve yumurtanın plazma zarıyla kaynaşmasını kolaylaştırır.

Zona pellucidanın ve bu zarın sperm bağlama molekülleri sayesinde türe özgü tanıma mekanizmasının önemi, kültür kaplarındaki memeli yumurtaları ve spermler üzerinde yapılan deneylerle ortaya konmuştur. İnsan yumurtasının zona pellucidası soyulup hamster spermleriyle karşı karşıya bırakıldığında, döllenme gerçekleşmiş ve bir hamster-insan hibrit zigotu meydana gelmiştir. Hibrit zigot, ilk hücre bölünmesini atlatıp ayakta kalmamıştır; fakat deney, memeli türlerinde tanıma mekanizmasının zona pellucidada bulunduğunu göstermiştir.

**POLİSPERMİYİ ENGELLEME** Sperm ve yumurta plazma zarlarının kaynaşması ve spermin yumurtaya girişi, programlanmış olaylar dizisini başlatır. Sperm girişine karşı ilk cevap, **polispermiyi engellemektir** – yani, yumurtanın içerisine birden fazla spermin girişinin önlenmesi. Eğer yumurtaya birden fazla sperm girecek olursa, embriyonun hayatta kalması olası değildir.

Polispermiyi engelleme, deniz suyu içeren kültür kaplarında döllenmesi gerçekleştirilebilen denizkestanesi yumurtalarında, oldukça kapsamlı bir şekilde çalışılmıştır. Sperm zarının yumurta zarıyla temasının ardından saniyeler içerisinde sodyum iyonlarının içeriye akışı, yumurta hücresinin plazma zarının iki tarafındaki elektriksel yük farklılığını değiştirir. Bu *polispermiyi hızlı engelleme*, herhangi diğer bir spermin yumurtanın plazma zarı ile kaynaşmasını önler; fakat bu, geçici bir durumdur. Zar elektrik yükündeki bu değişiklik, sadece birkaç dakika içerisinde sonlanır; fakat bu süre, sperm girişine karşı yavaş engellemenin gelişimine izin verecek kadar yeterli bir zamandır.

*Polispermiyi yavaş engelleme*, vitellin zarfın spermin giremeyeceği fiziksel bir engele dönüştürülmesini kapsar. Döllenmeden önce, vitellin zarf, yumurta plazma zarına bağlanır. Plazma zarının hemen altında, *kortikal granüller* adı verilen kesecikler yer alır (bakınız Şekil 43.4); bu kesecikler enzimleri ve diğer proteinleri içerirler.

Tüm memeli hücreleri gibi, denizkestanesi yumurtası, endoplazmik retikulumu içerisinde kalsiyum iyonlarını içerir. Spermin yumurtaya girmesi, endoplazmik retikulumdan yumurtanın sitoplazmasına kalsiyum iyonlarının salınmasını uyarır. Sitosölde kalsiyum iyonlarındaki bu artış, yumurtanın kortikal granüllerinin plazma zarıyla kaynaşmasına ve onların içeriklerini salmasına yol açar. Kortikal granüllerin enzimleri, vitellin zarf ve plazma zarı arasındaki bağları kırar; ve kortikal granüllerden salınan diğer proteinler, onların arasındaki boşluğa suyu çeker. Sonuç olarak, vitellin zarf, *döllenme zarfı* oluşturmak üzere kabarır. Kortikal granül enzimleri, aynı zamanda, döllenme zarfı yüzeyindeki sperm bağlanma moleküllerini parçalar ve onun sertleşmesine yol açar; böylece, yumurta plazma zarıyla ilave spermlerin temas etmesi önlenir.

Memelilerde, sperm girişi, zar potansiyelinde hızlı bir değişikliğe yol açmaz; fakat, endoplazmik retikulumdan kalsiyum salınmasını tetikler. Denizkestanesinde olduğu gibi, artmış olan kalsiyum, kortikal granüllerin yumurta plazma zarıyla kaynaşmasına yol açar. Memeli yumurtasının etrafında döllenme zarfı oluşmaz; fakat, kortikal granül enzimleri, zona pellucidadaki sperm bağlanma moleküllerini parçalar. Sitosöldeki kalsiyum miktarındaki yükselme, aynı zamanda, yumurtaya mayoz bölünmeyi tamamlaması için işaret verir. Bu evre, ilk hücre bölünmesi için ayarlanır.

### Yumurta ve spermlerin bir araya getirilmesi

Biraz önce görmüş olduğumuz gibi, eşeyli üreme, haploid gametlerin üretilmesini (gametogenez) ve diploid bir zigot oluşturmak üzere bu gametlerin bir araya getirip birleştirilmesini (döllenme) ister. Yumurta bırakma ve çiftleşme davranışları, yumurta ve spermleri döllenmenin gerçekleşmesini sağlayabilecek kadar yakına getirir. Döllenme, vücut içerisinde ya da dış ortamda gerçekleşebilir.

**DIŞ DÖLLENME** Sucul ortamlarda, hayvanlar, gametlerini basitçe suya salarak onların bir araya gelmesini sağlayabilirler. Yumurta dökme adı verilen bu uygulama, **dış döllenmeyle** sonuçlanır. Birçok sucul hayvan, fazla hareketli değildir; fakat, onlar çok fazla sayıda gamet üretirler ve bu gametler salındıkları noktadan çok uzaklara gidebilirler. Örneğin bir dişi istiridye, yumurtlama döneminde milyonlarca yumurta salar ve erkek istiridyenin ürettiği sperm sayısı ise astronomiktir.

Ancak, bu sayı tek başına gametlerin karşılaşmasını garantilemez., Bir populasyondaki erkek ve dişi bireylerin üreme faaliyetleri, eş zamanlı olmalıdır; çünkü, salınan gametler, sınırlı bir ömür uzunluğuna sahiptir. Mevsimsel olarak üreyenler, gametlerinin üretilmesi ve salınmasında gün uzunluğunu, sıcaklıktaki değişiklikleri ve iklimdeki değişiklikleri kullanabilirler. Karşılıklı uyarı da önemlidir. Bir birey tarafından gametlerin suya salınması, diğerlerinin yumurtlamasını uyarabilir.

Döllenme dış ortamda gerçekleştiği zaman bile, davranış, gametlerin bir araya getirilmesinde önemli rol oynayabilir. Birçok tür, potansiyel eşleriyle bir araya gelebilmek ve gametlerini aynı zamanda uygun bir ortama salmak için çok büyük mesafeler kat eder. Somon balıkları, bir uç örnektir. Bu balıklar, akarsularda yumurtadan çıkar ve gelişirler; ve ondan sonra yıllarca kalacakları yer olan okyanusa göç ederler. Onlar geliştikleri zaman, üremek için yumurtadan çıkmış oldukları akarsuya geri dönmek üzere yüzlerce mil yolculuk yaparlar. Erkek ve dişiler, enerjilerinin büyük bir kısmını, üremeyi gerçekleştikleri akarsudaki uygun yere yüzerek ulaşmak için harcarlar; üreme alanında çift oluşturarak dere yatağındaki çakıllar arasında bir çukur hazırlarlar ve birlikte yumurta ve spermlerini bu çukura bırakırlar. Gametler, çakılların içerisine sürüklenince döllenme gerçekleşir.

**İÇ DÖLLENME** Karasal hayvanlar, gametlerini basit bir şekilde ortama salamaz. Spermler, sadece sıvı içerisinde hareket edebilir; hassas olan bu gametler havaya maruz kalacak olursa, kuruyacak ve ölecektir. Karasal hayvanlar, bu sorunu **iç döllenme** sayesinde ortadan kaldırmıştır; iç dölleneme, dişinin üreme kanalına spermlerin salınmasıdır. Bazı sucul hayvanlar da iç döllenmeyi kullanırlar; fakat iç döllenme, karasal hayvanlarda çok yaygındır.

Hayvanlar, iç döllenmeyle ilgili olarak şaşırtacak çeşitlilikte davranışsal ve anatomik adaptasyonlar geliştirmiştir. Yukarıda gördüğümüz gibi, gametogenez, *birincil eşey organları* olan gonadlarda gerçekleşir. Bir hayvanın üreme sisteminin ilave anatomik elemanlarının tümüne *yardımcı eşey organları* denir. Birçok türün erkek bireylerindeki çok belirgin yardımcı eşey organı, **penistir** ve erkek bireyin spermlerini dişinin **vajinasına**, yani dişinin üreme kanalının giriş kısmına, boşaltmasını sağlar. Yardımcı eşey organları, çeşitli bezleri, tübülleri, kanalları ve diğer yapıları içerir.

**Cinsel birleşme (kopulasyon)**, erkek ve dişinin yardımcı eşey organlarının fiziksel olarak birleşmesidir. İç döllenmede spermlerin nakledilesi, aynı zamanda dolaylı da olabilir. Birçok omurgasız hayvan türünün erkekleri (örneğin akarlar ve akrepler) ve az sayıda omurgalı türü (semenderler), *spermatoforları* –sperm paketlerini- çevrede biriktirir. Bu paketler, spermlerin kurumaktan korur. Bir dişi akar, potansiyel eşten gelen bir spermatofor ile karşılaştığı zaman, bacaklarını açarak spermatoforun üzerine oturur ve kendi abdomenindeki bir çift plakayı açar; böylece spermatoforun ucu, bu bireyin üreme kanalının içerisine girerek sperm girişine izin verir.

Erkek mürekkepbalıkları ve örümcekler, spermatofor transferinde daha aktif rol oynarlar. Erkek örümcek, küçük bir ağ üzerine sperm içeren bir damla salgılar; erkek daha sonra, pedipalpus üzerinde bulunan özel bir yapıyı, sperm içeren ağı toplamada ve onu dişinin genital açıklığına sokmada kullanır.

Erkek böceklerin çoğu, cinsel birleşme yaparak spermleri penis aracılığıyla dişinin vajinasına aktarır. Böceklerin **üreme organları (genitalia)** -yani dıştaki eşey organları- çoğunlukla, erkek ve dişinin üreme organlarının birbirine anahtar-kilit şeklinde uymasını garantiye almak için, türe özgü biçimlere sahiptir. Bu mekanizma, uzun süren sperm transferi sırasında, çiftleşen eşlerin eşey organlarının birbirine sıkı ve güvenli bir şekilde uymasını garantiler. Dişileri birden fazla erkekle çiftleşen bazı böcek türlerinde, erkeklerin penisi üzerinde, dişilerin üreme kanalından diğer erkeklerin bırakmış olduğu spermleri dışarıya atarak kendi spermlerinin onların yerini almasını sağlayan, ince ayrıntılı yapılar vardır.

## Bireysel bir hayvan hem erkek hem de dişi olarak işlev görebilir

Gametler, türlerin çoğunda, ya erkek ya da dişi bireyler tarafından üretilir. Erkek ve dişi bireyleri ayrı olan türler, **dioik** türler olarak isimlendirilir (Yunancada "iki evi olan" demek). Bununla birlikte, bazı türlerde, tek bir birey hem sperm ve hem de yumurta üretebilir. Böyle türler, **monoik** ("tek evi olan") ya da **hermafrodit** türler olarak isimlendirilir.

Hemen hemen omurgasız gruplarının hepsi, bazı hermafrodit türleri içermektedir. Toprak solucanı, *eşzamanlı hermafroditliğin* bir örneğidir; bu durumda birey, aynı anda hem erkek ve hem de dişidir. İki toprak solucanı çiftleştiği zaman, sperm alışverişi yaparlar; ve sonuç olarak her birinin yumurtaları döllenir (bakınız Şekil 32.13C). Bazı omurgalılarda *sıralı hermafroditlik* görülür; yani bir birey ömrünün farklı zamanlarında erkek ya da dişi olarak işlev görebilir. Bunun bir örneği, büyük denizşakayıkları içerisinde küçük gruplar halinde

*Amphiprion percula*



**43.6 Vücut Büyüklüğü Cinsiyeti Belirlediğinde** Anemon balıkları (palyaço balığı olarak da bilinir), tek bir denizşakayığı üzerinde yaklaşık bir düzineden oluşmuş gruplar şeklinde yaşarlar. Anemon balıklarının hepsi erkek olarak doğar; ve grup içerisinde en büyük olan birey, fonksiyonel dişi olur. Böylece, herhangi bir balık yaşamının farklı zamanlarında erkek ve dişi olarak işlev görebilir.

yaşayan anemon balığı ya da palyaço balığıdır (**Şekil 43.6**). Palyaço balıklarının hepsi, erkek olarak doğar. Grup içerisindeki en büyük balık, işlevsel olarak dişi olur. Eğer o balık grup içerisinden kaldırılacak olursa, ardından gelen en büyük erkek, dişi olur. Aynı zamanda, grupta yer alan ikinci en büyük anemon balığı, üreme durumunda olan yegane erkektir.

Hermafroditliğin evrimsel olarak avantajı nedir? Parazitik bağırsak şeritleri gibi eşzamanlı hermafrodit olan bazı türlerin, potansiyel eşleriyle karşılaşma olasılığı düşüktür – çünkü o, konakta yaşayan tek bir bağırsak şeridi olabilir. Bağırsak şeritleri, kendi yumurtalarını dölleyebilmelerine karşın, eş zamanlı hermafrodit olan çoğu tür, başka bir bireyle çiftleşmelidir; fakat, populasyonun her üyesi hem erkek ve hem de dişi olduğundan mümkün olan bir eşle karşılaşma olasılığı, tam anlamıyla monoik olan türlerde iki kat olacaktır. Bazı sıralı hermafroditlikte, tüm yavrular aynı anda ya erkektir ya da dişidir; böylece soy içi üremenin meydana gelme sıklığı indirgenmiştir.

## Omurgalı üreme sistemlerinin evrimi karasal ortama geçişle paralellik gösterir

En ilk omurgalılar, sucul ortamlarda evrimleşmiştir. Bu ilkin omurgalıların en yakın akrabaları, günümüzde yaşayan balıklardır. Onlar, büyük ölçüde sucul hayvanlar olarak kalmıştır ve büyük çoğunluğu dış döllenme yaparlar. Bu balıkların en ilkelleri olan çenesiz balıklar, gametlerini basit bir şekilde

ortama salarlar. Bununla birlikte çoğu balık, gamet salma döneminde erkek ve dişileri coğrafik anlamada birbirine yakınlaştıran çiftleşme davranışları sergiler. Köpekbalıkları ve vatozlarda yüzgeçler, erkek ve dişinin bir arada tutulmasını sağlayan uzva (klasper) dönüşmüştür; böylece spermlerin, dişinin üreme kanalına doğrudan nakledilmesi gerçekleştirilebilmektedir.

Amfibiler, karasal ortamlarda yaşayan ilk omurgalılardır. Onlar, günümüzdeki çoğu amfibinin yaptığı gibi, üremek için suya dönmek suretiyle karasal ortamdaki sorunun üstesinden gelirler.

Sürüngenler, karasal ortamdaki üreme sorununu çözen ilk omurgalı grubudur. Onların çözümü, kuşlarla da paylaşılan **amniyotik yumurtadır** (bakınız Kısım 33.4). Bir tavuğun yumurtası, amniyotik yumurtanın iyi bir örneğidir. Bu yumurta, embriyonun gelişmesi için besin (vitellus) ve su içerir. Sert bir kabuk, embriyoyu koruyup su kaybını engellerken oksijenin yumurtanın içerisine ve karbon dioksitin de yumurtadan dışarıya difüzyonuna izin verir (**Şekil 43.7A**). Yumurta kabuğu, döllenme için açıkça sorun yaratır. Sperm, yumurtanın kabuğunu delip geçemez; onun için, spermler kabuk oluşmadan önce yumurtaya ulaşmalıdır. Bundan dolayı, iç döllenme ve yardımcı üreme organlarının evrimleşmesi, amniyotik yumurtanın evrimi için gereklidir.

Erkek yılanlar ve kertenkeleler, çift olan *hemipenise* sahiptir; bunlar, kan ile doldurulur ve böylece erkeğin vücudundan dışarıya doğru çıkartılır. Bir seferde, sadece tek bir hemipenis, dişinin üreme kanalına sokulur. Onun ekseriyetle kabartılı ya da dikenli olan ucu, yüzeyindeki oluktan aşağıya doğru sperm nakledilirken, güvenli bir tutuşu sağlar. Çiftleşme tamamlandığında, retraktor kaslar, hemipenisi geriye erkeğin vücudu içerisine çeker. Evrimsel olarak eski olan bazı kuş türleri, spermleri bir oluk boyunca dişinin üreme kanalına yönlendiren dikleşebilen (erektil) penise sahiptir. Ancak, evrimsel olarak daha yakın kökene sahip olan kuşların dikleşebilen penisi yoktur; bunun yerine, erkek ve dişi, basit bir şekilde genital açıklıklarını sıkıca birbirine yaklaştırarak sperm naklini gerçekleştirir. Bu, ekseriyetle, erkek bireyin dişinin sırtına binmesini gerektirir (**Şekil 43.7B**).

Memelilerin hepsi, iç döllenme yapar; ve gelişen embriyo, yumurtlayan memelilerin dışındakilerde bir süre dişinin üreme kanalı içerisinde alıkonur. Yumurtlayan memeliler (monotrematlar; bakınız Şekil 33.24), yumurta koyarlar. Diğer memeliler (*plasentalılar, therian*), yavrularının doğum zamanındaki gelişim evresiyle ilgili olarak aşırı derecede değişiklik gösterir.

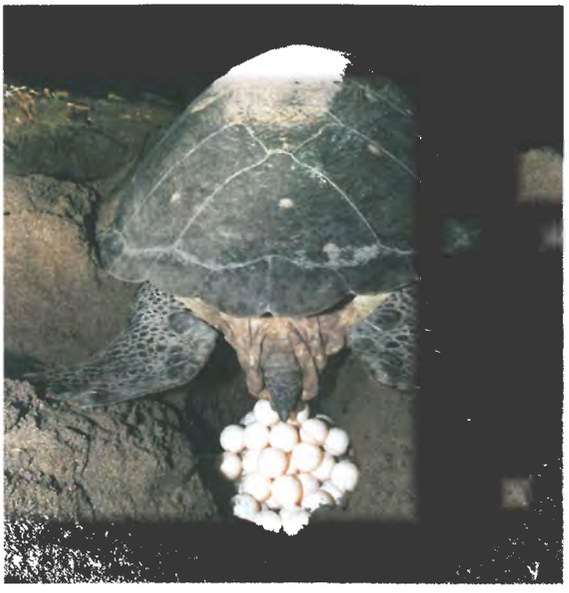
### İç döllenme görülen hayvanlar embriyonun geliştiği yerle ayırt edilirler

Hayvanlarda, embriyonun bakımı ve beslenmesinin iki tarzı ortaya çıkmıştır: *oviparity* (yumurta koyma) ve *viviparity* (canlı taşıma).

**Ovipar** hayvanlar, çevreye yumurtalarını bırakır; ve onların embriyoları ana vücudunun dışında gelişir. Böcekler, sürüngenler ve kuşlar gibi ovipar olan karasal hayvanlar, suya geçirgen olmayan zarlar ya da kabuk sayesinde yumurtalarını kurumaktan korurlar. Yumurtalarda embriyonun ihtiyaçlarını karşılayan bol miktarda besin depolanmış olduğundan, oviparity mümkündür. Bazı ovipar hayvanlarda, yumurtalarını korumayla ilgili çeşitli ebeveyn davranışları sergilenir; fakat embriyolar, yumurtalar açılıncaya kadar, tamamıyla yumurtada depolanmış olan besin maddelerine bağımlıdırlar.

**Vivipar** hayvanlarda embriyo, erken gelişim evreleri boyunca ananın vücudu içerisinde alıkonur. Timsahlar, kaplumbağalar ve kuşlar dışındaki (hatta bazı köpekbalıkları döllenmiş yumurtaları vücutlarında alıkoyarlar ve doğumla serbest yaşayan yavrular verirler) tüm omurgalılarda viviparitinin örneklerine rastlanmasına karşın, memelilerde ve diğer türlerdeki viviparity arasında bir büyük farklılık vardır.

Yumurtlayan memeliler dışındaki tüm memeliler, vivipardır; ve dişi üreme kanalının özelleşmiş bir kısmı olan **uterus** ya da *rahim*e sahiptirler. Uterus, embriyoyu tutar ve **plasentayı** oluşturmak üzere embriyo ile etkileşime girer; plasenta, ananın ve embriyonun kanı arasında atıkların ve besin maddelerinin alışverişini sağlar. Memeli olmayan çok az sayıda türde, embriyo ve ana arasında böyle bir bağlantı gelişmiştir.



(A) *Chelonia mydas*



(B) *Merops apiaster*

**43.7 Kabuklu Yumurta** Kabuklu yumurta, sürüngenlerin ve kuşların karasal ortamda çoğalmalarına izin veren çok büyük bir evrimsel adımdır. (A) Bir dişi yeşil deniz kaplumbağası, yumurtalarını kum içerisine bırakır. (B) Kabuklu yumurtaların, kabuk oluşmadan önce spermle karşılaşması gerekir. Böylece karasal hayvanlar, bu Avrupa arı kuşlarının yaptığı gibi iç döllenme yapmak zorundadır.

Memeli olmayan ancak vivipar olan *Thamnophis* cinsine ait olan yılanlar ve çok iyi bilinen akvaryum balıkları olan lebistesler gibi birçok hayvan türünde, döllenmiş olan yumurtalar, açılıncaya kadar ananın vücudunda alıkonur. Bu embriyolar besinlerini, hala yumurtada depolanmış olan besinlerden sağlamaktadır; onun için bu üreme adaptasyonuna **ovoviviparit**i adı verilir.

## 43.2 ÖZET

**Eşeyli üreme, gametogenezi, çiftleşmeyi ve döllenmeyi kapsar. Döllenme vücut dışarısında ya da içerisinde olabilir ve doğru türden gelen sadece tek bir spermin yumurtaya girmesini garantileyen mekanizmalar gerektirir.**

- Bir denizkestanesi sperminin, yumurtaya girme basamaklarını tanımlayınız. **Bakınız Şekil 43.4**
- Polisperminin nasıl önlendiğini ve bunu yapmanın niçin çok önemli olduğunu açıklayınız. **Bakınız s. 906 ve Şekil 43.4**
- Hangi üreme adaptasyonları, karasal ortamda yaşamı olası kılmıştır? **Bakınız s. 908**

Artık, gametogenezin ve döllenmenin genel yönlerini incelemiş ve çiftleşme sistemlerindeki büyük çeşitliliği kısaca tartışmış durumdayız; bundan sonra insan üreme sistemini ayrıntılı olarak ele alacağız.

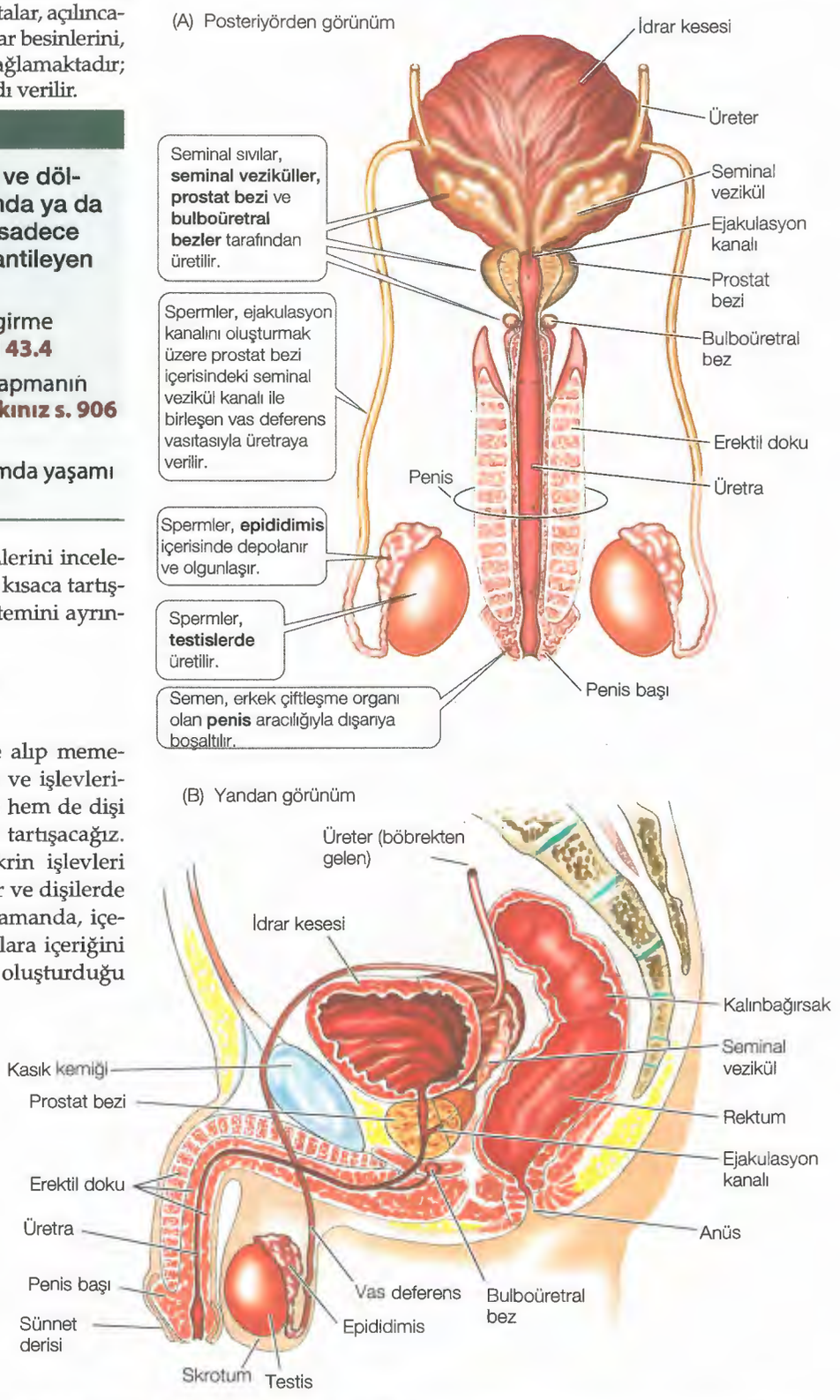
# 43.3 İnsanın Erkek ve Dişi Üreme Sistemleri Nasıl Çalışır?

Bu bölümde, en önemli örnek olarak insanı ele alıp memelilerdeki dişi ve erkek üreme sistemlerinin yapı ve işlevlerini tanımlayacağız. Aynı zamanda, hem erkek ve hem de dişi üreme sistemlerinin hormonal düzenlenmesini tartışacağız. Bizim tartışmamız, gametleri üreten ve endokrin işlevleri olan birincil eşey organlarını (erkeklerde testisler ve dişilerde ovaryumlar) kapsamaktadır. Bu tartışma aynı zamanda, içerisinden gametlerin geçtiği kanalların, bu kanallara içeriğini boşaltan çeşitli bezlerin ve dış genital organların oluşturduğu yardımcı eşey organlarını da içermektedir. Biz, üremeyle doğrudan ilgisi olmasa da *ikincil eşey karakterlerini* de tartışacağız; bu karakterler, erkek ve dişinin dış görünümündeki büyük farklılıktan sorumludur ve çiftleşmede önemlidir.

### Erkek eşey organları semeni üretir ve iletir

**Semen**, erkek üreme sisteminin ürünüdür. Semen, spermlerin yanı sıra, spermleri destekleyen ve döllenmeyi kolaylaştıran moleküllerin ve sıvıların oluşturduğu kompleks bir karışımı içerir. Spermler, hacimsel olarak semenin %5'inden daha az bir kısmını oluşturur.

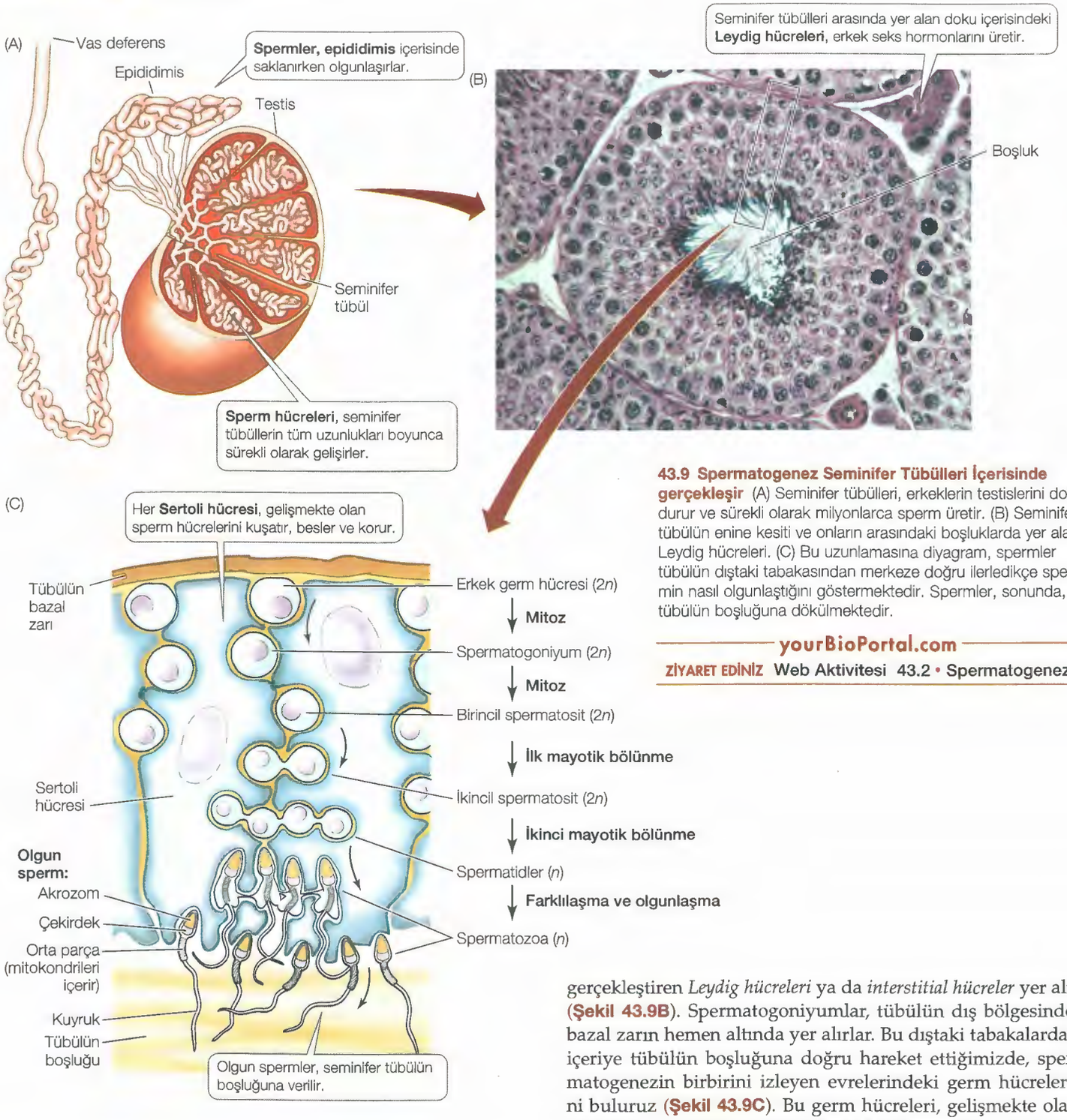
Erkek üreme organları, **Şekil 43.8**'de gösterilmiştir. Spermler, erkekteki bir çift gonad olan testislerde üretilir. Memelilerin çoğunun testisleri, vücut boşluğu dışında yer alan **skrotum** adı verilen deriden oluşmuş bir kese içerisinde konumlanmıştır.




**43.8 İnsanda Erkek Bireyin Üreme Kanalı** Erkek üreme organları, posteriyörden (A) ve yan taraftan (B) görünmektedir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 43.1 • İnsan Erkek Üreme Sistemi**




**43.9 Spermatogenez Seminifer Tübülleri İçerisinde gerçekleşir** (A) Seminifer tübülleri, erkeklerin testislerini doldurur ve sürekli olarak milyonlarca sperm üretir. (B) Seminifer tübülün enine kesiti ve onların arasındaki boşluklarda yer alan Leydig hücreleri. (C) Bu uzunlamasına diyagram, spermler tübülün dıştaki tabakasından merkeze doğru ilerledikçe spermin nasıl olgunlaştığını göstermektedir. Spermler, sonunda, tübülün boşluğuna dökülmektedir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 43.2 • Spermatogenez**

Testisler, neden vücut boşluğu dışında konumlanmıştır? Çoğu memelide spermatogenez için ideal sıcaklık, normal vücut sıcaklığından biraz daha düşüktür. Skrotum, testisleri ideal sıcaklıkta muhafaza eder. Skrotumdaki kaslar, soğuk ortamlarda kasılır ve testisleri sıcak olan vücuda daha yakınlaştırır; sıcak ortamlarda ise kaslar gevşer ve testisler askıda olmak suretiyle vücuttan daha uzakta tutulurlar.

Spermatogenez, her bir testis içerisinde sıkıca sarılmış olarak yer alan **seminifer tübülleri** içerisinde gerçekleşir (**Şekil 43.9A**). Seminifer tübüllerinin arasında, testosteron üretimini gerçekleştiren *Leydig hücreleri* ya da *interstitial hücreler* yer alır (**Şekil 43.9B**). Spermatogoniyumlar, tübülün dış bölgesinde, bazal zarın hemen altında yer alırlar. Bu dıştaki tabakalardan içeriye tübülün boşluğuna doğru hareket ettiğimizde, spermatogenezin birbirini izleyen evrelerindeki germ hücrelerini buluruz (**Şekil 43.9C**). Bu germ hücreleri, gelişmekte olan spermler için besin sağlayan **Sertoli hücreleriyle** yakın ilişki içerisindedir.

İkinci mayotik bölünme tamamlandığında, her bir birincil spermatosit dört tane spermatid verir (bakınız Şekil 43.3A); bunlar seminifer tübülün boşluğuna doğru göç etmeye devam ettiklerinde sperm hücrelerine (spermatozoa) gelişirler. Çekirdek, yoğun hale gelir ve çevredeki sitoplazma kaybedilir. Bir kamçı ya da sperm kuyruğu, gelişir. Kuyruğun hareketi için enerji sağlayacak olan mitokondriler, baş ve kuyruk arasındaki orta parça içerisinde yoğunlaşırlar. Spermin baş kısmı içerisinde çekirdeğin yukarısında bir akrozom oluşur. Olgunlaşmamış spermler, seminifer tübülünün boşluğuna verilir.

Spermler, seminifer tübüllerden **epididimis** içerisine doğru hareket ederler (bakınız Şekil 43.8); orada olgunlaşırlar ve hareketlilik kazanırlar. Epididimis, **vas deferens** (çoğulu *vasa deferentia*) ve **boşaltım kanalı** aracılığı ile **üretra**ya bağlanır. Üretra, idrar kesesinden çıkar, penis içerisinde devam eder ve penisin ucundaki delikle vücut dışına açılır. Üretra, boşaltım ve üreme sistemlerinin ortak nihai kanalı olarak hizmet eder. Semeni oluşturan sperm dışındaki elemanlar, birkaç yardımcı bezden gelmektedir. Semenin hacminin yaklaşık olarak yüzde 60'ı bir çift **seminal vezikülden** salgılanır; seminal vezikül içeriklerini, üretra ile vas deferens henüz birleşmeden önce vas deferens içerisine boşaltırlar. Seminal sıvı, mukus ve fibrinojen içerdiğinden kıvamlıdır; fibrinojen aynı zamanda kanda bulunan bir protein olup kan pıhtısını oluşturmak üzere polimerize olabilir. Seminal sıvı, sperm için enerji kaynağı olan bir monosakkarit olan fruktozu da içerir.

**Prostat bezi**, üretrayı sarar ve salgıladığı salgı hacim olarak semenin yaklaşık olarak yüzde 30'unu oluşturur. Prostat sıvısı, alkali özelliktedir; onun için erkek ve dişi üreme kanallarındaki asitliği nötralize ederek bu ortamları spermler için daha uygun hale getirir. Prostat, aynı zamanda, seminal vezikülden gelen fibrinojeni etkileyerek semenin jelimsi bir kütle haline dönüşmesine neden olan pıhtılaştırıcı enzim salgılar; böylece bu jelimsi sıvının, dişi üreme kanalının yukarı bölgelerine doğru itilmesi ve bu kısımlarda alıkonması kolaylaşır. Prostat sıvısındaki başka bir enzim, profibrinolizindir. Bu enzim, salgılandığında inaktiftir; fakat dişi üreme kanalına girdikten kısa bir süre sonra aktifleştirilir. Aktif olan fibrinolizin, pıhtılaşmış semeni çözerek spermlerin ortamda serbest kalmasını sağlar.

**Bulboüretral bezler**, üretra içerisindeki asitliği nötralize etmeye yardım eden alkali özellik gösteren az miktarda sümüksü (mukoid) sıvı salgılar; bu sıvı, üretrayı kayganlaştırarak cinsel ilişki zirveye ulaştığı zaman semenin geçişini kolaylaştırır. Bulboüretral bezlerin salgıları, seks hareketlerinin zirveye çıkmasından önce salgılanır ve seksüel aktiviteden önce rezidüel spermleri taşıyabilir. Onun için, zirveye ulaşmadan önce penis vajinadan geri çekilse bile (*coitus interruptus* olarak bilinen ve etkili olmayan doğum kontrol yöntemi), bayanın hamile kalması olasıdır.

Penis ve skrotum, erkek genitaliyadır. Penisin şaftı, normal deri ile örtülüdür; fakat, **glans penis** adı verilen oldukça hassas olan uç kısmı, özellikle seksüel uyarılara cevap vermesi için daha ince ve daha duyarlı deri ile örtülüdür. *Sünnet* derisi adı verilen bir deri kıvrımı, insan penisinin baş kısmını örter. *Sünnet* olarak bilinen bir işlemle, sünnet derisi kısmı ortadan kaldırılır.

Seksüel uyarı, sinir sisteminde cevap oluşumunu tetikleyerek penisin **ereksiyonuna** neden olur. Sinir uçları, gaz şeklinde bir nörotransmitter madde olan nitrik oksidi (NO), penise giden kan damarlarının içerisine salar. NO, ikinci messenger cGMP'nin üretilmesini uyarır; cGMP, bu damarların genişlemesine yol açar (bakınız Şekil 7.17). Kan akışındaki artış, penisin uzunluğu boyunca yerleşmiş olan sertleşebilme özelliğindeki süngerimsi dokunun içerisine kan dolmasıyla ve şaftın şişmesiyle sonuçlanır. Bu kan dolu boşlukların genişlemesi, normal olarak kanı penisten götüren damarlar üzerine baskı yapar. Sonuç olarak sertleşebilen doku, gittikçe daha fazla kanla dolar. Penis, sertleşir ve dikleşebilir; böylece, vajina içerisine sokulması kolaylaşır. İnsan dışındaki memelilerin birçok türünde, penislerinin içerisinde kemik bulunur; fakat bu türler, cinsel birleşme için yine de sertleşebilen dokuya bağımlıdırlar.

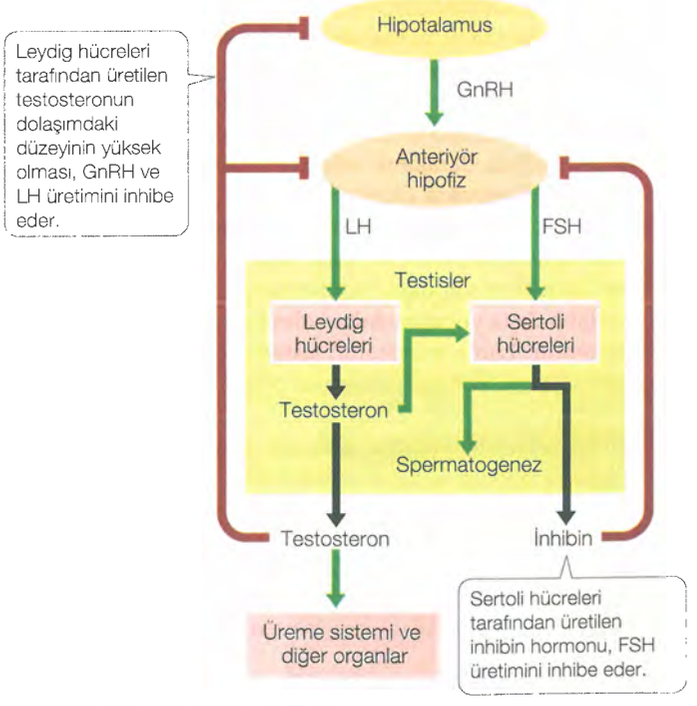
Cinsel birleşmenin zirve evresinde, vas deferensler ve üretra yoluyla yaklaşık 2-6 mililitre semen iki adımda dışarıya verilir; bunlar, emisyon ve ejakülasyondur. **Emisyon** sırasında semen, vas deferensler ve yardımcı bezlerdeki düz kasların ritmik kasılmaları sayesinde, penisin kaidesinde üretranın içerisine verilir. **Ejakülasyona (cinsel boşalma)**, penisin kaidesinde yer alıp üretrayı saran diğer kasların kasılması yol açar. Bu kasılmalar, jelimsi semenin üretra yoluyla penisten dışarıya çıkması için zorlar. Cinsel boşalmanın kas kasılmalarına, **orgazm** olarak bilinen yoğun bir zevk alma duygusu eşlik eder. Bu olaya, aynı zamanda geçici olarak kalp atışında, kan basıncında, nefes alıp-vermede ve vücuttaki iskelet kaslarının kasılmalarındaki artışlar eşlik eder.

Cinsel boşalmadan sonra, NO salınmasının azalması ve enzimlerin cGMP'yi parçalaması, penise kan götüren damarların kasılmasına yol açar. Sertleşebilen dokudaki kan basıncının düşmesi, penisten kan götüren damarlar üzerindeki baskıyı kaldırır ve ereksiyon azalır.

*Cinsel ereksiyon sorunu* (*ED*) ya da *iktidarsızlık* (*empotens*), ereksiyonu gerçekleştirememe ya da sürdürememe durumudur. Bu durum, kalp-damar hastalıklarının da aralarında yer aldığı farklı nedenlerden dolayı ortaya çıkabilir. İktidarsızlığı tedavi etmede kullanılan ilaçlar, cGMP'nin yıkılmasını inhibe ederek etki gösterebilir; böylece, peniste salınmış olan NO'nun etkisi artırılmak suretiyle ereksiyonun meydana getirilmesi ve sürdürülmesi sağlanır.

## Erkek cinsel fonksiyonu hormonlar tarafından kontrol edilir

Spermatogenez ve erkek ikincil cinsiyet karakterlerinin (yüzdeki kıllar ve kalın ses gibi) korunması, testislerin Leydig hücreleri tarafından üretilen testosterona bağlıdır. Kısım 41.3'de tanımlandığı gibi, ergenlikte testosteron üretimindeki artış, hipotalamus tarafından gonadotropin-salgılatıcı hormonun (GnRH) salınmasında artışın olmasından kaynaklanmaktadır; GnRH, anteriyör hipofizdeki hücreleri, daha fazla miktarda




**43.10 Erkek Üreme Hormonları** Erkek üreme sistemi, hipotalamus ve anteriyör hipofiz tarafından hormonal kontrol altındadır. Kırmızı çizgiler, inhibisyonu; yeşil çizgiler, uyarılmayı belirtmektedir.

lüteinize edici hormon (LH) ve folikül uyarıcı hormon (FSH) salgılamaları için uyarır (**Şekil 43.10**). Yüksek LH düzeyi, testosteron üretimini ve salınımını artırması için Leydig hücrelerini uyarır. Testosteron, anteriyör hipofiz ve hipotalamus üzerine negatif geribildirim uygular. Ergenlik döneminde, testosterondan gelen negatif geribildirime karşı hipotalamusun duyarlılığı azalır ve dolaşımdaki testosteron düzeyi artar.

Ergenleşmekte olan erkek çocuklarda artış gösteren testosteron, kasıktaki ve yüzdeki kılların gelişmesini, sesin kalınlaşmasını, genital organların büyümesine ve büyüme hızının artmasına neden olur. Testosteron, aynı zamanda, kas kütlesinin artışını ve testislerin olgunlaşmasını teşvik eder. Ergenlikten sonra sürekli olarak testosteron üretilmesi, ikincil cinsiyet karakterlerinin korunması ve sperm üretimi için gereklidir.

Spermatogenez, FSH ve testosteronun seminifer tübüllerindeki Sertoli hücreleri üzerindeki etkisiyle kontrol edilir. Sertoli hücreleri, aynı zamanda, *inhibin* adı verilen hormonu da üretir; bu hormon, FSH üretip salgılayan anteriyör hipofiz hücreleri üzerine, negatif geribildirim uygular.

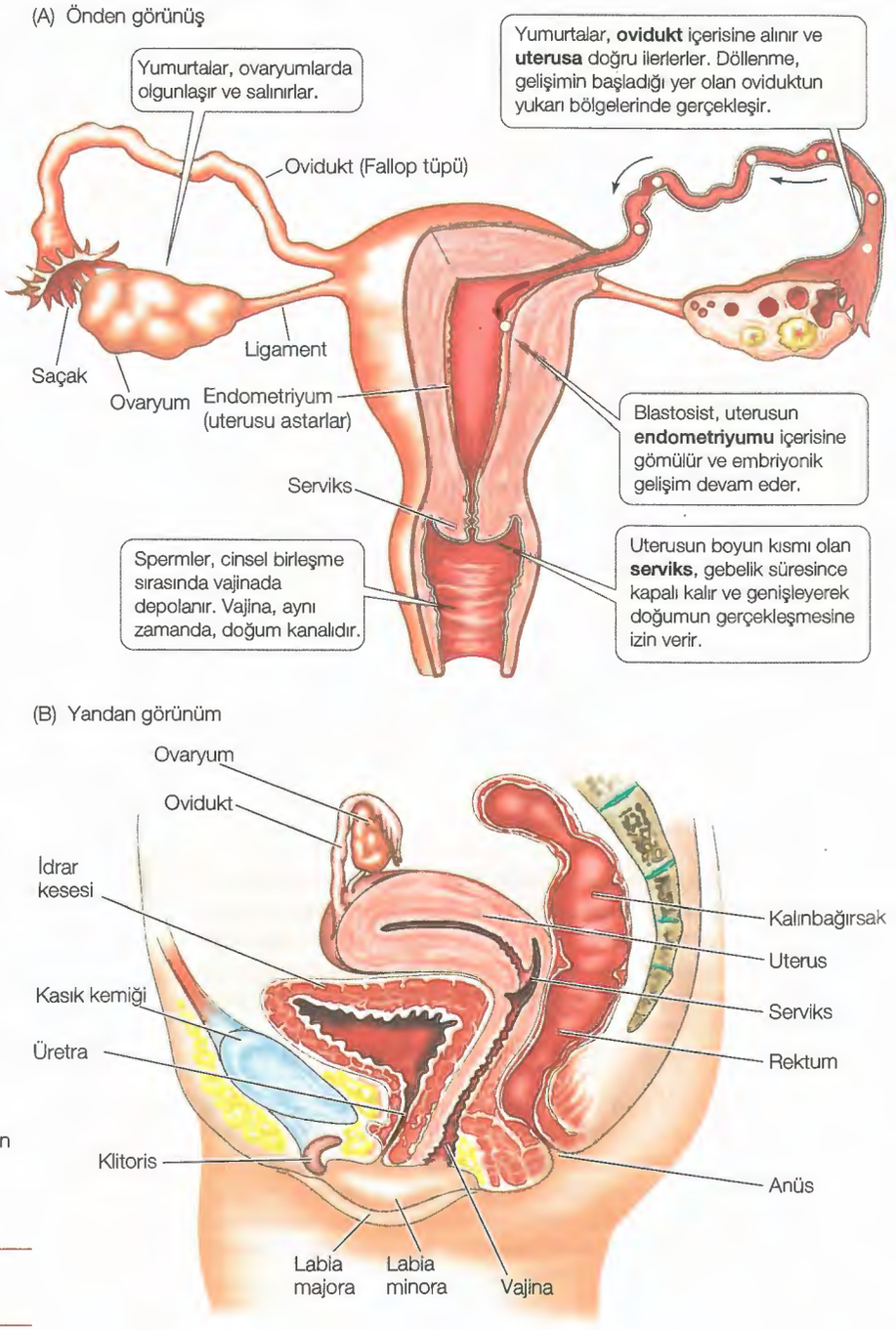
## Dişi eşey organları yumurta üretir, sperm kabul eder ve embriyoyu besler

Bir memeli yumurtası olgunlaştığında, ovaryumdan doğrudan vücut boşluğuna salınır. Fakat yumurta, çok uzağa gitmez. Ovaryumlar, **oviduktların** (aynı zamanda *Fallop* tüpleri olarak bilinirler) dalgalanan saçaklı ağız kısmına çok yakındır. *Fimbria* adı verilen saçaklar, salınmış olan yumurtayı, döllenmenin gerçekleşeceği oviduktun içerisine çeker (**Şekil 43.11**). Yumurtanın döllenip döllenmesine bakılmaksızın, oviduktu astarlayan siller, yumurtayı yavaş yavaş uterusa doğru iter; insandaki uterus, baş aşağı duran armut biçiminde kaslı ve kalın duvarlı bir boşluktur. Eğer yumurta döllenirse, embriyo uterus içerisinde gelişir. Uterus, aşağıda daralarak vajinaya açılan dar bir bölgeyi, yani **serviksi**, oluşturur.

İnsanda, içinden idrarın geçtiği üretranın ve vajinanın ağız kısımlarını iki grup deri kıvrımı çevreler. Daha içte yer alan ince kıvrımlar, *labia minora*; daha dışta yer alan daha kalın kıvrımlar *labia majora*dır. Labia minoranın anteriyör ucu, *klitoristir*; klitoris, penisle gelişimsel olarak aynı orijine sahip olan sertleşebilir özellikte küçük bir ampul şeklinde yapıdır. Klitoris, oldukça duyarlıdır ve seksüel cevapta önemli rol oynar. Labia minora ve klitoris, seksüel uyarılara cevapta kanla dolar.

Çocukların vajinasının dışarıya açılan deliği, genellikle (ancak her zaman değil), *kızlık zarı* (*hymen*) adı verilen ince bir zarla kısmen kapatılmıştır. Kızlık zarı, ağır fiziksel aktiviteyle ya da ilk cinsel ilişki sırasında yırtılabilir; bu zar, bazen ilk ilişkiyi zorlaştırabilir ya da ilk ilişkide bayan için ağrı verici olabilir.

Yumurtayı döllemek için, vajina içerisine boşaltılan spermler, yüzerler ve dişinin üreme kanalının kasılmalarıyla sırasıyla servikal açıklık, uterus ve ovidukta doğru sevk edilirler. Yumurta (gerçekte ikincil oosit), oviduktun üst bölgesinde döllenir. Döllenme, ikinci mayotik bölünmenin tamamlanmasını uyarır; bundan sonra, spermin ve yumurtanın haploid çekirdekleri, diploid zigot çekirdeğini meydana getirmek üzere kaynaşabilir.




**43.11 İnsanda Dişi Üreme Sistemi** Dişi üreme sisteminin organları önden (A) ve yandan (B) görünmektedir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 43.3 • İnsan Dişi Üreme Sistemi**

Zigot, oviduktun içerisindeyken bir **blastosist** oluşturmak üzere ilk birkaç hücre bölünmesi geçirir. Blastosist, ovidukt boyunca aşağıya doğru hareket ederek uterusa ulaşır; orada kendisini uterusun **endometriyum** adı verilen epitel astarına tuttu-rur. Tutunma gerçekleşince, blastosist endometriyumu oyarak içerisine gömülür – bu işleme *implantasyon* adı verilir- ve Bölüm 44'de göreceğimiz gibi, plasentayı oluşturmak üzere endometriyumla etkileşime girer. Plasenta, embriyoyu besler ve hamileliğin devam etmesine yardım eden hormonları üretir.

Ovaryumda bir yumurta olgunlaştığında, endometriyum kalınlaşır. Eğer herhangi bir blastosist uterusa ulaşmazsa, endometriyum geriler ya da değiştirilir. Böylece dişi üreme döngüsü, aslında, birbiriyle bağlantılı iki döngüden oluşur: yumurtaları ve hormonları üreten *ovaryum döngüsü* ve blastosistin varışı için endometriyumu hazırlayan *uterus döngüsü* ya da *menstrual döngü*.

## Ovaryum döngüsü olgun yumurta üretir

**Ovaryum döngüsü**, bayanlarda yaklaşık 28 gündür; fakat bireyler arasında önemli ölçüde değişir. Her döngünün ilk yarısı boyunca, en azından bir tane birincil oosit, olgunlaşarak ikincil oosite (yumurta) gelişir ve ovaryumdan dışarıya verilir (*ovulasyon*). Döngünün ikinci yarısı boyunca, olgunlaşan oositle birlikte ovaryumda bulunan hücreler, endokrin fonksiyonları geliştirirler ve eğer yumurta döllenmezse o zaman gerilerler. Bu olayların ilerleyişi, **Şekil 43.12A**'da grafiksel olarak gösterilmiştir.

Henüz yeni doğmuş olan bir kız bebek, her bir ovaryumunda yaklaşık olarak bir milyon birincil oosite sahiptir. Bu kız çocuğu ergenliğe ulaştığında, sadece 200.000 birincil oosite sahip olacaktır; diğerleri bozulmuştur. Bayanın fertil olduğu yıllar boyunca, onun ovaryumları, yaklaşık 450 ovaryum döngüsü geçirir. Her bir döngü sırasında, birkaç oosit olgunlaşmaya başlar; fakat, genellikle sadece bir tanesi tamamen olgunlaşır ve salınır; diğerleri dejenere olur. Bir bayan, 50 yaş civarında **menopoza** girer –fertilitenin sonu- ve her bir ovaryumunda ya çok az sayıda oosite sahiptir ya da oosit kalmamıştır.

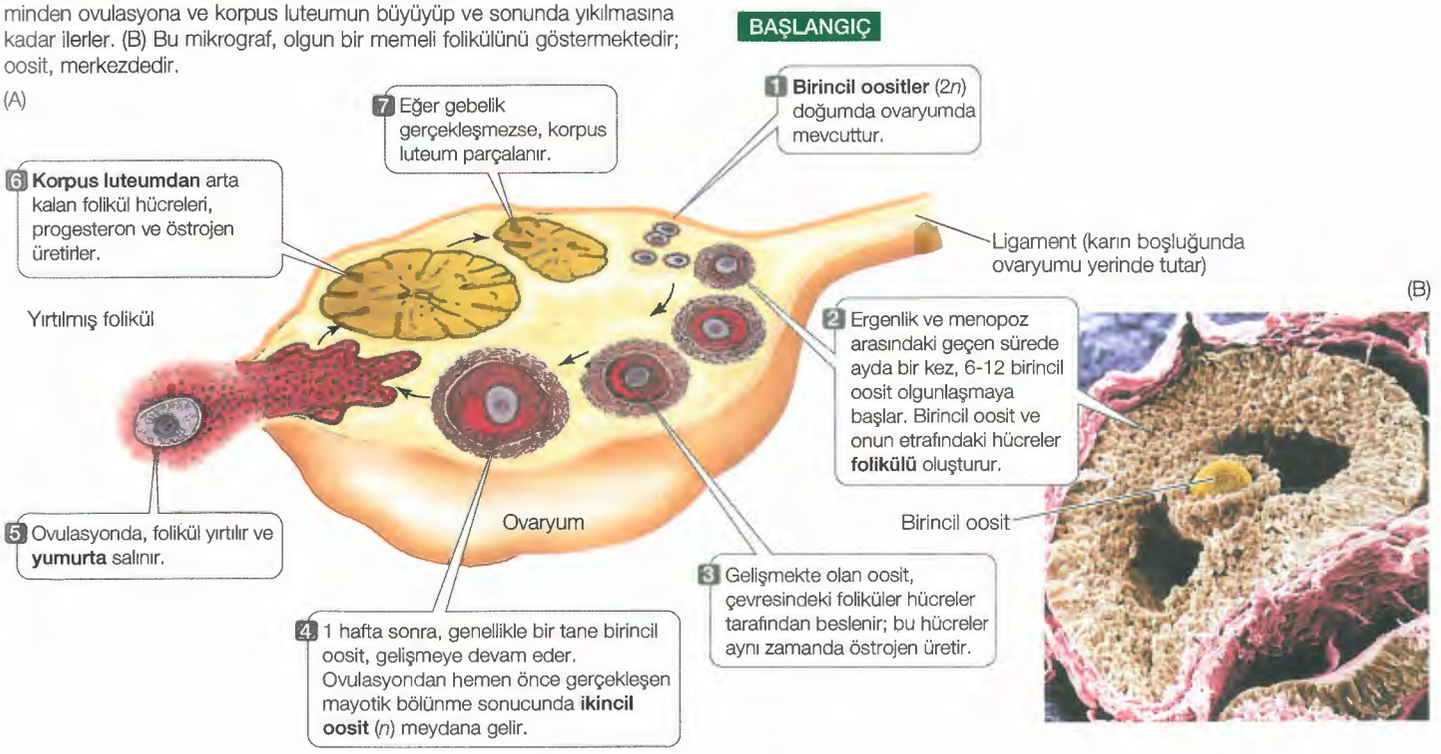
Ovaryumdaki her bir birincil oosit, ovaryum hücrelerinden oluşmuş bir tabakayla çevrilidir. Bir oosit ve onun etrafındaki hücreler, ovaryumun işlevsel birimi olan **folikülü** oluşturur (**Şekil 43.12B**). Ergenlik ve menopoz arasında, her ay 6-12 folikül olgunlaşmaya başlar. Her bir foliküldeki oosit büyür ve çevresindeki folikül hücreleri bölünerek çoğalır. Yaklaşık bir hafta sonra, bir folikül diğerlerinden daha büyüktür ve büyümeye devam eder; diğerlerinin gelişimi ise durur. Büyümüş olan foliküldeki folikül hücreleri, gelişmekte olan yumurtaya besin maddelerini, büyüme faktörlerini ve hormonal uyarıları sağlayarak onu büyütür.

İnsanda, 2 haftalık foliküler büyümenin ardından **ovulasyon** gerçekleşir: folikül yırtılır ve yumurta salınır. Ovulasyonu takiben, ovaryumda kalan folikül hücreleri bölünerek çoğalmaya devam ederek yaklaşık misket büyüklüğünde bir endokrin doku kütlesi oluşturur. Bu yapı, *corpus luteum*dur (çoğulu *corpora lutea*). Korpus luteum, yaklaşık 2 haftalık bir süre östrojen ve progesteron üreterek endokrin bez olarak işlev görür. Eğer blastosist endometriyuma gömülmeyecek olursa, o zaman dejenere olur.

## Uterus döngüsü, döllenmiş yumurta için ortamı hazırlar

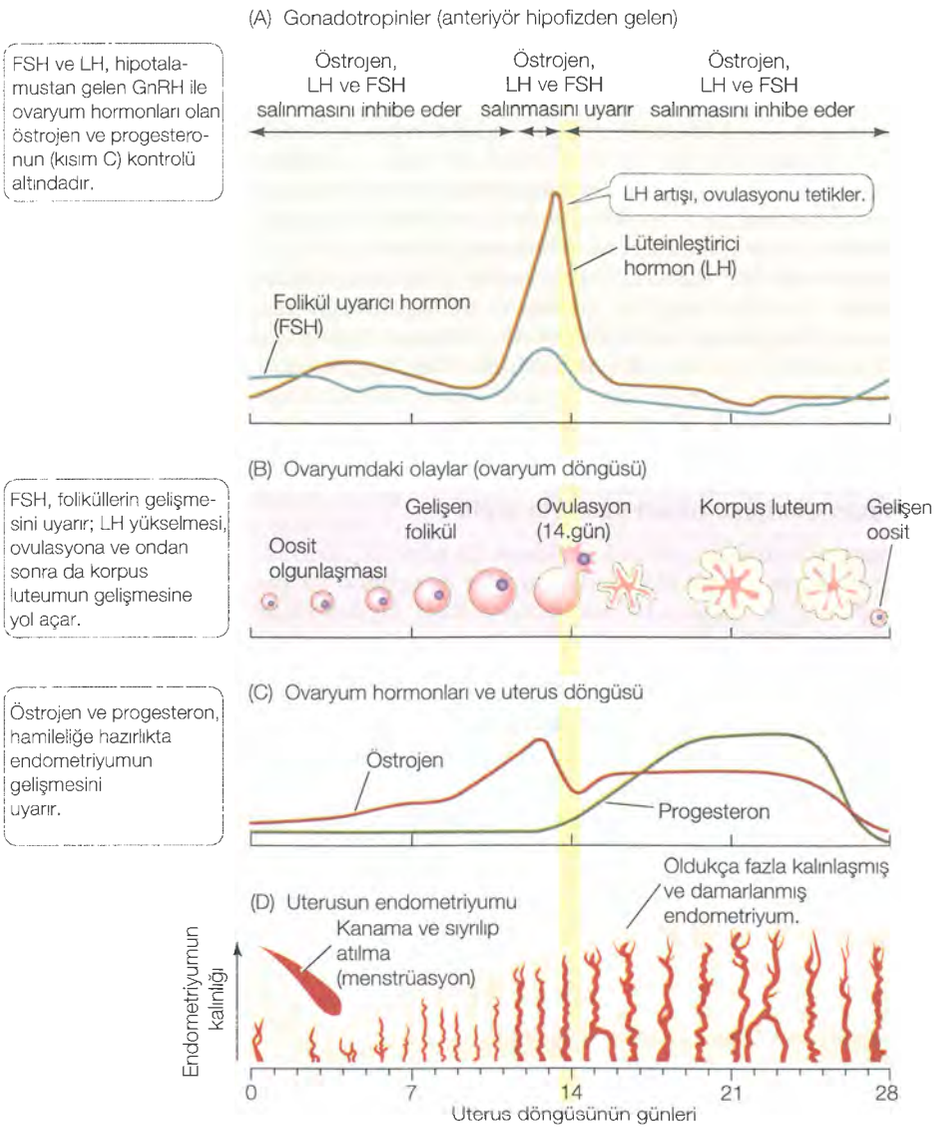
**Uterus döngüsü**, ovaryum döngüsüne paralel seyreder ve endometriyumun geliştirilmesi ve daha sonra da yıkılması süreçlerinden oluşur (**Şekil 43.13**). Ovaryum döngüsü 5 günlük olunca, blastosisti kabul etmek için yapılan hazırlıkta endometriyum büyümeye başlar. Uterus, ovulasyondan yaklaşık 5 gün sonra, hazırlığını maksimum duruma eriştirir ve diğer 9 gün boyunca bu durumda kalır. Eğer, o zaman, bir blastosist

**43.12 Ovaryum Döngüsü** (A) Ovaryum döngüsü, bir folikülün gelişiminden ovulasyona ve korpus luteumun büyüyüp ve sonunda yıkılmasına kadar ilerler. (B) Bu mikrograf, olgun bir memeli folikülünü göstermektedir; oosit, merkezdedir.



**43.13 Ovaryum ve Uterus Döngüleri** Bir kadının ovaryum ve uterus döngüleri boyunca, ön hipofizden salınan gonadotropinde (A), ovaryumda (B), dişi seks steroidlerinin salınmasında (C) ve uterusta koordineli değişiklikler olur. Döngüler, menstrüasyonun başlamasıyla başlar; ovulasyon ortada yer alan döngüdür (sarı bant).

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 43.2 • Ovaryum ve Uterus Döngüleri




oraya ulaşmazsa, endometriyum yıkılmaya başlar ve doku sıyrılarak atılır; bu dönemde vajina yoluyla vücuttan kan atılır. Bu sürece, **menstrüasyon (aybaşı)** (Latincede *menses*, "aylar" demek) adı verilir.

İnsan dışındaki çoğu memelinin uterus döngüleri, menstrüasyon içermez; bunun yerine, uterus astarı tipik olarak geriye emilir. Bu türlerde, ovaryum döngüsüyle en belirgin bağlantı, ovulasyon zamanı civarında ortaya çıkan **estrus** (**kızana gelmek**) adı verilen seksüel alıcılık durumudur. Kızana gelme zamanında köpeklerde kanlı akıntı görebilirsiniz. Bu akıntı, menstrüasyonla aynı değildir – aslında onun tam olarak zıttıdır. Köpeklerdeki kanama, uterus astarının *proliferasyonu* sırasında meydana gelir ve bu olay ovulasyondan daha önce ortaya çıkar. Memelilerde dişiler kızan geldiklerinde ya da "kızıştıklarında", erkeklere asılırlar ve diğer dişiler için saldırgan olabilirler. İnsanlar, memeliler arasında nadir durum sergiler; çünkü bayanlar, ovaryum döngüleri boyunca ve senenin tüm mevsimlerinde potansiyel olarak seksüel kabul edicidir.

## Hormonlar, ovaryum ve uterus döngülerini kontrol ve koordine eder

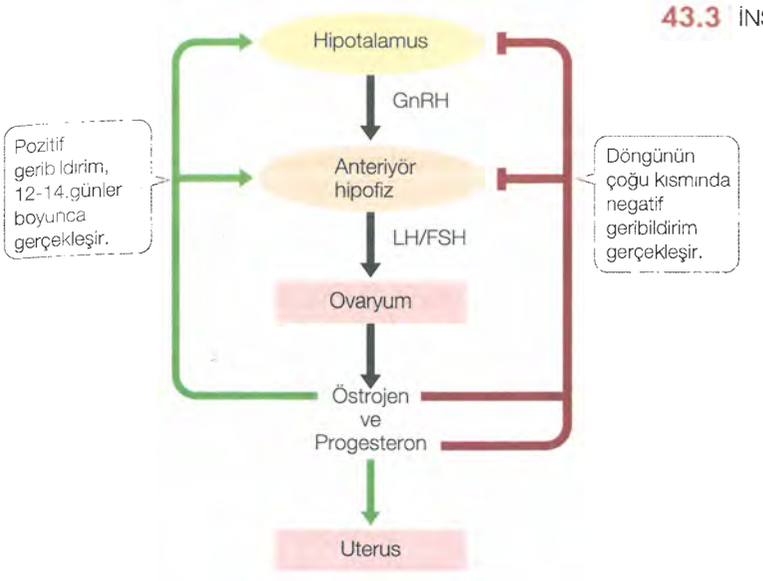
Ovaryum ve uterus döngüleri, seksüel olgunlaşmayı başlatan aynı hormonlar tarafından koordine edilir ve zamanları ayarlanır. Anteriyör hipofizden salgılanan gonadotropinler (FSH ve LH), bu kontrolün merkezi elemanlarıdır. Ergenlikten önce (yani, yaklaşık 11 yaşından önce) FSH ve LH salgılanması düşük düzeydedir ve ovaryumlar aktif değildir. Ergenlikte, hipotalamus kendisinin GnRH salınımını artırır ve anteriyör hipofizin FSH ve LH salgılamasını uyarır.

FSH ve LH'a cevap olarak ovaryum dokuları büyür ve östrojen üretir. Östrojendeki yükselme, yardımcı eşey organlarının olgunlaşmasına ve dişilerde ikincil cinsiyet karakterlerinin gelişmesine yol açar. GnRH, gonadotropinler ve seks steroidleri arasındaki etkileşimler, ergenlik ve menopoz arasındaki dönemde ovaryum ve uterus döngülerini kontrol eder.

Menstrüasyon, her bir uterus ve ovaryum döngüsünün başlangıcına işaret eder. Menstrüasyonun başlamasından birkaç gün önce, anteriyör hipofiz FSH ve LH salgılarını artırmaya başlar. Buna cevap olarak, ovaryum içerisinde 10-20 kadar folikül olgunlaşmaya başlar ve bu foliküller östrojen üretimini sürekli olarak artırır. Yaklaşık bir hafta sonra, bu foliküllerin bir tanesi dışındakilerin tümü bozulur.

Ovaryum döngüsünün ilk 12 günü boyunca östrojen, anteriyör hipofizden salınan gonadotropin üzerine negatif geribildirimle kontrol uygular. Ondan sonraki 12 gün boyunca ise östrojen, hipofiz üzerine negatif geribildirimle kontrol uygulamaktan ziyade pozitif kontrol uygular (**Şekil 43.14**). Sonuç olarak, LH'de artış ve FSH'de daha az bir artış meydana gelir (bakınız Şekil 43.13A). LH artışı, olgun folikülün yırtılmasını ve içerisindeki yumurtanın salınmasını tetikler; bu olay, yırtılmış folikülün hücrelerinin korpus luteuma gelişmesini uyarır.

Korpus luteum, bir endokrin bez haline gelir. Ovulasyonu takiben korpus luteumdan salgılanan östrojen ve özellikle progesteron, endometriyumun gelişimini sürdürmesi ve varlığını koruması için ciddi öneme sahiptir. Ayrıca, bu seks ste-



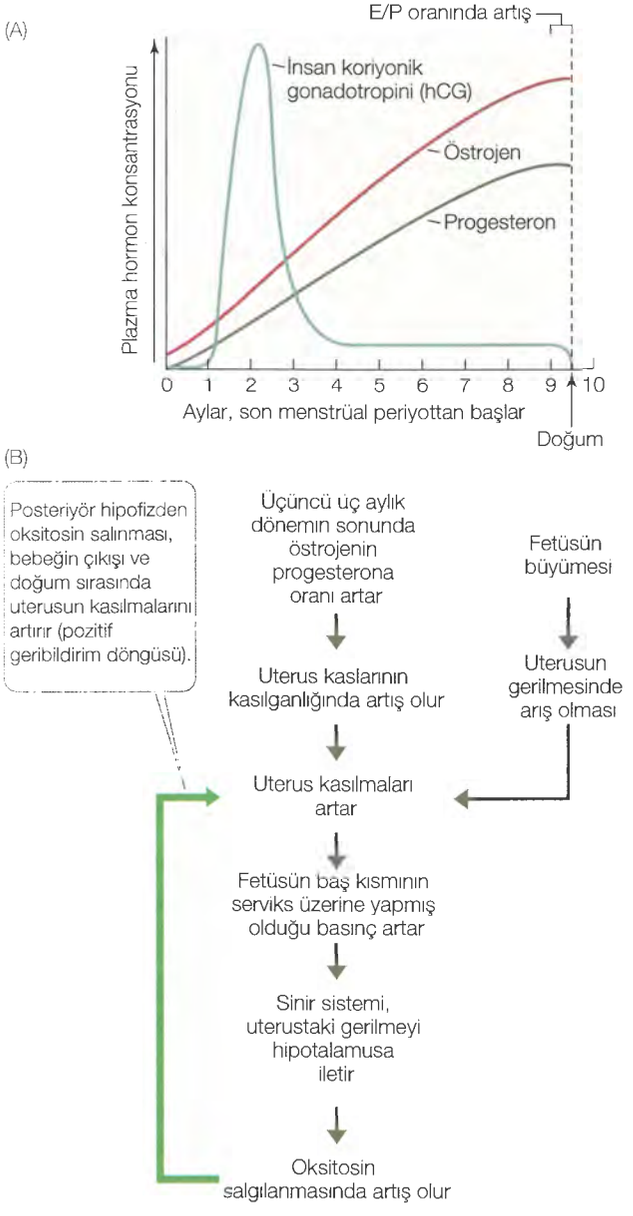

**43.14 Hormonlar, Ovaryum ve Uterus Döngülerini Kontrol Ederler** Ovaryum ve uterus döngüleri, birçok hormonun işe karıştığı bir seri kompleks pozitif ve negatif geribildirim kontrolü altındadır.

roidleri, hipofiz üzerine negatif geribildirim ile kontrol uygulayarak gonadotropin salınmasını inhibe eder ve böylece yeni foliküllerin olgunlaşmaya başlamasını önler.

Eğer yumurta döllenmezse, korpus luteum döngünün yaklaşık 26. gününde parçalanır. Korpus luteum tarafından progesteron üretiminin olmaması nedeniyle endometriyum sıyrılıp atılır ve menstrüasyon meydana gelir. Dolaşımda olan steroidlerdeki azalma, aynı zamanda, hipotalamus ve hipofizin negatif geribildirimle kontrolden serbest kalmasını sağlar; böylece, GnRH, FSH ve LH adı verilen hormonların hepsi artmaya başlar. Bu hormonlardaki artış, folikül gelişiminin sonraki turlarını indükler ve ovaryum döngüsü yeniden başlar.

## Hamilelikte, embriyo dışındaki zarlardan gelen hormonlar görevi devralır

Eğer yumurta döllenir, blastosist uterusa ulaşır ve endometriyum içerisine gömülürse, yeni bir hormon, meydana gelmeye başlar. Blastosisti örten hücrelerin oluşturduğu tabaka, **insan koriyonik gonadotropin** hormonunu ya da **hCG**'yi salgılamaya başlar (**Şekil 43.15A**). Molekül olarak LH'ye benzerlik gösteren bu gonadotropin, endometriyumun gelişimini ve varlığını sürdürmesini destekleyen ve böylece menstrüasyonu önleyen östrojen ve progesteron hormonlarının üretimini sürdürmesi için korpus luteumu uyarır. Bu hormon, sadece hamile kadınların kanında bulunduğundan, hCG'nin varlığı, gebelik testi için temel oluşturur. Gebelik testlerinde, idrar içerisindeki hCG'yi saptayan antikorlar kullanılır; bu testler sadece birkaç dakika alır ve evde yapılabilir.




**43.15 Gebelik ve Doğum** (A) Döllenmiş yumurta uterus duvarına gömüldüğünde, onu çevreleyen hücreler insan koriyonik gonadotropin hormonu üretir; bu hormon LH gibi davranır ve bir endokrin bez gibi işlev yapan korpus luteumun varlığını sürdürmesini sağlar. Ovaryum ve uterus döngüleri, gebelik süresince beklemeye alınır. (B) Hem mekanik ve hem de hormonal sinyaller, doğum ve bebeğin çıkması sırasında uterus kasılmalarının uyarılmasında işe karışırlar. (C) Yeni bir birey dünyaya gelir.

(C)



Blastosist ve endometriyal dokular, plasentayı oluşturur; plasenta, östrojen ve progesteron üretir (bu seks steroidlerin en önemli kaynağı olarak, sonunda korpus luteumun yerini alır). Östrojen ve progesteronun düzeylerinin yüksek olarak sürdürülmesi, hipofizin gonadotropinleri salgılamasını önler; böylece, hamilelik süresince ovaryum döngüsü durur. (Bu mekanizma, doğum kontrol haplarının etkileme mekanizmasının temelini oluşturur; östrojen ve progesterona benzeyen sentetik hormonları içeren bu haplar, hipotalamus ve hipofiz üzerine negatif geribildirimli kontrol uygularlar).

### Doğum, hormonal ve mekanik uyarılarla tetiklenir

Hamilelikte, rahim duvarının kasları periyodik olarak, *Braxton Hick kasılmaları* adı verilen yavaş, zayıf ve ritmik kasılmalarla kasılır. Bu kasılmalar, hamileliğin üçüncü üç aylık döneminde daha kuvvetli olur ve bazen *sahte doğum kasılmaları* olarak adlandırılır. Gerçek doğum kasılmaları, ekseriyetle, doğum olayının başladığına işaret eder. Hem hormonal hem de mekanik uyarılar, doğumun başlamasına katkı yapar.

Rahim (uterus) kaslarının kasılmasını, progesteron inhibe eder; östrojen ise uyarır. Üçüncü üç aylık dönemin sonuna doğru östrojen-progesteron oranı, östrojenin lehine değişir. Doğumun başlaması, anne ve fetüsün her ikisinin posteriyör hipofizinden salgılanan oksitosin hormonundaki artışla belirginleşir. Oksitosin, rahim kaslarının kasılmasının çok güçlü uyaranıdır. Üretilen oksitosin, gerekli olduğu zaman doğumu indüklemek için kullanılır.

Mekanik uyarılar, tamamen gelişmiş olan fetüsün rahmi germesinden ve fetüsün baş kısmının serviks üzerine yapmış olduğu baskıdan gelir. Bu mekanik uyarılar, annenin posteriyör hipofizinden oksitosin salınmasını artırır; oksitosin ise rahim kaslarının aktivitesini artırarak serviks üzerine daha fazla baskı uygulanmasına yol açar. Bu pozitif geribildirim döngüsü, zayıf ve yavaş olan ritmik Braxton Hick kasılmalarını, daha güçlü olan doğum kasılmalarına dönüştürür (**Şekil 43.15B**).

Doğum olayının ilk evresinde, hormonal değişiklikler ve kasılmaların yarattığı basınç, serviksin, içerisinden bebeğin geçmesine izin verecek kadar yeterli büyüklükte genişlemesine yol açar. Kasılmalar, gittikçe daha sık ve daha şiddetli olmaya başlar. Doğumun bu evresi, ilk gebelikte ortalama olarak 12-15 saat sürer; daha sonraki gebeliklerde ise ekseriyetle 8 saat ya da daha azdır.

Doğum olayının ikinci evresi, serviks tamamen genişleyip yaklaşık 10 cm çapa ulaştığı zaman başlar (**Şekil 43.15C**). Bebeğin başı, vajinanın içerisine girer; vajinadan bebeğin geçişine, karın kaslarını ve diğer kaslarını kasmak suretiyle bebeği aşağı doğru taşıyan ("iten") annenin ıkınması yardım eder. Baş ve omuzlar serviksten çıktığında, bebeğin vücudunun geri kalan kısmı, hızlıca dışarıya çıkartılır; fakat, göbek kordonu ile hala plasentaya bağlıdır. Bebek doğum kanalından çıktıktan sonra, nefes alıp-vermeye başlar; ve annenin dolaşım sisteminden bağımsız kalır. Göbek kordonu, daha sonra, bir mandalla kıstırılır ve kesilir. Bebeğe bağlı kalan göbek kordonu segmenti, daha sonra kurur ve birkaç gün içerisinde düşer; geride göbek deliği adı verilen belirgin bir iz bırakır – buna *umbilicus* adı verilir. Plasentanın ve fetal zarların ayrılıp dışarı çıkartılması, birkaç dakika ile bir saatlik bir süre alabilir; ve buna uterusun kasılmaları eşlik edebilir. Doğumdan hemen sonra bebeğin meme emmesi, oksitosinin ilave olarak salgılanmasını uyarır; oksitosin, uterus kasılmalarını artırır, artan bu kasılmalar uterusun küçülmesine ve kanamanın durdurulmasına yardım eder.

## 43.3 ÖZET

**Erkeklerin ve kadınların üreme sistemleri, gametleri ve hormonları üretir; ve bu işlevler, hipotalamus ve anteriyör hipofiz hormonları tarafından kontrol edilir. Kadınlardaki üreme işlevlerinin hormonal kontrolü, ovaryum ve uterus döngüleri arasındaki bağlantıya neden olurlar.**

- İnsan sperminin ve yumurtasının üretildikleri gonadlarından döllenmenin gerçekleştiği noktaya ilerlerken geçtikleri yolu tanımlayınız. **Bakınız Şekil 43.8 ve 43.11**
- Erkeklerde ergenlik döneminde GnRH üretimindeki artış, anteriyör hipofizin hangi iki hormonunun salınmasını uyarır? Bu hormonlar, hangi etkilere sahiptir? **Bakınız s. 911**
- Ovaryum döngüsünde her ay tek bir yumurtanın salınmasına yol açan olayları açıklayınız. Hangi olaylar, yumurtayı kabul etmek üzere uterusu hazırlar? **Bakınız Şekil 43.12 ve 43.13**

İnsan üreme fizyolojisinin anlaşılması, istenmeyen gebeliklerin önlenmesi ya da kısırlığın üstesinden gelinmesine yönelik birçok yöntemin ve teknolojinin geliştirilmesine yol açmıştır.

## 43.4 Üreme Nasıl Kontrol Edilebilir?

Cinsel sorunlar ve cinsel davranış, toplumumuzun baskın yönleridir; ve üreme teknolojileri, üreme ve cinsel yaşamımız üzerinde büyük etkilere sahiptir.

### İnsan cinsel yanıtları dört safhaya sahiptir

Kadın ve erkeğin her ikisinin de cinsel uyarılara yanıtları, dört evreden oluşur: uyarılma (eksitasyon), plato, orgazm ve çözülme (rezolüsyon). Kadında cinsel *uyarılma* başladığında, kalp atışları artar ve kan basıncı yükselir, kaslardaki gerilim artar, göğüsler şişer ve meme uçları dikleşir. Duyarlı klitorisin de aralarında yer aldığı dış genital organları, kan dolması nedeniyle şişkinleşir ve vajinanın duvarları, cinsel birleşmeyi kolaylaştıran kayganlaştırıcı sıvı salgılar. *Plato* evresinde, kadının kan basıncı ve kalp atışları daha da artar ve nefes alış verişleri hızlanır. Klitoris üzerinde odaklanmış olan duyarlılık dış genital organlara yayılır; ve klitorisin kendisi daha da duyarlı hale gelir. *Orgazm*, birkaç dakika kadar sürebilir ve erkeklerdekinin aksine, bazı kadınlar, peş peşe birkaç orgazm yaşayabilir. Çözülme evresinde, kan genital organlardan çekilir ve vücut fizyolojisi normale döner.

Erkekteki cinsel uyarılma evresi, kan basıncı, kalp atışı ve kas gerilimindeki artışlarla (kadındaki gibi) ve penis ereksiyonu ile kendini gösterir. Plato evresinde nefes alıp-verme hızlanır, penis başının çapı artar, bulboüretral bezden gelen birkaç damla kayganlaştırıcı sıvı penisten dışarıya sızabilir.

Penis başındaki sinir uçlarının ve penisin şaftı boyunca yer alan derideki sinir uçlarının sürekli olarak uyarılması, sonuçta orgazmı tetikler. Genital alandaki kasların büyük spazmları ve yardımcı üreme organlarındaki kasılmalar, cinsel boşalmaya (ejakulasyon) yol açar. Boşalmadan sonra birkaç dakika içerisinde, penis büzülerek başlangıçtaki büyüklüğüne döner ve vücut fizyolojisi, dinlenme koşullarına döner.

Erkek cinsel yanıtı, aynı zamanda, orgazmdan hemen sonra *cevap verilmeyen* bir periyodu içerir. Dakikalardan saatlere kadar sürebilen bu periyot süresince, erkek, yoğun cinsel uyarı olmadıkça tam ereksiyon ya da başka bir orgazm gerçekleştiremez. Bu periyotun, orgazm sırasında salınan anteriyör hipofiz hormonu olan prolaktin tarafından kontrol edildiğine inanılmaktadır (bakınız Şekil 41.2). Burada "inanılmaktadır" ifadesi kullanılmıştır; çünkü **Şekil 43.16**'da gösterilmiş olan çalışma, kesinleşmiş değildir; bu çalışma, normal bireylerin oluşturduğu gruptan gelen ortalama verileri, alışılmadık fizyolojik özellikler sergileyen tek bir şahıstan edinilen veriler ile karşılaştırmaktadır. Bölüm 1'de, gözlemlenen sonucun sadece şansa bağlı olarak meydana gelip gelmediğini belirleyen istatistiksel testlerin önemini öğrendik; fakat, örnek büyüklüğü sadece bir olduğunda gerekli testleri uygulayamayız. Bu problem, sıklıkla tıp bilimlerinde çok ender rastlanan bir özelliğe ya da hastalığa açıklama getirmek için verilen çabada baş göstermektedir. Böyle durumlarda, tek bir bireyin verileri bile ilgi çekici olup ilave çalışmaların ve deneylerin yapılmasına yol açabilir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 43.16 Prolaktin ve Erkeklerde Cevap Verilmeyen Dönem

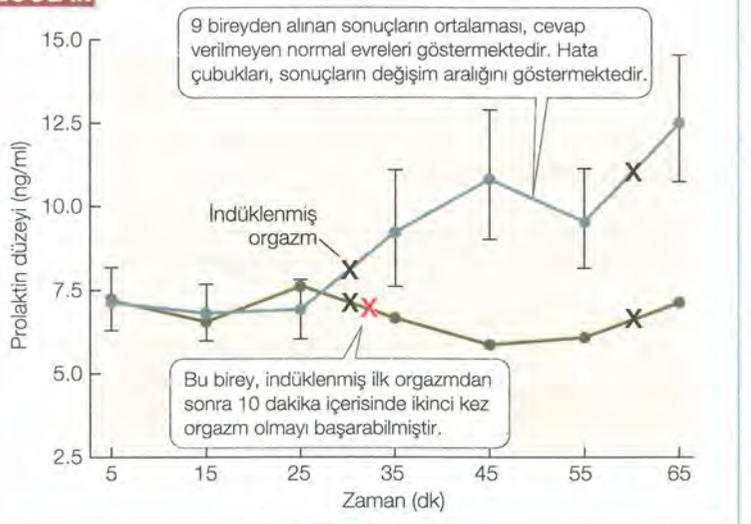
Erkekler, orgazm olduktan hemen sonra, cevap verilmeyen bir evreye girer; ve bu evre boyunca çoğu erkek, tam bir ereksiyonu başaramaz. Almanya'da, çoklu orgazm yaşayan tek bir birey üzerinde yapılan çalışma, prolaktin hormonunun, cevap verilmeyen evrenin başlamasını kontrol edebileceğine işaret etmiştir.

**HİPOTEZ** **Cinsel birleşme sırasında prolaktinin salınması, erkekteki cevap verilmeyen evreyi indükler.**

**YÖNTEM**

1. Bireylere kateter uygula ve kan örneklerini al. (9 normal birey; 1 çoklu orgazm geçiren birey)
2. 30 dakika arayla orgazmları teşvik et.
3. Orgazmların ardından kan örnekleri al.
4. Tüm kan örneklerinin prolaktin düzeylerini analiz et.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **Normal erkeklerde, cinsel boşalmayı takiben kandaki prolaktin düzeyi yükselir. Çoklu orgazm olan erkekte, prolaktin düzeyinde artış olmamıştır; bu olay, bu bireyde cevap verilmeyen dönemin bulunmamasını açıklayabilir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

### İnsanlar çeşitli doğum kontrol yöntemlerini kullanır

Son zamanlardaki bir çalışma, Birleşik Devletler'deki her yıl gözlenen 6 milyondan daha fazla bireyin hemen hemen yarısının, istenmeden hamile kaldığını ortaya koymuştur. Üniversite çağındaki bayanlar için, ovulasyondan 2 gün önce gerçekleştirilen korunmasız tek bir cinsel birleşmede hamile kalma şansı %50'dir. Hamile kalmayı önlemede hataya dirençli yegane yöntemler, cinsel faaliyetin tamamıyla olmaması ya da gonadların ameliyatla alınmasıdır. Bu seçenekler, çoğu insan tarafından kabul edilmediğinden, hamileliğin önlenmesi için başka yöntemler kullanılmaktadır. Bu yöntemlerin çoğu, döllenmeyi ya da implantasyonu önler; onun için **doğum kontrolü** olarak adlandırılır. Bu yöntemlerin çoğu, bayanlar tarafından, bazıları erkekler tarafından kullanılır; bu yöntemlerin etkinliği, büyük ölçüde değişiklik göstermektedir. En yaygın kullanılan doğum kontrolü yöntemleri ve onların göreceli başarısızlık oranları **Tablo 43.1**'de listelenmiştir.

Döllenmiş olan bir yumurta başarılı bir şekilde rahim duvarına gömüldüğünde, hamileliğin herhangi bir şekilde sonlandırılmasına **kürtaj** adı verilir. Çoğu insan tarafından çocuk düşürme olarak bilinen olayın tıbbi terim olarak karşılığı *spontan abortus*tur. Çocuk düşürme olayı, hamileliğin erken dönemlerinde yaygındır ve ekseriyetle ya fetüsteki kromozomal anormallikler nedeniyle ya da implantasyon işlemindeki bozukluk nedeniyle meydana gelir. Kendiliğinden çocuk düşürme olayının birçoğu, kadın henüz hamile olduğunu anlamadan önce meydana gelir.

Tıbbi müdahale sonucunda meydana gelen kürtaj, ya tedavi amaçlı olabilir ya da doğum kontrolü nedeniyle gerçekleştirilebilir. Tedavi amaçlı kürtaj, annenin sağlığını korumak için gerekli olabilir; ya da doğum öncesi testler fetüsün ağır kusurlu olduğunu ortaya koyarsa, gerçekleştirilebilir. Birleşik Devletlerde her yıl yaklaşık 3 milyon civarında istenmedik hamileliğin hemen hemen yarısı sonlandırılmaktadır.

## TABLO 43.1

### Doğum Kontrol Metotları

| METOD | ETKİLEME ŞEKLİ | YETERSİZLİK ORANI[a] | YORUM |
|---|---|---|---|
| **Doğum Kontrol Metotları** | | | |
| Korunmasız | Doğum kontrolü yok | 85 | Özellikle yaşları 15-30 olan kadınlar için hamilelik riski yüksek |
| **TEKNOLOJİK OLMAYAN METOTLAR** | | | |
| Ritim metodu | Çiftler, ovaryum döngüsünün 10-20. günleri arasında cinsel ilişkiye girmekten kaçınırlar. | 15-35 | Bireyin döngülerindeki değişiklikler ve yanlış hesaplamalara uygun olarak, hamile kalma riski yüksektir. |
| Cinsel birleşmeyi kesintiye uğratma | Erkek, boşalmadan önce pensini geri çeker ve vajina içerisine sperm boşaltmaz. | 20-40 | Özellikle erkek eşin, kendi kendini kontrolünü ister; hamile kalma riski yüksektir. |
| **BARİYER METOTLARI[b]** | | | |
| Prezervatif | Geçirgen olmayan materyalden (çoğunlukla lateks) yapılmış bir kılıf, ereksiyon halindeki penise geçirilir. Semen, prezervatif içerisinde tutulur ve vajina içine boşaltılması önlenir. | 15 | Eğer düzgün takılacak olursa, sağlam olan kondom hamile kalmayı önleyebilir ve cinsel ilişkiyle bulaşan hastalıklara karşı, örneğin AIDS (etkeni HİV) gibi, koruyabilir. |
| Sperm öldürücü jeller | Vajina içerinse uygulanır; bu kimyasal bileşikler, spermleri öldürür ya da hareketsizleştirir. | 25 | Sperm öldürücü bileşikler, tek başına kullanıldıklarında, hamilelikten koruma etkinliği düşüktür. |
| Diyaframlar, servikal kapaklar | Cinsel birleşmeden önce, kadın tarafından rahim ağzına yerleştirilir; bu araçlar, serviksi kapatarak rahim içerisine sperm geçişini engellerler. | 10-15 | Hamile kalmayı önlemesi bakımından erkeklerin kullandıkları prezervatif ile yaklaşık aynı etkinliktedir; fakat, cinsel ilişkiyle bulaşan hastalıklara karşı korumaz. İlave koruma için, sperm öldürücü jellerle birlikte kullanılabilir. |
| **HORMON-BAZLI KORUYUCULAR** | | | |
| Ağız yoluyla alınan hormonlar ("haplar") | Kadınlar için hazırlanmış olan bu haplar, sentetik östrojen ve progesteron içerir. Bu hormonlar, hamileliği taklit ederek ovaryum döngüsünü ve ovulasyonu askıya alır. Uterus döngüsü, bir haftalık hormon denetiminin olmadığı her 21-28 günlük süre devam etmesine izin verilir. | 0-3 | Tıbbi danışmanlık ve reçete ister. Bu haplar, düzenli alındıklarında koruyuculuları çok yüksektir. U.S.A'da bu hapları, her yıl yaklaşık 12 milyon kadın kullanır; bu haplar bazen menstrual düzensizlikleri tedavi etmek amacıyla da kullanılır. |
| Ağız yoluyla uygulanmayan hormonlar | Haplar gibi aynı hormonal etkileri yaratmak üzere bu metotlar, uzun süre etkisini sürdüren enjeksiyonları kapsar. Derinin altına yerleştirilen hormon salan yamalar, ve hormon içeren vajinal halka bunlara örnektir. | <1 | Ağız yoluyla alınan haplarda olduğu gibi. Etkinliği biraz daha fazla; çünkü, bayanın günlük hap almasını hatırlamasına gerek yoktur. |
| Progestin-sadece doğum kontrol hapı (Plan B®) | Korunmasız cinsel ilişkiden sonraki 72 saat içerisinde alınacak olan doğum kontrol hapı. İki hap içerisindeki yüksek dozdaki progestin, doğum kontrol haplarında olduğu gibi ovulasyonu önler. | 5-40[c] | "Düşük hapı" olmayan bu ilaç, mevcut hamileliği sonlandırmayacaktır. Günümüzde 17 yaşın üzerindeki kadınlara, reçetesiz olarak verilebilmektedir. |
| **İMPLANTASYONU ENGELLEYİCİLER** | | | |
| Rahim içi araç (IUD) | Bu işin uzmanı doktorlar, küçük bir plastik ya da metal aracı, rahim içerisine yerleştirir. Bunun yol açtığı enflamasyon reaksiyonu (bakınız Bölüm 42) prostaglandinleri salar; bunlar, döllenmiş yumurtanın implantasyonunu önler. | 0.5-5 | Oldukça etkin bir koruyucudur; Çin'de (bu nedenle de dünyada) en yaygın olarak kullanılan doğum kontrol aracıdır. Tıbbi gözetimi yapılmak üzere, yerleştirildiği yerde birkaç yıl kalabilir. |
| Mifepriston (RU-486) | "Akşamdan kalma hapı" ya da "düşük hapı" olarak bilinen bu ilaç, implantasyon ve hamilelik sırasında endometriyumu korumak için gerekli progesteron reseptörlerini kapatır. | 0.5-6 | Korunmasız cinsel ilişkiye girdikten sonra birkaç gün içerisinde alındığında implantasyonu önler. İlk cevapsız adet dönemine kadar hamileliği sonlandırabilir. U.S.A'da, uzman sağlayıcılardan edinilebilir. |
| **KISIRLAŞTIRMA** | | | |
| Vasektomi | Vas deferensler (bakınız Şekil 43.8A), kesilir ve bağlanır; böylece, spermler artık üretraya geçemez. Sperm üretimi devam eder; fakat, insan vücudu tarafından geriye absorbe edilir. Erkek hormon düzeyleri ve seksüel cevapları etkilenmez. | 0.-0.15 | Doktor muayenehanesinde, lokal anestezi altında gerçekleştirilen basit bir cerrahi işlemdir. Teorik olarak geri dönüşümlü olabilmesine karşın, vasektomi, kalıcı bir işlem olarak düşünülmelidir. |
| Tüplerin bağlanması | Oviduktlar (bakınız Şekil 43.11A), yumurtalar uterusa ulaşamasın ve spermler yumurtaya ulaşamasın diye bağlanır. Vasektomide olduğu gibi, hormon düzeyleri ve seksüel cevaplar etkilenmez. | 0-0.05 | Bu cerrahi işlem, vasektomiden biraz daha kompleks bir işlemdir. Çoğunlukla, ailesini tamamlamış artık çocuk yapmamaya karar vermiş olan bayanlara uygulanmaktadır. |

[a] "Yetersizlik oranı", her yıl 100 bayan için hamile kalanların sayısına işaret etmektedir.

[b] Bu bariyer metotlarının hepsi, tıbbi reçete olmaksızın rutin olarak elde edilebilir.

[c] Yetersizlik oranı, ne zaman alındığına bağlı olarak büyük ölçüde değişir.

Tıbbi kürtajda, serviks genişletilir ve endometriyumun bir kısmı gömülmüş olan fetüs ile birlikte rahimden kazılarak uzaklaştırılır. Tıbbi kürtaj gebeliğin ilk üç aylık dönemi içerisinde gerçekleştirildiğinde, tüm hamilelik dönemiyle karşılaştırıldığında, anne için daha düşük ölüm riski taşır. Risk, gebeliğin ilk 12 haftalık döneminden sonra yükselir; fakat, ikinci üç aylık periyodu geçirerek tamamlanmış olan gebelik dönemindekinden daha düşüktür.

### Üreme teknolojileri kısırlık problemlerini çözmeye yardım etmektedir

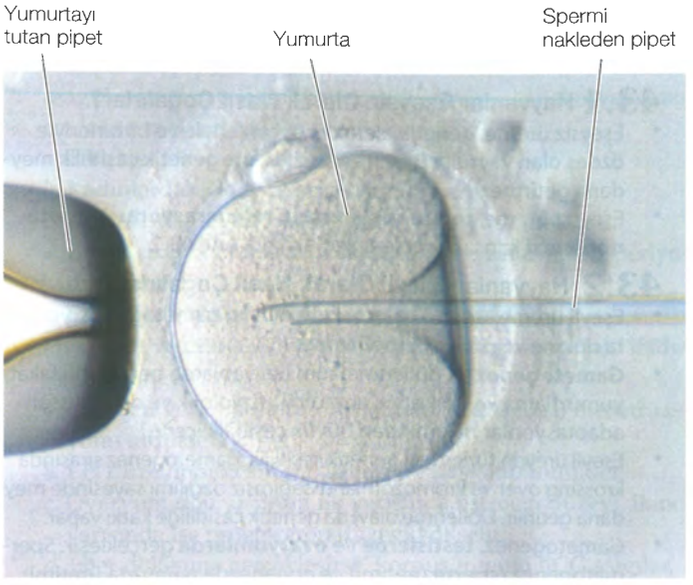
Birleşik Devletlerdeki evli çiftlerin yaklaşık %15 kadarı, kısırdır; onlar çocuk sahibi olamamaktadır. Kısırlık için bir çok neden vardır; ve bunlar, erkekler ve kadınlar arasında eşit olarak dağılmıştır. Hamile kalmaya ve çocuk doğurmaya ilişkin engelleri aşabilmek için birtakım teknolojiler gelişmiştir.

Mevcut en basit tedavi, **yapay döllenmedir**; bu işlemde hekim, spermleri kadının üreme kanalına yerleştirir. Eğer erkeğin sperm sayısı düşük ise, eğer erkeğin spermleri hareket yeteneğinden yoksunsa ya da eğer kadının üreme kanalında spermlerin hareket ederek ovidukta ulaşmasını engelleyen sorunlar varsa, bu teknik kullanışlıdır. Yapay döllenme, sığır gibi evcil hayvanların üretilmesinde yaygın olarak kullanılmaktadır.

**Yardımlı üreme teknolojileri** ya da **ART** adı verilen daha yakın zamanlardaki gelişmeler, ovaryumdan döllenmemiş yumurtaların alınıp onların vücut dışında sperm ile birleştirilme işlemini; ve daha sonra bu döllenmiş yumurtaların ya da yumurta-sperm karışımının gelişimlerini gerçekleştirmeleri için kadının üreme kanalındaki uygun yere yerleştirilmesini kapsar. İlk başarılı ART, *in vitro döllenmedir* (IVF). IVF'de, ovaryumunda çok sayıda folikülün olgunlaşmasını uyarmak için kadına hormonlar verilir. Yumurtalar, bu foliküllerden toplanır; ve spermler erkekten alınır. Yumurtalar ve spermler, vücut dışında kültür ortamında birleştirilir; böylece döllenme gerçekleşir. Meydana gelen embriyolar, blastosist evresinde annenin uterusuna enjekte edilir ya da daha sonraki implantasyon için dondurulmuş durumda saklanırlar. IVF tekniğinin uygulandığı ilk "test-tüp bebeği", 1978 yılında İngiltere'de doğmuştur. O zamandan bugüne kadar, bu teknikle 3 milyondan daha fazla sayıda bebek dünyaya gelmiştir.

IVF'nin başarısızlığının bir büyük nedeni, spermin yumurta hücresinin plazma zarını delip içeriye girememesidir (bakınız Şekil 43.4). Bu sorunu çözmek için, spermin doğrudan yumurtanın sitoplazmasına enjekte edilmesini sağlayan yöntemler geliştirilmiştir. *İntrasitoplazmik sperm enjeksiyonu* (*ICSI*). Bir yumurta, zarif bir cam pipetin yarattığı emme sayesinde yerinde tutulur. Daha sonra, ince ve sivri uçlu bir pipet, spermin yumurta içerisine aktarılmasında kullanılır (**Şekil 43.17**). Bu ART tekniği, ilk kez 1992 yılında, araştırmacılar tarafından Belçika'da başarılı bir şekilde kullanıldı; şimdi, A.B.D'deki kliniklerde her yıl binlerce kez kullanılmaktadır. Başarı oranı yaklaşık olarak %25'tir.

Genetik analiz teknikleriyle birlikte IVF, genetik hastalık taşıyıcısı olan yetişkinlerin, hastalıklı çocuk meydana getirme riskini ortadan kaldırabilir. Şimdi, 4-ya da 8-hücreli evredeki bir insan embriyosunun gelişim potansiyeline her hangi bir zarar vermeden bir hücresinin alınması olasıdır. Örnek olarak alınan hücre, zararlı gen taşıyıp taşımadığını belirlemek üzere, moleküler analize tabi tutulabilir. İmplantasyon öncesi genetik teşhis (PGD) adı verilen bu işlem, IVF ile üretilen bir embriyonun ilgili genetik hastalığı taşıyıp taşımadığının belirlenmesini olası kılmaktadır.




**43.17 Sitoplazma İçerisine Sperm Enjeksiyonu** Bu işlemde, sperm doğrudan olgun yumurta hücresi içerisine enjekte edilir. Daha sonra, döllenmiş yumurta kadının üreme sistemine yerleştirilir, ve orada uterus duvarına gömülebilir ve fetüse gelişebilir.

## 43.4 ÖZET

**Doğum kontrolü, modern insan yaşamının önemli bir yönüdür. Hamile kalma olasılığını azaltmak, sperm ve yumurtanın karşılaşmasını önleyen metotlarla ve implantasyonu önleyen metotlarla başarılır. Hamileliğin gerçekleştirilmesi, tıbbi teknolojiyle kolaylaştırılabilir.**

- İnsan cinsel yanıtının dört safhası nelerdir? Bakınız s.916
- Hangi metot, seksüel olarak nakledilen hastalıklara (STD) karşı koruma sağlayan yegane metottur? Bakınız Tablo 43.1

Eşeyli olarak üreyen bir canlının döllenmiş olan yumurtası, yeni bir organizma meydana getirmek için gerekli olan genetik bilginin tümünü içeren tek bir hücredir. Bölüm 19 ve 20'de çok hücreli hayvanlarda gelişim süreçlerinin moleküler yönleri anlatılmıştır. Bölüm 44, hayvan gelişiminin fiziksel olaylarını tanımlamaktadır.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 43.1 Hayvanlar Eşeysiz Olarak Nasıl Çoğalırlar?

- Eşeysiz üreme, genetik olarak ebeveynleriyle ve birbirleriyle özdeş olan yavrular üretir; eşeysiz üreme genetik çeşitlilik meydana getirmez
- Eşeysiz üreme, **tomurcuklanmayı, rejenerasyonu** ve **partenogenezi** kapsar. İnceleyiniz Şekil 43.1 ve 43.2

### 43.2 Hayvanlar Eşeyli Olarak Nasıl Çoğalırlar?

- Eşeyli üreme, üç ana basamaktan oluşur: gametogenez; yumurta dökme ve çiftleşme; döllenme.
- **Gametogenez** ve döllenme, tüm hayvanlarda benzerdir; fakat, yumurtlama ve çiftleşme, anatomik, fizyolojik ve davranışsal adaptasyonlar bakımından büyük çeşitlilik içerir.
- Eşeyli üreyen türlerdeki genetik çeşitlilik, gametogenez sırasında krossing over ve kromozomların bağımsız dağılımı sayesinde meydana getirilir. Döllenme olayı da genetik çeşitliliğe katkı yapar.
- Gametogenez, **testislerde** ve **ovaryumlarda** gerçekleşir. Spermatogenez (**sperm** üretimi) ve oogenezde (yumurta üretimi), **germ hücreleri** mitozla çoğalırlar, mayoz geçirirler ve olgunlaşarak gametlere dönüşürler.
- Her **birincil spermatosit**, mayozun iki bölünmesi sonucunda dört tane haploid sperm üretebilir. İnceleyiniz Şekil 43.3A
- **Birincil oositler**, insan dahil birçok türde ilk mayotik bölünmenin profaz evresine girdikten sonra gelişimi bu noktada durdurulur. Her **oogonium**, sadece bir tane yumurta üretir. İnceleyiniz Şekil 43.3B
- Döllenme olayı, sperm aktivasyonunu, türe özgü sperm yumurta bağlanmasını, akrozomal reaksiyon, yumurtanın koruyucu örtüsünün sindirilmesini ve sperm ve yumurta plazma zarlarının kaynaşmasını kapsar. Bu iki zarın kaynaşması, **polispermiyi engelleme** olayını tetikler; bu olay, yumurtaya ilave bir sperm girişini önle ve memelilerde mayozun tamamlanması ve gelişimin başlaması için işaret verir. İnceleyiniz Şekil 43.4, ANİMASYONLA ÖĞRENME 43.1
- **Dış döllenme**, sucul türlerde yaygındır. **İç döllenme**, karasal türler için gereklidir ve ekseriyetle **cinsel birleşmeyi (kopulasyon)** gerektirir.
- Amniyotların kabuklu yumurtaları, sürüngenlerin ve kuşların karasal ortamlarda üremesine izin veren evrimsel bakımdan önemli adaptasyondur.
- **Hermafrodit** ya da **monoik** türlerde, aynı birey üzerinde hem erkek ve hem de dişi üreme sistemleri bulunur; bu üreme organları ya eşzamanlı olarak bulunur ya da zaman içerisinde sırayla ortaya çıkabilir. **Dioik** türler, birbirinden ayrı erkek ve dişi bireylere sahiptir.
- Hayvanlar, gelişimin erken evrelerinin anne vücudunun içerisinde ya da dışında gerçekleşmesine bağlı olarak **ovipar** ya da **vivipar** olarak sınıflandırılabilir.

### 43.3 İnsanın Erkek ve Dişi Üreme Sistemleri Nasıl Çalışır?

- Erkek **semen** üretir ve kadının üreme kanalı içerisine verir. Semen, seminal sıvı içerisinde yer alan spermlerden oluşur; seminal sıvı, spermleri besler ve döllenmeyi kolaylaştırır.
- Spermler, testislerin **seminifer tübülleri** içerisinde üretilir, **epididimis** içerisinde olgunlaşırlar, **vas deferens** yoluyla **üretraya** gönderilirler. Semenin diğer elemanları, **seminal veziküller, prostat bezi** ve **bulboüretral bez** içerisinde üretilir. İnceleyiniz Şekil 43.8 ve WEB AKTİVİTESİ 43.1
- Semenin tüm elemanları, **penisin** kaidesinde üretra içerisinde bir araya gelir ve cinsel birleşimin doruk noktasında kasların kasılmasıyla erekte durumdaki penisten dışarıya boşaltılır
- Spermatogenez, testislerin Leydig hücreleri tarafından salgılanan testosterona bağlıdır; bu olay anteriyör hipofiz ve hipotalamusta üretilen hormonların kontrolü altındadır. Bu hormonların üretilmesi, testosteronun ve testislerin **Sertoli hücreleri** tarafından salgılanan inhibin adı verilen diğer bir hormonun negatif geribildirimi tarafından kontrol edilir. İnceleyiniz Şekil 43.10, WEB AKTİVİTESİ 43.2
- Yumurtalar, kadının yumurtalıklarında olgunlaşır ve **oviduktlara** salınır. Çiftleşme sırasında **vajina** içerisinde depolanmış olan spermler, **serviks** ve **uterus** boyunca yukarıya doğru hareket ederek oviduktlara geçer. Döllenme oviduktların daha yukarı bölgelerinde olur. İnceleyiniz Şekil 43.11, WEB AKTİVİTESİ 43.3
- Kadınlarda yumurtaların olgunlaşması ve salınması, yaklaşık 28 gün alan bir **ovaryum döngüsünü** kapsar. **Uterus döngüsü**, blastosisti kabul etmesi için uterusu hazırlar. Eğer blastosist, rahim duvarına gömülmezse, rahim duvarı **menstrüasyon** adı verilen olayla sıyrılarak dışarı atılır. İnceleyiniz Şekil 43.13, ANİMASYONLA ÖĞRENME 43.2
- Hem ovaryum ve hem de uterus döngüleri, hipotalamus ve hipofiz hormonlarının kontrolleri altındadır; onlar ise östrojen ve progesteronun geribildirimleriyle kontrol altındadırlar. İnceleyiniz Şekil 43.14
- Çocuk doğumu, rahim kaslarının kasılmasını artıran hormonal ve mekanik uyarılar tarafından başlatılır. İnceleyiniz Şekil 43.15

### 43.4 Üreme Nasıl Kontrol Edilebilir?

- İnsanlarda cinsel cevaplar üç evreden oluşur: uyarılma, plato, orgazm ve çözülme (rezolüsyon). Ayrıca, erkeklerde, cinsel boşalmanın ardından uyarılma fazının mümkün olmadığı bir cevap verilmeyen bir süre vardır. İnceleyiniz Şekil 43.16
- **Doğum kontrol** metotları, cinsel birleşmeden sakınmayı ve döllenme olasılığını azaltıcı teknolojileri kullanmaktadır. İnceleyiniz Tablo 43.1
- **Yardımlı üreme teknolojileri (ARTler)**, üremeyi (fertiliteyi) artırmak için geliştirilmiştir.

## DENEME TESTİ

1. İçerisinde ye alan bireyler, hem erkek ve hem de dişi üreme sistemine sahip ise bu tür aşağıdaki terimlerden hangisiyle ifade edilir?
   *a.* Dioik
   *b.* Partenogenetik
   *c.* Hermafrodit
   *d.* Monoik
   *e.* Ovovivipar

2. İç döllenmenin en büyük avantajı aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Eş oluşturmayı garanti altına alır
   *b.* Birçok gametin döllenmesine izin verir
   *c.* Grubun üyeleri arasındaki zarar verici rekabet olaylarının görülme sıklığını azaltır
   *d.* Her yumurtaya ulaşacak sperm sayısını artırır
   *e.* Gelişinin erken evresi boyunca, gelişmekte olan organizmanın için daha yüksek derecede bir koruma sağlar.

3. İnsan oositi ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Kız çocukları doğduklarında, ömür boyu kullanacakları oositler bünyelerinde mevcuttur.
   *b.* Ergenlik döneminin başlangıcında, hormonal uyarılara cevap olarak ovaryum folikülleri yeni oositler üretir.
   *c.* Menopoz döneminin başlangıcında kadın, oosit üretimini durdurur
   *d.* Kadınlarda oositler, gençlik dönemi boyunca üretilir.
   *e.* Bir kadın tarafından üretilen oositler, oviduktlarda depolanır.
4. Spermatogenez ve oogenez aşağıdakilerin hangisi bakımından birbirinden farklılık gösterir?
   *a.* Spermatogenez, oogenezde üretilenden daha fazla miktarda depo ham materyalden gamet üretir.
   *b.* Spermatositler, oositlere göre ilk mayotik bölünmenin profaz evresinde daha uzun süre kalırlar.
   *c.* Oogenezde her mayoz bölünme sonunda, birbiriyle eşit derecede işlevsel olan dört haploid hücre oluşurken spermatogenezde oluşmaz.
   *d.* Spermatogenez birçok gamet üretirken, oogenez nispeten az sayıda ancak iyi bakımlı gametler üretir.
   *e.* Spermatogenez, insanda, doğumdan önce başlar; oysa oogenez ergenlik başlangıcına kadar başlamaz.
5. Semen aşağıdakilerden hangisini içermez?
   *a.* Früktoz.
   *b.* Mukus.
   *c.* Pıhtılaştırıcı enzimler.
   *d.* Uterus ortamındaki pH'yı düşürücü maddeler.
   *e.* Aktif olarak pıhtıyı çözen enzim.
6. Memelilerde oogenez sırasında, ikinci mayoz bölünme nerede gerçekleşir?
   *a.* Birincil oositin oluşumu sırasında
   *b.* İkincil oositin oluşumu sırasında
   *c.* Ovulasyondan önce
   *d.* Döllenme olayından sonra
   *e.* İmplantasyondan sonra
7. aşağıdakilerden hangisi, erkek ve kadının seksüel cevabı arasındaki temel farklılıklardan bir tanesidir?
   *a.* Erkeklerdeki kan basıncındaki artış.
   *b.* Kadınlardaki, kalp atışı sayısındaki artış.
   *c.* Kadınlarda, cevap verilmeyen bir periyodun olması.
   *d.* Erkeklerde orgazmdan sonra, cevap verilmeyen bir periyodun olması.
   *e.* Erkeklerde kas geriliminde artışın olması.
8. Ovaryum ve uterus döngüleri ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *yanlıştır*?
   *a.* Östrojen ve progesteron seviyelerinin düşmesi, menstrüasyonu indükler.
   *b.* LH düzeyindeki ani yükselme, ovulasyonu indükler.
   *c.* Ovaryum döngüsünün ilk yarısında östrojen düzeyi, ikinci yarısında ise progesteron düzeyi yükselir.
   *d.* Eğer döllenme gerçekleşirse, korpus luteum hCG salgılar.
   *e.* Folikül hücreleri tarafından östrojen üretilir.
9. Uterus duvarındaki kasların kasılmalarını ve sütün gelmesini, aşağıdaki hormonlardan hangisi uyarır?
   *a.* Progesteron.
   *b.* Östrojen.
   *c.* Prolaktin.
   *d.* Oksitosin.
   *e.* İnsan koriyonik gonadotropin hormonu.
10. Aşağıdaki doğum kontrol yöntemlerinden hangisinin güvenirliği *daha azdır*?
    *a.* Ritim metodu.
    *b.* Doğum kontrol haplarının kullanılması.
    *c.* Diyafram kullanılması.
    *d.* Vasektomi uygulanması.
    *e.* Prezervatif kullanılması.

## TARTIŞMA

1. Derin okyanuslarda, dişisinden çok daha küçük olup gerçekte onun vücuduna bağlı olarak yaşayan balık türleri vardır. Eşeyli ve eşeysiz üreme üzerinde çalışan seçilim baskısı ve derin deniz ortamı göz önüne alınacak olursa, seksüel dimorfizmin bu uç örneğinin ortaya çıkmasına hangi faktörlerin yol açtığını düşünürsünüz?
2. Spermatogenez ve oogenezde ilk ve ikinci mayotik bölünmelerin ürünleri arasındaki iki temel farklılık nedir? Bu farklılıklar niçin mevcuttur?
3. İnsanda her ovaryum döngüsünün başlangıcında, FSH'ın yükselen düzeyine yanıt olarak 6-12 folikül gelişmeye başlar; fakat, bir hafta sonra, sadece bir tanesi gelişimine devam eder, diğerleri ise yıkılır. Foliküllerin östrojen ürettiği; östrojenin, FSH reseptörlerini üreten folikül hücrelerini uyardığı ve östrojenin hipofizdeki FSH üretimi üzerinde negatif geribildirim uyguladığı bilindiğine göre, büyümek için sadece tek bir folikülün "seçilme" nedenini açıklayabilir misiniz?
4. Ovaryumlarda ve testislerdeki LH ve FSH etkilerini karşılaştırınız.
5. Ovulasyonu takip eden ay boyunca ovaryum ve uterus olayları, döllenmenin olup olmamasına bağlı olarak farklılık gösterir. Onların hormonal kontrollerini açıklayın ve farklılıkları tanımlayın.

## EK ARAŞTIRMA

Erkekler için vasektomi ya da prezervatiften başka, doğum kontrol metodu yoktur. Erkeklerde seksüel davranışları ya da erkek ikincil cinsiyet karakterlerinin korunmasını etkilemeksizin, sperm üretimini engelleyen hapların yapılmasını öngören farmakolojik bir yöntemi nasıl geliştirebilirsiniz?

# 44 Hayvan Gelişimi

## Akış ile gidin

Elinizi kalbinizin üzerine koyun. Şimdi, elinizi karaciğerinizin üzerine yerleştirin. Daha sonra da apandisinizin üzerine koyun. Eminim ki ilk önce elinizi göğsünüzün sol tarafı üzerine, daha sonra kaburgalarınızın hemen alt tarafına sağ tarafa ve son olarak da karnınızın aşağı kısmında sağ tarafa koymuşsunuzdur. Fakat, Bölüm 31'de omurgalıların (insanlar dahil) bilateral simetri gösterdiklerini (sol kol/sağ kol, sol böbrek/sağ böbrek vs) öğrenmiştiniz. Bununla birlikte, açıkça, bizim bilateral simetrimiz tam değildir.

Bizim iç organlarımızın bazıları – kalp, karaciğer, apandis, mide ve akciğerlerin lobları- vücudun sol ve sağ taraflarına göre farklı şekilde konumlanmıştır. Gelişen bir embriyo, hangi tarafın sol ve hangi tarafın sağ olduğunu nasıl bilmektedir?



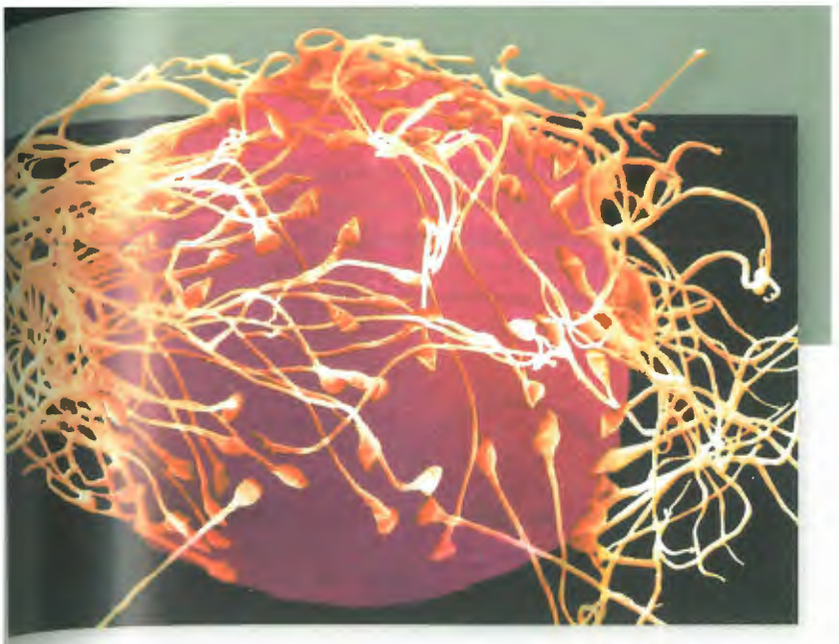
**Akış İle Gidin** İnsanların iç organları, tamamıyla simetrik değildir; bazı bireyler, iç organlarının konumlanması, çoğu insanda görülen iç organ konumlanmasının ayna görüntüsü olacak şekilde dünyaya gelirler – bu duruma *situs inversus* adı verilir. İç organların sol-sağ asimetrisi, gelişimin çok erken evresindeki birincil sillerin asimetrik uyarılarıyla başlatılır.

Bu soruya cevabın ipuçları, 7.000 kişiden 1 tanesinde iç organların tersine konumlanmış olmasından gelmektedir; bu durum *situs inversus* olarak bilinmektedir ve Latincede "ters konumlanma" anlamına gelmektedir. Gelişimle ilgili bu farklılık, çok erken evredeki embriyonun tek bir hücre tabakasından çoklu hücre tabakasına ilerlediği zaman ortaya çıkmaktadır.

Bu bölümde öğreneceğiniz gibi, tek bir hücre tabakasından bir sonraki evre olan iki tabakalı evreye varıldığında, embriyonun bir alanındaki hücreler yüzeyden içeriye doğru göç ettiklerinde bir delik ya da yarık meydana gelir. Yüzeyden gelen diğer hücreler, bu açıklığa doğru ve açıklık boyunca göç ederek onun altında konumlanır. İçeriye doğru hücre hareketinin başladığı yer, düğüm (nod) olarak adlandırılır. Bu düğümün hücreleri, hücre dışı sıvıyı açıklıktan dışarıya süpürerek atan hareketli sillere sahiptir.

Bu düğümü sınırlayan hücreler, aynı zamanda hareketli olmayan bir tane sile –birincil sil- sahiptir. Hücre dışı sıvının akışıyla birincil siller bükülür ve onlar, iç organların gelişim tarzını belirleyen sinyal silsilesini başlatır. Hareketli siller tarafından sürüklenen sıvı, sağ taraftan sola doğru akma eğiliminde olduğundan sinyal silsilesi simetrik olarak gerçekleşmez ve bu olay, organ gelişiminin sol-sağ organizasyonunu başlatır.

Düğümle ilgili sillerin hareketliliğini ortadan kaldıran bir mutasyonu taşıyan bireylerin yarısında iç organların konumlanması normalken diğerlerinde *situs inversus* görülmektedir. Bu duruma sahip olan bireylerin çoğu normal, sağlıklı olarak yaşamlarını sürdürür. Hatta onların çoğu, rutin fiziksel muayenelerle organlarının normal olarak bulunması gereken yerden farklı yerler-



**Spermler Yumurtayla Karşılaştıkları Zaman** Gelişim, bir yumurtanın bir sperm tarafından döllenmesiyle başlar. Bir sperm, bir yumurtayla kaynaşır kaynaşmaz, diğer tüm spermler engellenir. Hayvan yumurtası, tipik olarak spermden çok büyüktür; yumurtanın sitoplazması, bilgi taşıyan moleküllerle ve besin maddeleriyle dolu olup bunlar gelişimi yönetir ve büyüyen embriyoyu besler.

de konumlanmış olduğu anlaşılıncaya kadar bu durumun farkında bile olmazlar.

Biyolojide sıklıkla meydana geldiği gibi, biz soruyu bir adım daha geriye ittik. Bu düğümdeki siller, niçin hücre dışı sıvıyı sağ taraftan sol tarafa doğru akıtacak şekilde çırpılmaktadır? Bu asimetrinin kökündeki neden, galiba, döllenmiş yumurtanın ilkin hücre bölünmelerinde ortaya çıkmaktadır. Döllenmiş yumurta, başlangıçta bir seri bölünme geçirmek suretiyle yumurta sitoplazmasını, farklılaşmamış hücre kitlesine paylaştırır. Bu hücre kitlesi, nihai vücut planının hiçbir ipucuna sahip olmamasına karşın, döllenmiş yumurtanın sitoplazmasındaki moleküllerin eşit olarak dağıtılmaması, hücrelerin ileride neyi oluşturacakları ve vücut planının kurulması konusunda bilgi sağlayabilir.

**BU BÖLÜMDE** Tek bir yumurtanın, çoklu tabakalar yaratan ve hücre-hücre etkileşimlerini tesis eden düzenli hücre hareketleriyle çok hücreli bir hayvan haline nasıl geliştiğini göreceğiz. Bölüm 19 ve 20'de tanımlanmış olan, hücre farklılaşmalarını kontrol eden gen ekspresyonundaki bölgesel ve zamana dayalı farklılaşmalar, hayvanın vücut planının ortaya çıkmasına yol açar. Biz, kapsamlı bir şekilde çalışılmış olan denizkestanesi, kurbağa, tavuk ve insanın yer aldığı dört organizmada gelişimin bu erken basamaklarını tartışacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


44.1 Döllenme, Gelişimi Nasıl Harekete Geçirir?
44.2 Gastrulasyon Birden Çok Doku Tabakasını Nasıl Meydana Getirir?
44.3 Organ ve Organ Sistemleri Nasıl Gelişir?
44.4 Büyüyen Embriyo Nasıl Korunur ve Desteklenir?
44.5 İnsan Gelişiminin Evreleri Nelerdir?


# 44.1 Döllenme Gelişimi Nasıl Harekete Geçirir?

Döllenme, sperm ve yumurtanın birleşmesidir. Onun için bunu, gelişimi başlatan olay olarak düşünebilirsiniz. Ancak, iki şeyi akılda tutmak gerekir. Birincisi, eşeysiz çoğalan hayvanlardaki gelişim, döllenme olmaksızın ilerler. İkinci olarak, döllenmenin gerçekleştiği hayvanlarda, olgun yumurta içerisinde daha önce meydana gelmiş olan kritik olaylar, daha sonra meydana gelen gelişimi etkileyecektir. Böylece döllenme çalışılırken, bu olayın eşeyli olarak üreyen hayvanlardaki çok hücreli gelişimi nasıl harekete geçirdiğini ya da yeniden başlattığını gerçekten soruyoruz.

Döllenme, anadan ve babadan gelen genler sayesinde diploid durumun tamamlanıp yeniden tesis edilmesinden daha fazlasını yapar. Sperm ve yumurta zarlarının kaynaşması, birçok şeyi başarmaktadır:

- İlave spermlerin girmesine karşı engeller tesis eder.
- Yumurta zarından iyon akışlarını uyarır.
- Yumurtanın pH'sını değiştirir.
- Yumurtanın metabolizmasını artırır ve protein sentezini uyarır.
- Bir çok hücreli embriyo üretmek için hızlı hücre bölünme serilerini başlatır.

Kısım 43.2'de döllenmenin mekanizması açıklanmıştır. Biz burada, gelişimin ilk adımlarını başlatan sperm ve yumurtanın hücresel ve moleküler etkileşimlerine daha yakından bakacağız.

### Sperm ve yumurta, zigota farklı katkılar yapar

Çoğu türde, yumurtalar spermden çok daha büyüktür. Yumurta sitoplazmasında, organeller, besin maddeleri, aralarında transkripsiyon faktörlerinin ve mRNA'ların yer aldığı çeşitli moleküller iyi stoklanmıştır. Sperm, DNA teslim eden küçük bir araçtan başka bir şey değildir. Gelişimin erken evreleri boyunca embriyonun gereksinim duyduğu hemen hemen her şey anadan gelir. Haploid çekirdek sağlamasına ilave olarak sperm, çoğu türde zigota başka bir önemli katkı yapar – sentriyol.

Sentriyol, zigotun sentrozomu haline gelir ve daha sonraki hücre bölünmeleri için mitotik iplikleri organize eder (bakınız Şekil 11.10). Sentriyol, aynı zamanda, hücrelerin birincil sillerinin orijinidir; bu siller, *situs inversus* olayında görmüş olduğumuz gibi hücre iletişiminde (haberleşme) önemlidir.

Yumurtadaki sitoplazmik faktörler, gelişimin *determinasyon, farklılaşma ve morfogenez* gibi belli başlı olaylarını yöneten sinyal silsilesini tesis etmede önemli roller oynar.

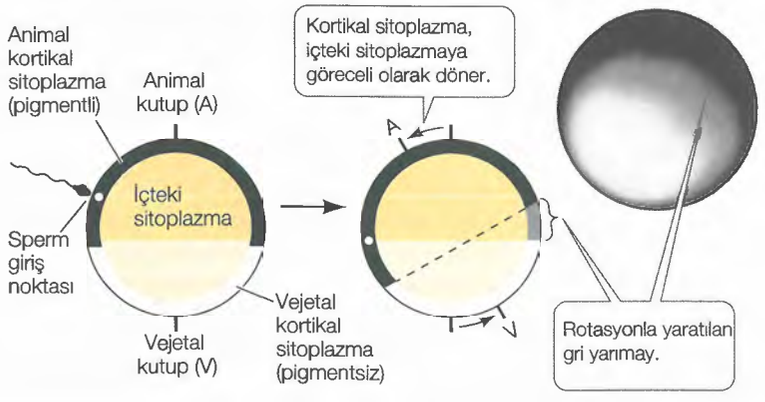
### Yumurta sitoplazmasının yeniden düzenlenmesi, determinasyon için evreyi ayarlar

Amfibi yumurtalarının eşsiz özellikleri onları, yumurta sitoplazmasının yeniden düzenlenmesinin determinasyon evresini nasıl ayarladığını açıklamak için ideal model yapar. Amfibi yumurtasının sitoplazmasındaki moleküller, homojen olarak dağılmamışlardır. Spermin yumurtaya girişinin yumurta sitoplazmasının yeniden düzenlenmesini uyarması, yumurta sitoplazmasına ilave organizasyon getirir. Bu yeniden düzenlenme, zigotun kutuplaşmasını tesis eder, ve hücre bölünmeleri başladığı zaman, gelişime rehberlik edecek olan bilgi içeren moleküller, yavru hücreler arasında eşit olarak paylaşılmaz.

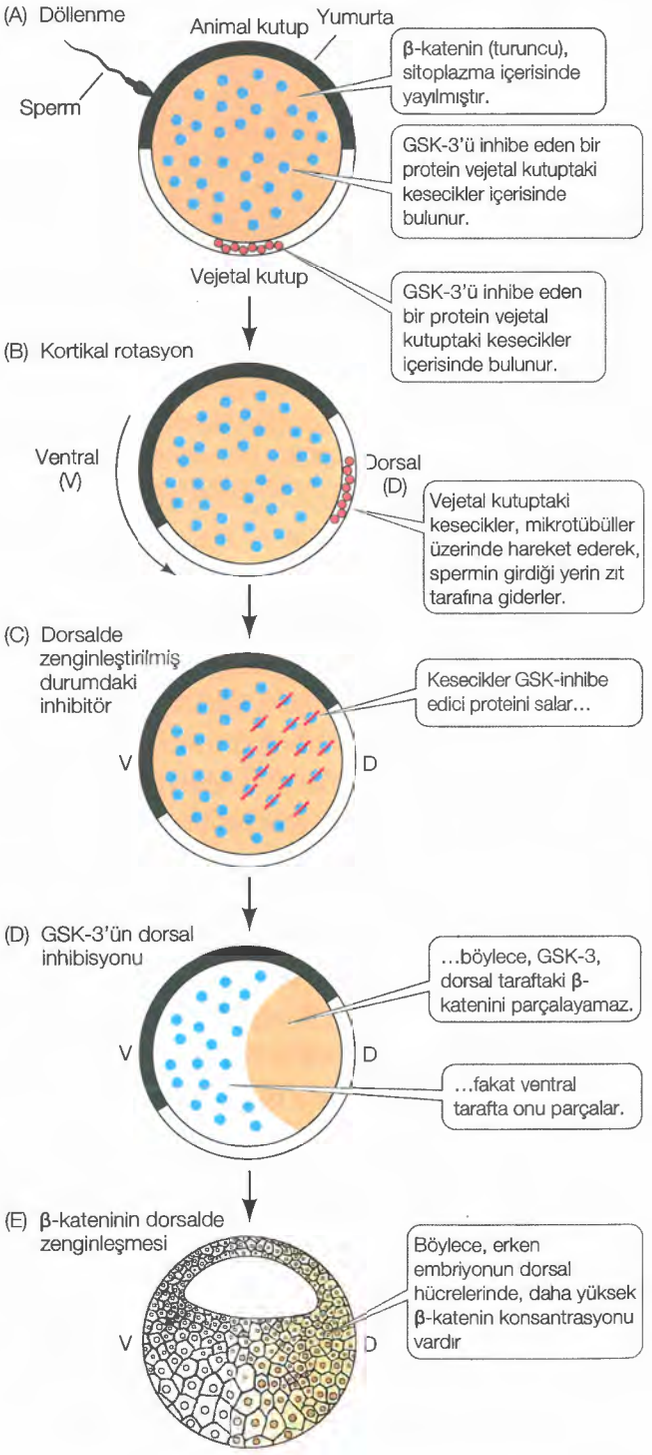
Döllenmenin ardından yumurta sitoplazmanın yeniden düzenlenmesi, sitoplazmadaki pigmentlerden dolayı bazı kurbağa türlerinde kolaylıkla gözlenebilir. Döllenmemiş kurbağa yumurtasındaki besin maddeleri, yer çekimi nedeniyle yumurtanın aşağı yarısında yoğunlaşmış olan yoğun yumurta sarısı granülleridir, bu bölgeye **vejetal yarımküre** adı verilir. Yumurtanın haploid çekirdeği, **animal yarımküre** adı verilen zıt uçta konumlanmıştır. Animal yarımkürenin en dışındaki (*kortikal*) sitoplazma, yoğun bir şekilde pigmentlidir, altta kalan sitoplazma ise daha difüz pigmentasyona sahiptir. Vejetal yarımküre, pigmentli değildir. Bu farklılıklardan dolayı, bir kurbağa yumurtası döllendiğinde sitoplazmanın yeniden nasıl düzenlendiğini gözlemek kolaydır.

Kurbağa yumurtası, ışınsal simetriğe sahiptir. Yumurtayı kendi vejetal-animal ekseni etrafında döndürebilirsiniz ve bütün tarafları aynıdır. Sperm bağlanma yerleri, animal yarımkürenin yüzeyinde yer alır; onun için spermin yumurtaya girdiği yer burasıdır. Bir sperm yumurtaya girdiği zaman, bir anteriyör-posteriyör eksen yaratılmak suretiyle bilateral simetri uygulamaya konur. Kortikal sitoplazma, sperm girişi olan yerin etrafına doğru rotasyon yapar. Bu rotasyon, sitoplazmanın farklı bölgelerini yumurtanın zıt taraflarında yer alanlarla temas durumuna getirir; ve spermin giriş yaptığı yerin karşı tarafında, difüz olarak pigmentli olan sitoplazmadan oluşmuş bir bant meydana getirir. **Gri yarımay** adı verilen bu bant, amfibilerin bazı türlerinde gelişimle ilgili önemli olayların yerini işaretler (Şekil 44.1).

Spermin çekirdek dışında yumurtaya katkı yaptığı organel olan sentriyol, gri yarımayın görülmeye başlamasıyla meydana çıkan sitoplazmik reorganizasyonu başlatır. Sentriyol mikrotübülleri, vejetal yarımküre sitoplazması içerisinde, kortikal sitoplazmanın hareketine rehberlik eden bir paralel dizi şeklinde organize eder. Bu mikrotübüller, aynı zamanda, özgül organeller ve proteinlerin hareketlerinden doğrudan sorumlu olduğu görülmektedir; çünkü bu organeller ve proteinler, ve-




**44.1 Gri Yarımay** Döllenmeden sonra kurbağa yumurtalarının sitoplazmasının yeniden düzenlenmesi, gri yarımayın ortaya çıkmasına yol açar.




**44.2 Sinyal Oluşum Şelalesini Tesis Eden Sitoplazmik Faktörler** Sitoplazmik hareketler, önemli olan gelişim sinyallerinin dağılımını değiştirir. Kurbağa zigotunda, protein kinaz GSK-3'ün, onun inhibitörünün ve β-katenin proteininin etkileşimi, embriyonun dorsal-ventral ekseninin belirlenmesinde ciddi öneme sahiptir.

jetal yarımküreden gri yarımay bölgesine kortikal sitoplazma rotasyonundan daha hızlı hareket ederler.

Sitoplazma, proteinler ve organellerin hareketi, gelişimle ilgili kritik sinyallerin dağılımını değiştirir. Gelişimin erken dönemindeki anahtar transkripsiyon faktörü, maternal mRNA'dan (yumurta ovaryumda olgunlaşırken yumurta içerisinde mRNA üretilip depolanır) üretilen β-katenindir. Beta-katenin, yumurta sitoplazmasının her tarafında bulunur. Sitoplazmanın her yerinde, aynı zamanda, glikojen sentaz kinaz-3 (GSK-3) adı verilen bir protein kinaz bulunur; bu enzim, fosforilasyon yapar ve böylece yıkılması için β-katenini hedef haline getirir. GSK-3'ün inhibitörü, yumurtanın vejetal korteksi içerisinde tecrit edilmiş durumdadır. Sperm girişinden sonra bu inhibitör, mikrotübüller boyunca gri yarımaya doğru ilerler ve orada β-kateninin yıkılmasını önler. Sonuç olarak, gelişen embriyonun dorsal tarafındaki β-katenin konsantrasyonu, ventral tarafındakinden daha yüksektir (**Şekil 44.2**).

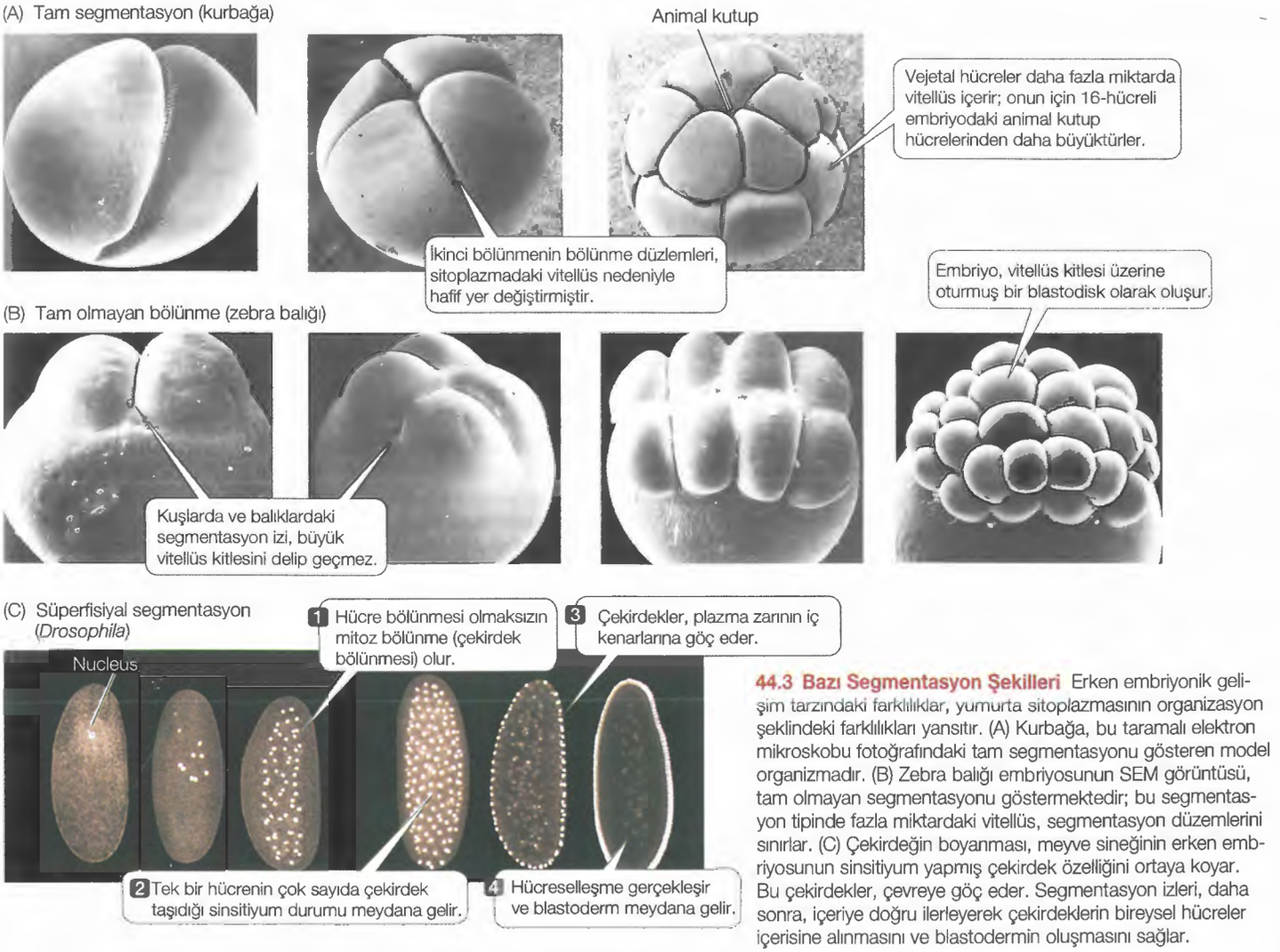
Beta- katenin, embriyo oluşumu ve hücre determinasyon süreçlerini başlatan hücre-hücre iletişim (işaretleşme) olayları serisinde büyük rol oynar. Fakat hücre-hücre iletişim olayları meydana gelmeden önce, birçok hücre yer almalıdır. Şimdi, zigotu çok hücreli bir embriyoya dönüştüren erken evredeki hücre bölünmesi serilerine dönelim.

## Segmentasyon sitoplazmayı yeniden paketler

Diploid zigotun bir hücre kitlesi haline dönüşmesi, **segmentasyon** adı verilen bir seri hızlı hücre bölünmesiyle meydana gelir. Zigotun sitoplazması homojen olmadığından bu ilk hücre bölünmeleri, besin maddelerinin ve sitoplazmik determinantların erken embriyoda farklı şekilde dağılımına yol açar.

Segmentasyon, çoğu hayvanda, hücre büyümesi olmadan, çok az gen ekspresyonu, hızlı DNA replikasyonu ve mitozla ilerler. Embriyo, hücreleri gittikçe küçülen içi dolu bir top haline gelir. Sonunda bu top, içi sıvı dolu merkezi bir boşluk oluşturur. Bu boşluğa, **blastosöl**; ve bu evredeki embriyoya **blastula** adı verilir. Blastulanın bireysel hücrelerine **blastomer** denir. Farklı türlerdeki segmentasyonun biçimi, onların blastulalarının şeklini etkiler.

- Çok az **vitellüse** (depolanmış besin maddesi) sahip olan çoğu yumurtada **tam segmentasyon** meydana gelir. Bu segmentasyon tarzında ilk segmentasyon çizgileri, yumurtayı tamamıyla böler ve oluşan blastomerler benzer büyüklüktedirler. Kurbağa yumurtası, tam segmentasyon geçirir; fakat yumurtanın vejetal kutbu daha fazla besin maddesi içerdiğinden sitoplazmanın bölünmesi, eşit değildir ve animal yarımküredeki blastomerler vejetal yarımkürede yer alanlardan daha küçüktürler (**Şekil 44.3A**).




**44.3 Bazı Segmentasyon Şekilleri** Erken embriyonik gelişim tarzındaki farklılıklar, yumurta sitoplazmasının organizasyon şeklindeki farklılıkları yansıtır. (A) Kurbağa, bu taramalı elektron mikroskobu fotoğrafındaki tam segmentasyonu gösteren model organizmadır. (B) Zebra balığı embriyosunun SEM görüntüsü, tam olmayan segmentasyonu göstermektedir; bu segmentasyon tipinde fazla miktardaki vitellüs, segmentasyon düzemlerini sınırlar. (C) Çekirdeğin boyanması, meyve sineğinin erken embriyosunun sinsitiyum yapmış çekirdek özelliğini ortaya koyar. Bu çekirdekler, çevreye göç eder. Segmentasyon izleri, daha sonra, içeriye doğru ilerleyerek çekirdeklerin bireysel hücreler içerisine alınmasını ve blastodermin oluşmasını sağlar.

- Çok fazla **vitellüs** içeren yumurtaya sahip çoğu türde **tam olmayan segmentasyon** meydana gelir ve segmentasyon çizgisi yumurtayı tamamen delip geçmez. Yumurtaları yoğun vitellüs kütlesi içeren balıklar, sürüngenler ve kuşlarda yaygın olarak görülen **diskoidal segmentasyon**, tam olmayan segmentasyonun bir tipidir. Embriyo, hücrelerden oluşmuş bir disk olarak şekillenir ve **blastodisk** adı verilen bu disk, vitellüs kütlesinin tepesine oturur (Şekil 44.3B).
- **Süperfisiyal segmentasyon**, meyve sineği (*Drosophila*) gibi böceklerde gerçekleşen tam olmayan segmentasyonun değişik bir tipidir. Gelişimin erken döneminde, hücre bölünmesi olmaksızın çekirdek mitoz bölünmesi geçirerek *sinsityum* durumu yaratır - çok çekirdekli tek bir hücre oluşumu (Şekil 44.3C). Sonunda bu çekirdekler, yumurtanın çevresine göç eder ve yumurtanın plazma zarı, içeriye doğru gelişerek bir miktar besin maddesini de bünyesine almak suretiyle çekirdeklerin çevresini sararak bireysel hücreleri meydana getirir.

Segmentasyon sırasında mitotik iğ ipliklerinin konumu, rastgele değildir; maternal genomdan üretilen ve yumurtada depolanmış olan sitoplazmik faktörler tarafından belirlenir (bakınız Kısım 19.4). Mitotik iğ ipliklerinin yönelimi, segmentasyon düzlemlerini ve blastomerlerin dizilimini belirleyebilir.

Tam olan segmentasyonda, eğer birbirini izleyen hücre bölünmelerinin mitotik iğ iplikleri, zigotun animal-vejetal eksenine paralel ya da dikse, kurbağada görüldüğü gibi **radyal segmentasyon** tarzı meydana gelir; kurbağada, ilk iki hücre bölünmesi, animal-vejetal eksene paralel, üçüncüsü ise diktir (bakınız Şekil 44.3A). Mitotik iğ iplikleri, animal vejetal eksene eğik açı oluşturduğunda **spiral segmentasyon** ortaya çıkar. Spiral segmentasyonda oluşan her yeni hücre tabakası, mitotik iğ ipliklerinin yönelimine bağlı olarak, sola ya da sağa kayar. Çoğu yumuşakça, spiral segmentasyona sahiptir; bu olay, bazı türlerde kabuğun kıvrılma (salyangozlarda görüldüğü gibi) tarzıyla yansıtılır.

## Memelilerdeki erken hücre bölünmeleri kendine özgüdür

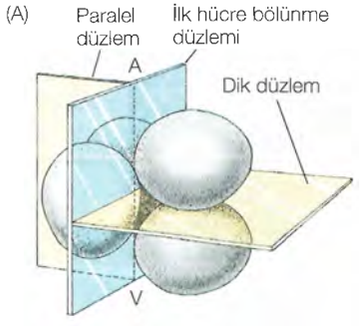
Plasentalı memelilerdeki (Eutheria) erken hücre bölünmelerinin birçok özelliği, diğer hayvan gruplarında görülenlerden öylesine farklıdır ki bazı biyologlar buna segmentasyon demenin uygun olmadığını düşünür. Fakat, siz buna ister segmentasyon deyin ya da demeyin, erken hücre bölünmeleri serisi, ileride embriyoya gelişecek olan farklılaşmamış hücrelerden oluşmuş bir cismi meydana getirmektedir. Memelilerdeki bu süreç çok yavaştır. Hücre bölünmelerinin süresi, memeli olmayan türlerdeki on dakika ile birkaç saat arasında değişen süreyle karşılaştırıldığında, 12-24 saat aldığı görülmektedir. Ayrıca, memeli blastomerlerinin hücre bölünmeleri, birbirleriyle eş zamanlı değildir. Blastomerler aynı anda mitoz geçirmediğinden embriyodaki hücrelerin sayısındaki artış, diğer türlerdeki tipik düzenli artış (2, 4, 8, 16, 32, vs.) şeklinde değildir.

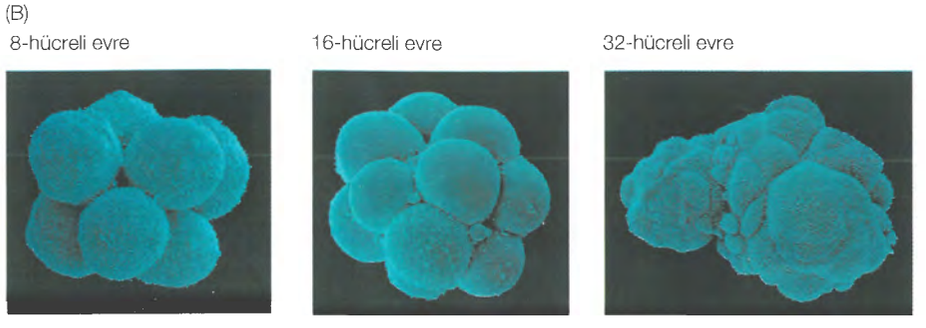
Memelilerin segmentasyon tarzı, *rotasyonaldır*: ilk hücre bölünmesi, animal-vejetal eksene paraleldir ve iki blastomer verir. İkinci hücre bölünmesi, bu iki blastomeri birbirine dik açılarla böler: birisi, bir blastomeri animal-vejetal eksene paralel bölerken diğeri, diğer blastomeri animal-vejetal eksene dik olarak böler (Şekil 44.4A).

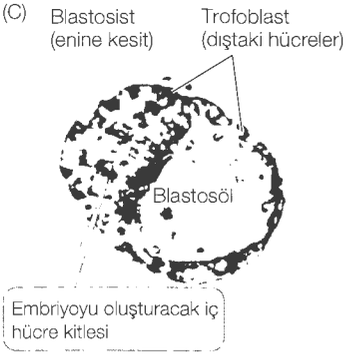
Yavaş ilerleyen rotasyonal memeli segmentasyonun bir başka özgün özelliği, segmentasyon sırasında ekspresyona uğramış gen ürünlerinin segmentasyonda rol oynamasıdır. Denizkestaneleri ve kurbağalar gibi hayvanlarda, blastomerlerde gen transkripsiyonu meydana gelmez, onun için bunlardaki segmentasyon, büyük ölçüde, döllenmeden önce yumurta içerisinde mevcut olan moleküller tarafından yönetilir.

Tam segmentasyona sahip olan diğer hayvanlarda olduğu gibi, memeli zigotundaki erken hücre bölünmeleri, birbirleriyle gevşek bir şekilde bağlanmış hücrelerden oluşmuş bir top üretir. Bununla birlikte, 8-hücreli evreden sonra, memeli blastomerlerinin davranışı değişir. Onlar, bir diğeri ile temas eden yüzeylerini maksimuma çıkarmak için biçim değiştirirler, sıkı bağlantılar oluştururlar ve sıkı bir hücre kitlesi haline gelirler (Şekil 44.4B).

16-hücreli evreden 32-hücreli evreye geçilince (dördüncü bölünme), hücreler iki gruba ayrılırlar. **İçteki hücre kitle-**

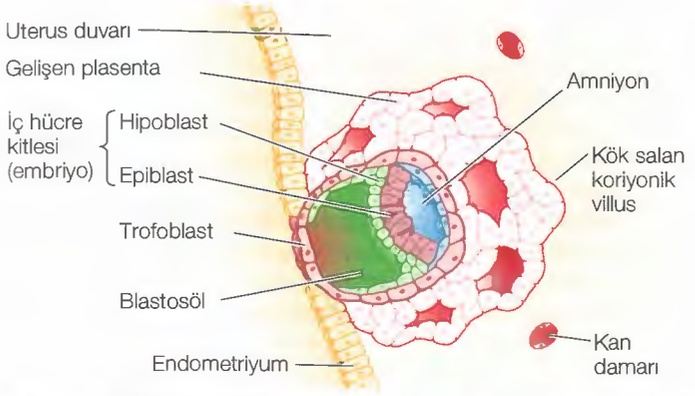



**44.4 Blastosist Oluşumu** (A) Memelilerde rotasyonal segmentasyon görülür; bu segmentasyon şeklinde, ilk bölünme düzlemi animal-vejetal (A-V) eksene paraleldir; fakat, ikinci hücre bölünmesi, biri diğerine dik olan iki düzlem (bej renginde) içerir. (B) Taramalı elektron mikroskobu fotoğrafı, 32-hücreli evredeki bir asimetrik blastosistle sonuçlanan eşzamanlı olmayan hücre bölünmesini göstermektedir. (C) Işık mikroskobundaki enine kesit görüntüsünde, memeli blastosisti, içeride yer alan ve içerisi sıvı dolu olan blastosöle komşu olan hücre kitlesi ile kendisini çevreleyen trofoblast hücrelerinden oluşmuştur.




**44.5 İmplantasyondaki İnsan Blastosisti** Trofoblast hücreleri tarafından salgılanan adhezyon molekülleri ve protein sindiren enzimler, blastosistin endometriyumu delip içerisine yerleşmesine izin verir. Blastosist endometriyum duvarına gömülünce, trofoblast hücreleri çok sayıda uzantı –koriyonik villuslar- gönderir; bu uzantılar annenin kanıyla embriyonun temas alanını artırır.

**si**, ileride embriyoyu oluşturacaktır; bunların çevresinde yer alan dıştaki hücreler, **trofoblast** adı verilen kuşatıcı bir keseyi meydana getirir. Trofoblast hücreleri, bir uçta yer alan iç hücre kitlesiyle bir boşluk –*blastosöl*- yaratır ve sıvı salgılarlar (**Şekil 44.4C**). Bu evredeki memeli embriyosuna **blastosist** adı verilir; blastosist memeli embriyosunu, diğer hayvan gruplarının blastulasından ayırt edicidir.

Memelilerin segmentasyonu niçin böylesine farklıdır? Anahtar faktör, memeli yumurtasının vitellüs içermemesi ve tüm besin maddelerini anneden almak zorunda olmalarıdır. Memeliler *vivipar*dır: embriyo annenin uterusu içerisinde gelişir. Gelişen embriyoyu desteklemek için, embriyo ve annenin dolaşım sistemleri arasında bir bağlantı gelişir. Bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi, bu bağlantıyı sağlayan yapılar plasenta ve göbek kordonudur. Böylece memeli blastosisti, hem embriyoyu (içteki hücre kitlesinden) ve hem de onu destekleyen yapıları (trofoblasttan) üretmelidir.

Memelilerdeki döllenme, annenin oviduktunun yukarı kısmında gerçekleşir ve zigot oviducttan aşağıya uterusa doğru ilerledikçe segmentasyon geçirir. Blastosist uterusa ulaştığında trofoblast uterusun astarına (*endometriyum*) tutunur ve **implantasyon** süreci başlar. İnsanlarda implantasyon, döllenme olayında 6 saat sonra başlar ve implantasyona trofoblast tarafından salgılanan adhezyon molekülleri ve enzimler yardım eder (**Şekil 44.5**).

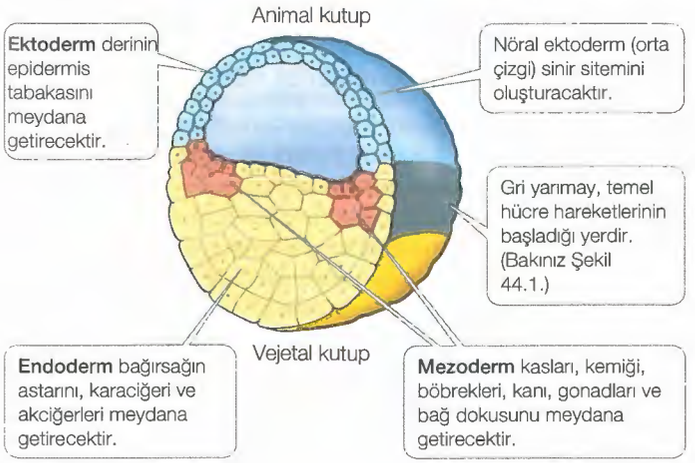
Blastosist, oviducttan uterusa aşağı doğru hareket ettiğinde, kendisi ovidukta (Fallop tüpü) gömülmemelidir; meydana gelecek olan *ektopik* (*dış gebelik*) ya da *tübal gebelik* çok tehlikeli bir durumdur. Erken implantasyon, yumurtayı saran ve segmentasyon geçirmiş hücrelerin oluşturduğu topu çevreleyen zona pellucida tarafından önlenir (bakınız Kısım 43.2). Blastosist yaklaşık olarak uterusa ulaştığı zaman, zona pellucidadan çıkar ve implantasyon meydana gelebilir.

## Belirli blastomerler belirli doku ve organları meydana getirir

Segmentasyon, yumurta sitoplazmasının içerisi sıvıyla dolu olan blastosölü çevreleyen çok sayıdaki küçük hücreye paylaştırılmasıyla sonuçlanır. Memeliler dışında, segmentasyon sırasında çok az hücre farklılaşması ve çok az gen ekspresyonu gerçekleşir. Bununla birlikte, blastulanın farklı bölgelerindeki hücreler, yumurtada mevcut olan besinlerin ve sitoplazmik determinantların farklı elemanlarına sahiptirler.

Blastosöl, blastulanın farklı bölgelerinden olan hücreleri birbirleriyle temas kurmalarını ve etkileşime girmelerini önler; fakat bu durum daha sonra değişecektir. Gelişimin sonraki evresinde, blastulanın hücreleri gezinecek ve başkalarıyla yeni topluluklara katılacaklar, talimatları bir başkasına iletecekler ve farklılaşmaya başlayacaklar. Birçok hayvanda blastomerlerin bu hareketleri, öylesine düzenli ve öylesine iyi düzenlenmektedir ki, belirli bir blastomeri bir boya ile etiketlemek suretiyle ondan türeyen doku ve organları tanımlamak olasıdır. Böyle etiketleme deneyleri, blastulanın **gelecek haritalarını** ortaya koyar (**Şekil 44.6**).

Blastomerlerin **determinasyon** geçirmesi –bir blastomerin ileride özgül olarak neyi oluşturacağının belirlenmesi- farklı türlerde farklı zamanlarda olur. Yuvarlak solucanlar gibi bazı türlerde blastomerlerin gelecekte ne olacaklarının belirlenmesi, iki-hücreli evre gibi oldukça erken dönemle kısıtlanmıştır. Eğer




**44.6 Kurbağa Blastulasının Gelecek Haritası** Renkler, üç germ tabakasına ve sonuçta da kurbağanın doku ve organlarını oluşturacak blastula kısımlarına işaret etmektedir.

bu blastomerlerden bir tanesi deneysel olarak ortadan kaldırılacak olursa, embriyonun belirli bir kısmı oluşmayacaktır. Bu tip gelişmeye **mozaik gelişme** adı verilir; çünkü eğer ergin hayvanı nihai "mozaik" olarak kabul edersek her bir blastomer buna özgül bir "fayansı" ekleyerek katkı yaptığı gözükmektedir.

Mozaik gelişimin aksine, **regülatif gelişimdeki** segmentasyon sırasında bazı blastomerlerin kaybedilmesi, gelişmekte olan embriyoyu etkilemez; çünkü arta kalan hücreler, kaybı telafi ederler. Regülatif gelişme, insanında aralarında bulunduğu birçok omurgalı hayvan türü için tipiktir. Memeli blastosistinin pluripotent hücreleri (içteki hücre kitlesi), *embriyonik kök hücreler* olarak bilinirler ve özellikle tedavi edici özelliklerinden dolayı birçok araştırmanın konusudur (bakınız Kısım 19.2).

Eğer bazı blastomerler, segmentasyon ve blastula oluşumu boyunca diğer hücrelerin kaybını telafi etmek için geleceklerini değiştirirlerse, bu hücreler tam bir embriyo oluşturabilirler mi? Belirli bir ölçüde, evet. Örneğin, memelilerde segmentasyon ve erken blastula oluşumu boyunca, eğer blastomerler fiziksel olarak iki ayrı gruba ayrılacak olursa, bu grupların her ikisi de tam bir embriyo meydana getirebilir. İki embriyo aynı zigottan geldiği için bunlar, genetik olarak özdeş olan *monozigotik ikizler* olacaktır.

İki ayrı yumurta iki ayrı sperm ile döllendiği zaman özdeş olmayan ikizler meydana gelir. Böylece, özdeş ikizler her zaman aynı cinsiyete sahip olurken özdeş olmayan ikizlerin aynı cinsiyete sahip olma olasılıkları %50'dir. 50.000 gebe kadından yaklaşık 1 tanesinde genetiksel ya da çevresel faktörler, içteki hücre kitlesinin birbirinden kısmen ayrılmasına yol açar. Sonuç, vücutlarının bazı noktalarında *birbirlerine bağlı* olan ikizlerin ortaya çıkmasıdır; birbirine bağlı olan bu ikizler, ekseriyetle, organlarının ve üyelerinin bazılarını paylaşırlar.

## 44.1 ÖZET

**Yumurtada, gelişimin erken evrelerini destekleyecek ve yönetecek besin maddeleri ve bilgi sağlayan molekülleri depolanır. Döllenme, yumurtayı aktive eder ve sitoplazmanın yeniden düzenlenmesini uyarır, vücut eksenleri belirlenir ve konumsal bilgi sinyaller serisinin oluşumunu başlatır; bu sinyal şelaleleri determinasyonu ve farklılaşmayı kontrol eder.**

- β-kateninin sadece belirli blastomerlerde nasıl yoğunlaştığını açıklayınız. **Bakınız s. 925 ve Şekil 44.2**
- Genel anlamada, tam ve tam olmayan segmentasyon arsındaki farklılıkları tanımlayınız **Bakınız ss. 925-926 ve Şekil 44.3**
- Bize gelecek haritası neyi anlatır? Gelecek haritaları nasıl oluşturulur? **Bakınız ss. 927-928 ve Şekil 44.6**

Gelişimin bir sonraki evresi olan gastrulasyon hakkında, gelişim konusunda çalışan biyolog Louis Wolpert şöyle demektedir "O, ne bir doğum, ne bir evlilik ne de ölümdür; gastrulasyon, sizin yaşamınızdaki en önemli zamandır". Gastrulasyon boyunca hücre hareketleri, yeni hücre-hücre irtibatları yaratır; bu bağlantılar seri sinyallerin oluşmasını tesis eder. Sinyal serileri, hücrelerin ve dokuların farklılaşmasını başlatır ve vücut planının ortaya çıkması için evreyi ayarlar.

# 44.2 Gastrulasyon Birden Çok Doku Tabakasını Nasıl Meydana Getirir?

Blastula, tipik olarak, hücrelerden oluşmuş içerisi sıvı dolu bir toptur. Hücrelerden meydana gelmiş olan bu basit top, birden fazla sayıda doku tabakasından yapılmış, baş ve kuyruk uçları olan, dorsal ve ventral tarafları bulunan bir embriyo haline nasıl gelmektedir? **Gastrulasyon**, yoğun hücre hareketleri sayesinde blastulanın çoklu doku tabakalarına ve belirgin vücut eksenlerine sahip olan bir embriyoya dönüştürüldüğü süreçtir. Dokular arsındaki uzamsal ilişkiler, farklılaşmayı ve organ oluşumunu tetikleyen hücreler arasındaki indükleyici etkileşimleri olası kılar (bakınız Şekil 19.10).

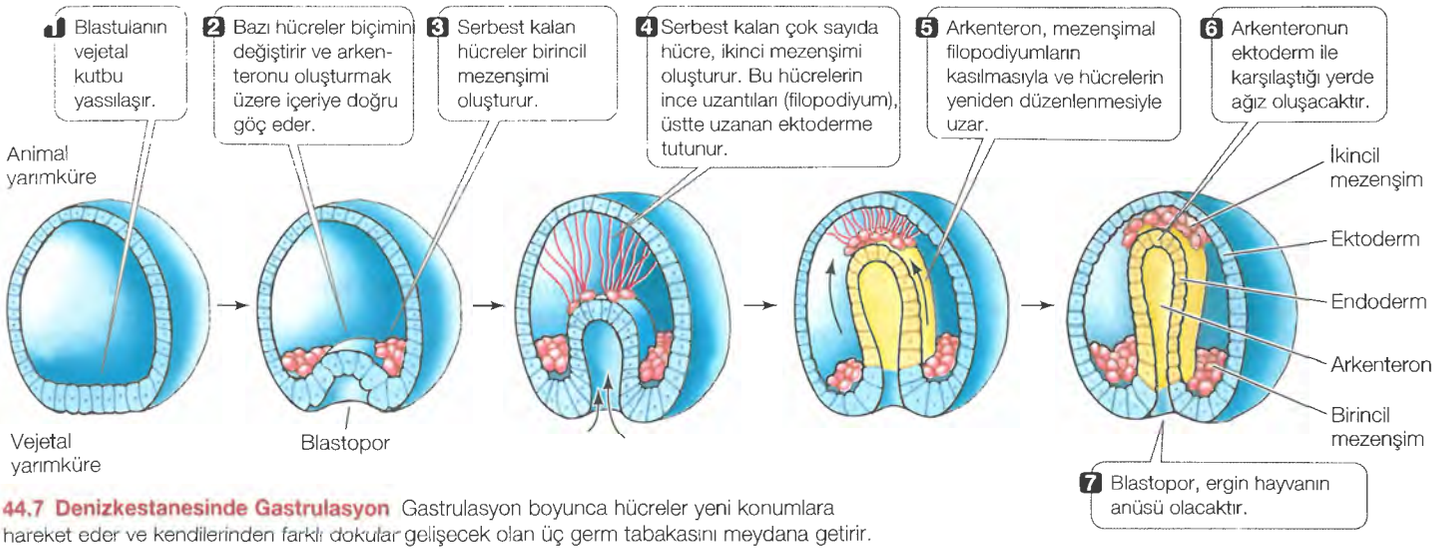
Gastrulasyon sırasında üç **germ tabakası** (aynı zamanda *hücre* tabakaları ya da *doku* tabakaları da denir) oluşur (bakınız Şekil 44.6):

- **Endoderm** en içteki germ tabakasıdır; bu tabaka bazı blastomerler embriyonun iç tarafına hareket ettiklerinde meydana gelir. Endoderm, sindirim sisteminin, solunum sisteminin astarını, pankreas ve karaciğeri meydana getirir.
- **Ektoderm** en dıştaki germ tabakasıdır; embriyonun dış tarafında kalan hücrelerden oluşur. Ektoderm, sinir sistemini, gözleri ve kulakları, derinin epidermis tabakasını ve deriden türemiş olan kıl, tüy, tırnaklar ya da pençeler, ter bezleri, yağ bezleri, hatta dişler ve ağzın diğer dokularını meydana getirir.
- **Mezoderm**, orta tabakadır; endoderm ve ektoderm arasına göç eden hücrelerden meydana getirilir. Mezoderm, aralarında kalp, kan damarları, kaslar ve kemiklerin de bulunduğu çok sayıda organa doku katkısı yapar.

Hayvan gelişiminde en ilginç ve önemli olan çözülmesi gereken sorunlardan bazıları, birbiriyle bağlantılı iki soruyla ilgilidir: gastrulasyondaki hücre hareketlerini ne yönetir; hücre farklılaşmasının ve organ oluşumunun ortaya çıkan tarzından ne sorumludur? Bilim insanları bu soruların her ikisine de moleküler düzeyde cevap vermede önemli ilerleme kat etmişlerdir. Takip eden tartışmaya, uzamsal bakımdan göz önünde canlandırmak daha basit olduğundan denizkestanesinin gastrulasyonu ile başlayacağız. Daha sonra, kurbağadaki biraz daha karmaşık olan gastrulasyon şeklini tanımlayacağız; bu incelemeler, sürüngenler, kuşlar ve memelilerdeki daha da kompleks olan gastrulasyon şekillerini açıklamaya yardım edecektir.

### Vejetal kutbun içeriye doğru çökmesi denizkestanesindeki gastrulasyonu karakterize eder

Denizkestanesi blastulası, hücrelerden oluşmuş sadece bir hücre kalınlığında olan içi boş toptur. Blastula evresinin sonu, mitoz hızının yavaşlamasıyla belirlenir; gastrulasyonun başlaması ise vejetal yarımkürenin yassılaşmasıyla belirlenir (Şekil 44.7). Vejetal kutuptaki bazı hücreler, blastosöl içerisine doğru esnerler, komşu hücrelerden ayrılırlar ve boşluk içerisine göç ederler. Bu hücreler, **mezenşim** haline gelir; mezenşim, mezoderm adı verilen ortadaki germ tabakasının hücreleridir. Mezenşim hücreleri, sıkıca paketlenmiş bir kılıf ya da epitel hücrelerinden oluşmuş tüpler şeklinde organize olmamıştır; bu hücreler, diğer doku tabakaları arasına ve içerisine göç eden bağımsız birimler olarak görev görürler.




**44.7 Denizkestanesinde Gastrulasyon** Gastrulasyon boyunca hücreler yeni konumlara hareket eder ve kendilerinden farklı dokular gelişecek olan üç germ tabakasını meydana getirir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 44.1 • Gastrulasyon**

Vejetal kutuptaki yassılaşma, bireysel blastomerlerin biçimindeki değişikliklerden kaynaklanır. Orijinal olarak daha ziyade kübik olan bu hücreler, daha küçük dış kenarları ve daha büyük iç kenarları olan kama-biçimini alır. Sonuç olarak vejetal kutup içeriye doğru bel verir ya da bir kişinin parmağını içi boş bir topun içine doğru dürtmesine benzer şekilde *içeriye çöker* (*invagine* olur) (bakınız Şekil 44.7). İçeriye doğru çöken hücreler, endoderm haline gelir ve **arkenteron** adı verilen ilkin bağırsağı meydana getirir. Arkenteronun ucunda, daha fazla hücre blastosöl içerisine girerek daha fazla mezoderm oluşturur.

Hücre biçimindeki değişiklikler, arkenteronun başlangıçtaki çöküntüsüne yol açar; fakat sonunda mezenşimal hücreler tarafından çekilir. Arkenteronun ucuna bağlı olan bu hücreler, üstteki ektoderme tutunan filopodium adı verilen uzantılar gönderir. Filopodiumlar kasıldığında, arkenteronu invaginasyonun başladığı yerden embriyonun zıt ucundaki ektoderme doğru çeker. Hayvanın ağzı, arkenteronun bu üstte uzanan ektoderm ile temas ettiği yerde oluşur. Vejetal kutbun içeriye doğru çökmesiyle meydana gelen bu açıklığa, **blastopor** adı verilir; blastopor, hayvanın anüsü olacaktır.

Denizkestanesinin çeşitli hücre hareketlerini hangi mekanizmalar kontrol eder? Bunun derhal yanıtı, belirli blastomerlerin özgül özelliklerinin değişmesidir. Örneğin, bazı vejetal hücreler, biçimini değiştirir ve blastosölün içerisine doğru çıkıntı oluşturur ve bu hücreler mezenşim haline gelir. Bu hücreler, blastulanın yüzeyindeki komşu hücreleriyle temasını kaybettiklerinde filopodiumlar oluşturlar ve ondan sonra, blastosölü astarlayan hücreler tarafından oluşturulmuş olan hücre dışı protein matriks boyunca hareket ederler.

Gastrulasyonun daha derinden anlaşılması, farklı blastomerlerin farklı özellikler geliştirmesine yol açan moleküler mekanizmaların keşfedilmesini gerektirir. Segmentasyon, yumurtanın sitoplazmasını sistemli olarak böler. 64-hücreli evredeki denizkestanesi blastulası, radyal simetriktir, fakat Kısım 19.4'de tanımlandığı gibi *polariteye* (*kutuplaşma*) sahiptir. Blastula, bir seri hücreden oluşmuştur. Kurbağa blastulasında olduğu gibi, üst kısım, animal kutup; alt kısım vejetal kutuptur.

Eğer blastula hücrelerinin farklı dizileri, birbirinden ayrılırsa, onlar farklı gelişim potansiyelleri gösterir; sadece vejetal kutuptan gelen hücreler, tam bir larvanın gelişmesini başlatma yeteneğine sahiptir (bakınız Şekil 19.8). Bu farklılığın, transkripsiyonla ilgili çeşitli düzenleyici proteinlerin yumurtanın sitoplazması içerisinde eşit olarak dağılmamasına uygun olarak meydana geldiği ileri sürülmüştür. Segmentasyon ilerledikçe, bu proteinler farklı hücre gruplarında son bulur. Onun için, farklı hücrelerde özgül gen takımları aktive edilir; ve bu genler o hücrelerin farkı gelişim kapasitelerini saptar.

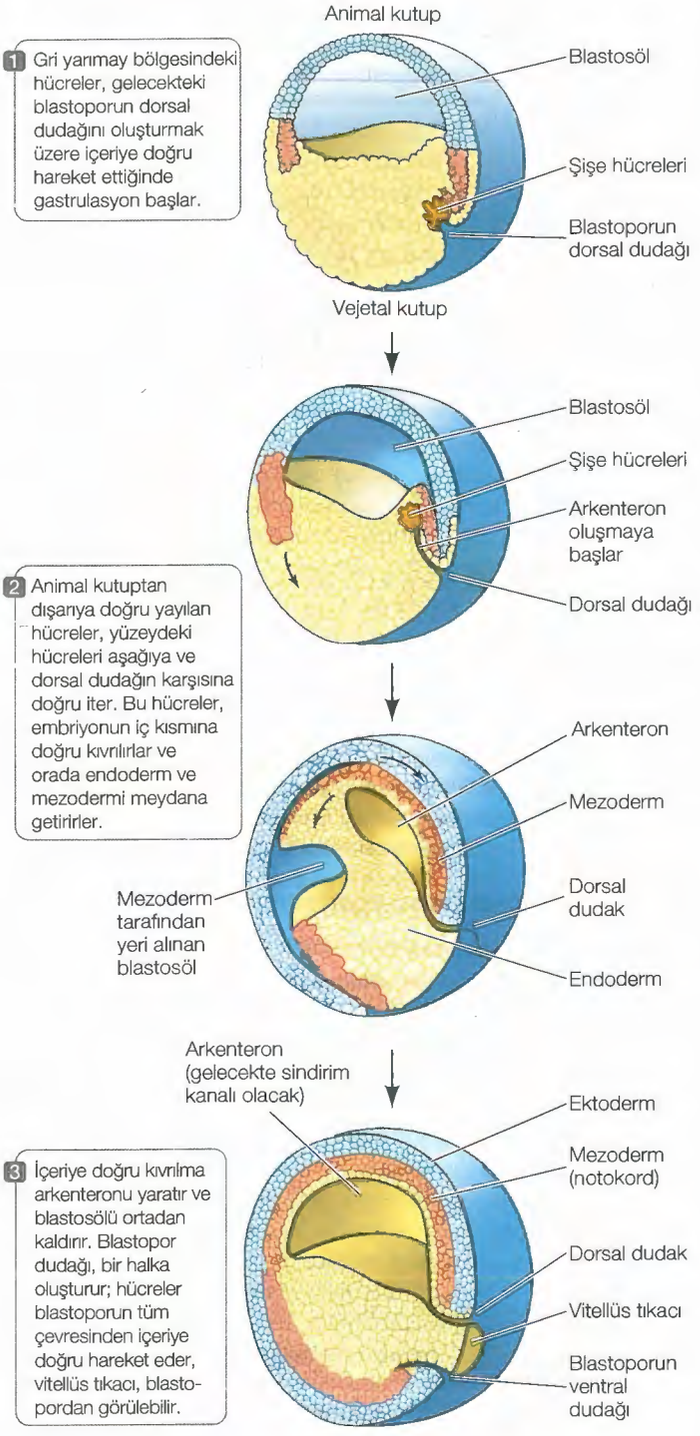
Şimdi, birkaç anahtar sinyal molekülün tanımlanmış olduğu kurbağadaki gastrulasyonu inceleyelim.

## Kurbağadaki gastrulasyon gri yarımayda başlar

Amfibi blastulaları, önemli miktarda vitellüse sahiptir ve bir hücre kalınlığından daha fazla kalınlığa sahiptir; onun için, amfibilerdeki gastrulasyon denizkestanelerindekinden daha karmaşıktır. Amfibilerin farklı türleri arasında önemli ölçüde değişiklik vardır; fakat bu kısa özette, amfibi gelişimi hakkında genelleştirilmiş bir resim oluşturmak için farklı türler üzerinde yapılan çalışmalardan elde edilen sonuçları kullanacağız.

Gri yarımay bölgesindeki belirli hücreler biçimlerini ve hücreye tutunma özelliklerini değiştirmeye başladıklarında amfibi gastrulasyonu başlar. Bu hücreler, içeriye blastosöle doğru çıkıntı oluştururlarken ince boyun kısımlarıyla blastulanın dış yüzeyine bağlılıklarını sürdürürler. Biçimleri nedeniyle bu hücrelere *şişe hücreleri* adı verilir.

Şişe hücreleri, blastoporun **dorsal dudağının** oluşacağı noktaya işaret eder (**Şekil 44.8**). Şişe hücreleri içeriye doğru hareket ettiklerinde, dorsal dudak meydana getirilir; ve hücrelerden oluşmuş bir tabaka, onun üzerinden blastosölün içerisine hareket eder. Bu işleme, **involusyon** adı verilir. İnvolusyan yapan hücrelerin bir grubu, olası endodermdir; bu hücreler, ilkin bağırsağı ya da arkenteronu oluşturur. Bir başka hücre grubu, en dıştaki hücreler ile endoderm arasına hareket ederek mezodermi oluşturur. Hücre özelliklerindeki değişikliklere uygun olarak ortaya çıkan bu yeniden düzenlenmelere, **konvergent uzantı** adı verilir. Hücreler, hareket yönünde uzanırlar fakat onlar aynı zamanda araya eklenirler (diğerlerinin arasında hareket ederler). Eğer onlar henüz uzamışlarsa, göç eden hücre grubu daha dar olacaktır; aralara eklenmelerin olmasıyla onlar, göç eden hücre grubunun genişliğini koruyacaktır.




**44.8 Kurbağa Embriyosunda Gastrulasyon** Bu diyagramdaki renkler, Şekil 44.6'da kurbağanın gelecek haritasında verilen renkler ile eşleşmektedir.

Gastrulasyon ilerlediğinde, animal yarımküreden gelen hücreler yassılaşır ve **epiboli** adı verilen bir işlemle involusyon yerine doğru hareket ederler. Blastopor dudağı genişler ve sonunda, vitellüs bakımından zengin hücrelerden oluşmuş "tıkacın" etrafında tam bir halka meydana getirir. Hücreler blastopordan içeriye doğru hareket etmeye devam ettiklerinde arkenteron büyür ve gittikçe blastosölün yerini alır.

Amfibi embriyosu, dış tarafta ektoderm, iç tarafta endoderm ve bunların arasında mezoderm olmak üzere üç germ tabakasından oluştuğunda gastrulasyon sonlanır. Embriyo, aynı zamanda, dorsal-ventral ve anteriyör-posteriyör organizasyona sahiptir. En önemlisi, endodermin, mezodermin ve ektodermin özgül bölgelerinin gelecekleri belirlenmiştir. Amfibi embriyosunda determinasyonun nasıl meydana geldiğini ortaya koyan çok güzel deneyler, tarih olarak eski fakat heyecan verici bir hikayedir.

### Blastoporun dorsal dudağı embriyo oluşumunu organize eder

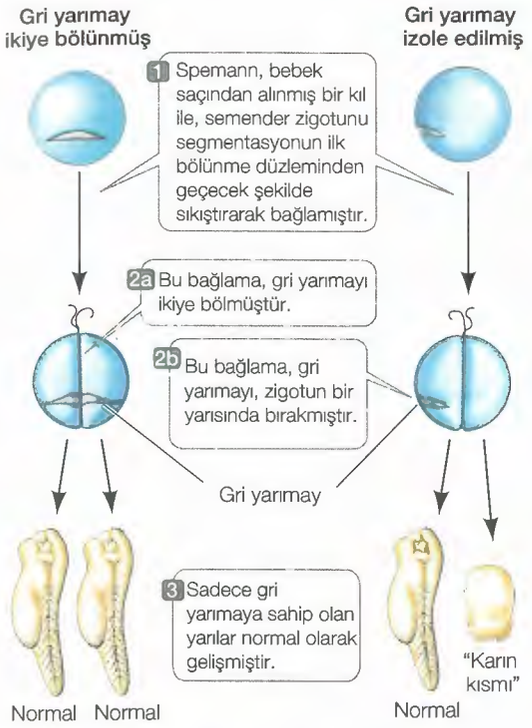
1900'lü yılların başlarında, Alman biyolog Hans Spemann, semender yumurtalarının gelişimini çalışıyordu. Spemann, blastomerlerin çekirdeklerinin tam bir embriyonun gelişimini yönetme yeteneğini koruyup korumadığını ortaya çıkarmaya çalışıyordu. Büyük bir sabır ve el becerisiyle bir bebekten (gerçekte kendi kız kardeşinden) aldığı tek bir saç kılından ilmek oluşturdu ve döllenmiş yumurtaları, ilk hücre bölünme düzleminin geçtiği yerden bu saç kılıyla bağladı; böylece yumurtaları etkin bir şekilde iki yarıya bölerek çekirdeğin bir tarafta kalmasını sağladı. O taraf, hücre bölünmesi geçirerek bir semendere gelişti; diğer yarı ise basitçe dejenere oldu. 16-hücreli evreye kadar, eğer bir çekirdek, boğulmanın gerçekleştirildiği diğer tarafa kaçırılacak olursa kardeş semenderler gelişebilmekteydi. Böylece, blastulanın çekirdeklerinin her biri (en azından 16-hücreli evreye kadar), tam bir organizmanın gelişimini yönetme ve destekleme yeteneğine sahipti.

Fakat, bilimde sıklıkla olduğu gibi, Spemann'ın ikiye bölme deneyleri yeni bir olayı ortaya koydu. Kaçırılan çekirdeği kabul eden blastulanın yarısı, bazen gelişmiyordu. Onun ilmeği, gri yarımayı ikiye böldüğünde, zigotun her iki yarısı da tam bir embriyoya gelişti. Ancak, Spemann, ilmeği gri yarımay sadece bir tarafta kalacak şekilde bağladığında zigotun sadece gri yarımayı alan tarafı tam bir organizmaya gelişti (**Şekil 44.9**). Gri yarımay materyalinden yoksun olan yarı, hücre bölünmesi geçirdi; fakat bu yarı çekirdek içerdiğinde bile farklılaşmamış hücrelerden oluşmuş bir küme haline gelmekteydi, Spemann bu hücre kümesine "göbek parçası" adını verdi. Spemann, normal bir semenderin gelişimi ve gastrulasyon için gerekli olan sitoplazmik faktörlerin, döllenmiş yumurta içerisinde eşit olarak dağılım göstermediğini varsaydı.

Sitoplazmik faktörlerin farklı elemanlarını kabul eden hücrelerin, gelişimleri sonunda farklı yapılara gelişecekleri şeklindeki hipotezi test etmek için, Spemann, erken gastrulalardan aldığı parçaları, diğer gastrulaların üzerindeki çeşitli yerlere nakletti. Spemann, gelecek haritalarının rehberliğinde (bakınız Şekil 44.6) ileride deriye gelişecek olduğunu bildiği bir ektoderm parçasını alarak, normal olarak sinir sisteminin bir kısmı haline gelecek olan bölgeye nakletti, ve bunun tersini de yaptı.

Spemann, bu doku nakli işlemlerini erken gastrulalarda – blastopor henüz oluşmaya başladığı zaman- gerçekleştirdiğinde nakledilen parçalar, daima yerleştirildikleri yerdeki konum için uygun olan dokulara gelişti. Orijinal yerlerinde epidermise gelişmesi tasarlanmış olan nakledilen hücreler, sinir sistemi dokusuna gelişti; ve orijinal yerlerinde sinir sistemi dokusuna gelişmesi tasarlanmış olan nakledilen hücreler, konak epidermisine gelişti. Böylece, Spemann, nakledilen hücrelerin geleceklerinin, nakledilme işleminden önce saptanmamış olduğunu öğrendi (bakınız Şekil 19.2).

Bununla birlikte, geç gastrulalarda aynı deney zıt sonuçlar verdi. Kendi orijinal yerlerinde epidermis olacağı tasarlanmış




**44.9 Gastrulasyon ve Gri Yarımay** Spemann'ın araştırması, semenderlerdeki gastrulasyon ve sonraki normal gelişimin gri yarımayda lokalize olmuş sitoplazmik determinantlara bağlı olduğunu ortaya koymuştur.

olan nakledilen hücreler, konağın sinir sistemi içerisinde deri hücrelerinden oluşmuş yamalar meydana getirdi; ve sinir sistemi dokusuna gelişecek olan bölgelerden alınıp nakledilen hücreler, alıcının derisinde sinir dokusu meydana getirdi. Gastrulasyon boyunca bazı noktalarda, embriyonik hücrelerin geleceği belirlenmişti.

Spemann'ın kendi öğrencisi Hilde Mangold ile birlikte yapmış olduğu sonraki deney, önemli sonuçlar vermiştir: onlar, blastoporun dorsal dudağını nakletti (**Şekil 44.10**). Bu küçük doku parçası, başka bir gastrulanın olası karın alanına nakledildiği zaman, o, gastrulasyonun ikinci alanını uyardı -ve orijinal embriyo ile karın-karına olan ikinci tam embriyo meydana geldi. Blastoporun dorsal dudağı, görünüşte, tam bir embriyo meydana getirmesi için konağın dokusunu indükleme yeteneğime sahiptir; Spemann ve Mangold tarafından, dorsal dudak dokusu için **birincil embriyonik düzenleyici** ya da basit olarak **düzenleyici** adı verilmiştir. Düzenleyiciler, 80 yıldan daha fazla bir süredir, aktif araştırma alanı olmuştur.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 44.2 • Doku Nakilleri Determinasyon süreçlerini Ortaya Koyar

### Transkripsiyon faktörleri düzenleyicilerin faaliyetlerinin önemini vurgular

Modern moleküler yöntemlerin ortaya çıkmasıyla, birincil embriyonik düzenleyicinin faaliyetinde işe karışan moleküler mekanizmayı keşfetmek amacıy-

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

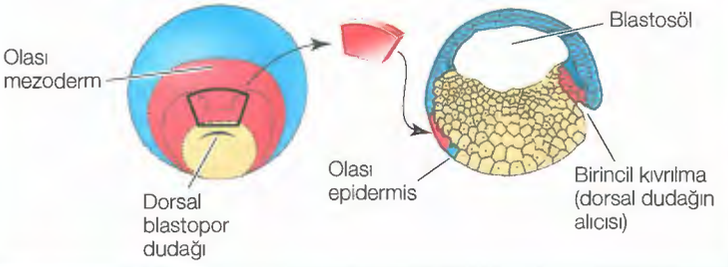
### 44.10 Dorsal Dudak Embriyonik Organizasyonu İndükler

Hans Spemann ve Hilde Mangold, klasik deneylerinde, erken gastrula evresindeki semender embriyosunun dorsal blastopor dudağı mezodermini nakletti. Sonuçlar, bu embriyonik bölgenin hücrelerinin tam bir embriyo oluşumunu yönetebildiğini gösterdi. Onlar bu hücrelere "düzenleyici" ismini verdiler.

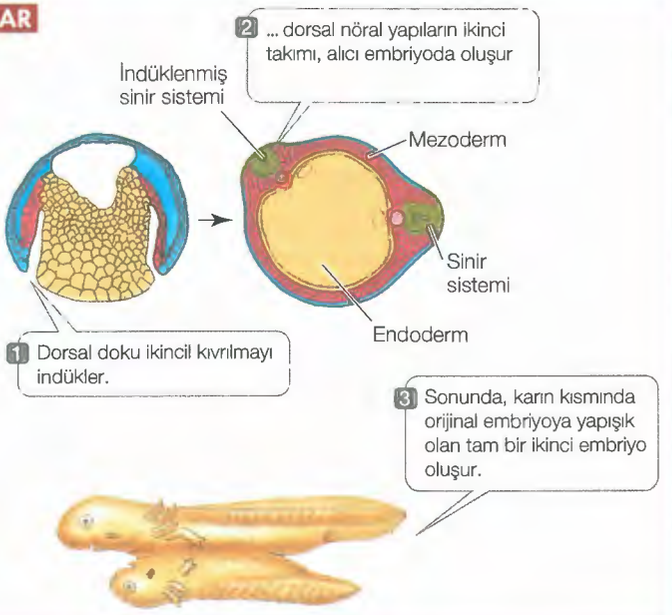
**HİPOTEZ** **Erken dorsal blastopor dudağındaki sitoplazmik faktörler, amfibi embriyolarındaki hücre farklılaşmasını organize eder.**

**YÖNTEM**

1. Erken gastrula evresindeki semender embriyosunun (verici) dorsal blastopor dudağının yukarısından bir mezodermal doku parçasını al.
2. Verici dokuyu, aynı evredeki alıcı embriyoya naklet. Verici doku, nakledildiği ektoderm bölgesinde epidermis (deri) olarak gelişecektir.




**BULGULAR**




**SONUÇ** **Dorsal blastopor dudağının hücreleri, diğer hücrelerin gelişimle ilgili geleceklerinin değişimini indükleyebilir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

la, düzenleyici çok kapsamlı olarak çalışılmıştır. Transkripsiyon faktörü β-kateninin geç blastulada dağılımı, erken gastruladaki düzenleyicinin yerleşim yerine karşılık gelir; onun için β-katenin, düzenleyici aktivitesinin başlatıcısı olmaya adaydır. O proteinin indükleyici bir sinyal olduğunu ispatlamak için, onun, önerilen etki için hem *gerekli* hem de *yeterli* olduğunun gösterilmesi gereklidir. Başka bir değişle, eğer aday protein mevcut değilse (gereklilik), etki meydana gelmemelidir; ve aksi oluşmadıkça aday protein, etkiyi indükleme yeteneğine sahip olmalıdır (yeterlilik).

Gereklilik v e yeterlilik kriterleri, β-katenin için yerine getirilmiştir. Eğer β-katenin mRNA transkriptleri, yumurta içerisine antisens RNA enjeksiyonlarıyla tüketilirse (bakınız Kısım 18.4), gastrulasyon meydana gelmez. Eğer β-katenin, blastulanın bir başka bölgesinde deneysel olarak aşırı üretilirse, Spemann-Mangold deneylerinde nakledilen dorsal dudağın yaptığı gibi, embriyo oluşumunun ikinci bir eksenini indükleyebilir. Böylece, β-katenin, birincil embriyonik düzenleyici oluşumu için hem gerekli ve hem de yeterli olduğu görülmektedir – fakat o, bir kompleks haberleşme sürecinin sadece bir elemanıdır.

Beta-kateninin varlığı, düzenleyiciyi nasıl yaratır; ve düzenleyici, ondan sonra, vücut planının başlangıçlarını nasıl indükler; zira bu iş transkripsiyon faktörleri ve gen ekspresyonunu kontrol eden büyüme faktörleri arasında kompleks etkileşim serileri gerektirir. Aşağıda verilen bu kompleks ve gelişmekte olan hikayenin sadece bir kısmıdır. Sizin bu tanımdan çıkarmanız gereken şey, işe karışmış olan genler ve gen ürünlerinin isimleri değildir. Biz, daha ziyade, sizlerin, konumsal ve zamansal bilgiyi yayan farklı sinyal kombinasyonlarını üretmek için sinyal moleküllerinin aralarında nasıl etkileştiklerine ilişkin bir temel bilgi kazanacağınızı ümit ediyoruz. Bu bilgi, hücrelerin determinasyon ve farklılaşmanın farklı yollarına girmesine rehberlik eder.

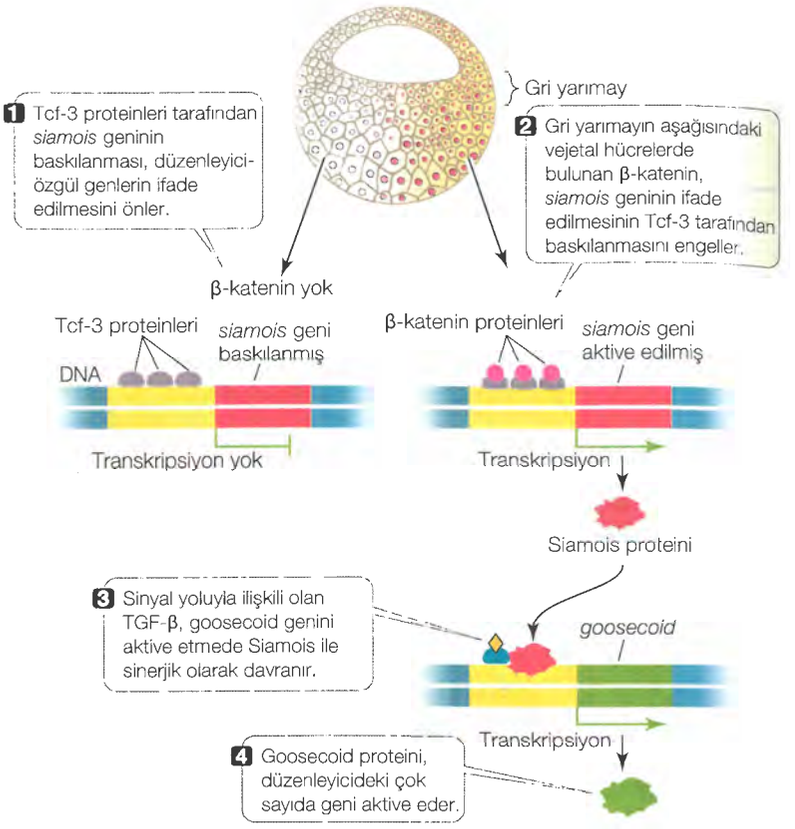
Erken gastrulalar ile yapılan çalışmalar, birincil embriyonik düzenleyici aktivitesinin, vejetal hücrelerden gelen sinyaller ile β-katenin etkileşimi sayesinde meydana getirildiğini ortaya koymuştur. Onlar, birlikte, bir transkripsiyon faktörü olan **Goosecoid**in ekspresyonunu aktive eder. *Goosecoid* geninin ekspresyonu, iki haberleşme yoluna bağlıdır.

Bu yollardan ilki, Siamois adı verilen *goosecoid*- teşvik edici transkripsiyon faktörünü ister. *Siamois* geni, normal olarak, Tcf-3 adı verilen bol bulunan transkripsiyon faktörü tarafından baskılanır; fakat hücrelerde β-katenin mevcut olduğunda, Tcf-3 ve β-katenin arasındaki etkileşim *siamois* ekspresyonunu indükler (**Şekil 44.11**). Fakat Siamois proteini tek başına, *goosecoid* ekspresyonu için yeterli değildir.

İkinci yol, dönüştürücü büyüme faktörü-β (TGF-β) adı verilen bir protein familyası için orijinal yumurta sitoplazmasından gelen mRNA'ları ister. TGF-β, *goosecoid* transkripsiyonunu kontrol etmek için Siamois proteini ile etkileşime girer. Böylece, siz, hangi hücrelerin birincil düzenleyici olacağını, faktörlerden oluşmuş kompleks bir kombinasyonun belirlediğini görebilirsiniz.

## Düzenleyici, dorsal dudaktan göç ettiğinde aktivitesini değiştirir

Düzenleyici hücreler, blastoporun dorsal dudağının oluşum sürecini başlatır. Bu hücreler, özgül olarak, dorsal dudağın merkezinde yer alırlar ve orta çizgiye doğru (yani, anteriyör-posteriyör eksenin ortası) hareket ederek içeriye kıvrılırlar. Embriyoya giren ilk düzenleyici hücreler, öne doğru göç ederek baş endodermini ve baş mezodermini meydana getirirler. Onlar, burada, komşu hücreleri baş kısmındaki yapıların yapımına katılmaları için indükler. Embriyonun içerisine kıvrılmış olan daha sonraki düzenleyici hücreler, gövdenin yapılarını indükleyecektir; ve dorsal dudaktan içeriye doğru hareket eden sonuncu düzenleyici hücreler, kuyruğun yapılarının oluşmasını indükleyecektir. Düzenleyici hücrelerin özelliği, onlara baş, gövde ya da kuyruk yapılarını indükleme yeteneği verecek şekilde nasıl değişmektedir?




**44.11 Düzenleyicinin Moleküler Mekanizmaları** Amfibilerde, gri yarımayın organize etme potansiyeli, *goosecoid* geninin aktivitesine bağlıdır; *goosecoid* geni ise, gri yarımayın aşağısında yer alan vejetal hücrelerde tesis ettiği sinyal yolları tarafından aktive edilir.

İndükleyici doku etkileşimleri, aktif olmakla birlikte baskılanabilirde. Yukarıda öğrendiğimiz gibi, erken düzenleyici hücreler, transkripsiyon faktörü Goosecoidi ifade ederler; Goosecoid ise çözünebilir sinyalleri şifreleyen genleri aktive eder. Bu hücreler blastosöl içerisinde ileriye doğru hareket ettiklerinde, bir takım farklı büyüme faktörlerini üreten yeni hücre populasyonlarıyla temas kurarlar. Baş kısmındaki yapıları oluşturmak için, bu büyüme faktörlerinden bazılarının baskılanması gerekir. En öndeki düzenleyici hücreler, Goosecoidin etkisi altında, bu büyüme faktörlerine karşı antagonistleri üretir ve salarlar.

Gövde yapılarının indüksiyonu, farklı büyüme faktörü grubunun baskılanmasını gerektirir. Baş bölgesi düzenleyicilerinden daha sonra içeriye doğru kıvrılan düzenleyici hücrelerde, Goosecoid artık dominant transkripsiyon faktörü değildir; ve bu hücreler, farklı büyüme faktörü antagonistlerini ifade ederler. Kuyruk yapılarının indüksiyonu, son olarak içeriye kıvrılan düzenleyici hücrelerin farklı aktivitelerine gereksinim duyar. Böylece, düzenleyici hücreler, anteriyör-posteriyör eksen üzerindeki farklılaşmanın farklı şekillerini gerçekleştirmek için, doğru zamanlarda büyüme faktörü antagonistlerinin uygun gruplarını ifade ederler.

Sinir sisteminin gelişiminin başlaması, aynı zamanda, baskılayıcı bir doku etkileşiminin olmasını gerektirir. Uzunca bir

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

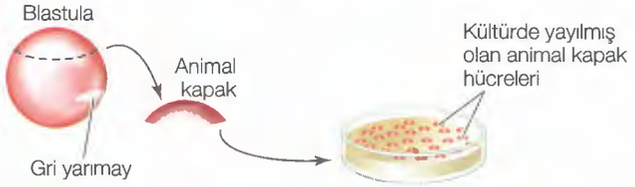
## 44.12 Farklılaşma, Transkripsiyon Faktörlerinin İnhibisyonundan Dolayı Olabilir

Düzenleyici hücreler, embriyonun orta çizgisi boyunca dorsal ektodermin altına kıvrıldığı zaman, üstte uzanan ektoderm deriden (epidermis) ziyade nöral dokuya gelişir. Fakat , düzenleyici hücreler, dorsal ektodermin nöral doku olmasına neden olur mu, ya da bu hücreler, bu ektodermin deri olmasını önler mi?

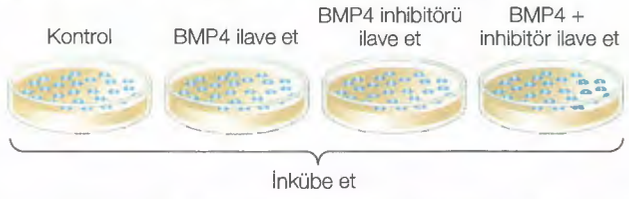
**HİPOTEZ** **Amfibi dorsal ektoderminin varsayılan durumu nöraldır; onun epidermise gelişmesi altında uzanan mezoderm tarafından indüklenir.**

**YÖNTEM**

1. Geç- evre kurbağa blastulasından bir animal kapak keserek al ve bir kültür ortamında hücre-hücre teması olmayacak şekilde hücreleri yayarak dağıt. Kültürden, BMP4 moleküllerini (mezoderm hücreleri tarafından salgılanır) ve BMP4'ün inhibitör moleküllerini elde et.

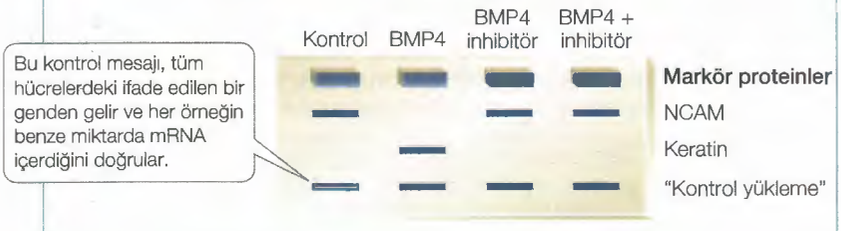



2. Embriyonik ektodermal hücrelerin dört ayrı kültürünü hazırla. Bu kültürlerden birisine madde ilave etme (kontrol); birisine BMP4 ilave et; birisine BMP4 inhibitörü ilave et; birisine de her iki molekülü de ilave et.




3. İnkübasyondan sonra, ektodermal hücrelerden mRNA'ları elde et ve markör protein NCAM (nöral hücre adhezyon molekülü, bir nöral protein) ve/ya da keratin (bir epidermal protein) için mRNA'ların varlığını araştır.

**BULGULAR** Kontrol ektoderm (indükleyici faktörler ilave edilmemiş), nöral markörü ifade eder. Mezodermal BMP4'ün varlığında ektoderm, epidermal markörü ifade eder. Eğer BMP4 inhibe edilirse, ektoderm nöral markörü ifade eder.




**SONUÇ** **Amfibi dorsal ektoderminin varsayılan durumu, nöraldır. Mezodermden gelen BMP4 proteini, ektoderm hücrelerinin epidermise farklılaşmasını indükleyebilir. Böylece, düzenleyici hücreler, BMP4'ün inhibitörünü salgılamalıdırlar.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

süre, içeriye doğru kıvrılan düzenleyici hücrelerin, üstte uzanan ektodermi epidermisi meydana getirmekten ziyade sinir dokuyu oluşturmak için aktif olarak indüklediği düşünüldü. Ancak şimdi biliyoruz ki epidermis, dorsal ektodermin önceki varsayılan durumuyla oluşmamaktadır. Daha doğrusu altta uzanan mezoderm, faktör olarak, ektodermin epidermis haline gelmesini indükleyen BMP proteinlerini salgılamaktadır. İçeriye kıvrılan düzenleyici hücrelerin rolü, indüksiyonu engellemek suretiyle üstte uzanan ektodermal hücrelerin gerçekten varsayılan yollarını – sinir dokuya farklılaşma yolunu- takip etmesine izin vermektedir (**Şekil 44.12**).

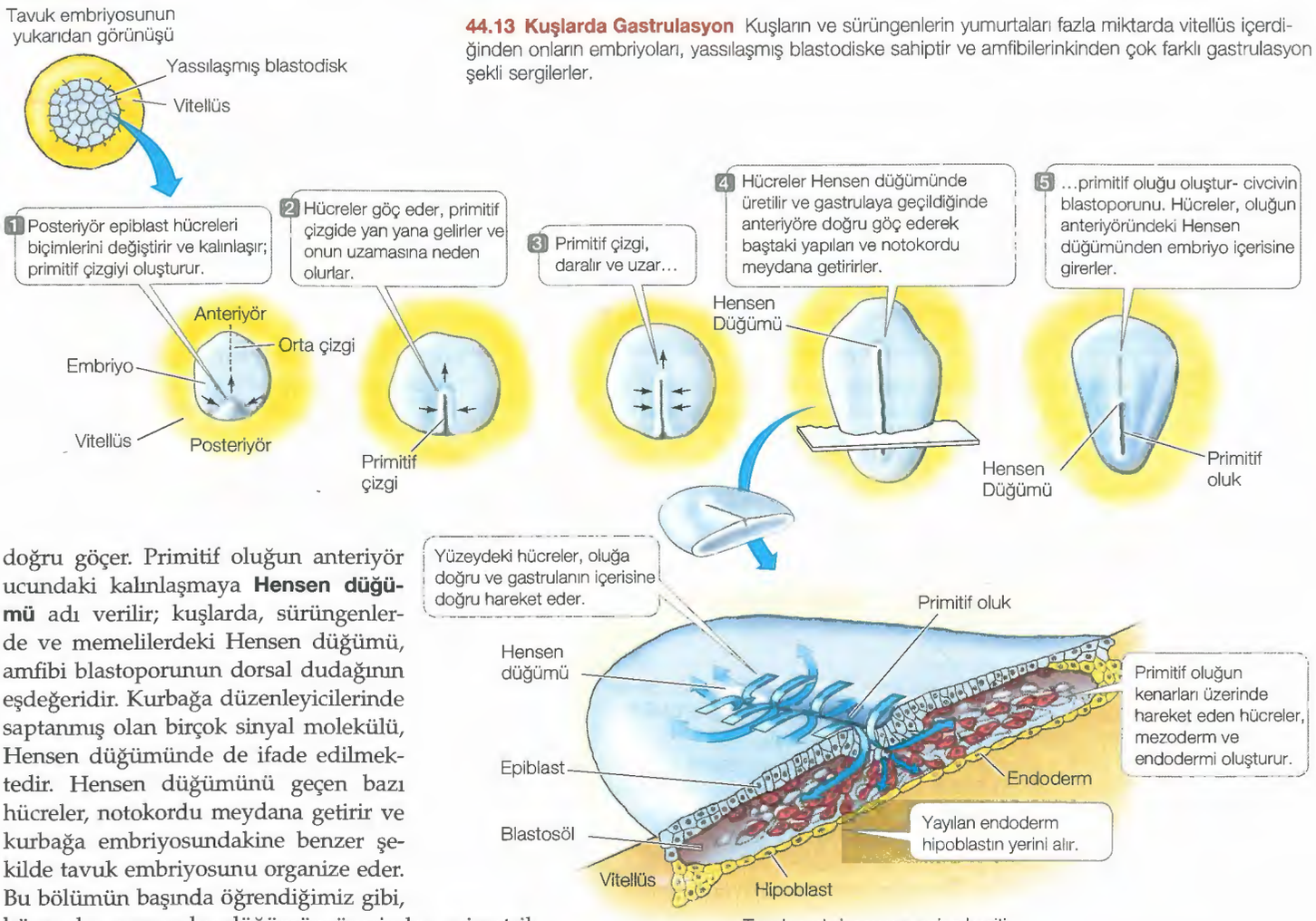
### Sürüngen ve kuş gastrulasyonu, vitellüslü yumurtalar için bir adaptasyondur

Sürüngenlerin ve kuşların yumurtaları, bol miktarda vitellüs içerir; ve bu grupların blastulaları, vitellüsün üst kısmında hücrelerden oluşmuş bir disk olarak gelişir (bakınız Şekil 44.3B). Gastrulasyonun, hücrelerin oluşturduğu top şeklindeki yapıdan daha ziyade hücrelerden oluşmuş bir yassı disk içerisinde nasıl ilerlediğini göstermek için tavuk yumurtasını kullanacağız.

Tavuk yumurtasındaki segmentasyon, blastodisk adı verilen yassı, dairesel bir hücre tabakasıyla sonuçlanır (**Şekil 44.13**). Blastodisk ve vitellüs kütlesi arasında, içerisi sıvı dolu bir boşluk yer alır. Blastodiskten ayrılarak serbest kalan bazı hücreler, bu boşluk içerisine girer. Bu hücreler bir araya gelerek devamlı bir tabaka olan **hipoblastı** meydana getirir; hipoblast ileride, gelişmekte olan embriyoyu destekleyecek ve besleyecek olan *ekstraembriyonik zarlara* katkı yapacaktır. Üstte uzanan hücreler, **epiblastı** yapar; epiblasttan uygun embriyo oluşacaktır. Böylece kuş blastulası, blastodiskin kenar kısımlarında birleşen üstteki epiblast ve alttaki hipoblasttan meydana gelmiş yassılaşmış bir yapıdır. Blastosöl, epiblast ve hipoblast arasında yer alan içerisi sıvı dolu boşluktur.

Gastrulasyon, hücrelerin önce orta çizgiye doğru ve daha sonra da orta çizgi boyunca ileriye doğru hareketlerinin yol açtığı, epiblastın posteriyör bölgesindeki kalınlaşmayla başlar (bakınız Şekil 44.13). Sonuç, orta hat boyunca *primitif çizgi* adı verilen bir kabartının oluşmasıdır. Bu primitif çizginin uzunluğu boyunca *primitif oluk* adı verilen bir çöküntü oluşur. Primitif oluk, blastopor olarak işlev görür ve onun üzerinden blastosöl içerisine göç eden hücreler, endoderm ve mezodermi meydana getirir.

Tavuk embriyosunda arkenteron oluşmaz; fakat endoderm ve mezoderm, sindirim kanalını ve diğer yapıları oluşturmak üzere ileriye




**44.13 Kuşlarda Gastrulasyon** Kuşların ve sürüngenlerin yumurtaları fazla miktarda vitellüs içerdiğinden onların embriyoları, yassılaşmış blastodiske sahiptir ve amfibilerinkinden çok farklı gastrulasyon şekli sergilerler.

Tavuk embriyosunun enine kesiti

doğru göçer. Primitif oluğun anteriyör ucundaki kalınlaşmaya **Hensen düğümü** adı verilir; kuşlarda, sürüngenlerde ve memelilerdeki Hensen düğümü, amfibi blastoporunun dorsal dudağının eşdeğeridir. Kurbağa düzenleyicilerinde saptanmış olan birçok sinyal molekülü, Hensen düğümünde de ifade edilmektedir. Hensen düğümünü geçen bazı hücreler, notokordu meydana getirir ve kurbağa embriyosundakine benzer şekilde tavuk embriyosunu organize eder. Bu bölümün başında öğrendiğimiz gibi, hücre dışı sıvının bu düğümün üzerinden asimetrik olarak akması, düğümdeki hücrelerin birincil sillerini uyarır ve iç organların sol-sağ asimetrisini belirleyen asimetrik sinyal verme şelalesi yaratır.

### Plasentalı memeliler, kuş-sürüngen gastrulasyon tarzını korur fakat vitellüs yoktur

Memeli embriyoları (Monotremata üyeleri dışında), besinlerini annelerinin dolaşım sisteminden sağlarlar; onun için, memelilerin yumurtaları, erken gelişim ve segmentasyon tarzlarını kısıtlayacak fazla miktarda vitellüse sahip değildir. Ancak memeliler ve kuşlar, sürüngen atalardan türemişlerdir; böylece, onların erken gelişimin belirli tarzlarını paylaşmaları sürpriz değildir. Biz, daha önce, memelilerin iç hücre kitlesinin (kuşların epiblastının eşdeğeri) ve dıştaki trofoblastın gelişimini tanımladık.

Kuş gelişiminde olduğu gibi, plasentalı memelilerde de içteki hücre kitlesi, epiblast adı verilen üstteki tabakaya ve hipoblast adı verilen alttaki tabakaya ayrılır. Embriyo, epiblasttan oluşur; hipoblast ise gelişen embriyoyu saracak ve plasenta oluşumuna yardım edecek olan ekstraembriyonik zarların oluşturulmasına katkı yapar (bakınız Şekil 44.5). Epiblast da ekstraembriyonik zarların oluşumuna katkı yapar; özellikle, ayrılan üstteki hücre tabakası amniyonu oluşturacaktır. Amniyon, gelişmekte olan embriyoyu saran, içerisi amniyotik sıvı ile dolu zarsı bir kese şeklinde büyür. Gastrulasyon, memeli epiblastında tam kuş epiblastında olduğu gibi gerçekleşir. Primitif oluk, meydana gelir; ve epiblast hücreleri, endoderm ve mezoderm tabakalarını oluşturmak üzere oluk boyunca göç ederler.

## 44.2 ÖZET

**Gastrulasyonun hücre hareketleri, blastulayı üç doku tabakası olan embriyoya dönüştürür. Hücreler arasındaki yeni kontaklar, hücrelerin geleceğini belirleyen sinyal oluşturma yoluyla etkileşimleri tesis eder. Dorsal dudak dokusu, düzenleyici hücrelerin kaynağıdır; bu hücreler, öncül baş, gövde ve kuyruk yapılarının gelişimini indükler.**

- Denizkestanesinde, kurbağada ve kuştaki gastrulasyon sırasında meydana gelen hücre hareketlerini tanımlayın ve karşılaştırın. **Bakınız Şekil 44.7, 44.8 ve 44.13**
- Düzenleyicilerin indükleme yetenekleri için moleküler temeli açıklayınız. **Bakınız ss. 931-932 ve Şekil 44.11 ve 44.12**

Biz, döllenmiş bir yumurtanın üç germ tabakasına sahip bir embriyoya nasıl geliştiğini ve hücresel sinyallerin farklılaşmanın farklı şekillerini nasıl tetiklediğini tanımlamış bulunuyoruz. Gelecek kısımda, organ ve organ sistemlerinin nasıl geliştiklerini anlatacağız.

# 44.3 Organ ve Organ Sistemleri Nasıl Gelişir?

Gastrulasyon, üç germ tabakasına sahip bir embriyo meydana getirir; bu germ tabakaları, indükleyici doku etkileşimleriyle bir diğerini etkileyecek şekilde konumlanmıştır. Gelişimin **organogenez** adı verilen bir sonraki evresi boyunca, birçok organ ve organ sistemi, eşzamanlı ve birbirleriyle koordinasyonlu olarak gelişir. Kordalılarda gastrulasyonla doğrudan ilişkili olan organogenezin erken süreci, nörulasyondur. **Nörulasyon**, sinir sisteminin başlangıcıdır. Biz, amfibi embriyosundaki nörulasyonu inceleyeceğiz; fakat, sürüngenlerde, kuşlarda ve memelilerdeki nörulasyon, benzer şekilde gerçekleşir.

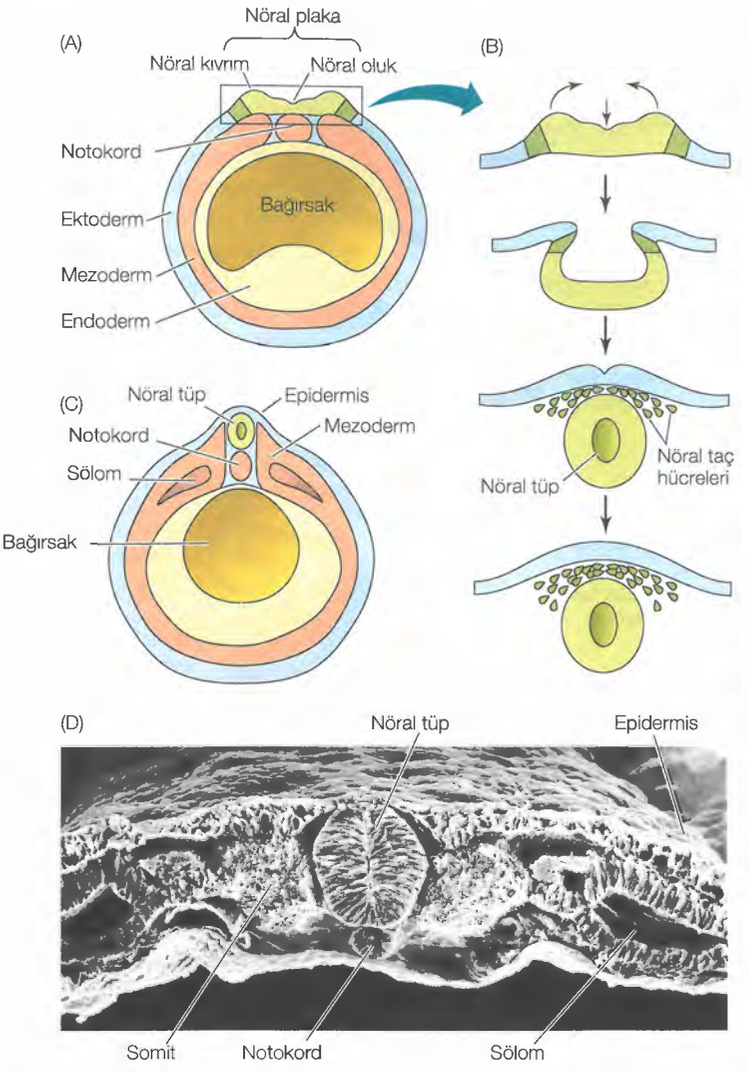
## Blastoporun dorsal dudağı tarafından belirlenen evre

Bir önceki kısımda öğrenmiş olduğumuz gibi, blastoporun dorsal dudağının üzerinden geçen bir grup hücre, anteriyöre doğru hareket eder ve sindirim kanalının endodermal astarını meydana getirir. Dorsal dudağın üzerinden içeriye doğru kıvrılan bir diğer hücre grubu, *kordamezodermi* meydana getirir; kordamezoderm denmesinin nedeni, onun oluşturduğu bir mezodermal çubuğun –**notokord**- aşağıya doğru embriyonun merkezine uzanmasıdır. Bu hücreler, aynı zamanda, önemli düzenleyici işlevlere sahiptir (bakınız Şekil 44.8). Notokord, gelişmekte olan embriyoya yapısal destek verir ve sonunda, omurga sütunu onun yerini alır. Kordamezodermin organizasyon kapasitesi, üstte uzanan ektodermin nöral ektoderm haline gelişmesine imkan verir (bakınız Şekil 44.12). O bunu, sinir sisteminin farklı bölümlerinin farklılaşmasını başlatan sinyal moleküllerini (Noggin ve Chordin adı verilen moleküller) ifade etmek suretiyle yapar.

Nörulasyon, dıştaki hücre tabakasından içteki nöral tüpün oluşmasını gerektirir. Nörulasyonun ilk işaretleri, notokordun üzerinde uzanan ektodermin yassılaşması ve kalınlaşmasıdır; bu kalınlaşan alan, *nöral plakayı* oluşturur (**Şekil 44.14A**). Anteriyör-posteriyör yönde ilerleyen nöral plakanın kenarları, kabartılar ya da katlantılar oluşturmak üzere kalınlaşmasını sürdürür. Bu nöral katlantılar arasında bir oluk şekillenir ve katlantılar onu sardıkça oluk derinleşerek orta çizgiye doğru yaklaşır. Kıvrımlar kaynaşarak, **nöral tüp** adı verilen silindiri oluşturur, ve epidermal ektodermin süreklilik gösteren üstteki bir tabakasıdır (**Şekil 44.14B-D**).

Nöral plakanın en lateral kısımlarından gelen hücreler, nöral tüpün kısımlarını oluşturmaz; fakat onlar oradan ayrılır ve nöral tüp ile üstte uzanan epidermis arasında uzanırlar. Bu **nöral krest (taç) hücreleri**, dışarıya doğru göç ederek vücudun diğer kısımları ile merkezi sinir sistemi (beyin ve omurilik) arasındaki bağlantıların gelişmesine rehberlik eder.

Nöral tüp, anteriyör uçta bir şişkinlik oluşturur ve bu uç beynin ana bölümlerini meydana getirir; tüpün geri kalan kısmı ise omurilik haline gelir. İnsanlarda, bu posteriyör bölgede nöral kıvrımların kaynaşmasında bir aksaklığın olması, *spina bifida* olarak bilinen bir doğum kusurunun meydana gelmesiyle sonuçlanır. Eğer bu kıvrımların anteriyör uçtaki kaynaşmalarında bir aksaklık olursa, önbeyni olmayan bebek gelişebilir ve bu duruma *anensefali* adı verilir. Bu kusurlara birkaç genetik faktör neden olabilmesine karşın, diğer faktörler annenin diyetini de kapsayan çevresel faktörlerdir. Birleşik Devletlerdeki nöral tüp kusurlarının görülme sıklığı, 1900'lü yılların başında 300 canlı doğumda 1 şeklindeydi ve oldukça yüksekti; günümüzde ise 1000'de 1'den daha düşüktür. Bu düzelmedeki ana faktör; annelerin diyetine folik asidin (Folat olarak da bilinen B vitamini) ilave edilmesidir. Hamile bayanların yeterli miktarda folik asit yemeleri zorunludur.

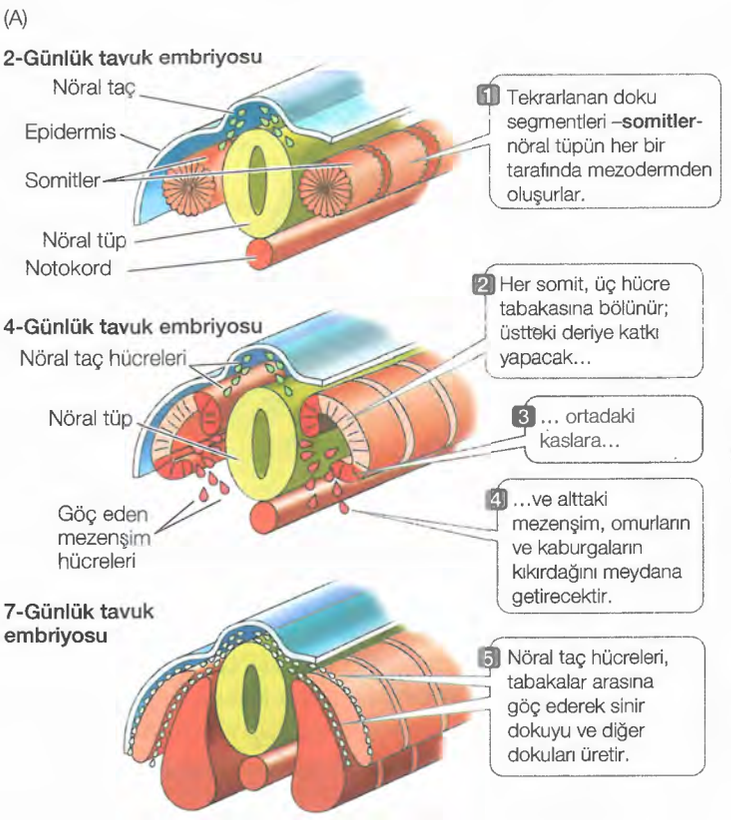


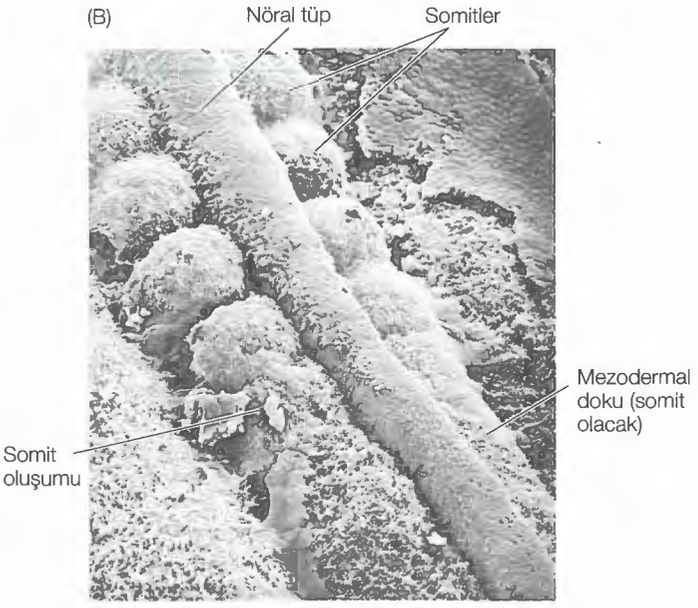

**44.14 Omurgalılarda Nörulasyon** (A) Nörulasyonun başlangıcında, nöral plakanın ektodermi (yeşil), yassıdır. (B) nöral plaka içeriye doğru çöker ve katlanarak nöral tüpü meydana getirir. (C, D) Tamamıyla oluşmuş olan nöral tüp, bir diyagramatik şekilde (C) ve bir tavuk embriyosunun taramalı elektron mikroskobu fotoğrafında görülmektedir (D).

## Nörulasyon sırasında vücut segmentasyonu gelişir

Omurgalı vücut planı, eklembacaklılardaki gibi, gelişim sırasında değişikliğe uğratılmış tekrarlanan segmentlerden oluşmuştur. Bu segmentlerin tekrarlanma durumu, anteriyör-posteriyör eksen boyunca yer alan omurlar, kaburgalar, sinirler ve kaslarda çok belirgin olarak görülür.

Nöral tüp oluştuğunda mezodermal dokular, **somit** adı verilen birbirinden ayrı, segmentli blokları oluşturmak üzere




**44.15 Vücut Segmentasyonun Gelişmesi** (A) Nöral tüpün her bir tarafında, somit adı verilen tekrarlanan doku blokları oluşur. Kas, kıkırdak, kemik ve derinin altındaki tabaka, somitlerden oluşur. (B) Tavuk embriyosunda somit oluşumunun bu taramalı elektron mikroskobu fotoğrafında, üstteki ektoderm kaldırılmış ve nöral tüp ile somitler üst taraftan görüntülenmiştir.

notokordun yanları boyunca bir araya gelir (Şekil 44.15). Somitler, gövdenin omurlarını, kaburgalarını, kaslarını ve derinin alt tabakasını ve üyeleri oluşturacak hücreleri üretir.

Beyin ve omuriliği vücudumuzdaki doku ve organlara bağlayan sinirler de segmental olarak düzenlenmiştir. Somitler, bu çevresel sinirlerin organizasyonuna rehberlik etmede yardımcı olurlar; fakat, sinirler mezoderm kökenli değildir. Yukarıda gördüğümüz gibi, nöral tüp kaynaştığı zaman, nöral taç hücreleri serbest kalarak epidermis ile somitlerin arasına ve somitlerin içerisine doğru göç ederler. Bu nöral taç (krest) hücreleri, çevresel sinirlerin gelişiminin de dahil olduğu çeşitlilik gösteren geleceklere sahiptirler.

Gelişim ilerledikçe, vücudun farklı segmentleri farklılaşır. Omuriliğin bölgeleri, farklılaşır; omurga sütununun bölgeleri farklılaşarak bazı omurlarda değişik büyüklükte kaburga gelişirken diğerlerinde gelişmez; embriyonun anteriyör kısmında ön bacaklar, posteriyör bölgesinde arka bacaklar ortaya çıkar.

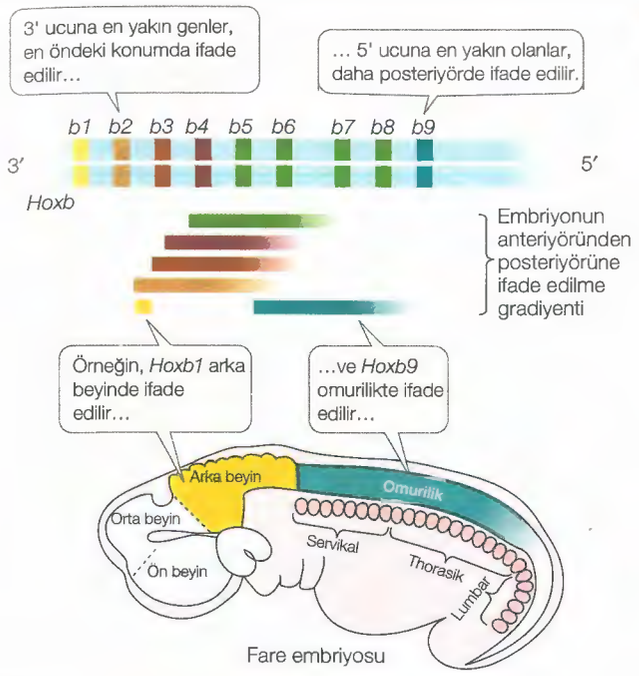
## Hox genleri, anteriyör-posteriyör eksen boyunca gelişimi kontrol eder

Bir fare embriyosunun anteriyör kısmındaki mezoderm, arka bacaklardan ziyade ön bacakları meydana getirmeye nasıl programlanmıştır? Kısım 19.5'de homeotik genlerin meyve sineğindeki (*Drosophila*) vücut segmentasyonu nasıl kontrol ettiğini gördük. Biz aynı zamanda homeotik genlerin hepsinin *homeobox* adı verilen bir DNA dizisi içerdiğini öğrendik. Kurbağada gastrulasyonu yöneten genlerin bazıları, homeobox genleridir –örneğin *goosecoid* ve *siamois*. Omurgalılarda, anteriyör-posteriyör vücut ekseni boyunca farklılaşmayı kontrol eden homeotik genlere, **Hox genleri** adı verilir.

Memelilerde, farklı kromozomlar üzerinde yer alan her biri yaklaşık 10 genden oluşmuş kümeler şeklinde dört tane Hox geni kompleksi vardır. Bu genlerin zamansal ve uzamsal ifade edilişleri, dikkat çekici şekilde, kromozomları üzerindeki doğrusal sırayı izlemektedir. Yani, her gen kompleksinin 3′ ucuna en yakın olan Hox genleri, ilk olarak ifade edilir ve embriyonun anteriyöründedir. Gen kompleksinin 5′ ucundaki Hox genleri, daha sonra ifade edilir ve embriyonun daha posteriyör kısmında yer alırlar. Sonuç olarak, embriyonun farklı segmentleri, Hox genlerinin farklı kombinasyonlarının ürünlerini alırlar; bu ürünler, transkripsiyon faktörleri olarak hizmet eder farklı (Şekil 44.16, bakınız Şekil 20.2).

Hox genleri, anteriyör-posteriyör vücut ekseni üzerinde hücrelerin konumu hakkında hücre bilgisi verirken, diğer genler onların dorsal-ventral konumu hakkında bilgi sağlar. Vücudun her bir segmentindeki dokular, kendi dorsal-ventral yerleşimlerine göre farklılaşırlar. Notokord, bu sinyallerin birçoğunu sağlar. Dorsal-ventral farklılığın bir örneği, omurilikte görülmektedir; duyu siniri bağlantıları dorsal bölgede gelişirken motor sinir bağlantıları ventral bölgede olmaktadır. Memelilerin notokordunda ifade edilen Sonic hedgehog proteini (video-oyun karakterinden dolayı bu isim verilmiştir), nöral tüpün üzerini örten hücreleri (yani, nöral tüpün en ventral kısmında yer alan hücreler) uyarak motor nöronlara gelişmesini sağlar.

Vücut segmentasyonun gelişmesinden sonra, organların ve organ sistemlerinin oluşması hızla ilerler. Bir organın gelişimi, omurgalı gözü örneğinde gördüğümüz gibi (bakınız Şekil 19.10), oldukça kapsamlı indükleyici etkileşim çeşitlerine gereksinim duyar. Bu indükleyici etkileşimler, günümüzde gelişim konusunda çalışan biyologların odaklandıkları konudur.




**44.16 Hox Genleri Vücut Segmentasyonunu Kontrol Eder** Hox genleri, embriyonun anteriyör-posteriyör ekseni boyunca gen kompleksinin 3' ve 5' uçları arasındaki düzenlenmelerindeki aynı sırayla ifade edilirler. Evrimsel süreçte gen duplikasyonunun bir sonucu olarak omurgalılar, burada gösterildiği gibi Hox gen kompleksinin dört kopyasına sahiptir

## 44.3 ÖZET

**Gastrulasyon, organogenezi başlatan doku etkileşimlerin tesis eder. Nörulasyon, notokordu oluşturan düzenleyici mezoderm tarafından başlatılır.**

- Omurgalılardaki nöral tüp oluşumunu tanımlayınız. **Bakınız s. 935 ve Şekil 44.14**
- Somitler, vücut ekseninin segmentasyonuyla nasıl ilişkilidir? **Bakınız ss. 935-936 ve Şekil 44.15**
- Bu bölümden ve Bölüm 19 ve 20'den elde ettiğiniz bilgileri kullanarak neden Hox genlerinin, vücut ekseni boyunca farklılaşma şekli hakkında neden ve nasıl talimat verdiğini açıklayınız. **Bakınız Şekil 19.19, 20.1 ve 44.16**

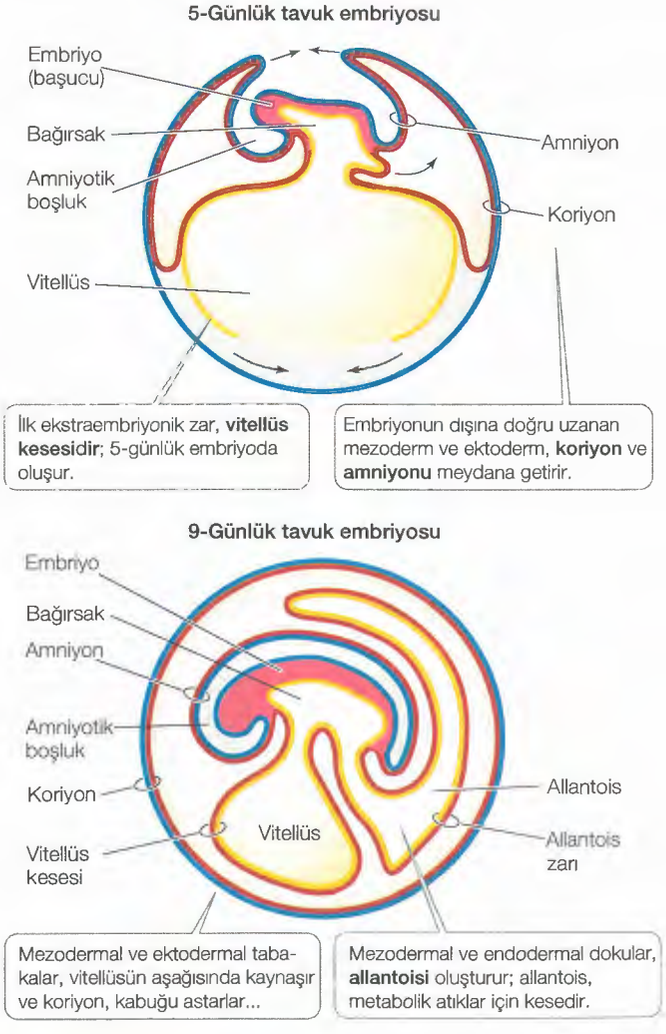
Memelilerde fetüsün ve annenin dolaşım sistemlerinin birbirinden ayrı olduğu ve fetüse besin maddelerinin plasenta ve göbek kordonu yoluyla ulaştığını fark etmişsinizdir. Sonraki kısımda, plasentanın meydana gelmesiyle sonuçlanan gelişimle ilgili olayları inceleyeceğiz.

# 44.4 Büyüyen Embriyo Nasıl Korunur ve Desteklenir?

Gelişmekte olan sürüngen, kuş ya da memeli embriyonsunda embriyonun kendisinden daha fazla şey vardır. Daha önce değindiğimiz gibi, bu omurgalıların embriyoları, embriyodan köken alan fakat onun ayrı bir kısmı olmayan birkaç tane **ekstraembriyonik zar** ile sarılmıştır. Embriyonun dışındaki bu zarlar, beslenmede, gaz alışverişinde ve atıkların uzaklaştırılmasında işlev görürler. Bu zarlar, memelilerde, plasentayı oluşturacak olan annenin dokuları ile etkileşime girer.

## Ekstraembriyonik zarlar üç germ tabakasının katkılarıyla oluşur

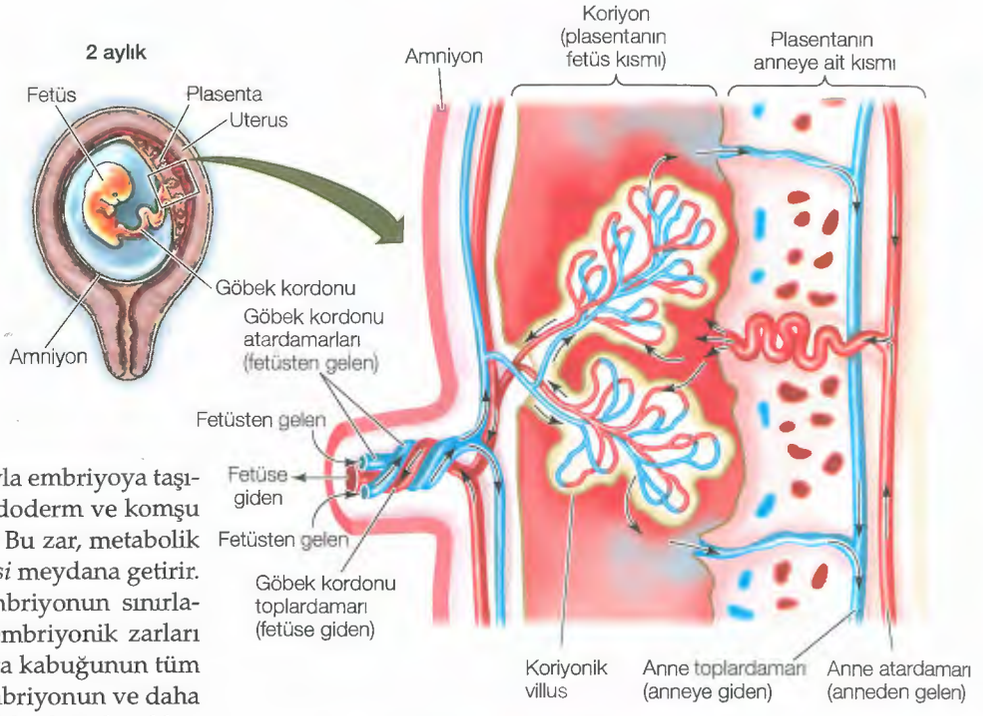
Ekstraembriyonik zarların gastrulasyon sırasında üç germ tabaksından nasıl meydana geldiğine tavuk embriyosu güzel bir örnek sağlar. Civcivde dört zar oluşur – *vitellüs kesesi, allantoyis zarı, amniyon* ve *koriyon*. **Vitellüs kesesi**, ilk oluşandır; ve hipoblast tabakasının komşu mezoderm ile birlikte uzanmasıyla meydana getirilir. Vitellüs kesesi gelişerek yumurtadaki tüm vitellüsü (yumurta sarısını) içerisine alır (**Şekil 44.17**). Vitellüs kesesi, üst tarafta kısılarak embriyonun bağırsağı ile devam eden bir tüp meydana getirir. Ancak, vitellüs bu tüpten geçmez. Vitellüs, vitellüs kesesinin hücreleri tarafından sindirilir; ve besin maddeleri, vitellüs kesesinin dış yüzeyinde uza-




**44.17 Ekstraembriyonik Zarlar** Kuşlarda, sürüngenlerde ve memelilerde embriyo, dört tane ekstraembriyonik zar oluşturur. Vitellüs kesesi, vitellüsü sarar; amniyon ve koriyon ise embriyoyu kuşatır. Embriyo tarafından salgılanan sıvı, amniyotik boşluğu doldurur ve embriyo için sıvı ortam sağlar. Koriyon, allantois zarıyla birlikte, embriyo ve çevresi arasında gaz alışverişine aracılık eder. Allantois, embriyonun atıklarını depolar.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 44.1 • Ekstraembriyonik Zarlar




**44.18 Memeli Plasentası** İnsanda ve diğer çoğu memelide, besin maddeleri ve atıklar, plasentadaki anne ve fetüs kanı arasında değiştirilir; plasenta, koriyon ve uterus duvarının dokuları tarafından meydana getirilir. Embriyo, göbek kordonu ile plasentaya bağlıdır. Embriyoya ait kan damarları plasenta içerisine girerek parmak şeklindeki koriyonik villusları meydana getirir. Annenin kanı, villusların çevresinde yer alan boşluğa akar, besin maddeleri ve solunum gazları anneye kanı ve fetüs kanı arasında değiştirilebilmesi için plasenta kanı villuslar üzerinde akmaktadır.

nan mezodermden oluşmuş kan damarlarıyla embriyoya taşınır. **Allantoyis zarı** da ekstraembriyonik endoderm ve komşu mezodermin dışa doğru gelişmeyle oluşur. Bu zar, metabolik atıkların depolandığı bir kese olan *allantoyisi* meydana getirir.

Ektoderm ve endoderm birleşir ve embriyonun sınırlarından daha öteye uzanarak diğer ekstraembriyonik zarları meydana getirir. İki hücre tabakası, yumurta kabuğunun tüm iç yüzeyi boyunca uzanır ve her ikisi de embriyonun ve daha aşağıdaki vitellüs kesesinin üzerindedir. Onlar karşılaştıkları yerde kaynaşır ve iki zar oluştururlar; içteki **amniyon**, dıştaki **koriyondur.** Amniyon, embriyoyu sarar ve amniyotik boşluğu oluşturur. Amniyon, amniyotik boşluğa sıvı salgılar; bu sıvı, embriyo için koruyucu ortam sağlar. Dıştaki zar olan koriyon, yumurta kabuğunun hemen altında devamlılık gösteren bir zar meydana getirir (bakınız Şekil 44.17). Koriyon, yumurtadan su kaybını sınırlar ve genişlemiş olan allantoyis zarı ile birlikte, embriyo ve dış dünya arasında solunum gazlarının değişimini sağlar.

### Memelilerdeki ekstraembriyonik zarlar plasentayı meydana getirir

Plasentalı memelilerde oluşan ilk ekstraembriyonik zar, trofoblasttır; trofoblast, beşinci hücre bölünmesinden itibaren görülmeye başlar (bakınız Şekil 44.4). Blastosist uterusa ulaşıp ve zona pellucidasından çıktığı zaman, trofoblast hücreleri, doğrudan endometriyum ile etkileşime girer. Bu hücrelerin yüzeyinde yer alan tutunma molekülleri, onları uterus duvarına tutundurur. Trofoblast, protein parçalayıcı enzimlerin salgılanmasıyla endometriyum üzerinde delik açar ve gömülme işlemi (implantasyon) başlar. Sonunda, tüm trofoblast uterusun duvarı içerisine gömülür. Daha sonra trofoblast hücreleri, anne kanıyla temas eden yüzey alanını artıran çok sayıda çıkıntı ya da villus gönderir.

Bu sırada, hipoblast hücreleri, kuşlarda vitellüs kesesi olacak yapıyı oluşturmak üzere çoğalır. Fakat, plasentalı memelilerin yumurtalarında vitellüs yoktur; onun için vitellüs kesesi, koriyonu oluşturan trofoblast dokusu ile etkileşime giren mezodermal dokulara katkı yapar. Koriyon, uterus duvarının dokularıyla birlikte **plasentayı** meydana getirir; plasenta, anne ve embriyo arasında besin maddelerinin, solunum gazlarının ve metabolik atıkların değişimini yapan organdır (**Şekil 44.18**).

Aynı zamanda vitellüs kesesi, hipoblasttan oluşur; epiblast, amniyonu meydana getirir, amniyon gelişerek sıvı dolu amniyotik boşluk içerisinde yer alan embriyoyu sarar. İnsanda amniyon ve koriyonun yırtılarak **amniyotik sıvının** kaybedilmesi ("baş suyunun gelmesi") doğum olayının habercisidir.

Memelilerde allantois de gelişir; fakat onun önemi, plasentadan ne kadar iyi azotlu atık transfer ettiğine bağlıdır. İnsanlarda allantois küçüktür; domuzlarda önemlidir. İnsanlarda ve diğer memelilerde allantois dokuları, göbek kordonunun oluşmasına katkı yapar; embriyo, göbek kordonu vasıtasıyla koriyonik plasentaya bağlanır. Göbek kordonunun kan damarlarıyla besin maddeleri ve oksijen anneden gelişmekte olan fetüse ulaştırılır; aralarında üre ve karbon dioksitin de bulunduğu atıklar uzaklaştırılır (bakınız Şekil 44.18).

## 44.4 ÖZET

**Sürüngenlerin, kuşların ve memelilerin ekstraembriyonik zarları, büyümekte olan embriyoyu koruyup destekler. Sürüngenlerde ve kuşlarda, kabuklu yumurtanın içerisindeki embriyoyu sarar. Ekstraembriyonik zarlar, memelilerde plasentayı oluşturur; plasenta, anne ve embriyo arasında besin maddelerinin, solunum gazlarının ve metabolik atıkların alışverişinin yapıldığı organdır.**

- Gelişmekte olan tavuk embriyosundaki dört ekstraembriyonik zarın her birini ve onların işlevlerini tanımlayınız. **Bakınız ss. 937-938 ve Şekil 44.17**
- Memeli embriyosunun gelişiminin erken evresinde trofoblastın rolünü açıklayınız. **Bakınız s. 938**

# 44.5 İnsan Gelişiminin Evreleri Nelerdir?

İnsanlarda **gebelik** ya da hamilelik yaklaşık 266 gün ya da 9 ay sürer. Gebelik süresi daha küçük vücutlu memelilerde daha kısa –örneğin, farelerde 21 gün- ve daha iri vücutlu memelilerde daha uzundur – örneğin, atlarda 330 gün ve fillerde 600 gündür. İnsan gebeliğindeki olaylar, her biri kabaca üçer aylık bir süreyi kapsayan üç periyoda bölünebilir; bu periyotların her birine *trimester* adı verilir.

## Organ gelişimi, ilk üç aylık dönemde başlar

İnsan blastosistinin implantasyonu, döllenme olayından yaklaşık 6 gün sonra meydana gelir. İmplantasyondan sonra, gastrulasyon gerçekleşir, dokular farklılaşır, plasenta oluşur ve organlar gelişmeye başlar. Dördüncü haftada kalp atışları başlar ve 8. haftada üyeler oluşur (**Şekil 44.19 A,B**). İlk üç aylık dönemin sonuna gelindiğinde çoğu organ oluşmaya başlamıştır. Embriyo, yaklaşık 8 santimetre uzunlukta ve yaklaşık 40 gram ağırlıktadır; nerdeyse bir çay kaşığı içerisine yerleşebilir. Zaman olarak yaklaşık bu noktada insan embriyosu, tıbben ve yasal olarak **fetüs** olarak nitelendirilir. (Bu ayırım, diğer memeliler için yapılmaz, örneğin gelişen fareler, doğuncaya kadar embriyo olarak kalırlar).

İlk üç aylık dönem, hızlı hücre bölünmesinin ve doku farklılaşmasının olduğu zamandır. Sinyal aktarım şelalesi ve gelişimle ilgili süreçlerinin dallanmış dizileri, onların erken evrelerindedir. Onun için, ilk üç aylık dönem, embriyonun radyasyona, ilaçlara, kimyasallara ve doğum kusurlarına yol açan patojenlere karşı en duyarlı olduğu dönemdir. Anne hamile olduğunu bilmeden önce embriyo zarar görmüş olabilir. Klasik ve trajik vaka, 1950'li yılların sonlarında Avrupa'da bayanlardaki mide bulantısını tedavi etmek amacıyla thalidomid adı verilen ilacın yaygın olarak kullanılmasıdır. Bu ilacı hamileliğin dördüncü ve beşinci haftalarında alan kadınlar, kol ve bacakları eksik ya da ciddi biçimde kusurlu çocuklar dünyaya getirmiştir; zira kadınlar bu ilacı, embriyonun üyelerinin oluşmaya başladığı dördüncü ve beşinci haftalarda almıştır.

## Organ sistemleri, ikinci ve üçüncü üç aylık dönemler boyunca gelişir ve olgunlaşır

İkinci üç aylık dönem boyunca fetüs, hızla büyüyerek ağırlığı yaklaşık 600 grama erişir. Fetüsün üyeleri, uzar; el ve ayak parmakları ve yüz özellikleri iyice şekillenmeye başlar (**Şekil 44.19 C**). Kaşlar ve parmak tırnakları büyür ve fetüsün sinir sistemi hızla gelişir. Bebeğin hareketleri ilk kez ikinci üç aylık dönemin erken safhasında anne tarafından hissedilir; ve bu hareketler, gittikçe daha kuvvetli ve daha koordineli hale gelir.

Üçüncü üç aylık dönem boyunca fetüs hızlı bir şekilde büyür (**Şekil 44.19 D**). Bu dönem sona doğru yaklaştığında, iç organlar olgunlaşır. Sindirim sistemi işlev görmeye başlar, karaciğer glikojen depolar, böbrekler idrar üretir ve beyin uyku ve uyanıklık döngüleri geçirir. Bebek doğduğu zaman, onun en kısa sürede olgunlaşması gereken önemli organları akciğerleridir.

İlk üç aylık dönemde embriyo, ilaçların, kimyasalların, hastalıkların zararlı etkilerine karşı en duyarlı olmasına kar-

(A) 4 hafta



Gerçek uzunluğu ~0.4 cm (4 mm)

(B) 8 hafta



Gerçek uzunluğu ~3 cm

(C) 4 ay



Gerçek uzunluğu ~10 cm

(D) 9 ay



Gerçek uzunluğu ~40 cm

**44.19 İnsan Gelişiminin Evreleri**
(A) Gebeliğin 4 haftasında, embriyonun organ sistemlerinin çoğu oluşmuştur ve kalp atışı başlamıştır. (B) Bu 8-haftalık embriyonun vücut yapıları, hızlı bir şekilde oluşmuştur ve onun bir erkek olduğu görülmektedir. Göbek kordonu, embriyoyu plasentaya bağlar (üstte solda).(C) Fetüs 4 aylıkken, el ve ayak parmakları olan üyeler tamamıyla oluşmuştur ve amniyotik sıvı içerisinde serbest olarak hareket etmektedir. (D) Bu fetüs, dokuz ay boyunca iyi bir şekilde gelişmiştir. Bir süre sonra fetüsün akciğerleri, kasılmaların ve doğumun başlamasını tetiklemeye yetecek kadar olgunlaşacaktır.

şın, çevresel faktörlere maruz kalmadan gelen tehlikeli etkiler için potansiyel, hamilelik boyunca mevcuttur ve doğumdan sonra da devam etmektedir. Protein bakımından şiddetli yetersiz beslenme, alkol ve sigara içmek gibi faktörler, düşük doğum ağırlığına, zeka geriliğine ve gelişimle ilgili diğer bozukluklara neden olabilir.

### Gelişimsel değişiklikler yaşam boyu devam eder

Gelişim, doğumla sonlanmaz. Büyümenin ergen büyüklüğüne ulaşıncaya kadar devam ettiği açıkça görülmektedir; büyüme durduğu zamanda bile vücuttaki organlar, farklılaşmamış kök hücrelerin ürettiği hücreler sayesinde onarımlarını ve kendilerini yenilemeyi sürdürmektedir. İnsanlarda özellikle doğum ve adolesan (gençlik) arasındaki yıllarda beyinde çok büyük değişiklikler olmaktadır. Özellikle erken yıllarda, nöronlar arasındaki bağlantılar geliştiğinde sinir sisteminin organizasyonunda büyük bir esneklik vardır.

Örneğin, şaşı gözlü (*strabismus* olarak bilinen durum) doğmuş olan bir çocuk, çoğunlukla bir gözünü kullanacaktır. O gözden beyine olan bağlantılar daha güçlü olurken diğer gözden gelen bağlantılar daha zayıf kalacaktır; ve çocukta görme keskinliğinde ve derinlik algılanmasında azalma ortaya çıkacaktır. Eğer göz hizalanması, yaşamın ilk 3 yılında düzeltilirse, gözler ve beyin arasındaki bağlantılar gelişir ve çocukta büyük olasılıkla normal görme gelişir. Üç yaşından sonra, gözler ve beyin arasındaki bağlantıları düzeltmenin gelişmeyle sonuçlanması daha düşük olasılıktır ve görme ile ilgili bozukluk varlığını sürdürebilir. İnsan görme sistemi gelişimindeki böyle esneklik, erken çocukluk dönemi boyunca azalır. Ancak, son zamanlarda elde edilen veriler, bu esnekliğin tamamıyla yok olmadığını ve ergenlik döneminde yeniden aktive edilebileceğine işaret etmektedir.

## 44.5 ÖZET

**İnsanda gebelik 9 ay sürer ve bu süre üçer aylık üç döneme bölünebilir. İlk üç aylık dönemin sonunda fetüs çok küçüktür; fakat organlarının çoğu oluşmuştur. İkinci üç aylık dönemde üyeler uzamıştır ve fetüs hareket eder. Üçüncü üç aylık dönemin sonuna gelindiğinde çoğu organ işlev görmeye başlamıştır.**

İlk üç aylık dönemdeki embriyo, çevresel risklere karşı özellikle niçin duyarlıdır? **Bakınız s. 939**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 44.1 Döllenme, Gelişimi Nasıl Harekete Geçirir?

- Sperm ve yumurta, zigota farklı şekilde katkı yapar. Sperm, katkı olarak haploid bir çekirdek, ve çoğu türde, bir sentriyol verir. Yumurta ise katkı olarak haploid bir çekirdeği, besin maddelerini, ribozomları, mitokondrileri, mRNA'ları ve proteinleri verir.
- Amfibilerde yumurtanın sitoplazmik içeriği, homojen olarak dağılmamıştır; ve döllenmeden sonra, oluşacak olan embriyonun ana eksenlerini tesis eder. Besin maddelerinin molekülleri, genellikle **vejetal yarımkürede** bulunurken çekirdek **animal yarımkürede** bulunur. **İnceleyiniz Şekil 44.1 ve 44.2**
- **Segmentasyon**, bir hızlı hücre bölünmesi periyodudur. Memeliler dışında, segmentasyon sırasında çok az gen ifade edilmesi gerçekleşir. Segmentasyon, tam olabilir ya da tam olmayabilir; ve hücre bölünmelerinin tarzı, mitotik iğ ipliklerinin yönelimine bağlıdır. Segmentasyonun sonunda, **blastula** adı verilen hücre topu oluşur. **İnceleyiniz Şekil 44.3**
- Memelilerde erken hücre bölünmeleri, özgün olarak yavaş seyreder ve bu sürecin erken döneminde genlerin ifade edilmesine izin verir. Bu hücreler bölünmek suretiyle bir **blastosist** meydana getirir; blastosist, embriyoya gelişecek bir **iç hücre kitlesi**, ve **trofoblastı** meydana getirecek dış hücre kitlesinden oluşmuştur. **İmplantasyon** zamanında, trofoblast blastosistin uterus duvarına gömülmesine yardım edecek molekülleri salgılar. **İnceleyiniz Şekil 44.4 ve 44.5**
- **Gelecek haritaları**, özgül **blastomerler** etiketlenip bu hücrelerin soylarından hangi doku ve organların oluştuğu gözlemlenmek suretiyle meydana getirilebilir. **İnceleyiniz Şekil 44.6**
- Bazı türler, **mozaik gelişim** geçirir; bu gelişim şeklinde her bir hücrenin gelecekte neyi oluşturacağı ilk hücre bölünmeleri sırasında belirlenmiştir. Aralarında omurgalıların da yer aldığı diğer türler, **regülatif gelişim** geçirir; bu gelişim şeklinde, segmentasyonun erken döneminde kaybedilen hücrelerin eksikliğini arta kalan diğer hücreler telafi eder.

### 44.2 Gastrulasyon Birden Çok Doku Tabakasını Nasıl Meydana Getirir?

- **Gastrulasyonda** üç **germ tabakasının** üretilmesinde gerekli olan yoğun hücre hareketleri gerçekleşir ve blastulanın farklı bölgelerinden gelen hücreler, diğer hücrelerle yeni gruplar halinde yerleştirilirler. **İnceleyiniz Şekil 44.7, ANİMASYONLA ÖĞRENME 44.1**
- Denizkestanesi ve amfibi gastrulasyonunun başlangıç basamağı, belirli blastomerlerin içeriye doğru hareketidir. İçeriye doğru hareketin olduğu yer, **blastopor** olur. Blastulanın içerisine hareket eden hücreler **endoderm** ve **mezodermi** meydana getirir; dış tarafta kalan hücreler **ektodermi** oluşturur. Vejetal kutup hücrelerindeki sitoplazmik faktörler, gelişimi başlatmak için zorunlu olarak gereklidir. **İnceleyiniz Şekil 44.7 ve 44.8**
- Amfibi blastoporunun **dorsal dudağı**, hücre determinasyonu için kritik öneme sahip yerdir. Dorsal dudak, gastrulasyon geçiren hücrelerde determinasyonu indüklediğinden **birincil embriyonik düzenleyici** adı verilmektedir. **İnceleyiniz Şekil 44.8, 44.9 ve 44.10, ANİMASYONLA ÖĞRENME 44.2**
- Beta-katenin proteini, birincil embriyonik düzenleyiciyi indükleyen sinyal şelalesini aktive eder ve anteriyör-posteriyör vücut eksenini tesis eder. **İnceleyiniz Şekil 44.2 ve 44.11**
- Sürüngen ve kuşlardaki gastrulasyon, denizkestanesi ve kurbağada görülenden farklıdır; çünkü sürüngen ve kuş yumurtalarında çok fazla miktarda bulunan vitellüs, blastulanın hücrelerden meydana gelmiş yassı bir disk oluşturmasına neden olur. **İnceleyiniz Şekil 44.13**
- Plasentalı memeliler, yumurtalarında vitellüs bulunmamasına rağmen, sürüngen ve kuşların gastrulasyonuna benzer gastrulasyona sahiptirler.

### 44.3 Organ ve Organ Sistemleri Nasıl Gelişir?

- Gastrulasyonu, dokuların birbirleriyle etkileşerek organ ve organ sistemlerinin meydana geldiği **organogenez** izler.

- Omurgalı sinir sisteminin oluşumunda, blastopor dudağının üzerinden göç eden hücrelerin bir grubunun **notokordu** oluşturacağı belirlenir. Notokord, üzerinde uzanan ektodermin kalınlaşmasını organize eder, paralel kabartılar oluşturur ve epidermal ektodermin altında bir **nöral tüp** oluşturmak üzere kendi üzerinde kıvrılır. Sinir sistemi, bu nöral tüpten gelişir. **İnceleyiniz Şekil 44.14**
- Notokord ve **nöral taç (krest) hücreleri**, vücut ekseni boyunca yer alan **somit** adı verilen yapılardaki mezodermin segmental organizasyonuna iştirak ederler. Bu evrelerde henüz tam gelişmemiş organlar ve organ sistemleri oluşur. **İnceleyiniz Şekil 44.15**
- Omurgalılardaki **Hox genleri,** memelilerdeki vücut ekseni boyunca anteriyör-posteriyör farklılaşma tarzını belirler. *Sonic hedgehog* gibi başka genler, dorsal-ventral farklılaşmaya katkı yapar. **İnceleyiniz Şekil 44.16**

## 44.4 Büyüyen Embriyo Nasıl Korunur ve Desteklenir?

- Sürüngen, kuş ve memelilerin embriyoları, dört tane **ekstraembriyonik zar** tarafından korunur ve beslenir. Kuşlarda ve sürüngenlerde **vitellüs kesesi**, vitellüsün etrafını sarar ve embriyoya besin maddelerini sağlar; **koriyon** , yumurta kabuğunu astarlar ve gaz alışverişine iştirak eder; **amniyon**, embriyoyu sarar ve içerisindeki sıvı ortamı kuşatır; **allantoyis**, metabolik atıkları depolar. **İnceleyiniz Şekil 44.17, WEB AKTİVİTESİ 44.1**
- Memelilerde, koriyon ve trofoblast hücreleri, annenin uterusu ile etkileşerek **plasentayı** meydana getirir; plasenta embriyoya besin maddelerini sağlar ve gaz alışverişini gerçekleştirir. Amniyon, sıvı ortam içerisindeki embriyoyu dıştan sarar. **İnceleyiniz Şekil 44.18**

## 44.5 İnsan Gelişiminin Evreleri Nelerdir?

- İnsanda hamilelik ya da **gebelik**, üçer aylık üç döneme ayrılabilir. Embriyo, ilk üç aylık dönemde olur; embriyo, bu süre boyunca, doğuştan gelen kusurlara yol açabilen çevre faktörlerine karşı en fazla duyarlıdır. İkinci ve üçüncü üç aylık dönemler boyunca **fetüs** büyür, üyeler uzar ve organ sistemleri olgunlaşır.
- Gelişme, çocukluk ve tüm yaşam boyunca devam eder.

# DENEME TESTİ

1. Döllenme, aşağıdakilerden hangisine gereksinim *duymaz*?
   *a.* Sperm ve yumurtadan gelen hücre organellerinin eşit katkısına
   *b.* Sperm ve yumurtanın haploid çekirdeklerinin birleşmesine
   *c.* Yumurta sitoplazmasının yeniden düzenlenmesinin indüksiyonuna
   *d.* Spermin yumurta üzerindeki özgül kısımlara bağlanmasına
   *e.* Yumurtanın metabolik olarak aktivasyonuna
2. Aşağıdakilerden hangisi kurbağadaki segmentasyonda meydana *gelmez*?
   *a.* Yüksek oranda mitoza
   *b.* Hücre büyüklüğünde azalma
   *c.* Blastula oluşumu için kritik olan gen ekspresyonuna
   *d.* Segmentasyon düzlemlerinin dik açılarda konumlanmasına
   *e.* Sitoplazmik determinantların eşit olmayarak bölünmesine
3. Memelilerdeki segmentasyon kurbağalardakinden nasıl farklılık gösterir?
   *a.* Hücre bölünme hızının daha yavaş olmasıyla
   *b.* Sıkı bağlantıların oluşumuyla
   *c.* Embriyonun genomunun ifade edilmesiyle
   *d.* Embriyoya katkı yapmayacak hücrelerin erken ayrılmasıyla
   *e.* Yukarıdakilerin hepsi
4. Gastrulasyonla ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Kurbağalarda, gastrulasyon vejetal yarımkürede başlar.
   *b.* Denizkestanelerinde, gastrulasyon notokordu üretir.
   *c.* Kuşlarda, blastodiskin yüzeyinden gelen hücreler, primitif oluk boyunca aşağı doğru hareket ederek hipoblastı meydana getirir.
   *d.* Memelilerde, gastrulasyon hipoblastta gerçekleşir.
   *e.* Denizkestanelerinde, gastrulasyon iki germ tabakasını meydana getirir.
5. Aşağıdakilerden hangisi, Spemann ve Mangold'un deneylerinden elde edilen sonuçtur?
   *a.* Gelişimin sitoplazmik determinantları, amfibi zigotunda homojen dağılım göstermektedir.
   *b.* Geç blastulada, hücrelerin belirli bölgeleri deriyi ya da sinir dokuyu oluşturmak üzere belirlenmiştir.
   *c.* Blastoporun dorsal dudağı, izole edilebilirse tam bir organizma oluşturacaktır.
   *d.* Blastoporun dorsal dudağı, gastrulasyonu başlatabilir.
   *e.* Blastoporun dorsal dudağı, nöral tüpü meydana getirir.
6. Aşağıdakilerden hangisi insan gelişimi için doğrudur?
   *a.* Çoğu organ, ikinci üç aylık dönem boyunca oluşmaya başlar.
   *b.* Gastrulasyon, yumurta kanalı içerisinde gerçekleşir.
   *c.* Genetik hastalıklar, koriyondan alınan hücrelerden saptanabilir.
   *d.* İmplantasyon, zona pellucidanın rahim duvarı ile etkileşimi sayesinde gerçekleşir.
   *e.* İlaçlara ve kimyasallara maruz kalmak, embriyonun ilk üç aylık döneminde gerçekleştiğinde doğum kusurlarına yol açma olasılığı daha fazladır.
7. Aşağıdakilerden hangisi nörulasyonu karakterize eder?
   *a.* Notokord, nöral tüpü meydana getirir.
   *b.* Nöral tüp, ektodermden gelişir.
   *c.* Nöral tüp, notokordun etrafında oluşur.
   *d.* Nöral tüp, somitleri meydana getirir.
   *e.* Kuşlarda nöral tüp, primitif oluktan oluşur.
8. Trofoblast hücreleriyle ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Bu hücreler, monozigotik ikizleri meydana getirme yeteneğine sahiptir.
   *b.* Bu hücreler, blastosistin hipoblastından köken alırlar.
   *c.* Bu hücreler, endodermal hücrelerdir.
   *d.* Bu hücreler, protein sindiren enzimler salgılar.
   *e.* Bu hücreler, zona pellucidanın yumurta kanalına tutunmasını önlerler.
9. Aşağıdakilerden hangisi, plasenta oluşumuna embriyonik katkının bir parçasıdır?
   *a.* Amniyon
   *b.* Koriyon
   *c.* Ektoderm
   *d.* Allantoyis
   *e.* Zona pellucida
10. Gelişmekte olan embriyonun, radyasyon ve kimyasal saldırılardan gelen doğum kusurlarının olmasına en duyarlı olduğu zaman ne zamandır?
    *a.* Doğumun gerçekleştiği zaman
    *b.* Üçüncü üç aylık dönem
    *c.* İlk üç aylık dönem
    *d.* Embriyo *zigot* evresindeyken
    *e.* Organ oluşumunun son evresi sırasında

## TARTIŞMA

1. Eğer kurbağa blastulasında küçük bir hücre grubunda lokalize olmuş bir protein bulursanız, bu proteinin gelişimde rol oynayıp oynamadığını nasıl saptarsınız? Yeterlilik ve gereklilik konularından bahsediniz.
2. Kuşlardaki gastrulasyon sırasında, *sonic hedgehog* geni, Hensen düğümünün sadece sol tarafında ifade edilir. Bu ifade ediliş tarzına ne neden olabilir ve önemi nedir?
3. Hayvan gelişimini tanımlayan erken çalışmaların çoğu, denizkestaneleri, amfibiler ve tavuk üzerinde yapılmıştır. Hayvan gelişiminin moleküler mekanizmaları üzerinde son zamanlarda yapılan çalışmaların çoğu, yuvarlak solucanlar, meyve sinekleri, zebra balıkları ve fareler üzerinde yapılmıştır. Gelişim üzerine çalışan biyologlar tarafından kullanılan model hayvanların bu şekilde değiştirilmiş olması hakkında ne düşünürsünüz?
4. Eğer mitokondrilerin ve mitokondriyal DNA'nın hepsi yumurtadan geliyor ise, moleküler evrimsel çalışmalar için mitokondriyal DNA'nın kullanılmasında bunun hangi etkileri vardır?
5. Embriyonik kök hücre elde etmek suretiyle hastalıkların tedavisinde, günümüzde tedavi amaçlı klonlamaya karşı tartışmalar vardır. İnsan gelişimi regülatiftir – başka bir değişle, eğer erken blastosist iki hücre kitlesine bölünecek olursa ikizler meydana gelebilir- bunu, tedavi amaçlı klonlamaya başvurmaksızın, bir birey için izogenik (yani, kişinin kendi vücudu ile özdeş olarak eşleşen) kök hücrelerin kaynağını garanti altına almanın bir yolu olarak düşünebilir misiniz? İzole edilmiş hücrelerin, dondurulmuş durumda sonsuza dek korunabildiğini varsayınız.

## EK ARAŞTIRMA

Farklı vücut segmentlerinin farklı şekilde gelişmesinin, vücudun anteriyör-posteriyör ekseni boyunca yer alan Hox genlerinin farklı şekilde ifade edilişine göre gerçekleştiği varsayılmaktadır. Örneğin, memelilerde gövdenin anteriyöründeki segmentlerde kaburgalar gelişirken posteriyörde yer alanlarda gelişmemektedir. Fareyi bir model olarak kullanarak, bu hipotezi nasıl test edersiniz?

# 45 Nöronlar ve Sinir Sistemleri

## Beyindeki korku ve hayatta kalma

Charles Whitman, normal ve sorumluluk sahibi bir çocuktu. O, ülkedeki en genç Eagle Scout üyesi oldu. İyi bir çocuk, iyi bir eşti ve U. S. denizci askeri olarak büyük övgüler aldı. Bununla birlikte, onda, servisteyken nedeni açıklanamayan öfke nöbetleri ve diğer kişilik bozuklukları olmaya başladı. O, deniz kuvvetlerinden ayrıldı ve Teksas Üniversitesine girdi. Birkaç kez kampus doktorunu ziyaret etti ve şiddet içeren düşüncelere sahip olduğundan şikayet etti. Daha sonra, Whitman 1 Ağustos 1966'da eşini ve annesini öldürdükten sonra, birkaç tane yüksek güçlü tüfek ile birlikte kampustaki saat kulesinin en üst katında barikat kurarak kendisini siper etti. O, bu noktadan ateş açarak, Austin polisi kendisini öldürmeden önce, 14 kişiyi öldürdü ve 38 kişiyi yaraladı. Onun intihar notunda, sigorta gelirlerinin, bir ruh sağlığı vakfına bağışlanmasını istemişti. O, aynı zamanda bir otopsi istemişti; ve o otopsi, onun amigdalasına baskı yapan bir tümörün olduğunu ortaya koydu.

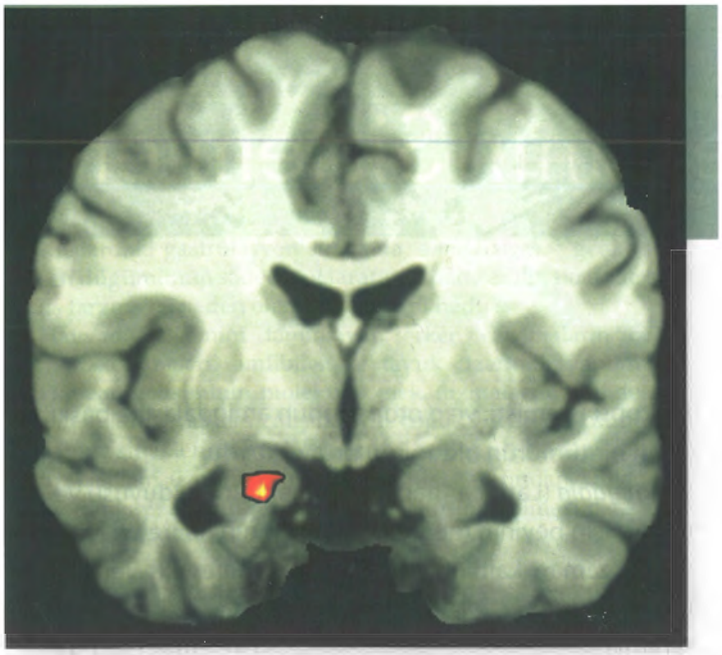
*Amigdala* (Latince "badem" demek), korku duyusu ve hafızası için beyinin merkezdir. Bu yapının hücreleri aktive edildiği zaman, kalbiniz daha hızlı atar, nefes alış-verişiniz hızlanır ve sığlaşır, elleriniz soğur ve nemlenir. Tehlikeli bir durumla karşılaşırsanız amigdalanız aktive edilir. Eğer geceleyin yalnızsanız ve garip bir ses duyarsanız amigdalanız aktive edilir. Eğer fiziksel olarak tehlikeli bir şey ile karşı karşıya kalırsanız amigdalanız aktive edilir. Amigdalanız olmaz ise, hiçbir zaman korkmayacaksınız –ve korkunun olmaması, sizin sağlığınız için tehlikeli olabilir.

Nadir rastlanan bir beyin hasarı, bir kadını, işlevsel amigdalasız bıraktı. Bu kadına farklı yüz ifadeleri olan resimler gösterildiği zaman, tehdit edici ya da korkutucu olanları ayırt edemedi. Bu kadın, o zamana kadar korku deneyimine sahip olduğunu hatırlamadı. Yapılan denemelerde, ona orta derecede elektrik şoku uygulandığında, kendisinde buna dayalı hiçbir korkusu gelişmediği; ve kırmızı kartın elektrik şoku verileceği anlamına geldiğini bilmesine karşın kırmızı karta karşı hiçbir reaksiyon vermediği görüldü. Gerçek yaşamda, kendisini tehlikeden çekecek reflekslere sahip olmayacaktı.

Amigdalası hasarlı olan bireyler, çoğunlukla, normal sosyal ilişkilerde sorunlarla karşılaşmaktadır. Bu insanlar, kendilerinin yüzüne bakan diğer insanların doğasını, ruh halini ya da niyetlerini "okuyamazlar". Charles Whitman'ın amigdalası



**Korku Faktörü** Korku tepkisi –kasların gerilmesi, kalbin hızlı hızlı atması, soğuk soğuk terleme- potansiyel ağrı ile karşılaştığınızda harekete geçer ve o deneyimin sonunda bile faydalı olacaktır.



**Korku Tepkisinin Kaynağı** Korkutucu durumlar –ya da böyle bir durumun anılması- böyle bir korkuyu tecrübe eden bir şahsın beyninin bu işlevsel manyetik rezonans görüntüsünde (fMR) görüldüğü gibi, amigdala adı verilen beyin bölgesini aktive eder.

üzerindeki baskı, onun toplu cinayete sürükleyen duygulardaki bir faktör olmuş olabilir; bu tanı, tıbbi spekülasyon için bir sorun olmaya devam etmektedir.

Bizim sinir sistemlerimiz bize, çevremizdeki dünyayı tecrübe etme ve ona karşı reaksiyon verme yetisi verir. Fakat, hissetme ve cevap verme arasında, hafızaya, öğrenmeye, duygulara ve düşüncelere dayanan –bunların hepsi sinir sistemindeki hücrelerin aktivitesine dayanır- birçok yorum vardır. Gözlerimizin nasıl gördüğünü, parmaklarımızın nasıl piyano çaldığını ya da duygularımızın davranışlarımızı nasıl etkilediğini anlamak için, sinir sistemlerimizin farklı kısımlarındaki hücrelerin nasıl çalıştıklarını ve birbirleriyle nasıl etkileştiklerini anlamamız gerekir.

**BU BÖLÜMDE** İlk olarak, sinir sitemini yapan hücreleri – nöronlar ve glia hücreleri- tanımlayacağız; nöronların bilgiyi nasıl işlediğini ve aksiyon potansiyeli adı verilen elektriksel sinyalleri üretip iletmek suretiyle bilgiyi nasıl aktardığını açıklayacağız. Zar özelliklerini gözden geçireceğiz, aksiyon potansiyelinin altında yatan olayları inceleyeceğiz ve nöronların bir araya geldikleri yerde hücre-hücre iletişiminin mekanizmalarını inceleyeceğiz. Son olarak, nöronların özelliklerindeki değişiklikleri öğrenmeyi ve hafızayı nasıl açıklayabileceğini değerlendireceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


45.1 Sinir Sistemine Özgün Olan Hücreler Nelerdir?
45.2 Nöronlar Elektriksel Sinyalleri Nasıl Üretir ve İletir?
45.3 Nöronlar Başka Hücrelerle Nasıl İletişim Kurar?


# 45.1 Sinir Sistemine Özgün Olan Hücreler Nelerdir?

Sinir sistemleri, iki tip hücreden oluşmuştur: *sinir hücreleri* ya da **nöronlar** ve *glia hücreleri* ya da **glia** (bakınız Şekil 40.6). Nöronlar, *uyarılabilir*: sinir impulsları ya da **aksiyon potansiyelleri** olarak bilinen elektriksel sinyalleri üretebilir ve iletebilir. Birçok nöron, **akson** adı verilen uzun bir uzantıya sahiptir; aksonlar, nöronlara uzak mesafelere aksiyon potansiyellerini iletme yeteneği verir. Glia hücreleri, aksiyon potansiyellerini iletmez; onlar nöronları, daha ziyade, fiziksel, immünolojik ve metabolik olarak destekler. **Sinir** (nörondan farklı olarak), birçok farklı nöronun aksonlarının bir araya gelerek oluşturduğu akson demetidir. Birçok akson, glia hücreleri tarafından sarılarak diğerlerinden elektriksel olarak yalıtılır; bu yalıtım onların aksiyon potansiyeli iletim hızını artırır.

Sinir sistemleri, bilgileri işleyebilir; çünkü onların nöronları, **nöral iletişim ağı** şeklinde organize olmuştur. Bu ağlar, işlevsel olarak üç kategoriye ait nöron içerir; bu nöronlar, veri girdisi, veri çıktısı ve entegrasyon olaylarında işlev görmektedir.

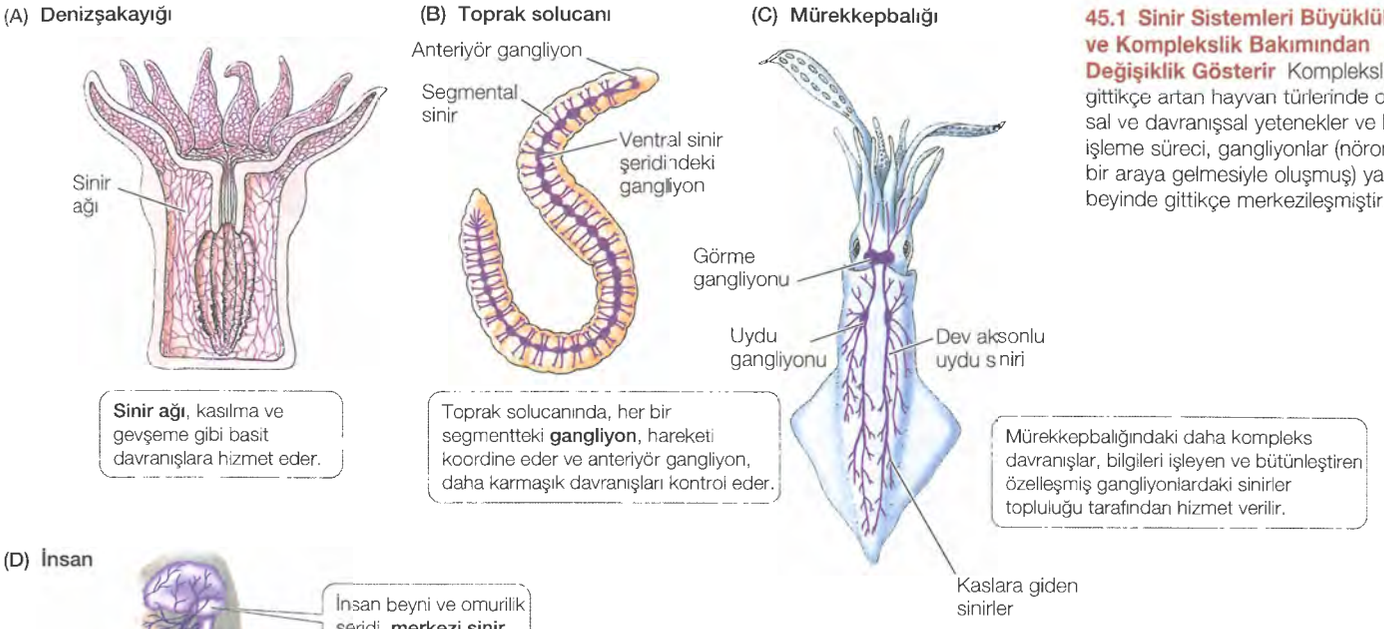
- **Afferent nöronlar**, duyusal bilgileri sinir sistemine taşırlar. Özelleşmiş **duyu nöronlarından** gelen o bilgi, çeşitli tipteki duyusal uyarıları (örneğin, ışık, ısı, basınç) aksiyon potansiyeline dönüştürür.
- **Efferent nöronlar**, emirleri, kaslar ve bezler gibi fizyolojik ve davranışsal *tepki organlarına* (*effektörler*) taşırlar.
- **İnternöronlar**, bilgiyi bütünleştirir ve depolar; afferent ve efferent nöronlar arasında iletişim kurar.

Nöral iletişim ağı, bir hekim dizinize vurduğunda bacağınızın ileri doğru fırlamasında olduğu gibi basit olabilir; ya da sizin bu bölümü okuyup sonradan hatırlayabilmenizi sağlayan iletişim ağında olduğu gibi oldukça karmaşık olabilir.

### Nöral iletişim ağlarının karmaşıklığı değişir

Cnidaria üyeleri gibi (örneğin deniz şakayığı) basit hayvanlar, basit nöral iletişim ağları ile bilgiyi işleyebilir; bu ağlar, duyu hücrelerinden tepki organlarına doğrudan iletişim hattı sağlamaktan birazcık fazlasını yapar; sinyallerin bütünleştirilmesi ya da işlenmesi olayı ya yoktur ya da çok azdır (Şekil 45.1A). Cnidaria üyelerinin *sinir ağı*, ağız açıklığı ve tentaküller etrafında en fazla gelişmiştir; burada sinir ağı, yiyeceklerin ya da tehlikenin saptanmasını kolaylaştırır ve tentaküllerin uzatılmasına ya da geri çekilmesine yol açar.

Daha gelişmiş yapıya sahip olan hayvanların, yiyecek bulmak ve eşlerini aramak için aktif olarak hareket etmesi, daha fazla miktarda bilginin işlenmesini ve entegrasyonuna ister. Hatta bu tanıma uyan toprak solucanında, bilginin işlenmesi olayında artışın olması gerekliliği, çok sayıda nöronun **ganglion** adı verilen kümeler şeklinde organize olmasıyla karşılanır. Farklı işlevlere hizmet eden gangliyonlar, toprak solucanlarında ya da mürekkepbalığında olduğu gibi, vücutta dağılmış olabilir (Şekil 45.1B, C). Bilateral simetriye sahip olan hayvan-




**45.1 Sinir Sistemleri Büyüklük ve Kompleksik Bakımından Değişiklik Gösterir** Kompleksliği gittikçe artan hayvan türlerinde duyusal ve davranışsal yetenekler ve bilgi işleme süreci, gangliyonlar (nöronların bir araya gelmesiyle oluşmuş) ya da beyinde gittikçe merkezileşmiştir.

lardaki gangliyonlar, birisi vücudun bir tarafında olmak üzere çoğunlukla çiftler oluştururlar. Aynı zamanda, hayvanlardaki gelişmişlik düzeyi arttığında, bazı gangliyonlar büyüyebilir ya da vücudun ön ucunda bir araya gelip kaynaşmak suretiyle bir merkezi bütünleştirici merkez ya da **beyni** oluşturur. Omurgasızların küçük sinir sistemleri, belirgin bir şekilde karmaşık olabilir. Örümceklerin sinir sistemlerini göz önüne alacak olursak, özgün ağ mimarileri hakkında örümceklerin önceden herhangi bir deneyimleri ya da öğrenme fırsatları olmaksızın güzel bir ağ örmeleri için gerekli binlerce hassas hareket, onların sinir sistemleri içerisinde programlanmıştır.

Omurgalılarda, sinir sisteminin çoğu hücresi beyin ve **omurilikte** bulunur; beyin ve omurilik, çoğu bilginin işlendiği, depolandığı ve geri kazanıldığı yerlerdir (Şekil 45.1D). Onun için, beyin ve omuriliğe **merkezi sinir sistemi (CNS)** adı verilir. Bilgi, duyu hücrelerinden merkezi sinir sistemine ve merkezi sinir sisteminden effektörlere iletilir; bu iletim işi, beyin ve omurilikten dışarıya doğru uzanan nöronlar aracılığıyla gerçekleşir. Bu nöronlar ve onların destekleyici hücreleri **çevresel sinir sistemi (PNS)** olarak isimlendirilir. Omurgalılar, davranışlarındaki kompleksik bakımından ve fizyolojik özelleşmeleri bakımından büyük ölçüde farklılık gösterir; onların sinir sistemleri, bu çeşitliliği yansıtır. Şekil 45.2, aynı ölçekte çizilmiş benzer vücut kütlesine sahip dört tane omurgalı hayvan türünün beyinlerini göstermektedir.

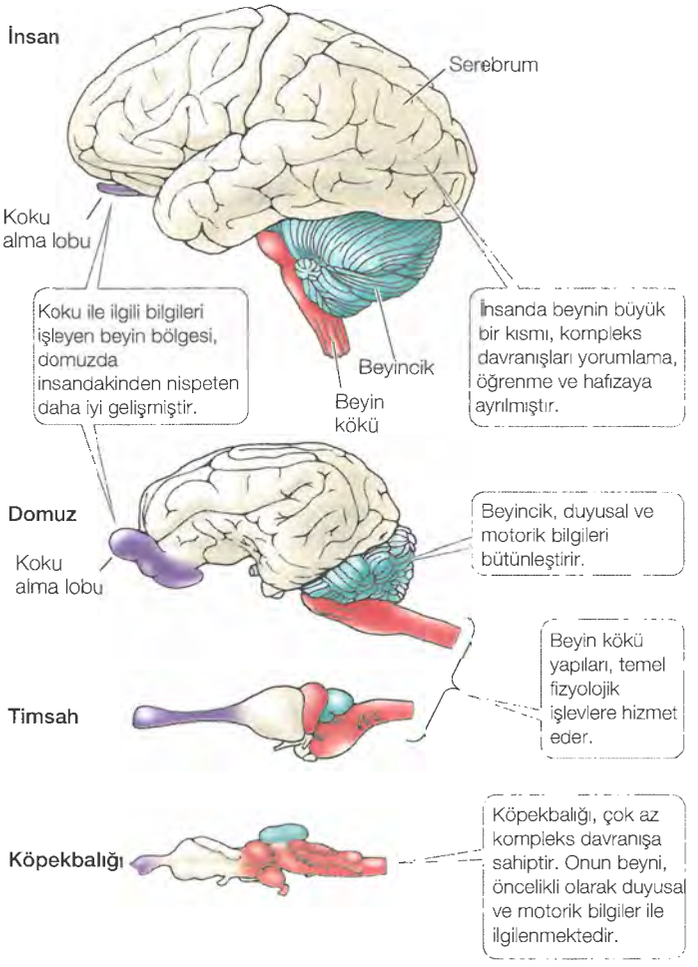
İnsan sinir sistemi, yaklaşık olarak $10^{11}$ nöron içerir. Bir nörondan diğerine bilgi aktarılması, nöronların birbirlerine iyice yaklaştığı **sinaps** adı verilen yerde gerçekleşir. Bilgiyi gönderen nöron, **presinaptik nörondur**; bilgiyi kabul eden nöron ise **postsinaptik nörondur**. Beyindeki bir nöron 1.000 tane ya da daha fazla sayıda sinaps yapabilir. Böylece, insan beyni $10^{14}$ sinaps içerebilir (nöron başına, $10^{11}$ nöron x $10^3$ sinaps).

Sinaps sayısı sabit değildir, fakat bunun yerine oldukça esnek olabilir. Sinapslar, sayı bakımından ve büyüklük olarak artar ya da azalabilirler. Onlar, daha fazla ya da daha az duyarlı olabilirler. İnsan beyninin bilgileri işleme, öğrenme, karmaşık işleri yapma, hatırlama ve duygulara sahip olma konularındaki inanılmaz yeteneğinin sırrı burada yatmaktadır. Astronomik sayıdaki nöronlar ve sinapslar, birbirleriyle paralel işlev gören, birbirinden ayrı fakat birbirleriyle etkileşen binlerce iletişim ağına bölünebilir. Bu devrelerden birinin nasıl çalıştığını anlamadan önce, bireysel nöronların özelliklerini anlamamız gerekir.

## Nöronlar, sinir sistemlerinin işlevsel birimleridir

Farklı türlerin sinir sistemleri, yapısal ve işlevsel olarak büyük ölçüde değişebilir; fakat nöronlar, mürekkepbalıkları ve insanlar kadar birbirinden oldukça farklı olan hayvanlarda benzer şekilde davranırlar. Onların plazma zarları aksiyon potansiyellerini yaratır ve bu sinyalleri bir nöron aracılığıyla

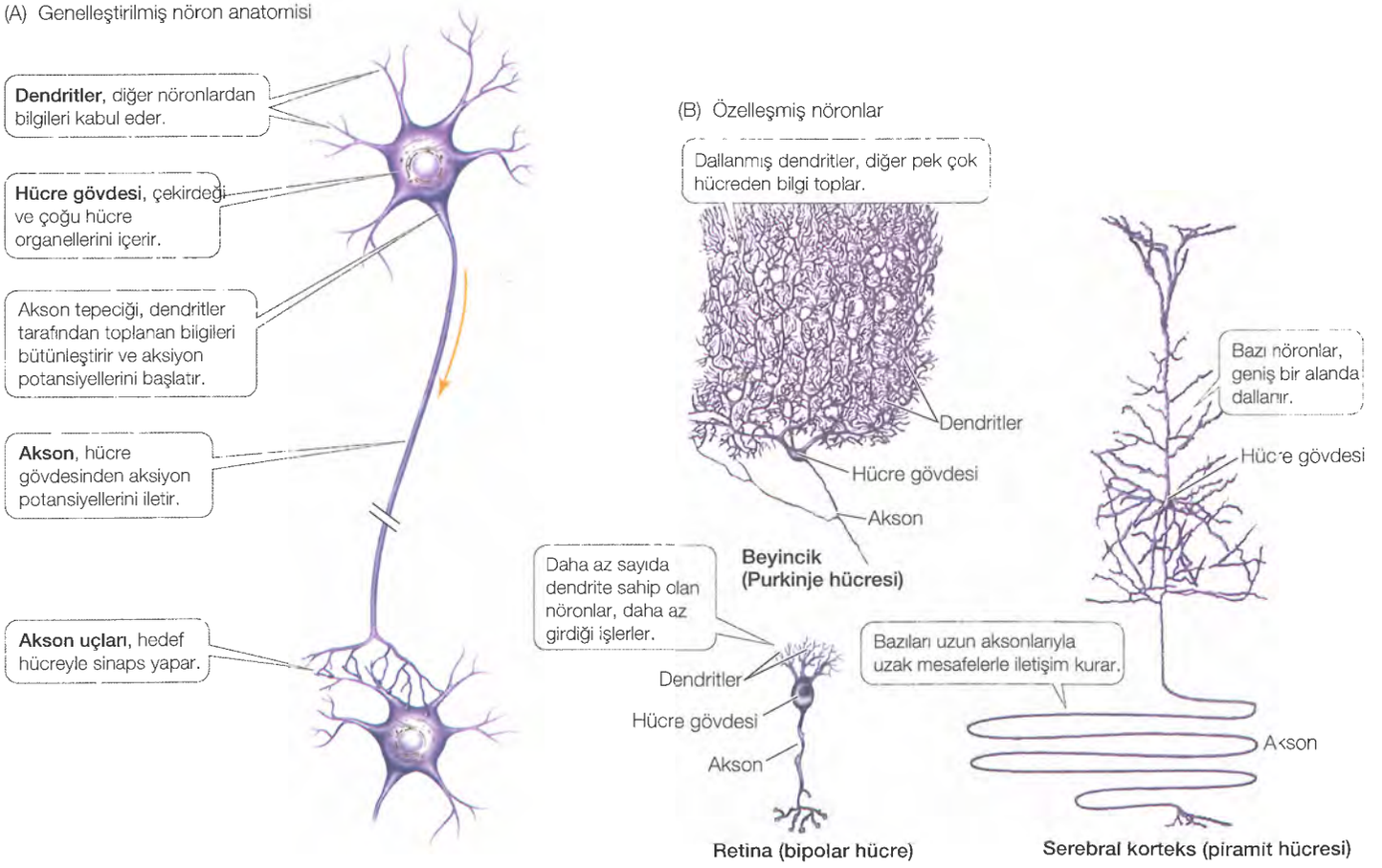
**45.2 Beynin Büyüklüğü ve Kompleksliği Değişiklik Gösterir** Benzer vücut kütlesine sahip olan omurgalılara ait dört hayvan türünün beyinleri, çok büyük farklılık göstermektedir. Fizyolojik düzenlemelerde ve kalıplaşmış davranışlarda rol alan beyin kökünün, türler arasında serebrumdakinden daha az farklılık gösterdiğine dikkat ediniz. Serebrum, daha yüksek omurgalılarda, kompleks davranışlardan ve öğrenmeden sorumludur.




bir bölgeden çok daha uzaktaki hücreye iletebilir– bu uzaklık, insanda bir metreden fazla balinada birkaç metreden daha fazla olabilir. Ayrıca, aksiyon potansiyelinin bu iletilme işleminin hızlı olması -100 metre/sn, 360 km/sa. karşılık gelir– hissetme, işleme ve tepki verme olayının çok çabuk gerçekleşmesini olası kılar.

Çoğu nöron dört bölgeye sahiptir – *hücre gövdesi, dendritler,* bir tane ya da daha fazla sayıda *aksonlar* ve *akson terminalleri* **(Şekil 45.3A)** – fakat nöronların farklı tipleri arasındaki varyasyonlar, önemlidir **(Şekil 45.3B)**. *Hücre gövdesi,* hücre organellerinin çoğunu ve çekirdeği içerir. Hücre gövdesinden birçok uzantı çıkarak uzanabilir. Bu uzantıların çoğu, çalı şeklinde olan **dendritlerdir** (Yunancada *dendron,* "ağaç" demek); dendritler, diğer nöronlardan ya da duyu hücrelerinden hüc-

**45.3 Nöronlar** (A) Bir nöronun genelleştirilmiş diyagramı. (B) Memeli sinir sisteminin farklı kısımlarından alınan nöronlar, özgül olarak işlevlerine uyum sağlamışlardır.



re gövdesine bilgi getirirler. Dendritlerin dallanama derecesi, farklı nöron tipleri arasında değişiklik gösterir.

Çoğu nöronda bir uzantı – akson– diğerlerinden çok daha uzundur. Aksonlar, ekseriyetle, aksiyon potansiyellerini hücre gövdesinden uzağa taşır. Aksonun uzunluğu da farklı nöron tipleri arasında değişiklik gösterir – omurilikten ayak parmaklarına uzanan aksonlar gibi bazı aksonlar, belirgin olarak uzun olabilir. Aksonlar, sinir sisteminin "telefon hatlarıdır". Dendritler tarafından alınan bilgi bir aksonun, akson boyunca onun hedef hücresine doğru iletilen bir aksiyon potansiyeli üretmesine neden olabilir. Hedef hücrede, akson, ince sinir uçlarına bölünür. Bu ince sinir uçlarının her birinin ucu, şişkin olup **akson terminali** adı verilir; akson terminali, hedef hücrenin zarına çok yaklaştığında sinaps meydana gelir.

Kısım 45.3'de tartışacağımız gibi, sinapslar, elektriksel ya da kimyasal olabilir. Omurgalılardaki sinapsların çoğu, kimyasal sinapstır. Kimyasal sinapslardaki boşluk, yaklaşık 25 nanometre genişlikte olup (insan kılının yaklaşık 1/2000'i kadar) *presinaptik* ve *postsinaptik zarları* birbirinden ayırır. Bir aksonun terminaline ulaşan aksiyon potansiyeli, onun **nörotransmitter** adı verilen kimyasal messenger moleküllerini salmasına yol açar. Nörotransmitterler, boşluğa difüze olur ve postsinaptik hücrenin ya da hedef hücrenin plazma zarındaki reseptörlere bağlanır. Bu bağlanma, postsinaptik nöronun aktivitesini değiştirir. Bazı nörotransmitter-reseptör birleşmeleri, postsinaptik nöronun aktivitesini inhibe eder, başka nörotransmitter-reseptör birleşmeleri ise nöronun aktivitesini harekete geçirir. Nöronlar, uyarıcı ve inhibe edici girdileri toplamak suretiyle bilgiyi bütünleştirir.

### Glia hücreleri de sinir sistemlerinin önemli elemanlarıdır

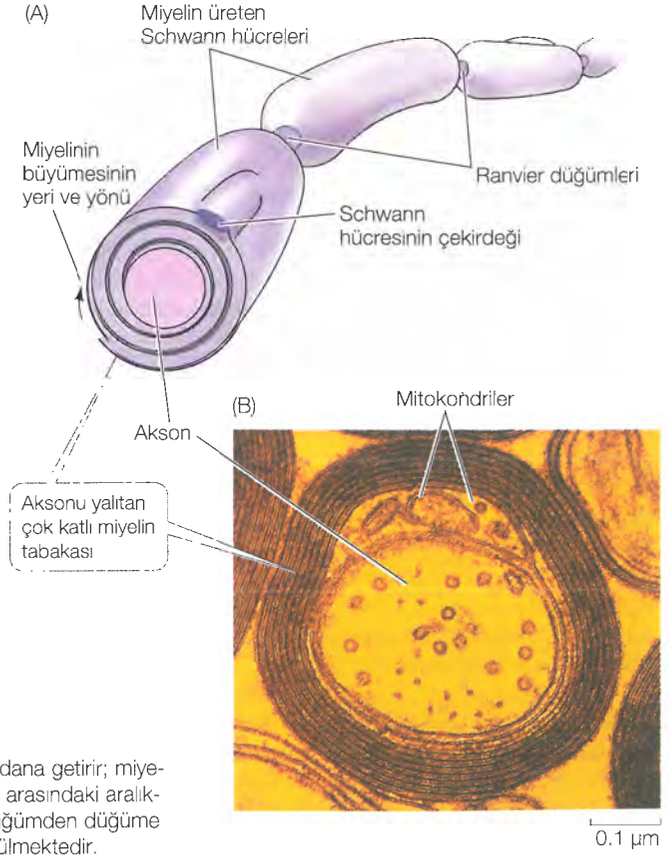
*Glia hücreleri*, sinir sistemi hücrelerinin bir başka sınıfıdır. İnsan beyninde nöronlardan daha fazla sayıda glia hücresi vardır. Nöronlar gibi glia hücrelerinin de birçok formu vardır ve çeşitli fonksiyonlara sahiptirler. Onlar, elektriksel sinyalleri üretmezler ve iletmezler; fakat nörotransmitterleri salabilirler. Bazı glia hücreleri, fiziksel destek sağlarlar ve nöronları yönlendirerek embriyonik gelişim sırasında doğru ilişki kurmalarına yardım ederler. Diğerleri, nöronlara besin maddeleri sağlar, hücre dışı ortamın devam ettirilmesini sağlar ve aksonları yalıtırlar. Yine başkaları, yabancı partikülleri ve atıkları tüketir ve sinir sistemi için bağışıklık fonksiyonları sağlar.

Merkezi sinir sistemindeki **oligodendrosit** adı verilen glia hücreleri, nöronların aksonlarının etrafını iç içe geçmiş tabakalar şeklinde sararak plazma zarını yalıtır. Çevresel sinir sisteminde yer alan **Schwann hücreleri** adı verilen glia hücreleri, bu fonksiyonu yerine getirir (**Şekil 45.4**). **Miyelin**, oligodendrositlerin ve Schwann hücreleri tarafından meydana getirilen kılıftır; ve bu kılıf, sinir sisteminin çoğu kısmının parlak beyaz renkte görülmesini sağlar. Aksonların tümü, miyelinli değildir; fakat miyelin kılıfa sahip olanlar, aksiyon potansiyelini, miyelinsiz olanlardan daha hızlı iletir.

Miyelini etkileyen hastalıklar, tahrip edici olabilir; çünkü bu hastalıklar, aksiyon potansiyeli iletimini bozar. Miyelinin yıkılmasına yol açan en yaygın hastalık *multiple sklerozdur* - "çok miktarda skar bulunması" demek- ; bu hastalık Birleşik Devletlerde 700 kişiden 1 tanesinde ortaya çıkmaktadır. Bu otoimmün hastalığa sahip olan kişiler, merkezi sinir sistemindeki miyelinlerde bulunan proteinlere karşı antikorlar üretirler. Bu hastalıktan kaynaklanan semptomlar ve hasarlar, antikorların merkezi sinir sisteminde saldırdıkları yere bağlı olarak ortaya çıkar. Motorik faaliyetlerde azalmanın olması, yaygındır. Çevresel sinir sistemini etkileyen miyelin bozulmasıyla ortaya çıkan bir hastalık örneği, Guillain-Barre Sendromudur. Miyelinin ortadan kalkmasıyla ortaya çıkan hastalıklar için tedavi bilinmemektedir.

**Astrosit** (yıldız gibi göründüklerinden dolayı; bakınız Şekil 40.6B) adı verilen glia hücreleri, **kan-beyin bariyeri** oluşumuna katkı yapar; bu bariyer, kan içerisindeki zehirli kimyasal maddelerden beyni korur. Vücuttaki kan damarları, zehirli olanlar dahil birçok kimyasal maddeye karşı çok geçirgendir; eğer bu bariyer olmayacak olsaydı, zehirli maddeler beyne de ulaşacaktı. Astrositler, beyin içerisinde yer alan en küçük ve en geçirgen damarların etrafını sarmak suretiyle, kan-beyin bariyerinin oluşturulmasına yardım ederler. Bununla birlikte bu bariyer, mükemmel değildir. Bu bariyer plazma zarlarından oluştuğundan, yağda çözünebilir özelliğe sahip anestetik ve alkol gibi maddelere karşı geçirgendir. Bu durum, bu maddelerin sinir sistemi üzerinde niçin böylesine hızlı ve belirgin şekilde etkili olduğunu açıklar.

Kan beyin bariyeri, ekseriyetle, antikorların genel dolaşım sisteminden merkezi sinir sistemine girmesini önler. Merkezi sinir sistemine bağışık savunmayı **mikroglia** hücreleri sağlar.




**45.4 Bir Aksonun Sarmalanması** (A) Schwann hücreleri, miyelin tabakalarını meydana getirir; miyelin, aksonun elektriksel yalıtımını sağlayan bir çeşit plazma zarıdır. Schwann hücreleri arasındaki aralıklarda – Ranvier düğümleri- akson çıplaktır. Aksiyon potansiyelleri akson boyunca, düğümden düğüme "atlayarak" ilerler. (B) Miyelinli bir aksonun elektron mikroskobundaki enine kesiti görülmektedir.

Mikroglia hücreleri, gelişim sırasında kemik iliğindeki kök hücrelerden türerler ve gelerek merkezi sinir sistemine yerleşirler. Burada makrofajlar olarak işlev görürüler ve iltihapla ilgili cevaba aracılık ederler.

## 45.1 ÖZET

**Sinir sistemleri nöronlardan ve glia hücrelerinden meydana gelmiştir. Nöronlar, devreler şeklinde düzenlenmiştir. Duyu nöronları, iç ya da dış ortamdan gelen bilgileri elektriksel sinyallere dönüştürür; internöronlar, bilgiyi bütünler ve işler; efferent nöronlar, emirleri hedef dokulara taşır. Glia hücrelerinin çok çeşitli destekleyici role sahiptir; bunlar arasında kan-beyin bariyerine katkı yapmak da yer alır.**

- Denizşakayıklarının, solucanların, balıkların ve insanın sinir sistemleri karşılaştırıldığında, artan gelişmişlik düzeyinde hangi eğilimin yansıdığı görülmektedir? **Bakınız ss. 945-946 ve Şekiller 45.1 ve 45.2**
- Nöronların farklı kısımlarını ve bu kısımların fonksiyonlarını açıklayınız. **Bakınız ss. 946-947 ve Şekil 45.3**
- Bazı glia tipleri ve onların işlevleri nelerdir? **Bakınız s. 947**

Tüm sinir sistemleri için bir ortak özellik, bilgiyi aksiyon potansiyelleri şeklinde işlemeleridir. Gelecek kısımda, aksiyon potansiyellerinin nasıl üretildiği ve sinir sistemleri tarafından nasıl iletildiği konusu üzerine odaklanacağız.

# 45.2 Nöronlar Elektriksel Sinyalleri Nasıl Üretir ve İletir?

Tüm hayvan hücreleri, içeride daha fazla miktarda potasyum iyonuna ($K^+$) ve hücre dışı sıvıda daha fazla miktarda sodyum iyonuna ($Na^+$) sahiptir. Hücrenin hem iç ve hem dış kısmındaki bu pozitif yükler, negatif yüklü iyonlar tarafından dengelenir; böylece bireysel olarak, hem hücrenin iç kısmı ve hem de hücre dışı sıvı, elektriksel olarak nötrdür. Bununla birlikte *hücre zarı boyunca*, iç kısım dış kısma göre negatif olan, bir elektriksel yük farklılığı vardır. Bu, neden böyledir?

Bunun nedeni hücre zarında, sadece belirli iyonların –çoğunlukla $K^+$- pasif olarak "sızmasına" izin veren kanalların varlığına uygun olarak *kaçak akımların* olmasıdır. Hücre iç tarafında dış tarafındakinden daha fazla miktarda potasyum iyonu olduğundan, $K^+$ iyonları, konsantrasyon gradiyentinin aşağısına yani hücreden dışarıya difüze olur. Fakat $K^+$ iyonları, hücreden dışarıya sızdığı zaman, $K^+$ iyonunu geriye hücre içerisine çekme eğiliminde olan dengesiz bir negatif yük bırakır. $K^+$ iyonunun dışarıya difüze olma eğilimine, $K^+$ iyonunu içeriye doğru geriye çeken elektriksel yük tarafından karşı konulduğunda dengeye erişilir. Sonuç, plazma zarı boyunca iç tarafı dış tarafına göre daha negatif olan elektriksel yük farklılığıdır – **zar potansiyeli**.

Zar potansiyelleri, tüm hücrelerde mevcuttur. Nöronlarda sakin durumdaki zar potansiyeli, **dinlenme potansiyeli** olarak isimlendirilir; nöronlar, aynı zamanda aktive edilebildiklerinden dolayı zar potansiyelinde hızlı ve büyük değişiklikler meydana gelir. Bu ani ve büyük değişikliklere, *aksiyon potansiyelleri* (bazen *sinir impulsları* olarak ifade edilirler) adı verilir. Bir aksiyon potansiyeli, iyon kanallarının aniden açılması ve hızlı kapanması sayesinde yaratılır. İyon kanallarının ve aksiyon potansiyellerinin özelliklerini ayrıntılı olarak incelemeden önce, elektrik ile ilgili bazı basit kavramları gözden geçirmek faydalı olabilir.

### Sinir fonksiyonu altında yatan basit elektrik kavramları

**Voltaj** (elektrik potansiyel farkı), elektriksel olarak yüklü olan partiküllerin iki nokta arasında hareket etmesine yol açan kuvvettir. Voltaj, basınçlı su akışında olduğu gibi, elektriksel olarak yüklü partiküllerin akışıdır. Eğer bir bataryanın negatif ve pozitif kutupları bir kablo ile bağlanacak olursa, iki kutup arasında bir voltaj farkı olduğundan dolayı kablodan bir elektrik akımı akacaktır. Elektrik akımının bu akışı, tıpkı bir su akımının iş yapmada kullanılmasında olduğu gibi, iş yapmada kullanılabilir.

Kablolarda, elektrik akımı elektronlar tarafından taşınır; fakat çözeltilerde ve hücre zarları arasında, elektriksel akım iyonlar tarafından taşınır. Nöronların plazma zarlarından elektriksel yük taşıyan belli başlı iyonlar sodyum ($Na^+$), potasyum ($K^+$), kalsiyum ($Ca^{2+}$) ve klordur ($Cl^-$). Zıt yüklü iyonların birbirini çektiğini, aynı yüklü iyonların birbirini ittiğini hatırlayınız. Biyoelektriğin bu temel prensipleri, nöron plazma zarının dinlenme potansiyelini nasıl kurar? Ve aksiyon potansiyellerini üretmek için, zar kanalları boyunca iyonların akışı nasıl kesilmekte ve başlatılmaktadır? Bu soruları gelecek kısımda tartışacağız.

### Zar potansiyelleri elektrotlar ile ölçülebilir

Bir hücredeki elektriksel olayları elektrotlar kullanarak kaydedebiliriz. **Şekil 45.5**, dinlenme potansiyeli ekseriyetle -60 ve -70 mV arasında olan, uyarılmamış durumdaki bir aksondaki dinlenme potansiyelini ölçmede bu tekniğin nasıl uygulandığını göstermektedir. Eksi işareti, hücrenin iç tarafının dış tarafıyla karşılaştırıldığında elektriksel olarak negatif olduğuna işaret etmektedir.

Dinlenme potansiyeli, nöronların bir uyarıya cevap vermesi için bir vasıta sağlar. Zarın iki tarafı arasındaki voltaj farklılığından dolayı, ve zarın her iki tarafında farklı iyon konsantrasyonları nedeniyle, iyonlar eğer başarabilirlerse zardan geçecektir. Örneğin $Na^+$ iyonları, zarın dış tarafında iç tarafındakinden daha bol olarak bulunmaktadır ve dinlenme durumundaki hücrenin iç tarafı, negatif olarak yüklüdür. Onun için, eğer zar aniden $Na^+$ iyonlarına karşı geçirgen olursa, bu pozitif yüklü iyonlar birden hücrenin içerisine akacaktır. Plazma zarının iyonlara karşı geçirgenliklerini değiştiren herhangi kimyasal ya da fiziksel uyarı, hücrenin zar potansiyelinde bir değişiklik meydana getirecektir. Zar potansiyelindeki en ekstrem değişiklik, aksiyon potansiyelidir; bu olay, plazma zarının bir kısmı boyunca voltajın ani ve hızlı bir şekilde tersine dönmesi olayıdır. Pozitif yüklü iyonlar, hücrenin içerisine akarak bir ya da iki milisaniye içerisinde, hücrenin iç tarafını dış tarafına göre *daha pozitif* duruma getirir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 45.1 • Dinlenme Zar Potansiyeli

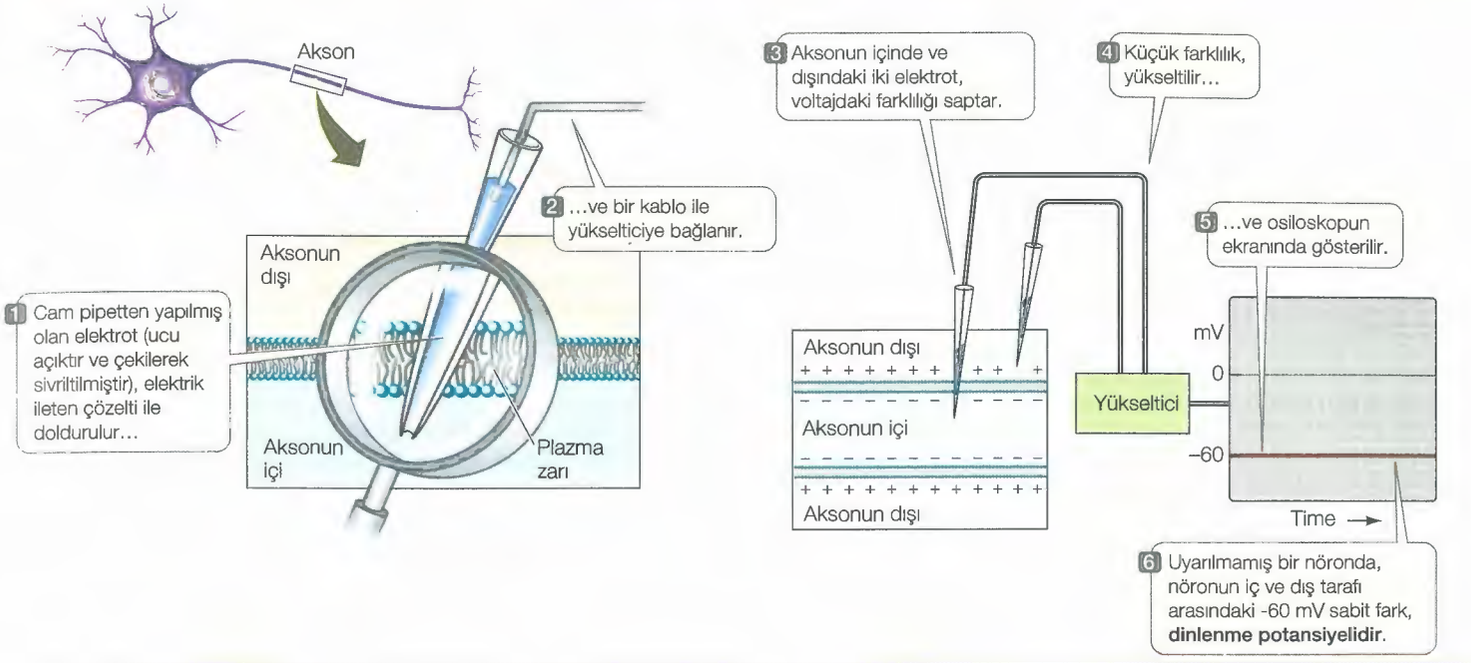
### İyon taşıyıcılar ve kanallar zar potansiyellerini yaratırlar

Diğer tüm hücrelerinki gibi nöronların plazma zarları, lipitten oluşmuş iki tabakaya sahiptir. Bu tabaka iyonlara karşı geçirgen değildir, fakat iyon taşıyıcısı ve kanal olarak hizmet

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

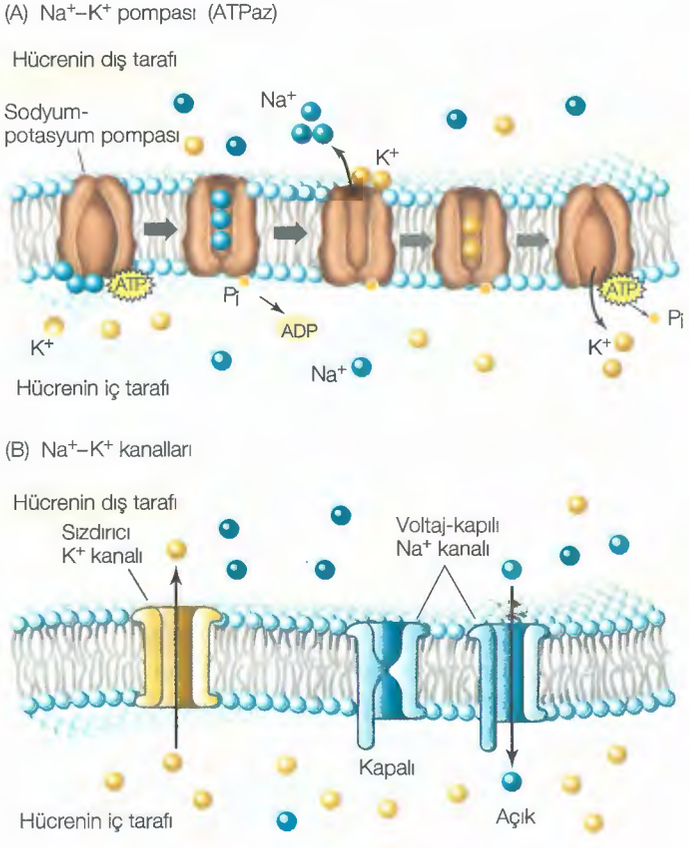
## 45.5 Zar Potansiyelini Ölçmek

Elektrot, ucu oldukça sivri olup bu uç kısmı elektrik yüklerini ileten bir sıvı ile dolu olan bir cam pipetten yapılabilir. Eğer bir elektrot, aksonun plazma zarının iç tarafına ve bir diğeri de aksonun dış tarafına yerleştirilecek olursa, voltajdaki farklılık ölçülebilir.




eden birçok protein molekülü içerir. İyon taşıyıcılar ve kanallar, yüklerin zarın iki tarafı arasında dağılımlarından sorumlu olup dinlenme ve aksiyon potansiyellerini yaratırlar.

İyon taşıyıcılar, iyonları, konsantrasyonlarının ya da elektriksel gradiyentlerinin aksi yönünde hareket ettirmek için enerjiye gereksinim duyarlar; onun için bunlara iyon pompaları adı verilir. Nöronların (ve diğer tüm hücrelerin) plazma zarlarındaki ana iyon taşıyıcısı, **sodyum-potasyum pompasıdır**; bu pompa, hücre içerisinden aktif olarak $Na^+$ iyonlarını dışarıya çıkarırken hücre dışından $K^+$ iyonlarını içeriye alarak değiş tokuşu gerçekleştirdiğinden böyle isimlendirilmiştir (**Şekil 45.6A**). $Na^+$–$K^+$ pompası, bir *antiportör*dür (bakınız Kısım 6.3) ve aynı zamanda *sodyum-potasyum ATPaz* olarak bilinir; bu terim, onun iş yapması için ATP'ye gereksinim duyan bir enzim kompleksi olduğunu vurgulamaktadır. $Na^+$-$K^+$ pompası, hücrenin iç kısmındaki $K^+$ konsantrasyonunun hücre dışı sıvıdakinden daha yüksek, ve hücrenin iç kısmındaki $Na^+$ konsantrasyonunun hücre dışı sıvıdakinden daha düşük olarak varlığını sürdürmesini sağlar. Bu antiportör tarafından




**45.6 İyon Taşıyıcıları ve Kanalları** (A) Sodyum-potasyum pompası, $K^+$ iyonunu nöronun içerisine ve $Na^+$ dışarısına aktif olarak pompalar. (B) İyon kanalları, özgül iyonların konsantrasyon gradiyentlerine göre difüze olmalarına izin verir; potasyum kanalları açık olduğu zaman $K^+$, nöronları terk etme; sodyum kanalları açık olduğu zaman ise $Na^+$ iyonları nöronlara girme eğilimindedir. $K^+$ kanalları şekilde görüldüğü gibi, daima açık olan sızdırıcı kanallardır ve dinlenme zar potansiyeli yaratırlar. Şekilde görülen $Na^+$ kanalları gibi kapılı kanallar, kimyasal ya da elektriksel uyarılarla açılırlar.

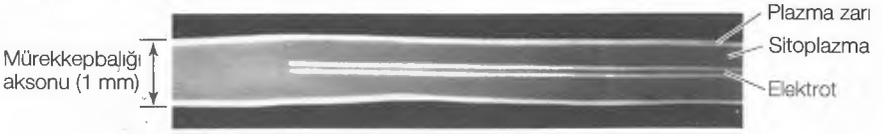
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

## 45.7 Nernst Eşitliğini Kullanmak

Nernst eşitliği, sadece bir tip iyonun geçebildiği bir zarla ikiye bölünmüş olan bir çözeltinin iki tarafında bulunan bu iyonun konsantrasyonu birbirinden farklı olduğu zaman zar potansiyelini hesaplar.

**1. Bir nöronun iç kısmı ve dış tarafındaki iyonların konsantrasyonlarını ölçünüz.**

Bir nörondaki iyonların konsantrasyonlarını ölçmek için, nöron (onun aksonu) büyük olmalıdır. Mürekkepbalıkları, kendilerinin kaçma cevabını kontrol eden dev nöronlara sahiptir (bakınız Şekil 45.1C). Yaklaşık 1 mm çapa sahip olan bu aksonların sitoplazmalarını örneklemek olasıdır.




**2. Eğer zar, iki tarafında farklı konsantrasyonlarda bulunan $Na^+$, $K^+$, $Ca^{2+}$ ve $Cl^-$ iyonlarından her birine geçirgense, zar potansiyelinin ne olduğunu hesaplamak için Nernst eşitliğini kullan.**

Nernst eşitliği, zarın iki tarafında farklı konsantrasyonlarda bulunan tek bir tip iyona zarın geçirgenliğinden kaynaklanan zar potansiyelini tahmin eder. Eşitlik şu şekilde yazılır:

$$E_{ion} = 2.3\frac{RT}{zF}\log\frac{[ion]_o}{[ion]_i}$$

Eşitlikteki E, denge (dinlenme) zar potansiyelidir (zardan geçen voltaj, mV cinsinde), R, beynelmilel gaz sabitesidir, $T$ mutlak sıcaklıktır, z iyon üzerindeki yüktür (+1, +1, +2 ya da –1) ve $F$ Faraday sabitesidir. Alt indis o ve i, sırasıyla dış taraftaki ve içteki iyon konsantrasyonlarına işaret etmektedir.

***Bu noktada "takıp çalıştırabilirsiniz"; fakat bu eşitliği anladınız mı?***

İyonların zarın iki tarafındaki konsantrasyon farklılıkları, iyonları zardan geçirmek için iten bir kimyasal kuvvet yaratır; ancak, sonuçta oluşan dengesiz *elektriksel yükler*, diğer yandan iyonları geri çekecektir. *Denge durumunda*, her iki yönde hareket eden iyonlar aynı olacaktır.
İyonları itecek olan *kimyasal* enerji, 2.3 $RT$ log $[ion]_o/[ion]_i$ ye eşit olacaktır.
İyonları çekecek olan *elektrik* enerjisi, $zEF$'e eşit olacaktır. Böylece, denge durumunda:

$$zEF = 2.3\,RT\log\frac{[ion]_o}{[ion]_i}$$

$E$'yi çözmek için formül yeniden düzenlenecek olursa, Nernst eşitliği şu şekli alacaktır:

$$E_{ion} = 2.3\frac{RT}{zF}\log\frac{[ion]_o}{[ion]_i}$$

2.3 $RT/F$ için sıcaklık olarak "oda sıcaklığını" ya da 20°C'yi kullanarak eşitliği basitleştirebiliriz. 20°C'de, 3 $RT/F$, 58'e eşittir. Böylece:

$$E_{ion} = 58/z\log\frac{[ion]_o}{[ion]_i}$$

**3. Mürekkepbalıklarının dev aksonlarının sitoplazmasında ve deniz suyundaki iyon konsantrasyonlarını ölçüp daha sonra her bir iyon için Nernst eşitliğini çözdüğümüzde aşağıdaki değerleri buluruz:**

| | İyon konsantrasyonları (m*M*) | | Tahmin edilen zar |
|---|---|---|---|
| İyon | Mürekkepbalığı aksonunda | Deniz suyunda | potansiyeli (mV) |
| $K^+$ | 400 | 20 | –75 |
| $Na^+$ | 50 | 460 | +56 |
| $Ca^{2+}$ | 0.5 | 10 | +38 |
| $Cl^-$ | 50 | 560 | –60 |

**4. Ölçülen zar potansiyeli -66 mV olduğundan, aksonun dinlenme potansiyelinin, zarın birden fazla miktarda iyon tipine geçirgen olması nedeniyle oluştuğu açıktır.**

tesis edilen konsantrasyon farklılıkları, eğer iyonlar iki katlı lipit tabakadan geçebilirlerse $K^+$ iyonlarının hücre dışarısına ve $Na^+$ iyonlarının hücre içerisine difüzyon yapacaklarına işaret etmektedir. Bu konsantrasyon gradiyentleri, yukarıda tartıştığımız elektriksel gradiyentleriyle nasıl ilişkilidir?

İyon kanalları, iyonların zardan karşı tarafa difüzyonuna izin verir. Bu kanallar, lipit iki tabakayı kat eden proteinler tarafından oluşturulmuş su dolu deliklerdir; ve genellikle *seçicidirler* – yani, bazı tip iyonların diğerlerine göre daha kolay geçmesine izin verirler (**Şekil 45.6B**). Böylece, potasyum kanalları, sodyum kanalları, klor kanalları ve kalsiyum kanalları vardır. Ayrıca bunların her birinin farklı çeşitleri mevcuttur. İyonlar,

bu kanallardan difüzyonla her iki yönde de geçebilirler. İyonların kanaldan net hareketinin yönü ve büyüklüğü, plazma zarından geçen iyon tipinin konsantrasyon gradiyentine bağlı olduğu kadar zarın iki tarafı arasındaki voltaj farklılığına da bağlıdır. Bir iyon üzerinde çalışan bu iki itici güç onun **elektrokimyasal gradiyenti** olarak isimlendirilir. Elektrokimyasal gradient, iki tabakalı zarı kat eden kanallardan iyonların hareketini yönlendirmesine karşın, kanallardaki bu hareketler, kanalları açan ve kapatan kapılar tarafından değişikliğe uğratılabilir.

Potasyum kanalları, dinlenme durumundaki (uyarılmamış) nöronların plazma zarlarındaki en yaygın, açık ya da sızdırıcı kanallardır. Sonuç olarak, dinlenme durumundaki nöronlar, $K^+$ iyonuna karşı diğer iyonlara göre daha fazla geçirgendir. Böylece, açık olan potasyum kanalları, dinlenme zar potansiyelinin oluşumundan büyük ölçüde sorumludur. Potasyum kanalları zarı $K^+$ iyonuna karşı daha geçirgen yaptığından ve $Na^+$-$K^+$ pompası, hücre içerisindeki $K^+$ konsantrasyonunun hücre dışındakinden yüksek olmasını sağladığından, $K^+$ iyonları elektrokimyasal gradiyentinin aşağısına doğru yani kanallar vasıtasıyla hücre dışına difüze olma eğilimindedir. Bu pozitif yüklü potasyum iyonları hücre dışına difüze olduğunda, arkasında dengelenmemiş negatif yük bırakır; böylece zarın iki tarafı arasında meydana gelen elektriksel potansiyel, $K^+$ iyonlarını geriye hücre içerisine çekme eğilimindedir.

Hücreden dışarıya doğru net $K^+$ iyonu difüzyonun olmadığı durumundaki (yani, konsantrasyon gradiyentine bağlı olarak $K^+$ iyonunun dışarıya difüzyonun, onun negatif elektrik potansiyelle onun hareketinin dengelendiği nokta) zar potansiyeli, **potasyum denge potansiyelidir.** Potasyum denge potansiyelinin değeri, **Nernst eşitliği** kullanılarak zarın iki tarafındaki $K^+$ iyonu konsantrasyonundan hesaplanabilir (**Şekil 45.7**). 1800'lü yılların sonuna doğru geliştirilmiş olan ve nöron zarlarındaki iyon kanallarının özelliğini tanımlayan bu eşitlik, kanalların özgül yapılarının ve özelliklerinin tanımlanmasından uzun süre önce ileri sürülmüştür.

A. L. Hodgkin ve A. F. Huxley, 1940'lı yılların sonunda Cambridge Üniversitesinde, akson zarlarının elektriksel özelliklerini çalışmaya koyulmuştur. O zamanki mevcut tekniklerle gerekli ölçümlerin yapılabilmesi, sadece çok büyük aksonların kullanılmasıyla mümkündü. Doğada böyle bir akson, mürekkepbalıklarının kaçmasını kontrol eden çok iri nöronlarda mevcuttu. Hodgkin ve Huxley, bu dev aksonun plazma zarının iki tarafındaki voltajı ölçmek ve dinlenme potansiyelini değiştirmek üzere aksondan akım geçirmek için, Şekil 45.7'de görüldüğü gibi, elektrotları kullandı. Onlar, aynı zamanda, mürekkepbalığının iç ve dış taraflarındaki $Na^+$ ve $K^+$ konsantrasyonlarını değiştirerek zar potansiyelinde meydana gelen değişiklikleri ölçtü. Hodgkin ve Huxley, titizlikle yapmış oldukları birçok deneyi esas alarak nöronların elektriksel özellikleri konusunda bizim bugün bildiğimiz kavramların nerdeyse tümünü geliştirdiler ve 1963 yılında Nobel ödülünü kazandılar.

Dinlenme durumundaki nöronlar, $Na^+$ ve $Cl^-$ gibi diğer iyonlara karşı birazcık daha az geçirgen oldukları için, biz genellikle, dinlenme potansiyelinin Nernst eşitliğinin tahmin ettiğinden daha negatif olduğunu biliriz. Goldman eşitliği adı verilen bir diğer eşitlik, hesaplama işleminde zardan geçebilen iyonların tümünü göz önüne alır; bu nedenle zar potansiyelini daha kesin olarak hesaplayabilir.

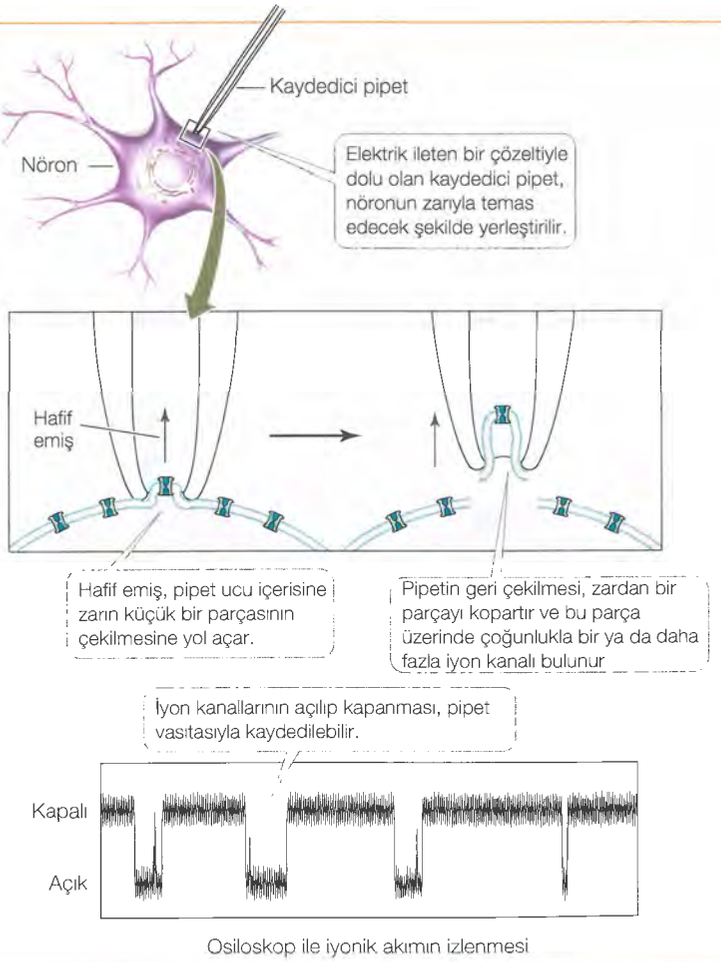
### İyon kanalları ve onların özellikleri, şimdi, doğrudan çalışılabilir

Hodgkin ve Huxley, iyon kanallarını inceleyebilen laboratuvar teknikleri olmadan uzun süre önce çalışmışlar ve onların özellikleri konusunda sadece varsayımda bulunabilmişlerdi. Bu varsayımlar, B. Sakmann ve E. Neher tarafından **parça çıkarma (patch clamping)** tekniği geliştirilene kadar, yani 1970'li yılların sonuna kadar test edilemedi; onlar, 1991 yılında Nobel ödülünü kazandılar. **Şekil 45.8**'de tanımlanmış olan

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 45.8 Parça Çıkarma Tekniği (Patch Clamping)

Parça çıkarma tekniğinde, içerisi hücre dışı sıvı ile aynı bileşime sahip elektrik ileten bir çözelti ile dolu bir cam mikropipet kullanılmaktadır. Bu pipet/elektrot, hücrenin zarına dayayıp hafif emme uygulatınca, pipetin içerisine zarın küçük bir parçası çekilir. Eğer bu zar parçasında tek bir iyon kanalı (ya da birkaç tane iyon kanalı) varsa, bu bireysel kanalların açılıp kapanmaları, elektrotlar tarafından kaydedilebilir. Eğer pipet geri çekilirse, hücreden zar parçası kopartılabilir; ve bu parçadaki iyon kanallarının aktivitesi kaydedilmeye devam edilebilir.




Osiloskop ile iyonik akımın izlenmesi

parça çıkarma tekniği, nörobiyologlar tarafından yaygın olarak kullanılmaktadır. Bu teknik onlara, tek bir iyon kanalının açılmasına ve kapanmasına neden olan küçük elektrik akımlarını gerçek zamanında kaydedebilme imkanı sağlamaktadır.

### Kapılı iyon kanalları zar potansiyelini değiştirir

Sızdırıcı kanallar denen iyon kanalları, daima açıktır; fakat, nöronların plazma zarlarındaki diğer iyon kanalları, sanki "kapı" içeriyormuş gibi davranırlar. Bu kanallar, bazı koşullar altında açık ve diğer bazı koşullar altında kapalıdır. **Voltaj-kapılı kanallar**, plazma zarının iki tarafındaki voltaj değişikliğine cevap olarak açılır ya da kapanır. **Kimyasal olarak kapılı kanallar**, kanal proteinlerine bağlanan ya da kanal proteinini değiştiren başka bir reseptöre bağlanan özgül bir molekülün varlığına ya da yokluğuna bağlı olarak açılır ya da kapanırlar. **Mekanik olarak kapılı kanallar**, plazma zarına uygulanan mekanik güce cevap olarak açılır ya da kapanırlar. Kapılı kanallar, nöron fonksiyonunda önemli roller oynarlar.

Kapılı kanalların açılması ve kapanması, dinlenme potansiyelini değiştirir. Örneğin, eğer plazma zarındaki sodyum kanalları açık olursa ne olacağını düşününüz. $Na^+$ iyonları, elektrokimyasal gradiyentinin aşağısına doğru nöronun içerisine difüzyon yapar. Sonuç olarak, hücrenin iç kısmı daha az negatif hale gelir. Nöronun iç tarafı, dinlenme durumundakine göre daha az negatif (ya da daha pozitif) olur; ve nöronun plazma zarı **depolarize** olur (**Şekil 45.9**).

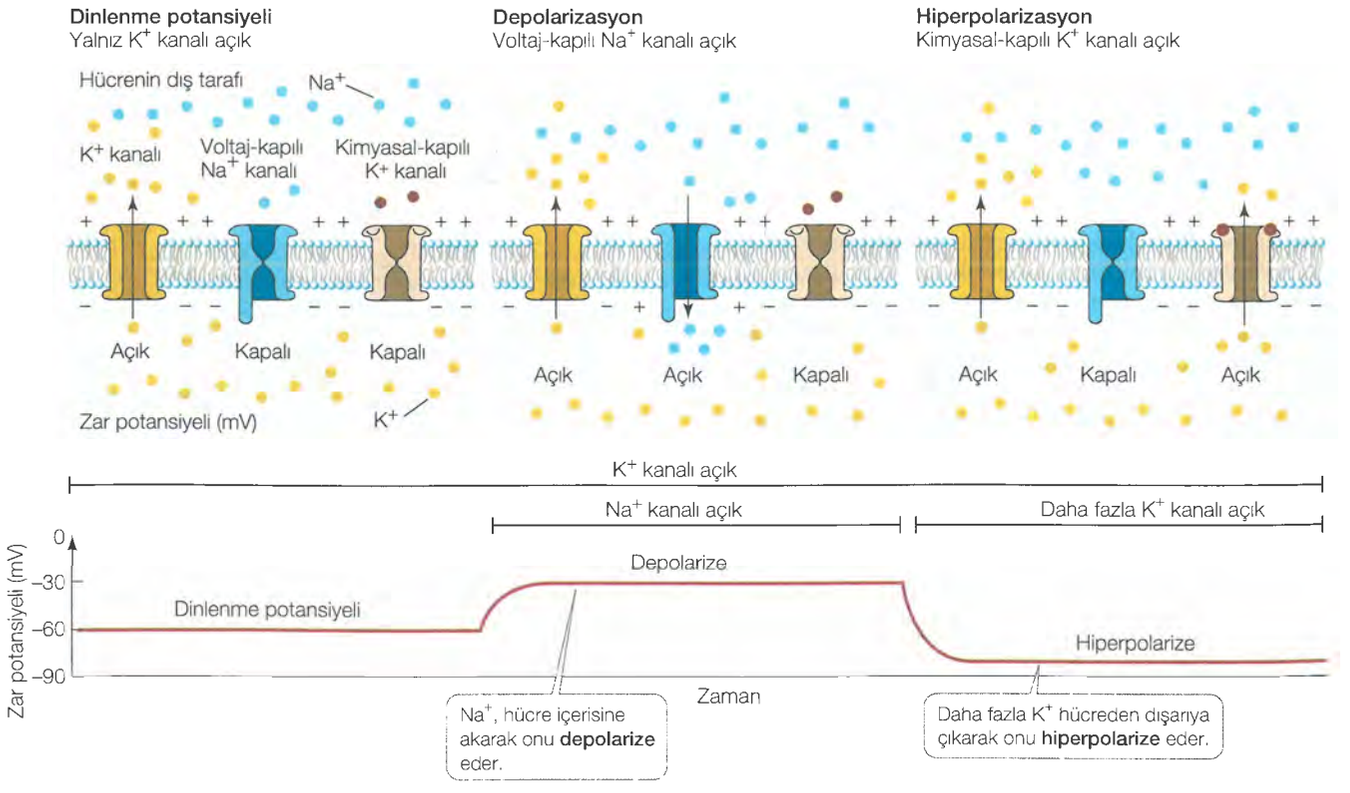
Eğer kapılı $K^+$ kanalları açılırsa, dinlenme potansiyelinde zıt bir değişiklik meydana gelir. $K^+$ iyonları nörondan dışarıya aktığı zaman, sızıntı şeklindeki normal akıntıyı ($K^+$ iyonlarının sızıntı kanallarından hareketi) artırır, zar potansiyeli daha da negatif olur ve plazma zarı **hiperpolarize** olur.

İyon kanallarının plazma zarının iki tarafında voltaj değişikliklerine yol açan açılıp ve kapanma olayları, nöronların elektriksel, kimyasal ya da mekanik uyarılara cevap vermede kullandığı temel mekanizmalardır. Zar potansiyelindeki böyle lokal değişiklikler, hücrenin diğer kısımlarına nasıl iletilir?

Zar potansiyelindeki bir bölgesel değişiklik zar potansiyelindeki değişikliği, zarın komşu bölgelerine yayan, iyonların akışına neden olur. Örneğin, nöron içerisine bir bölgedeki açık olan sodyum kanallarıyla $Na^+$ girdiği zaman, bu pozitif yüklü iyonlar, zarın iç tarafındaki daha negatif olan komşu alanlar tarafından çekilir; ve böylece açık $Na^+$ kanallarının olduğu yerden başlayarak ilerleyen elektrik akımının (iyonların hareketi) hızlı bir akışı vardır. Ancak, elektrik akımının bu lokal akışı, yayıldıkça azalır ve onun için çok uzağa yayılmaz. Hücre zarları, iyonlara karşı tamamıyla geçirimsiz olmadığından dolayı, elektrik akımları hücre içerisinde çok fazla yayılmaz. Bir zar boyunca ilerleyen elektrik akımı, duvarından su sızdıran bir hortumdan su akışı gibidir.

### Zar potansiyelindeki kademeli değişiklikler bilgileri bütünleştirebilir

Plazma zarları boyunca elektrik akımı akışı olsa bile, sadece kısa mesafelere yayılabilir; bu, zar potansiyellerinde bölgesel olarak kademeli değişikliklere neden olabilir. **Kademeli zar potansiyeli**, dinlenme potansiyelinden gelen bir değişikliktir.




**45.9 Zarlar Depolarize ya da Hiperpolarize Olabilir** Dinlenme potansiyeli, sızdıran $K^+$ kanalları tarafından meydana getirilir. Kapılı sodyum kanalından hücre içerisine $Na^+$ girdiği zaman, dinlenme potansiyelinden daha az negatif olan zar potansiyeline geçiş olur; bu olaya depolarizasyon adı verilir. Zar potansiyeli daha negatif hale geldiğinde hiperpolarizasyon meydana gelir; bu durum, ilave $K^+$ iyonları, kapılı $K^+$ kanallarından hücreyi terk ettiği zaman ortaya çıkar. Bu olay, uykuya daldığınız zaman beyninizde yoğun bir şekilde meydana gelir.

Bu tür değişiklikler, iyon kanalları üzerindeki kimyasal ya da mekanik etkilerden dolayı olabilir. Zar, depolarizasyon ya da hiperpolarizasyonun oransal miktarları ile bu girdilere cevap verebildiğinden dolayı, kademeli potansiyeller, hücreye veri girişlerini bütünleştirmenin bir aracıdır.

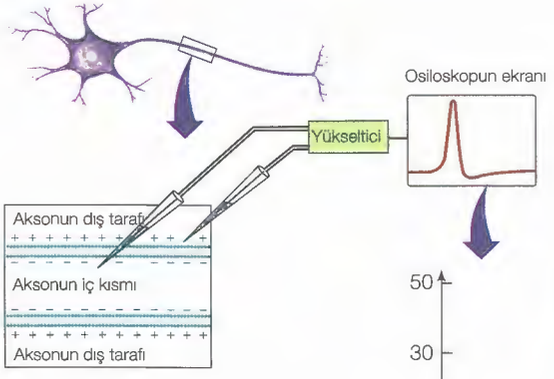
Kademeli potansiyeller, sinyalleri çok kısa mesafelere iletebilir ve sinir-kas kavşağında önemli rol oynarlar (bakınız Kısım 45.3). Gelecek bölümde, onların duyu sistemlerinde nasıl önemli rol oynadıklarını öğreneceğiz. Ancak aksonlar, bilgiyi, elektrik akımının devamlı akışı şeklinde (telefon kablolarının yaptığı gibi) nakletmek için çok uzundurlar. Onun için aksonlar, bilgiyi, kendi zarları boyunca seyahat eden ayrı aksiyon potansiyelleri olarak kodlarlar. Bununla birlikte, kademeli potansiyeller, aksiyon potansiyellerinin meydana getirilmesinde önemli rol oynarlar.

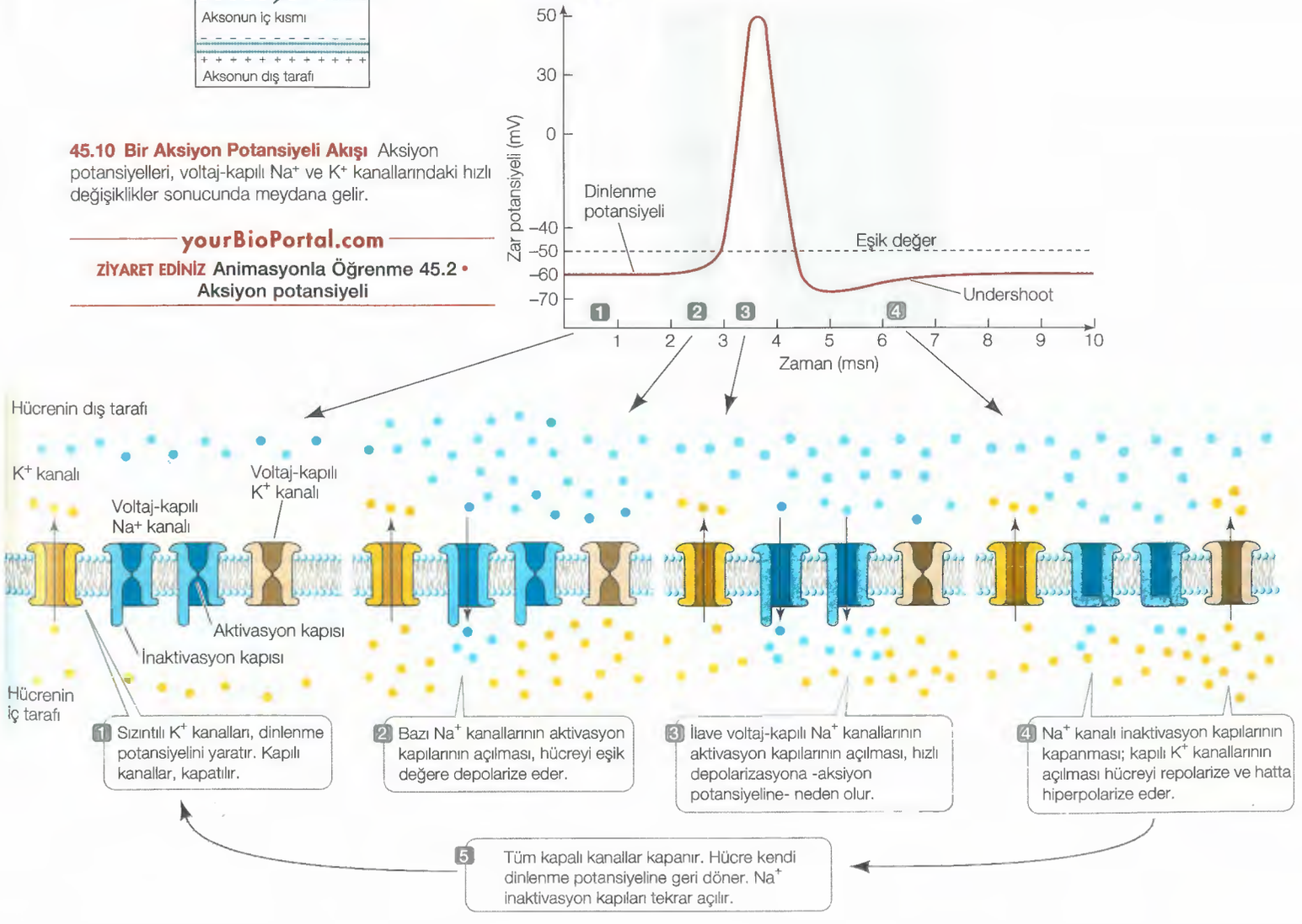
## $Na^+$ ve $K^+$ kanallarındaki ani değişiklikler aksiyon potansiyellerini üretir

Aksiyon potansiyelleri, zar potansiyelinde aniden ortaya çıkan, kısa süreli büyük değişikliklerdir. Miyelinsiz aksonlardaki aksiyon potansiyellerinin iletim hızı saniyede 2 metre olabilir; fakat miyelinli aksonlardaki iletim hızı saniyede 100 metre olabilir. Dünya rekorunun 10 saniyenin biraz altında olduğu 100 metre koşusunu düşünün.

Eğer biz, bir çift elektrotun uçlarını dinlenme durumundaki bir aksonun plazma zarının her iki tarafına yerleştirip voltaj farkını ölçecek olursak, okuduğumuz değer Şekil 45.5'de görüldüğü gibi yaklaşık -60 mV olacaktır. Eğer bu elektrotlar, aksiyon potansiyeli ilerleyen bir aksona yerleştirilecek olursa, zar potansiyelinde -60 mV'tan yaklaşık -50 mV'ta değişen hızlı bir değişik kaydeder. Zar potansiyeli, aksiyon potansiyeli geçtikten sonra hızlı bir şekilde -60 mV olan dinlenme potansiyeline geri döner (**Şekil 45.10**).

Aksiyon potansiyeli, aksonun plazma zarındaki voltaj-kapılı $Na^+$ ve $K^+$ kanallarının faaliyetiyle meydana getirilir. Dinlenme potansiyelinde, bu kanalların çoğu kapalıdır (Şekil 45.10'daki balon 1). Zarın depolarizasyonu, onların açılmasına neden olur. Örneğin, eğer bir nöron, kendi hücre gövdesi-




**45.10 Bir Aksiyon Potansiyeli Akışı** Aksiyon potansiyelleri, voltaj-kapılı $Na^+$ ve $K^+$ kanallarındaki hızlı değişiklikler sonucunda meydana gelir.

**yourBioPortal.com**

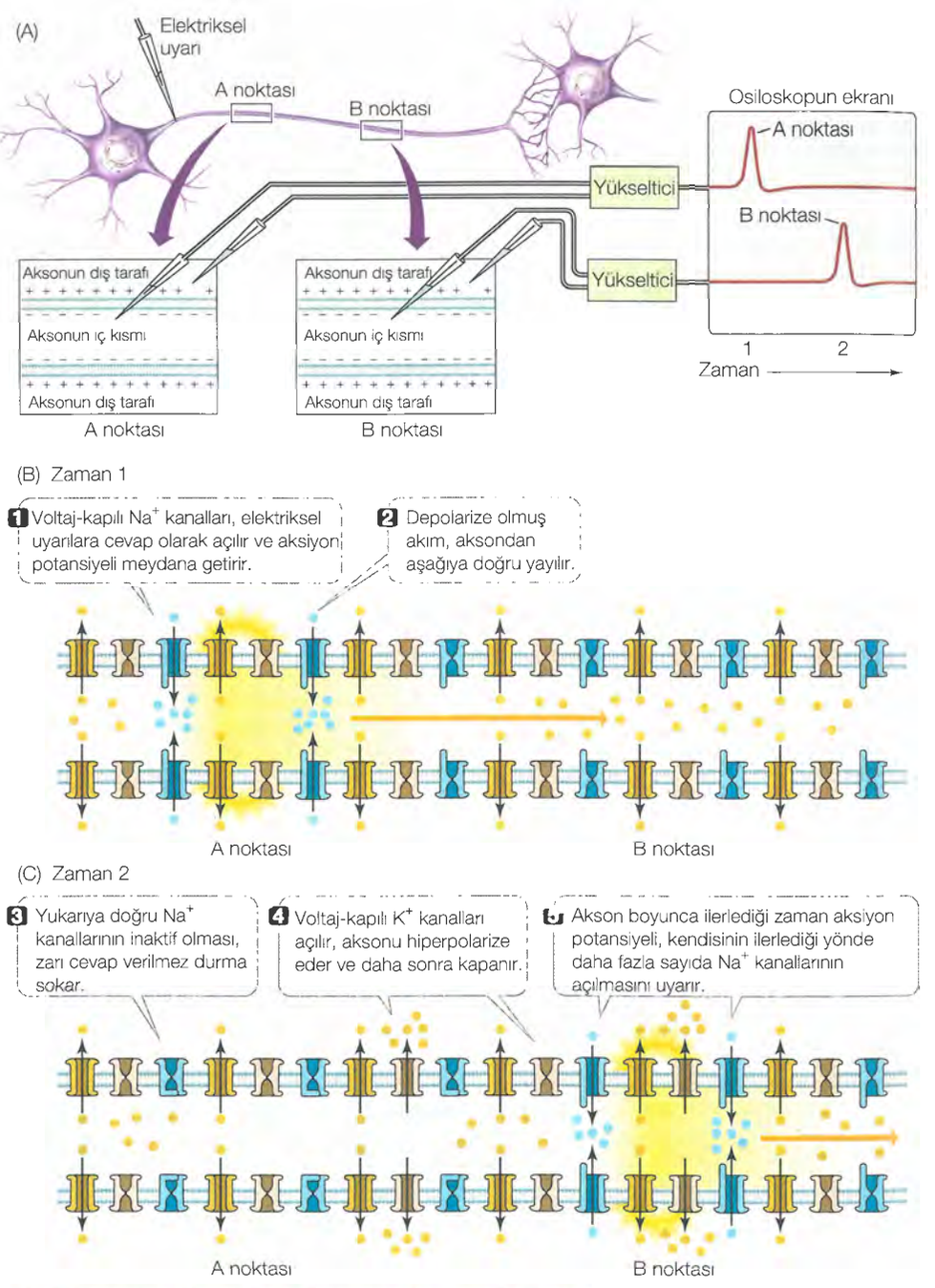
**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 45.2 • Aksiyon potansiyeli**

nin plazma zarının depolarize olmasına yol açacak şekilde yeterince uyarılırsa, o depolarizasyon lokal akım akışıyla **akson tepeciğine** yayılabilir; akson tepeciği, aksonun kaidesinde yer alan hücre gövdesi kısmıdır (bakınız Şekil 45.3). Voltaj-kapılı $Na^+$ kanalları, akson tepeciğinde yoğunlaşmışlardır. Bu alandaki plazma zarı depolarize olduğu zaman, bu voltaj-kapılı kanalların bazıları öncelikli olarak açılır –milisaniyeden daha kısa bir sürede (Şekil 45.10'daki balon 2). Bu kanallar açıldığı zaman, $Na^+$ iyonları akson içerisine dolar ve zarı daha da depolarize eder ve daha fazla $Na^+$ kanalının açılmasına neden olur –*pozitif geribildirim* etkisi. Zar, dinlenme potansiyelinin 5-10 mV yukarısında depolarize olduğu zaman, **eşik değere** erişilir; çok sayıda sodyum kanalı açılır (Şekil 45.10'daki balon 3) ve zar potansiyeli pozitif olur – aksiyon potansiyeli. Aksiyon potansiyelinin yükselme fazı, 1-2 milisaniye içerisinde aniden durur, ve zar potansiyeli, hızlıca tekrar negatif olur.

Aksonun dinlenme potansiyeline geri dönmesine ne neden olur? Buna katkı yapan iki faktör vardır: voltaj-kapılı $Na^+$ kanallarının kapanması ve voltaj-kapılı $K^+$ kanallarının açılması (Şekil 45.10'daki balon 4). Voltaj-kapılı $K^+$ kanalları, $Na^+$ kanallarından daha yavaş açılır ve daha uzun süre açık kalır; bu, $K^+$ iyonlarının aksonun aşırı pozitif yüklerini aksondan dışarıya taşımasına izin verir. Sonuç olarak, zar potansiyeli negatif değere geri döner ve voltaj-kapılı $K^+$ kanalları kapanıncaya kadar ekseriyetle dinlenme potansiyelinden bile daha negatif olur (Şekil 45.10'daki balon 5).

Voltaj-kapılı $Na^+$ kanallarının bir diğer özelliği, onlar bir kez açılıp kapandıklarında 1-2 milisaniyelik **refraksiyon periyodu**na sahip olmalarıdır; bu süre içerisinde tekrar açılamazlar. Bu özellik, bu kanalların **aktivason kapısı** ve **inaktivasyon kapısı** şeklinde iki kapıya sahip olmalarıyla açıklanabilir (bakınız Şekil 45.10). Dinlenme koşulları altında, aktivasyon kapısı, kapalıdır ve inaktivasyon kapısı açıktır. Zarın, eşik değer düzeyinde depolarizasyonu, her iki kapının durumunun değişmesine yol açar, fakat aktivasyon kapısı, daha hızlı cevap verir. Sonuç olarak, kanal, aktivasyon kapısının açılması ve inaktivasyon kapısının kapanması arasındaki kısa bir süre için açıktır. İnaktivasyon kapıları, onlar kendiliğinden tekrar açılmadan önce 1-2 milisaniye kapalı kalmalarını sürdürür; bu durum zarın, başka bir aksiyon potansiyelini tetiklemeden önce niçin refraksiyon periyoduna sahip olduğunu açıklar. Aktivasyon kapısı, inaktivasyon kapısı tekrar açılıncaya kadar kapatılır ve zar, başka bir aksiyon potansiyeli üretmeye hazırlanır. Refraksiyon periyoduna başka bir katkı, yukarıda gördüğümüz gibi, voltaj-kapılı $K^+$ kanallarının açılmasının süresidir. Aksiyon potansiyelini izleyen zar potansiyelindeki çöküntü, *sonraki-hiperpolarizasyon* ya da *undershoot* olarak isimlendirilir.

Plazma zarının iki tarafındaki $Na^+$ konsantrasyonundaki




**45.11 Aksiyon Potansiyelleri Aksonların Boyunca İlerlerler** (A) Bir aksiyon potansiyeli, akson boyunca ilerlerken sinyal kaybı yoktur. (B) Zarın bir bölgesinde aksiyon potansiyeli uyarıldığı zaman, elektrik akımı zarın komşu alanlarına akar ve onları depolarize eder. (C) Depolarizasyonun ilerleyen dalgası, daha fazla sayıda Na+ kanalının açılmasına neden olur ve zarın bir sonraki bölümünde yeniden aksiyon potansiyeli üretilir. Bu arada, aksiyon potansiyelinin henüz tetiklenmiş olduğu bölgede, Na+ kanalları inaktive edilir ve voltaj-kapılı K+ kanalları halen daha açıktır ve aksonun bu bölümü cevap vermez duruma gelir. Bu nedenle, aksiyon potansiyeli "geri gitmez"; fakat akson boyunca kendisini yenileyerek sürekli olarak ileriye doğru gider.

farklılık ve negatif dinlenme potansiyeli, aksiyon potansiyellerini yöneten "bataryayı" oluşturur. Batarya ne kadar hızlı tükenir? Öyle gözüküyor ki, zar potansiyelini -60 mV'tan +50 mV'ta ve tekrar -60 mV'ta geri döndürmesi için önemli sayıda iyonun zardan geçmesi gerekmektedir. Aslında, aksiyon potansiyelinin akışı sırasında plazma zarının dışında yoğun olarak bulunun $Na^+$ iyonlarının kanallardan hareket etmek suretiyle çok küçük bir yüzdesi kaybedilir. Böylece $Na^+$ ve $K^+$ konsantrasyon gradiyentleri üzerine tek bir aksiyon potansiyelinin etkisi, çok küçüktür; ve çoğu durumda bu, sodyum-potasyum pompasının, "bataryayı" dolu (şarjlı) tutmasıyla olasıdır. Bu olay, nöron her saniyede birçok aksiyon potansiyeli üretirken bile gerçekleşir.

### Aksiyon potansiyelleri sinyal kaybı olmadan akson boyunca iletilir

Aksiyon potansiyelleri, sinyal kaybı olmadan uzun mesafelere gidebilir. Eğer, bir akson boyunca iki farklı yere bir çift elektrot yerleştirirsek, aksiyon potansiyeli akson boyunca hareket ettiğinde bu iki yerdeki aksiyon potansiyelini kaydedebiliriz (**Şekil 45.11A**). Aksiyon potansiyelinin büyüklüğü, bu kayıt noktaları arasında değişmez. Bu değişmezlik, mümkündür; çünkü aksiyon potansiyeli, ya hep ya hiç olan ve kendi kendini yenileyen bir olaydır.

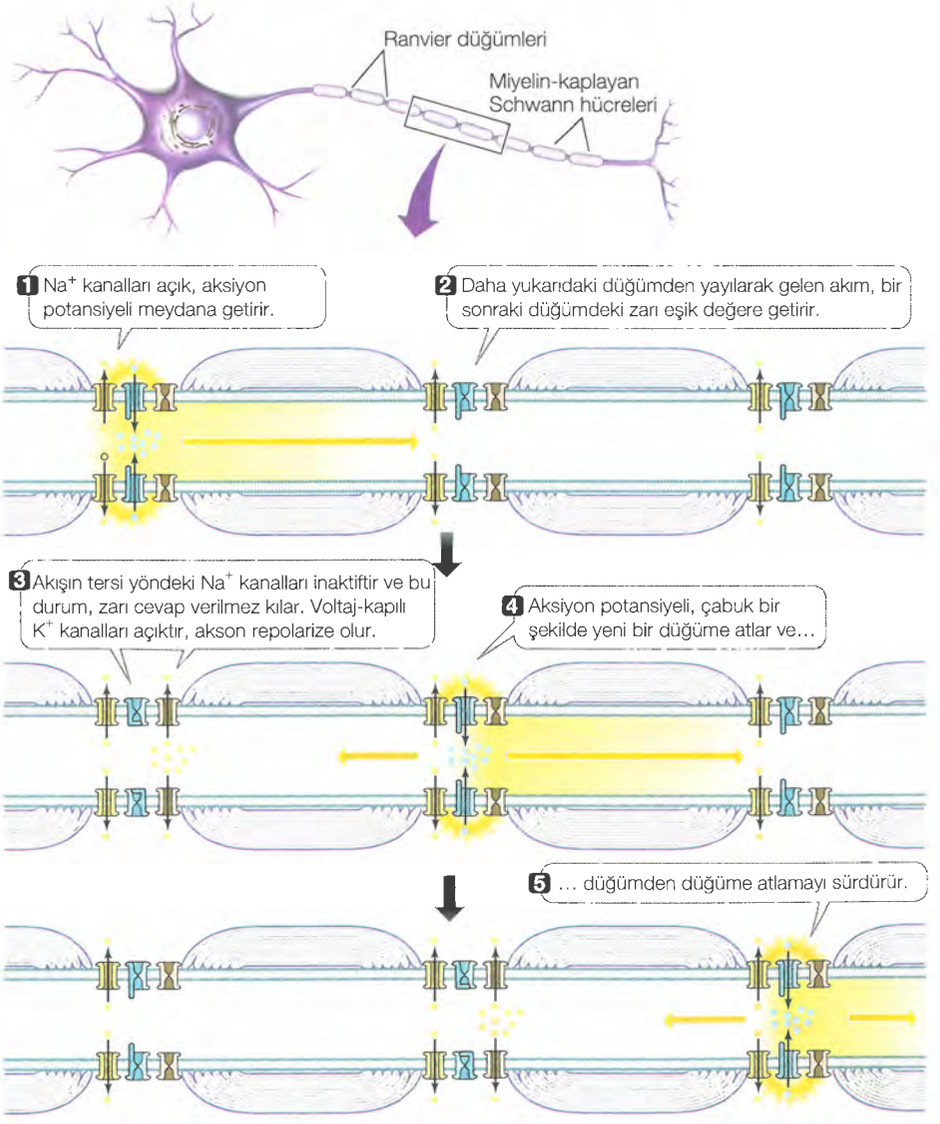
- Voltaj-kapılı $Na^+$ kanalları ve zar potansiyeli arasındaki etkileşimden dolayı aksiyon potansiyeli, *ya hep ya hiçtir*. Eğer zar, birazcık depolarize olursa, bazı voltaj-kapılı $Na^+$ kanalları açılır. Bazı sodyum iyonları, plazma zarını geçer ve onu depolarize ederek daha fazla sayıda voltaj-kapılı $Na^+$ kanalının açılmasını sağlar; ve bu durum zarın eşik değere ulaşıp aksiyon potansiyeli meydana getirmesine kadar devam eder.
- Aksiyon potansiyeli, lokal akım sayesinde plazma zarının komşu bölgelerine yayıldığından, *kendi kendini yeniler*. Meydana gelen depolarizasyon, zarın bu komşu alanlarını eşik değere getirir. Bu nedenle bir aksiyon potansiyeli, akson üzerinde bir yerde meydana geldiği zaman, bu, aksonun komşu bölgelerini aksiyon potansiyeli üretmesi için uyarır ve bu durum aksonun tüm uzunluğu boyunca devam eder.

Biz, bir aksonu uyarmak için elektrodu kullanabiliriz. Bu uyarı işlemi, onun depolarize olmasına yol açar ve akson boyunca iletilen bir aksiyon potansiyelini tetikler. **Şekil 45.11B**, aksiyon potansiyelinin büyüklüğünde herhangi bir indirgenme olmaksızın akson boyunca iletilmesinden sorumlu olan zardaki iyon kanallarındaki değişiklikleri göstermektedir. Normal olarak, bir aksiyon potansiyeli sadece tek bir yönde çoğaltılır – hücre gövdesinden uzaklaşacak yönde. Bu, kendisi tarafından tersine çevrilemez; çünkü gelen zar bölgesindeki voltaj-kapılı $Na^+$ kanalları, halen daha refraksiyon periyodundadır.

Aksiyon potansiyelleri, tüm aksonlarda akson boyunca aynı hızla ilerlemez. Akım akışına karşı olan direnç aksonun çapı daha büyük olduğunda azaldığından dolayı, aksiyon potansiyelleri büyük çaplı aksonlarda daha hızlı ilerler. Aksiyon potansiyelleri, miyelinli aksonlarda miyelinsiz aksonlardakinden daha hızlı iletilir; çünkü onlar, zikzak çizmeden ve arada boşluk bırakıp bir düğümden diğerine "atlayabilir" (**Şekil 45.12**). Omurgasızlar, hızlı iletim için, çoğunlukla akson çapındaki artışa bel bağlarlar; fakat omurgalılar, iletim hızını artırmak için çoğunlukla aksonların miyelinle kuşatılmasına güvenirler.

### Aksiyon potansiyelleri akson boyunca atlayarak ilerleyebilir

Omurgalıların sinir sistemlerinde, aksonların çapında artışın olmasıyla aksiyon potansiyellerinin hızının artırılması, çok fazla sayıda aksonun işin içerisinde yer alması gerektiğinden uygulanabilir değildir. Örneğin, gözlerimizin her biri, beyinle




**45.12 Atlayıcı Aksiyon Potansiyelleri** Miyelinli aksonlarda aksiyon potansiyellerinin bir düğümden diğerine atlayarak ilerlediği görülür.

bağlantı kuran yaklaşık bir milyon tane aksona sahiptir. Bu aksonların her birinin çapı, mürekkepbalığının akson çapından yaklaşık olarak 200 kez daha küçük olmasına karşın, bu aksonlardaki aksiyon potansiyeli iletim hızı, –saniyede yaklaşık 20 metre- mürekkepbalığının aksonundakiyle aynıdır. Omurgalılar, aksonların iletim hızını artırmanın farklı bir yolunu geliştirmişlerdir; bu adaptasyon, *miyelinizasyon*dur.

Glia hücreleri aksonların etrafına sarıldıkları zaman, onları iç-içe miyelin tabakalar şeklinde kaplarlar (bakınız Şekil 45.4) ve aralarında **Ranvier düğümleri** adı verilen boşluklar bırakırlar; Ranvier düğümlerinin olduğu yerlerde aksonlar miyelinle kaplanmamıştır (bakınız Şekil 45.12). Miyelinle sarılmış olan plazma zarı bölgelerinden iyonların sızması, indirgenmiştir; onun için elektrik akımı, miyelinli aksonun iç tarafı boyunca, miyelinsiz aksondakine göre daha uzağa yayılabilir. Ayrıca, voltaj-kapılı iyon kanalları, Ranvier düğümlerinde kümelenmiştir. Böylece bir akson, sadece düğümlerdeki aksiyon potansiyellerini tetikleyebilir, ve bu aksiyon potansiyelleri, miyelinle kaplanmış olan zarın komşu kısımları boyunca çoğaltılamazlar. Aksonun içine akan pozitif yükler, düğümde bunu yapar, ancak, aksonun içerisine doğru olan akış elektrik akımı şeklindedir. Akım bir sonraki düğüme ulaştığı zaman, o düğümdeki plazma zarı, eşik değer düzeyinde depolarize olur ve başka bir aksiyon potansiyelini tetikler. Onun için, aksiyon potansiyellerinin, akson boyunca bir düğümden diğerine atlayarak ilerlediği görülür.

Elektrik akımı sitoplazma boyunca, iyon kanallarının açılıp kapanmasındakine göre çok daha hızlı aktığından, miyelinle sarılmış bu aksonlarda iletim hızı artmış durumdadır. Hızlı impuls çoğaltılmasının bu şekli, **atlamalı iletim (saltatori iletim)** (Latincede *saltare*, "sıçrama" demek) adı verilir.

## 45.2 ÖZET

**Nöronlar, zarlarının iki tarafındaki iyonların konsantrasyon farklarından dolayı ve sızdırıcı kanalların iyonlara karşı geçirgenliklerinin farklı olması nedeniyle farklı zar potansiyellerine sahiptir. İyon kanalı geçirgenliğindeki değişiklikler, zar potansiyelinde kademeli değişikliklere yol açar. Zardaki kapılı iyon kanallarının aniden açılmaları ve kapanmaları, aksiyon potansiyellerini üretir. Aksiyon potansiyelleri, nöronun gövde kısmından akson terminallerine akson boyunca iletilen zar potansiyellerindeki hızlı ve ya hep ya hiç şeklindeki değişikliklerdir.**

- Zar dinlenme potansiyelleri nasıl üretilir ve değiştirilir? **Bakınız ss. 949-950 ve Şekiller 45.6 ve 45.9**
- Aksiyon potansiyelleri nasıl üretilir? **Bakınız ss. 953-955 ve Şekil 45.10**
- Aksiyon potansiyelleri akson boyunca nasıl iletilir? **Bakınız ss. 955-956 ve Şekil 45.11 ve 45.12**

Artık aksiyon potansiyellerinin nasıl üretildiğini ve akson boyunca nasıl iletildiğini anlamış durumdayız, şimdi aksiyon potansiyeli akson terminallerine ulaştığı zaman ne oluyor sorusunu ele alalım. Bir sonraki hücreye nasıl iletişim kurulur? Bu hücre, başka bir nöron, bir kas hücresi ya da belki bir salgı hücresi olabilir.

## 45.3 Nöronlar Sinapslarla Diğer Hücrelerle Nasıl İletişim Kurar

Nöronlar birbirleriyle ve diğer hücrelerle sinapslarda iletişim kurar. Sinir sistemindeki sinapsların en yaygın tipi, **kimyasal sinapslardır**; bu sinapslarda presinaptik hücreden salınan nörotransmitterler, postsinaptik hücredeki değişiklikleri indükler. **Elektriksel sinapslarda** aksiyon potansiyeli, presinaptik hücreden postsinaptik hücreye doğrudan yayılır. Biz bu kısma, nöronlar ve kas hücreleri arasındaki sinapsları tartışarak başlayacağız. Daha sonra, sinapslardaki çeşitliliği değerlendireceğiz ve onların bilgileri nasıl bütünleştirdikleri, onların öğrenme ve hafıza oluşumuyla nasıl ilişkili oldukları üzerinde duracağız.

### Sinir-kas kavşağı bir model kimyasal sinapstır

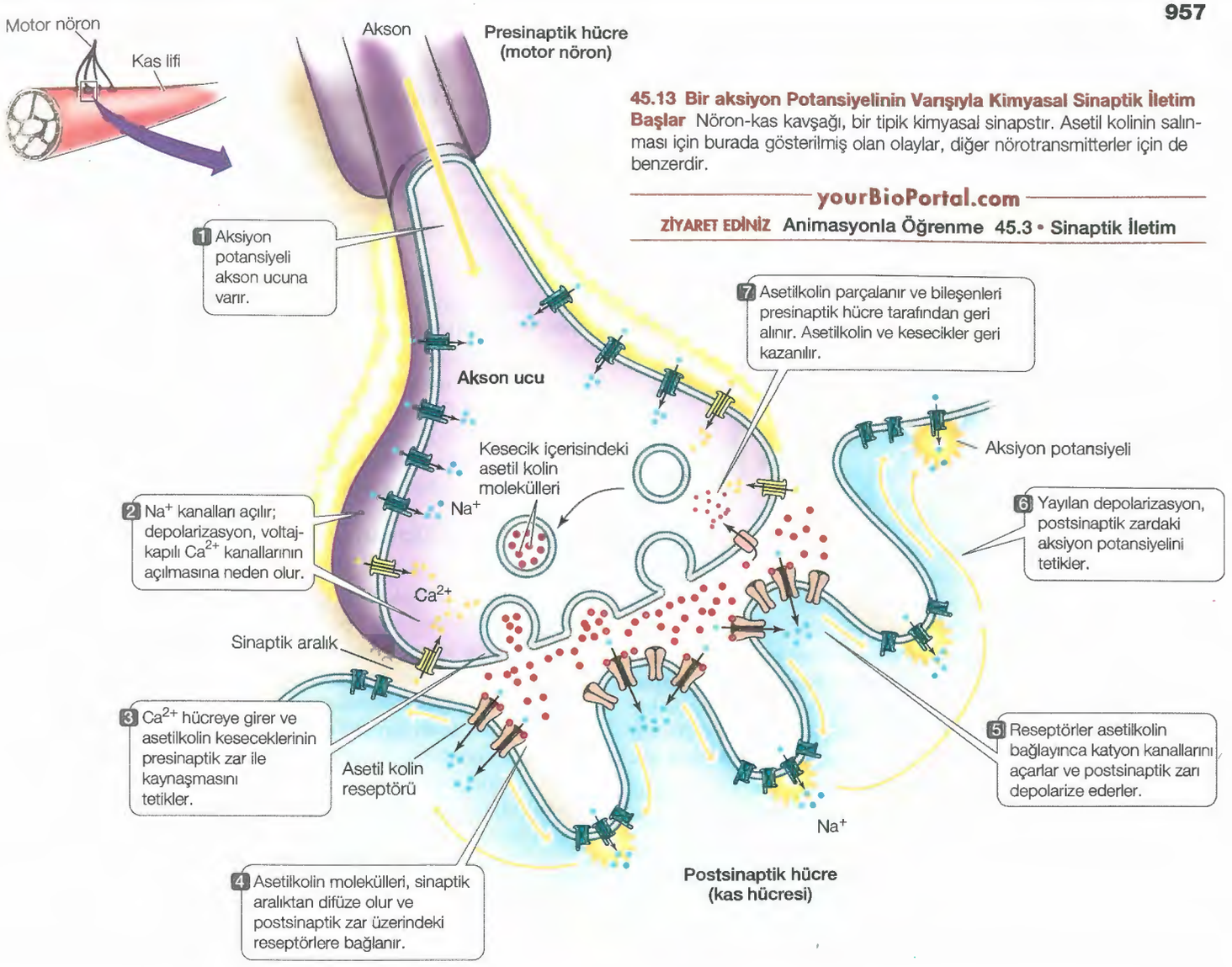
**Sinir-kas kavşakları**, sinir alan iskelet kası hücreleri ile nöronlar arasındaki sinapslardır. Onlar, kimyasal sinaptik iletimin nasıl çalıştığına ilişkin mükemmel modellerdir. Diğer nöronlar gibi motor nöronlar da bir tane aksona sahiptir; fakat akson hedef hücresine yaklaştığında, çok sayıda akson terminallerine dallanabilir ve bunlar kas hücreleriyle çok sayıda sinaps oluşturur. Her akson terminalinde ampul ya da düğme şeklinde şişkinleşmiş olan yapı, içerisi nörotransmitter madde molekülleriyle dolu olan kesecikler içerir. Tüm omurgalı sinir-kas sinapslarında kullanılan nörotransmitter, **asetilkolindir (ACh)**. ACh, keseciklerin zarı akson terminalinin presinaptik zarı ile kaynaştığı zaman ekzositoz ile salınır.

Nörotransmitterler nereden gelir? ACh gibi bazı nörotransmitterler, akson terminalinde sentezlenir ve kesecikler içerisinde paketlenir. Ancak, ACh biyosentezi için gerekli olan enzimler, motor nöronun hücre gövdesi kısmında üretilir ve akson içerisindeki mikrotübüller boyunca terminallere taşınır. Bunun aksine, peptid nörotransmitterler, hücre gövdesinde üretilir ve Golgi aygıtı tarafından üretilen zara-bağlı kesecikler içerisinde paketlenir. Bu kesecikler, akson boyunca akson uçlarına hızlıca nakledilir.

Sinir-kas kavşağının postsinaptik zarı, **motor uç plağı** adı verilen kas hücresi plazma zarının değişikliğe uğramış şeklidir (**Şekil 45.13**). Burada, kas hücresi zarında bir çöküntü olduğu ve bu çöküntüye motor nöronun uç kısımlarının (terminaller) uyum yaptığı görülmektedir. Presinaptik zar ve postsinaptik zar arasındaki boşluk, **sinaptik aralıktır**; sinaptik aralık, kimyasal sinapslarda yaklaşık 20-40 nanometre genişliktedir. Presinaptik hücre tarafından aralık içerisine salınan ACh, postsinaptik zara difüze olur.

### Bir aksiyon potansiyelinin varışı nörotransmitterin salınmasına yol açar

Bir aksiyon potansiyeli akson terminaline ulaştığında nörotransmitter salınır ve presinaptik zardaki voltaj-kapılı $Ca^{2+}$ kanallarının açılmasına yol açar. Hücre dışındaki $Ca^{2+}$ konsantrasyonu hücre içindekinden daha büyük olduğundan, $Ca^{2+}$ iyonları, keseciklerle ekzositozun gerçekleştiği yerin yakınında akson uçlarının içerisine girer. Akson uçlarının iç tarafında $Ca^{2+}$ iyonundaki artış, nörotransmitter içeren keseciklerin presinaptik zar ile kaynaşmasına ve içeriklerini sinaptik yarığa boşaltmalarına neden olur.




**45.13 Bir aksiyon Potansiyelinin Varışıyla Kimyasal Sinaptik İletim Başlar** Nöron-kas kavşağı, bir tipik kimyasal sinapstır. Asetil kolinin salınması için burada gösterilmiş olan olaylar, diğer nörotransmitterler için de benzerdir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 45.3 • Sinaptik İletim**

Sinir-kas sinapslarında keseciklerin kaynaşması ve boşaltılması olayı, ya hep ya hiçtir. Kesecik zarı, presinaptik zarın yapısına katılınca, presinaptik zar doğal olarak büyür –bu durum, en azından bu ilave zar kısmının endositozla geri kazanılıncaya kadar korunur. Geri kazanılan zar, işlenerek yeni kesecikler haline gelecek endosomlara dönüştürülür ve daha sonra içleri nörotransmitterler ile yeniden doldurulur.

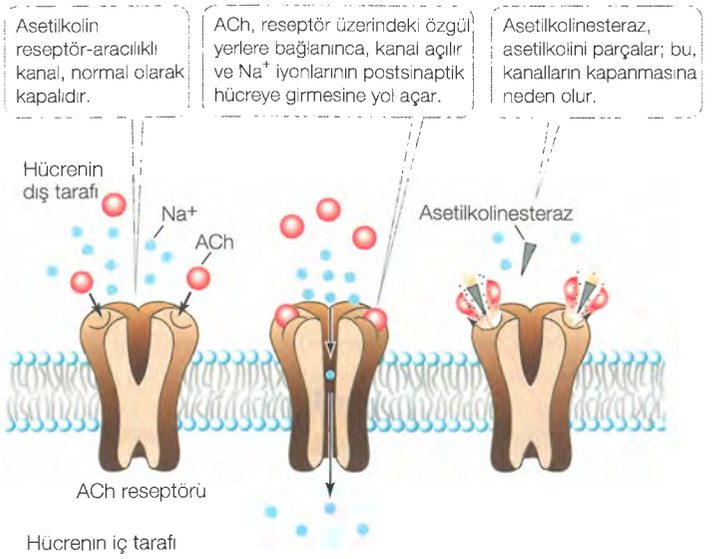
## Sinaptik işlevler birçok proteini gerektirir

Presinaptik zardan nörotransmitter salınmasıyla ilgili yukarıdaki tanım, basit görünebilir; fakat bu olay, bu sürecin çeşitli yönlerinden sorumlu olan yüzlerce proteine gereksinim duyar. Bu olaylar arasında, kesecik oluşumu, nörotransmitterlerin keseciklerin içerisine taşınması, keseciklerin hücre iskeleti elemanlarına tutunması, keseciklerin presinaptik zarla kenetlenmesi ve geri kazanım için kesecik zarının endositozu yer alır.

Bu proteinlerden bazıları, toksinlerin hedefleridir. Örneğin, *Clostridium* cinsine ait bakterilerden elde edilen toksinler, keseciklerin presinaptik zarla kenetlenmesi için gerekli olan bazı proteinleri yıkan proteazlardır. Bu toksinler, botulizme ve tetanosa neden olurlar; sıklıkla öldürücü olan bu hastalıklarda, nörotransmitter salınmasının kaybından dolayı kaslarda fonksiyon bozukluğu gelişir. Ancak, zehirler aynı zamanda ilaç olarak da kullanılabilir. Botulinum toksininin (Botox) kozmetikte (kırışıklıkların ortadan kaldırılması) ya da tedavi amaçlı olarak kas spazmlarının azaltılmasında kullanıldığını eminim ki duymuşsunuzdur.

## Postsinaptik zar nörotransmittere cevap verir

Sinapsta ACh salındığı zaman, bunun bir kısmı sinaptik aralıktan difüze olur ve postsinaptik zar üzerindeki ACh reseptörlerine bağlanır (**Şekil 45.14**). Motor uç plağın postsinaptik zarı, oldukça kıvrımlıdır. ACh reseptörleri, kıvrımların taç kısımları üzerindedir; ve voltaj-kapılı katyon kanalları bu kıvrımların dip kısmında ve çevreleyen kas hücresi zarında yer almaktadır (bakınız Şekil 45.13). ACh reseptörleri, $Na^+$ ve $K^+$ akışına izin veren kanallardır; fakat elektrokimyasal gradiyent $Na^+$ iyonunun içeriye net akışını destekler ve motor uç plağın asetil koline karşı cevabı depolarizasyondur. Aktive edilmiş olan reseptörlerin sayısını yansıtan kademeli potansiyel, motor uç plak zarı kıvrımlarının derinliklerine ve voltaj-kapılı $Na^+$ kanallarını içeren çevreleyen kas hücresi zarına yayılır.




**45.14 Kimyasal Kapılı Kanallar** Motor uç plak, asetilkolin reseptörlerini içerir; bu reseptörler, kimyasal kapılı iyon kanallarıdır. Bu reseptörlerden bir tanesi ACh bağladığı zaman, reseptörün kanal deliği açılır ve $Na^+$ iyonları, postsinaptik hücrenin içerisine hareket ederek onun plazma zarını depolarize eder. Asetilkolinesteraz enzimi, sinapstaki asetilkolini parçalar ve kanal kapanır; parçalanma ürünleri (asetat ve kolin), presinaptik zar tarafından alınır ve yeniden ACh sentezinde kullanılır.

Eğer bir motor nöronun akson ucu, motor uç plağı depolarize etmeye yetecek miktarda ACh salarsa, yayılan depolarizasyon voltaj-kapılı $Na^+$ kanallarını aktive edecek ve bir aksiyon potansiyelinin tetiklenmesine yol açacaktır. Ondan sonra bu aksiyon potansiyeli, kas hücresinin zar sistemi boyunca iletilir ve hücrenin kasılmasına neden olur. Biz, kas zarı aksiyon potansiyellerini ve kas hücrelerinin kasılmasını Kısım 48.1'de ayrıntılı olarak tartışacağız.

Ne kadar nörotransmitter yeterlidir? Ne tek bir ACh molekülü ne de tüm bir keseciğin içeriği (yaklaşık 10.000 molekül) bir kas hücresinin plazma zarını eşik değere getirecektir. Bununla birlikte, bir akson ucundaki tek bir tane aksiyon potansiyeli, yaklaşık 100 tane keseciğin içeriğini sinaptik aralığa salar; bu miktar, kas hücresinde bir aksiyon potansiyelini tetiklemeye fazlasıyla yeter ve onun kasılmasına yol açar.

## Nöronlar arasındaki sinapslar uyarıcı ya da inhibe edici olabilir

Omurgalılarda motor nöronlar ve kas hücreleri arasındaki sinapslar, daima **uyarıcıdır (ekzite edici)**; yani, motor uç plakları, asetil koline karşı her zaman, dinlenme potansiyelinden daha az negatif olan kademeli potansiyelle cevap verir. Örneğin, hücrenin dış tarafında iç tarafına göre daha fazla klor iyonu ($Cl^-$) mevcut olduğunu hatırlayınız. Eğer postsinaptik zar üzerindeki reseptör, bir nörotransmitter tarafından açılan $Cl^-$ kanalıysa, nörotransmitterin etkisi, $Cl^-$ iyonlarının postsinaptik hücreye girmesi ve onu hiperpolarize etmesi olacaktır. Hiperpolarizasyon, zarı, voltaj-kapılı $Na^+$ kanalları için eşik değer potansiyelinden daha uzakta tutacaktır, onun için hücrenin bir aksiyon potansiyeli tetikleme olasılığını düşürür. Postsinaptik zarın hiperpolarizasyonuna neden olan bir sinaps, **inhibe edicidir.**

Bir nöronun çok sayıda dendrite sahip olduğunu hatırlayınız. Birçok diğer nörondan gelen akson uçları (terminalleri), bu dendritlerle ve hücre gövdeleri ile sinaps meydana getirebilir. Farklı presinaptik nöronların akson uçları, farklı nörotransmitterleri depolar ve salabilir; dendritlerin plazma zarı ve postsinaptik nöronun hücre gövdesi, çeşitli nörotransmitterler için reseptörlere sahip olabilir. Bir hücre zarı üzerine çarpan sinaptik aktivite karışımı, onun bir kademeli zar potansiyeline sahip olmasına neden olur; bu kademeli zar potansiyeli, hücrenin dinlenme potansiyelinden ya daha pozitif ya da daha negatif olabilir.

## Postsinaptik hücre uyarıcı ve inhibe edici girdileri toplar

Bir bireysel nöronun bir aksiyon potansiyelini ne zaman tetikleyeceğini ne belirler? Az önce öğrenmiş olduğumuz gibi, uyarıcı ve inhibe edici postsinaptik potansiyellerin toplamı, postsinaptik hücre gövdesindeki kademeli zar potansiyelini meydana getirir. Bu toplama yeteneği, sinir sisteminin bilgileri bütünleştirdiği ana mekanizmadır. Her bir nöron, 1.000 tene ya da daha fazla sayıda sinaptik girdi kabul edebilir; fakat nöron sadece bir tane çıktıya, yani, tek bir aksondaki bir aksiyon potansiyeline sahiptir. Herhangi bir anda, aktif girdilerin tümünden gelen bilgi, nöronun kendi aksonunda aksiyon potansiyellerini üreteceği hızda tercüme edilir.

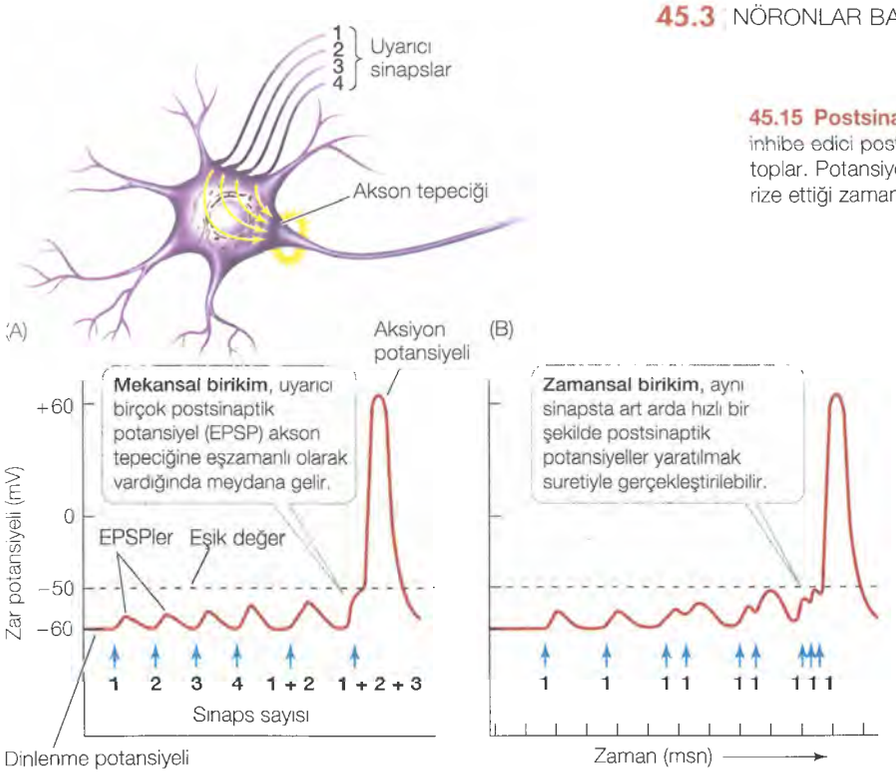
Çoğu nöron için, toplama olayı, aksonun kaidesindeki akson tepeciğinde gerçekleşir. Akson tepeciğinin plazma zarı, glia hücresi tarafından yalıtılmamıştır ve çok sayıda voltaj-kapılı $Na^+$ kanalına sahiptir. Hücre gövdesi ya da dendritler üzerindeki herhangi yerdeki sinapslardan gelen uyarıcı ve inhibe edici postsinaptik potansiyeller, lokal akım sayesinde akson tepeciğine yayılabilir. Eğer meydana gelen kademeli potansiyel, akson tepeciğini eşik değere depolarize ederse, o, bir aksiyon potansiyeli tetikler. Postsinaptik potansiyeller, sinapsın olduğu yerden yayıldığında güçlerinde azalma olduğundan, bir dendritin ucundaki sinaps, akson tepeciğine yakın olan hücre gövdesi kısmındaki bir sinapstan daha az etkiye sahiptir.

Uyarıcı ve inhibe edici postsinaptik potansiyeller, uzamsal ve zamansal olarak toplanırlar. **Mekansal birikim (spatial summation)**, postsinaptik hücre üzerinde farklı yerlerdeki sinapsların eşzamanlı etkilerini toplar (**Şekil 45.15A**). **Zamansal birikimde (temporal summation)**, aynı yerde hızlı bir sekansta üretilen postsinaptik potansiyeller toplanır (**Şekil 45.15B**).

## Sinapslar hızlı ya da yavaş olabilir

Çoğu nörotransmitter reseptörleri, iyon kanallarını açarak ya da kapatarak postsinaptik hücrelerdeki değişiklikleri indükler. Onların yaptıkları, reseptörlerin iki genel kategori altında gruplandırılmaları için temel oluşturur:

- **İyonotropik reseptörlerin** kedileri iyon kanallarıdır. Bir iyonotropik reseptöre nörotransmitterin bağlanması, postsinaptik hücrenin plazma zarından iyon hareketinde doğ-




**45.15 Postsinaptik Nöron Bilgileri Toplar** Bireysel nöronlar, uyarıcı ve inhibe edici postsinaptik potansiyelleri mekansal (A) ve zamansal (B) olarak toplar. Potansiyellerin toplamı, akson tepeciğini eşik değere kadar depolarize ettiği zaman, nöron bir aksiyon potansiyeli meydana getirir.

rudan bir değişikliğe yol açar. Bu proteinler, hızlı ya da kısa ömürlü cevaplara imkan verir.

Motor uç plağın ACh reseptörü, bir iyonotropik reseptördür. Bu reseptör, her biri plazma zarı içerisinde uzanan beş alt birimden oluşur. Alt birimler bir araya geldiklerinde, içerisinden iyonların geçmesine izin veren bir merkezi delik meydana getirirler (bakınız Şekil 45.14). Alt birimlerin birkaç farklı çeşitlerinden sadece birisi ACh bağlama yeteneğine sahiptir. Her işlevsel reseptör, iki tane ACh-bağlayan alt birime ve diğer üç alt birime sahiptir.

- **Metabotropik reseptörler**, iyon kanalları değildir; fakat onlar postsinaptik hücrelerde sinyal oluşum şelalesini indükleyerek iyon kanallarında ikincil olarak değişikliklere yol açarlar (bakınız Şekil 7.10A). Metabotropik reseptörlerin aracılık ettiği postsinaptik hücre cevapları, genellikle, iyonotropik reseptörler tarafından indüklenenlerden daha yavaş ve daha uzun ömürlüdür.

Metabotropik reseptörler, aynı zamanda, zarı kateden proteinlerdir, fakat iyon kanalları olarak davranmak yerine onlar, bir iyon kanalının açılmasıyla ya da kapanmasıyla sonuçlanabilen hücre içi haberleşme sürecini başlatırlar. Bunun bir örneği, Şekil 7.19'da gösterilmiştir.

### Elektriksel sinapslar hızlıdır fakat bilgiyi çok iyi bütünleştirmezler

Elektriksel sinapslar, kimyasal sinapslardan farklıdır, çünkü onlar elektriksel olarak eşleşmiş nöronlardır. Elektriksel sinapslar çok sayıda *aralıklı bağlantı* (*neksus*) içerir (bakınız Şekil 7.21A). Bu sinapslarda, presinaptik ve postsinaptik hücre zarları, sadece 2-3 nanometrelik bir aralıkla birbirinden ayrılır; ve *konneksin* adı verilen zar proteinleri, bu iki nöronu sitoplazmasını birbirine bağlarken aralarında delikler oluşturur. İyonlar ve küçük moleküller, bu deliklerden hücreden hücreye doğrudan geçebilir. Elektriksel sinapslardaki iletim, çok hızlıdır ve her iki yönde de ilerleyebilir, oysa kimyasal sinapslardaki iletim, daha yavaştır ve tek yönlüdür.

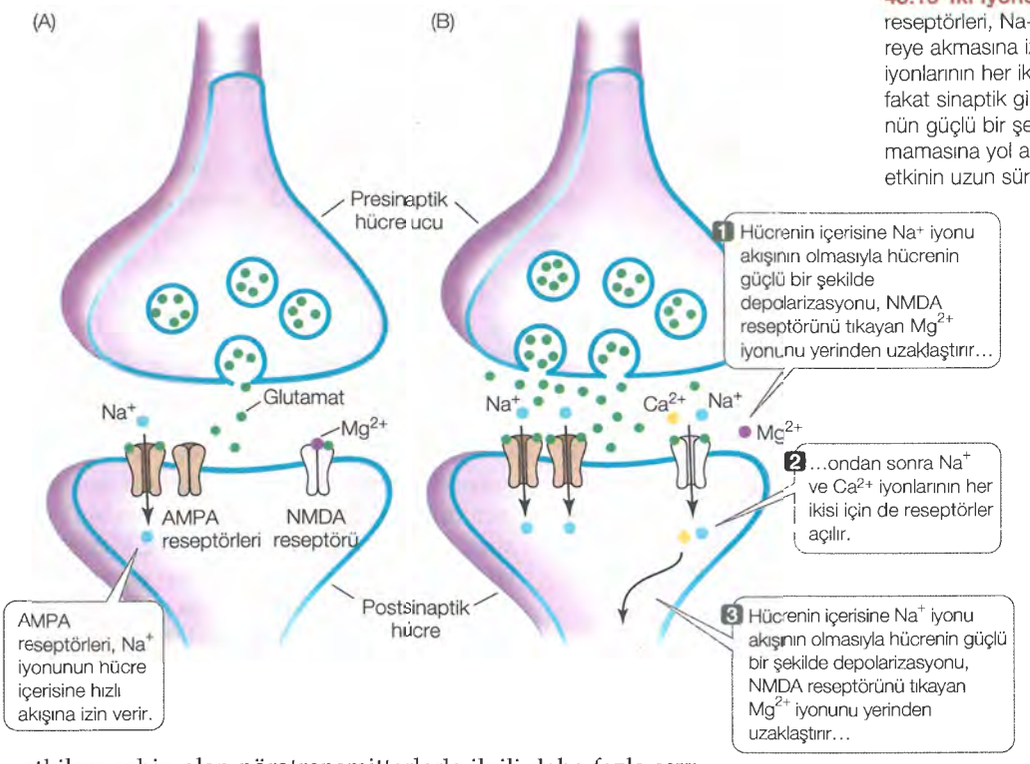
Elektriksel sinapslar, bazı nedenlerden dolayı, omurgalı sinir sistemlerinde kimyasal sinapslardan daha az yaygındır. İlk olarak, nöronlar arasındaki elektriksel devamlılık, sinaptik girdilerin zamansal birikimine izin vermez. İkincisi, etkili bir elektriksel sinaps, presinaptik ve postsinaptik hücreler arasında büyük bir temas alanına gereksinim duyar. Bu koşul, tek bir nörona binlerce sinaptik girdi olasılığını –bu olay, kompleks sinir sistemlerinin standardıdır- geçersiz kılar. Üçüncüsü, elektriksel sinapslar, inhibe edici olamazlar. Böylece, elektriksel sinapslar hızlı iletişim için kullanışlıdır, fakat entegrasyon ve öğrenme süreçleri için daha az kullanışlıdırlar.

### Bir nörotransmitterin etkisi kendisinin bağlandığı reseptöre bağlıdır

Şimdiye kadar 50'den daha fazla nörotransmitter tanımlanmıştır ve daha fazlası keşfedileceği muhakkaktır. Biraz önce görmüş olduğumuz ACh, önemli bir nörotransmitterdir; çünkü, sinir sistemi kasların kasılma emrini verirken onu kullanır. ACh, aynı zamanda, merkezi sinir sistemindeki nöronlar arasındaki belirli sinapslarda roller oynar; fakat o, merkezi sinir sisteminin toplam nörotransmitter içeriğinin sadece küçük bir yüzdesini oluşturur.

Merkezi sinir sisteminin çok iş gören nörotransmitterleri, basit amino asitlerdir. glutamat (uyarıcı), glisin ve γ-aminobutirik asit (GABA) (inhibe edici). Merkezi sinir sistemindeki nörotransmitterlerin bir başka grubu, amino asit türevleri olan monoaminlerdir. Bunlar, dopamini ve norepinefrini (tirozin türevleri) ve serotonini (triptofan türevi) içerir. Peptidler de nörotransmitter olarak işlev görür; örneğin, *endorfinler* ve *enkefalinler*, vücudun uyuşturucularıdır ve ağrı hissini hafifleştirirler. *P maddesi* (*substance P*) adı verilen başka bir peptid, ağrı hissini iletir. Hatta bir gaz olan nitrik oksit, hücrelerarası mesajcı olarak nöronlar tarafından kullanılır (bakınız Şekil 7.17).

Sinirsel iletim, kısmen karmaşıktır, çünkü her bir nörotransmitter birden fazla reseptör tipine sahiptir. Örneğin ACh, iki reseptör tipine sahiptir: iyonotropik özellik gösteren *nikotinik reseptörler* ve metabotropik olan *muskarinik reseptörler*. ACh reseptörlerinin her ikisi de merkezi sinir sisteminde bulunur; ve burada, nikotinik reseptörler uyarıcı, muskarinik reseptörler inhibe edici olma eğilimindedirler. ACh etkileri, merkezi sinir sistemi dışında farklı olabilir. ACh, nikotinik reseptörler aracılığıyla sindirim kanalının düz kaslarının hareketliliğini artırıcı yönde etkiler; fakat muskarinik reseptörler aracılığıyla kalp kaslarının hiperpolarize olmasına yol açar ve onun için kalp hareketlerini yavaşlatır. Farklı dokularda farklı




**45.16 İki İyonotropik Glutamat Reseptörü** ((A) AMPA reseptörleri, Na+ iyonlarının hızlı bir şekilde postsinaptik hücreye akmasına izin verir. (B) NMDA reseptörleri, Na+ ve $Ca^{2+}$ iyonlarının her ikisinin de hücre içerisine girmesine izin verir; fakat sinaptik girdiye daha yavaş yanıt verir. AMPA reseptörünün güçlü bir şekilde aktivasyonu, NMDA reseptörünün tıkanmamasına yol açar; bu, $Ca^{+}$ girişinden dolayı hücre üzerinde etkinin uzun süreli olmasıyla sonuçlanır.

etkilere sahip olan nörotransmitterlerle ilgili daha fazla sayıda örnek verebiliriz; fakat burada önemli olan şey, nörotransmitterin etkisinin, onun bağlandığı reseptöre bağlı olduğunu hatırlamaktır.

yourBioPortal.com.com
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivite 45.1 • Nörotransmitterler**

### Glutamat reseptörleri öğrenme ve hafıza ile ilgili olabilir

Glutamat, aralarında hem metabotropik ve hem de iyonotropik reseptörlerin yer aldığı çeşitli reseptörlere bağlanabilen bir nörotransmitterdir. Glutamat reseptörleri, birkaç sınıfa bölünebilir; çünkü, bunlar, glutamatın eylemini taklit eden diğer kimyasallar tarafından farklı şekillerde aktive edilebilirler. İyonotropik glutamat reseptörlerinin bir sınıfı, bir kimyasal olan N-metil-D-aspartat tarafından aktive edilebilen *NMDA reseptörleridir*. İyonotropik glutamat reseptörlerinin bir başka sınıfı, *AMPA* (α-amino-3-hidroksi-5-metil-4-izokazol propionat; bu uzun isim, biyologların niçin kısaltmayı kullandığını göstermektedir) olarak kısaltılan farklı bir kimyasal tarafından aktive edilir.

Glutamat, uyarıcı bir nörotransmitterdir; onun için iyonotropik glutamat reseptörlerinin aktivasyonu, her zaman, nöron içerisine $Na^{+}$ girişiyle ve depolarizasyonla sonuçlanır. Fakat, bu reseptörlerin farklı tipleri tarafından aktivasyona verilen cevabın *zamanlanması* önemli ölçüde farklılık gösterir. AMPA reseptörleri, postsinaptik hücre içerisine hızlı bir şekilde $Na^{+}$ akışına izin verir; oysa NMDA reseptörleri, $Na^{+}$ iyonlarının içeriye akışının daha yavaş ve daha uzun süreli olmasına imkan verir. NMDA reseptörleri, delikleri açılıp $Na^{+}$ iyonlarının içeriye akışına izin verilmeden önce, diğer reseptörlerin eylemiyle hücrenin bir miktar depolarize olmasını ister. Onlar açma işlemini gerçekleştirdiği zaman, bu reseptörler $Na^{+}$ iyonlarının yanı sıra $Ca^{2+}$ iyonlarının da hücreye girmesine izin verir. Kalsiyum iyonları, hücre içerisinde ikinci mesajcı olarak iş görür; ve belirli protein kinazların aktivasyonu gibi çeşitli hücresel değişiklikleri tetikleyebilir.

**Şekil 45.16,** AMPA ve NMDA reseptörlerinin uyum içinde nasıl çalıştıklarını göstermektedir. Dinlenme potansiyelinde, NMDA reseptörü, bir magnezyum iyonu ($Mg^{2+}$) tarafından kapatılır. AMPA reseptörlerinin aktivasyonu gibi diğer girdilerden dolayı nöronun güçlü bir şekilde depolarizasyonu, $Mg^{2+}$ iyonunu NMDA reseptöründen ayırır; ve onlar glutamat ile aktive edildiklerinde $Na^{+}$ ve $Ca^{2+}$ iyonlarının onlardan geçmesine izin verir. NMDA reseptörünün bu özel özellikleri, muhtemelen, öğrenme ve hafıza ile ilişkilidir.

Şimdiye kadar çalışmış olduğumuz sinaptik olayların çoğu, çok çabuk olur. Onun için, aksiyon potansiyelleri tarafından taşınan mesajların öğrenme ve hafıza gibi uzun-süreli olaylarla nasıl sonuçlanabildiğini anlamak için özel bir çaba ister. Bu süreçler hakkındaki anlayışımız, uzun-süreli potansiyelizasyon **(LTP)** adı verilen bir olgunun incelenmesiyle büyük ölçüde geliştirilmiştir; nörobiyologlar, bunun için, beyni dilimleyip parçaları kültür ortamında canlı tutarak üzerinde kapsamlı bir şekilde çalışmaktadır. Hazırlanan bu beyin dilimlerini kullanarak, belirli beyin bölgelerini ve hatta özel nöronları uyarmak ve kayıt yapmak mümkündür.

LTP'nin keşfine yol açan çalışmalarda, araştırıcılar, belirli bir nörona sinaptik girdileri artarda uyardılar ve alışıldık aksiyon potansiyeli cevabını gözlemlediler. Nöron, hızlı bir şekilde artarda birçok kez uyarıldığında, nöronun özelliklerinin değiştiğini buldular. Postsinaptik cevabın büyüklüğü artırıldı ya da *potansiyelize edildi* ve bu değişiklik günlerce ya da haftalarca sürdü.

Bir sinapsın potansiyelizasyonu nasıl meydana gelir? Cevap, en azından beynin bazı alanları için, şimdi açıkça görülmektedir. Düşük frekanslı uyarım ile presinaptik hücreler tarafından salınan glutamat, sadece AMPA reseptörlerini aktive eder ve postsinaptik zar, buna, aksiyon potansiyelleri ile basitçe cevap verir. Bununla birlikte, NDM reseptörlerinin yüksek frekanslı uyarım ile aktive edilmesi, $Na^{+}$ ve $Ca^{2+}$ iyonlarının her ikisinin de postsinaptik nörona girmesine izin verir. $Ca^{2+}$ iyonları, postsinaptik zardaki uzun-vadeli değişiklikleri indükler; bu değişiklikler zarı, sinaptik girdiye karşı daha duyarlı kılar (**Şekil 45.17**).

### Cevapları kapamak için, sinapslar nörotransmitterlerden temizlenmelidir

Nörotransmitterlerin eylemini kapamak, onu etkinleştirmek kadar önemlidir. Eğer salınan nörotransmitter molekülleri, basit bir şekilde, sinaptik aralıkta varlığını sürdürürse, post-

sinaptik zar nörotransmitter ile doyurulacaktır ve reseptörler sürekli olarak aktive edilecektir. Sonuç olarak, postsinaptik hücre hiperpolarize ya da depolarize olarak kalacak ve presinaptik hücredeki kısa-vadeli değişikliklere cevapsız olacaktır. Daha hızlı nöronlar, girdilere cevap verebilir, belirli bir zaman süresi içerisinde daha fazla bilgi işlenebilir. Böylece nörotransmitter, akson ucundan salındıktan kısa bir süre sonra, sinaptik aralıktan temizlenmelidir.

Nörotransmitterin etkisi, birkaç şekilde sonlandırılabilir. Birincisi, enzimler nörotransmitteri parçalayabilir. Örneğin ACh, asetilkolinesteraz enzimi tarafından hızlı bir şekilde yıkılır; bu enzim postsinaptik zar üzerindeki ACh reseptörlerine çok yakın olarak sinaptik aralıkta mevcuttur (bakınız Şekil 45.14). Kimyasal harp silahı olarak geliştirilmiş olan en ölümcül bazı sinir gazları, asetilkolinesterazı inhibe ederek çalışır. Sonuç olarak, asetilkolinin sinaptik aralıktan ayrılmaması, kurbanın spastik (kasılmış) kas felcinden ölmesine neden olur. Malathion gibi ziraatta kullanılan bazı insektisitler de asetilkolinesterazı inhibe eder; ve bu ilaç, güvenlik önlemleri olmadan kullanılırsa tarım işçilerini zehirleyebilir.

Nörotransmitter, basit bir şekilde aralıktan difüze olabilir, ya da yakındaki hücre zarları tarafından aktif taşımayla alınabilir. Yaygın olarak Prozac markası altında reçeteli olan ve depresyon tedavisinde kullanılan ilaç, bir nörotransmitter olan serotoninin geri alınmasını yavaşlatır; böylece sinapsta onun aktivitesini artırır.

### Reseptörlerin çeşitliliği ilaç özgüllüğünü mümkün kılar

Sinir sistemi tedavisinde kullanılan birçok ilaç, özgül sinaptik etkileşimleri ayarlayarak etki eder. Bir nörotransmitterin etkisini taklit eden ya da kuvvetlendiren ilaçlara *agonist*; nörotransmitterlerin eylemlerini engelleyenlere *antagonist* adı verilir. Örneğin morfin, endorfin reseptöründe bir agonisttir ve onun için ağrıyı engeller. β-blokör olarak bilinen propranolol, belirli adrenerjik reseptörlerin bir antagonistidir ve onun için panik atakları ve kaygıyı azaltır. Nörobiyolojide önemle üzerinde durulan bir konu, nörotransmitter reseptör alt tiplerini tanımlamak ve onlara seçicilik göstererek bağlanıp sinir sisteminin aktivitesi üzerinde oldukça özgül etkilere sahip olan ilaçlar tasarlamaktır.

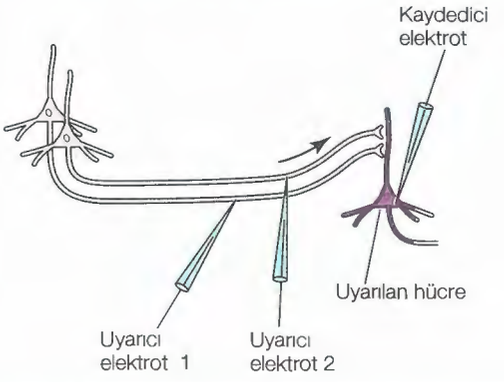
## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 45.17 Tekrarlanan Uyarım Uzun-Süreli Potansiyelizasyona (LTP) Neden Olabilir

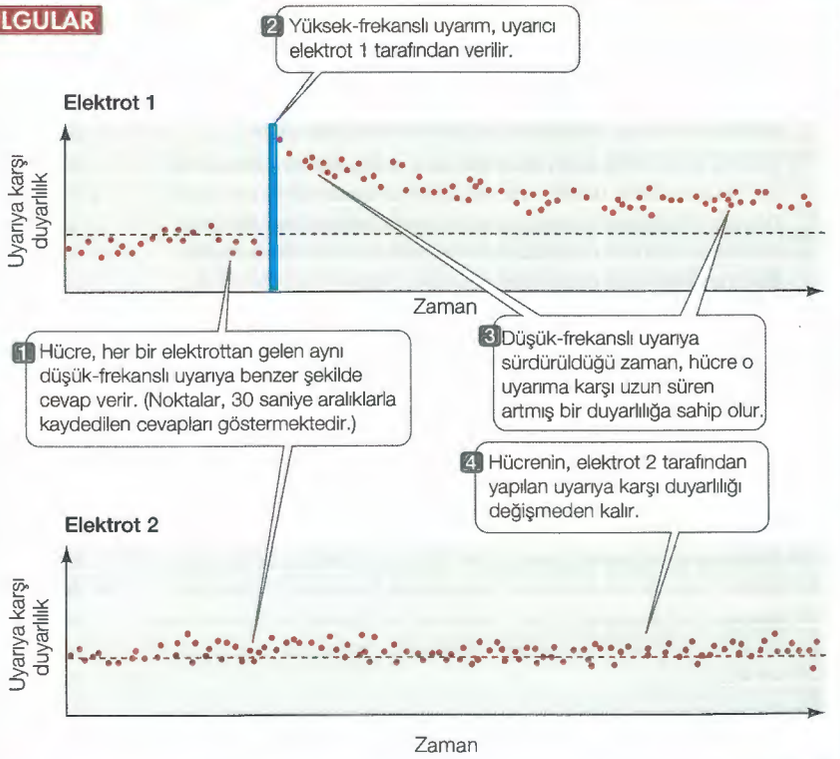
Bir hücre, düşük-frekanslı girdi kabul ettiği zaman, sonuçta meydana gelen postsinaptik cevap sabit kalır. Eğer aynı sinaptik yol, kısa bir süre yüksek frekansta uyarılırsa, post sinaptik hücrenin bundan sonraki sinaptik girdinin orijinal düzeyine karşı duyarlılığı, daha uzun bir süre için güçlendirilmektedir.

**HİPOTEZ** **Tekrarlanan uyarım, bir sinapsın özelliklerini değiştirebilir.**

**YÖNTEM** Bir hücreyi iki ayrı yoldan (iki ayrı uyarı kaynağı) uyar ve cevapları kaydet.




**BULGULAR**




**SONUÇ** **Sinapsların yüksek frekanslı uyarımı, bu sinapsların (uzun-süreli potansiyelizasyon, ya da sinaptik hafıza) duyarlılığında uzun bir süre değişiklikle sonuçlanabilir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

## 45.3 ÖZET

**Kimyasal sinapslar, presinaptik uçtaki keseciklerde depolanmış olan nörotransmitter moleküllerinin salınmasını gerektirir. Uca ulaşan aksiyon potansiyelleri, presinaptik zar ile keseciklerin kaynaşmasına neden olur ve salınan nörotransmitterler, ondan sonra, postsinaptik zar üzerindeki reseptörlere bağlanabilir ve onun zar potansiyelini etkileyebilir. Nörotransmitterlerde ve onların reseptörlerinde büyük bir çeşitlilik vardır.**

- Sinaptik olaylarda $Ca^{2+}$iyonunun rolünü tanımlayınız. **Bakınız ss. 956-957 ve Şekil 45.13**
- Bazı sinapslar uyarıcı bazıları inhibe edici nasıl olabilmektedir? **Bakınız s. 958**
- Nöronlar, değişik sinapslardan gelen girdileri nasıl bütünleştirir? **Bakınız s. 958 ve Şekil 45.15**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 45.1 Sinir Sistemine Özgün Olan Hücreler Nelerdir?

- Sinir sistemleri, **nöronları** ve **glia hücrelerini** içerir. Nöronlar, duyusal girdilerin olduğu, entegrasyonun gerçekleştirildiği ve efektörlere çıktıların gönderildiği devreler şeklinde organize olmuştur. İnceleyiniz Şekil 45.1 ve 45.3
- Omurgalılarda **beyin** ve **omurilik**, **merkezi sinir sistemini (CNS)** oluşturur; bu merkezler, vücudun arta kalan kısımlarıyla **çevresel sinir sistemi (PNS)** aracılığıyla iletişim kurar. Merkezi sinir sistemi, omurgasızlardan omurgalılara doğru ve balıklardan memelilere doğru kompleksliğini artırır. İnceleyiniz Şekil 45.1 ve 45.2
- Nöronlar, genellikle, çok sayıda olabilen **dendritleriyle** bilgiyi alırlar ve **akson uçlarıyla** sonlanan tek bir **aksonlarıyla** bilgiyi iletirler. İnceleyiniz Şekil 45.3
- Nöronlar ve onların hedef hücrelerinin karşılaştıkları yerde, bilgi **sinaps** adı verilen özelleşmiş bağlantı yerlerinden iletilir.
- Glia hücreleri, **Schwann hücrelerini** ve **oligodendrositleri** kapsar; bu hücrelerin her ikisi de aksonların **miyelin** kılıflarını meydana getirir. Glia hücreleri, aynı zamanda, **astrositleri** de içerir; astrositler, nöronları metabolik olarak destekler ve **kan-beyin bariyerinin** oluşumuna katkı yaparlar. İnceleyiniz Şekil 45.4

### 45.2 Nöronlar Elektriksel Sinyalleri Nasıl Üretir ve İletir?

BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 45.1

- Nöronlar, plazma zarlarının iki tarafında **zar potansiyeli** adı verilen elektrik yük farkına sahiptir. Zar potansiyeli, iyon taşıyıcılar ve kanallar tarafından meydana getirilir. Bir nöron aktif olmadığı zaman, onun zar potansiyeli **dinlenme potansiyelidir.** İnceleyiniz Şekil 45.5 ve 45.6
- **Sodyum-potasyum pompası**, $K^+$ iyonunu nöronun iç tarafında ve $Na^+$ iyonunu nöronun dış tarafında yoğunlaştırır. Potasyum kanalları, $K^+$ iyonlarının zarın dışarısına sızmasına izin verir ve geride dengelenmemiş negatif bir yük bırakır. İnceleyiniz Şekil 45.6 ve 45.7
- **Parça çıkarma tekniği**, tek bir iyon kanalının çalışılmasına izin verir. İnceleyiniz Şekil 45.8
- İyon kanalları açıldığında ya da kapandığı zaman zarın yüklü iyonlara karşı geçirgenliği değişerek dinlenme potansiyeli bozulur. Bu mekanizmayla, plazma zarı **depolarize** ya da **hiperpolarize** olabilir; ve onun için girdiğe cevap olarak bir **kademeli zar potansiyeli** vardır. İnceleyiniz Şekil 45.9
- **Aksiyon potansiyeli**, $Na^+$ ve $K^+$ iyonlarının **voltaj-kapılı kanallarının** sıralı olarak açılması ve kapanması sonucunda plazma zarının bir kısmının her iki tarafındaki yükün hızlı bir şekilde tersine çevrilmesidir. Voltaj-kapılı kanallardaki bu değişiklikler, plazma zarı **eşik değer** düzeyine depolarize olduğu zaman meydana gelir. İnceleyiniz Şekil 45.10, ANİMASYONLA ÖĞRENME 45.2
- Aksiyon potansiyelleri, ya hep ya hiç ve kendini yenileyen olaylardır. Aksiyon potansiyelleri akson boyunca aşağıya doğru iletilir; çünkü, lokal akım, zarın komşu bölgelerini depolarize ederek akar ve onları eşik değere getirir. İnceleyiniz Şekil 45.11
- Aksiyon potansiyelleri, miyelinli aksonlarda **Ranvier düğümleri** arasında atlayarak ilerlediği görülmektedir; Ranvier düğümlerinde aksonun plazma zarı miyelinle kaplanmamıştır. İnceleyiniz Şekil 45.12,

### 45.3 Nöronlar Başka Hücrelerle Nasıl İletişim Kurar?

- Nöronlar, **kimyasal sinapslar** (nörotransmitterli) ya da **elektriksel sinapslar** üzerinden bilgi iletmek suretiyle birbirleriyle ve diğer hücrelerle iletişim kurarlar.
- Sinir-kas kavşağı, motor nöron ve iskelet kası hücresi arasında yer alan çok iyi çalışılmış bir kimyasal sinapstır. Bunun nörotransmitteri, **asetilkolindir (ACh)** ve asetilkolin kendi reseptörüne bağlandığı zaman, postsinaptik zarın depolarizasyonuna neden olur. İnceleyiniz Şekil 45.13, ANİMASYONLA ÖĞRENME 45.3
- Aksiyon potansiyeli akson ucuna ulaştığı zaman, nörotransmitterlerin salınmasına neden olur. Nörotransmitterler, **sinaptik aralıktan** difüze olur ve postsinaptik zar üzerindeki reseptörlere bağlanır. İnceleyiniz Şekil 45.13 ve 45.14
- Nöronlar arasındaki sinapslar, **uyarıcı** ya da **inhibe edici** olabilir. Postsinaptik nöron, hem zamansal ve hem de mekansal olarak uyarıcı ve inhibe edici postsinaptik potansiyelleri toplayarak bilgileri bütünleştirir. İnceleyiniz Şekil 45.15,
- **İyonotropik reseptörler**, ya iyon kanallarıdır ya da iyon kanallarını doğrudan etkilerler. **Metabotropik reseptörler**, çeşitli sinyal iletim yollarıyla postsinaptik hücreyi etkiler ve bu olay, iyon kanallarının açılması ya da kapanmasıyla sonuçlanır. İyonotropik sinapsların etkileri, genellikle, metabotropik sinapslarınkinden daha hızlıdır.
- Birçok farklı nörotransmitter ve reseptör tipi vardır. Bir nörotransmitterin etkisi, onun bağlandığı reseptöre bağlıdır. BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 45.1
- Tekrarlanan uyarımlar ile, bir nöron **uzun-süreli potansiyelizasyon (LTP)** ile veri girdilerine daha duyarlı hale getirilebilir. NMDA glutamat reseptörünün özellikleri, LTP olayını açıklayacak gibi görünmektedir. İnceleyiniz Şekil 45.16 ve 45.17

## DENEME TESTİ

1. Bir aksiyon potansiyelinin yükselme fazı, aşağıdakilerden hangisine uygun olarak meydana gelir?
   *a.* $K^+$ kanallarının kapanması
   *b.* Kimyasal kapılı $Na^+$ kanallarının açılması
   *c.* Voltaj-kapılı $Ca^{2+}$ kanallarının kapanması
   *d.* Voltaj-kapılı $Na^+$ kanallarının açılması
   *e.* Pozitif akımın plazma zarı boyunca yayılması
2. Bir nöronun dinlenme potansiyeli, daha çok, aşağıdakilerden hangisine uygun olarak meydana gelir?
   *a.* Lokal akımın yayılması
   *b.* $Na^+$ kanallarının açılması
   *c.* Sinaptik birikimin olması
   *d.* $K^+$ kanallarının açılması
   *e.* $Cl^-$ kanallarının açılması
3. Sinaptik iletim ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Nöronlar ve iskelet kası hücreleri arasındaki sinapslar, nörotransmitter olarak ACh kullanır.
   *b.* Tek bir kesecik içerisindeki nörotransmitterler, iskelet kası hücresini kasmaya neden olabilir.
   *c.* Sinir-kas kavşağında nörotransmitter salınması, motor uç plağın depolarize olmasına neden olur.
   *d.* Omurgalılarda, motor nöronlar ve kas lifleri arsındaki sinapslar, daima, uyarıcı niteliktedir.
   *e.* İnhibe edici sinapslar, postsinaptik zarın dinlenme potansiyelinin daha da negatif olmasına yol açar.
4. Aşağıdaki ifadelerden hangisi bir aksiyon potansiyelini tam olarak tanımlar?
   *a.* Onun büyüklüğü, akson boyunca artırılır.
   *b.* Onun büyüklüğü, akson boyunca azalır.
   *c.* Tek bir nörondaki tüm aksiyon potansiyelleri, aynı büyüklüğe sahiptir.
   *d.* Aksiyon potansiyeli süresince, bir nöronun zar potansiyeli sabit kalır
   *e.* Aksiyon potansiyeli, bir nöronun zar potansiyelini onun dinlenme potansiyelinden kalıcı olarak uzaklaştırır.
5. Henüz bir aksiyon potansiyeli çıkarmış olan bir nöron, hemen ikinci bir aksiyon potansiyeli çıkarması için tetiklenemez. Tekrar uyarılmanın başarılamadığı bu kısa zaman süresine ne ad verilir?
   *a.* Hiperpolarizasyon.
   *b.* Dinlenme potansiyeli.
   *c.* Depolarizasyon.
   *d.* Repolarizasyon.
   *e.* Refraksiyon periyodu.
6. Kademeli zar potansiyelleri,
   *a.* dinlenme potansiyelinden daha negatif olabilir.
   *b.* dinlenme potansiyelinden daha az negatif olabilir.
   *c.* hücreye giren birçok sinaptik veriyi bütünleştirir.
   *d.* duyusal girdilerin toplanması bakımından önemlidir.
   *e.* yukarıdakilerin hepsi doğrudur.
7. İnhibe edici nörotransmitterlerin postsinaptik reseptörlere bağlanması aşağıdakilerden hangisiyle sonuçlanır?
   *a.* Zarın depolarizasyonuyla.
   *b.* Bir aksiyon potansiyelinin üretilmesiyle.
   *c.* Zarın hiperpolarizasyonuyla.
   *d.* Zarın sodyum iyonlarına karşı geçirgenliğinin artmasıyla.
   *e.* Zarın kalsiyum iyonlarına karşı geçirgenliğinin artmasıyla.
8. Yavaş ve hızlı sinapslar arasındaki farklılık, aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Sinaptik aralığın genişliği.
   *b.* Sinapsın büyüklüğü.
   *c.* Nörotransmitterin iyon kanalları üzerine doğrudan etki edip etmemesi.
   *d.* Postsinaptik zar üzerindeki reseptörlerin yoğunluğu.
   *e.* Salınan nörotransmitterin miktarı.
9. Bir sinapsın uyarıcı ya da inhibe edici özellikte olup olmaması aşağıdakilerden hangisine bağlıdır?
   *a.* Nörotransmitterin tipine.
   *b.* Presinaptik akson ucuna.
   *c.* Sinapsın büyüklüğüne.
   *d.* Postsinaptik reseptörlerin özelliklerine.
   *e.* Sinaptik boşluktaki nörotransmitterlerin konsantrasyonuna.
10. Aşağıdakilerden hangisi, uzun-süreli potansiyelizasyon için olası bir mekanizmadır?
    *a.* Glutamat, postsinaptik AMPA reseptörlerine bağlandığı zaman, hücre içi değişikliği aktive eder.
    *b.* Glutamat, NMDA reseptörlerine bağlandığı zaman, magnezyum iyonlarının hücre içerisine girmesine izin verir; bu, hücre içi değişikleri başlatır.
    *c.* Postsinaptik nöron tarafından yeterli miktarda glutamat salındığı zaman, bu, $Mg^{2+}$ iyonlarını AMPA reseptörlerinden ayırır ve $Ca^{2+}$ iyonlarının hücreyi terk etmesine izin verir.
    *d.* Yeterli miktarda glutamat salındığı zaman AMPA ve NMDA reseptörlerinin her ikisi de aktive edilir; ve NMDA reseptörleri, $Na^+$ gibi $Ca^{2+}$ iyonlarının da hücreye girmesine izin verir, böylece hücre içi değişikleri başlatır.
    *e.* Hem glutamat ve hem de ACh birlikte salındığında, postsinaptik hücrenin uzun-süreli depolarizasyonuna yol açarlar.

## TARTIŞMA

1. Sinir sisteminin dili, aksiyon potansiyeli adı verilen bir "kelimeden" ibarettir. Bu tek bir mesaj, çeşitlilik gösteren bilgileri nasıl iletebilir ve o bilgiler nasıl sayısal olabilir, ve nasıl bütünleştirilebilir?
2. Eğer bir aksonu orta kısmından uyarırsanız, aksiyon potansiyelleri her iki yönde de iletilir. Ancak, bir akson tepeciğinde aksiyon potansiyeli üretildiği zaman, sadece akson ucuna doğru gider ve geriye doğru gitmez. İlk örnekte aksiyon potansiyelinin iki yönde, ikinci örnekte ise tek yönde ilerlemesinin nedenini açıklayınız.
3. Sinapsların doğası (özellikleri), sinir sistemindeki esneklik için çeşitli fırsatlar sunar. Bir nöronun özgül bir girdi için cevabının değiştirilebilmesine yol açan, en az dört tane sinaptik mekanizmayı tartışınız.
4. Benzodiazepinler, GABA'nın kendi reseptörü üzerindeki etkilerini artıran ilaçlardır. Bu ilaçların hangi etkilere sahip olmasını beklersiniz?

## EK ARAŞTIRMA

Şekil 45.8'de gösterilmiş olan parça çıkarma tekniği, "içi dışa dönmüş" bir parça üretir. Çünkü pipetin ucundan uzak olan zar tarafı sitoplazmik taraftır ve pipet içerisindeki çözeltiyle temasta olan kısım, zarın yüzey tarafıdır. Bir diğer parça hazırlama işlemi, pipetteki çözeltiye temas eden zarın sitoplazmik tarafında "dışı dışa dönük parça" hazırlamaktır. İçi-dışa dönük ve "dışı-dışa dönük" parçalar üzerinde ne çeşit deneyler yürütülebileceğini tanımlayınız.

# 46 Duyu Sistemleri

## Erişim dışı

Bir çıngıraklı yılan, tamamen karanlık bir ortamda koşan bir kemirgeni görerek saldırabilir ve öldürür. "Görmek" demek, gözleri kullanarak ışığı algılamak olduğuna göre herhangi bir ışığın olmadığı" tamamen karanlık" ortamda bu olay nasıl başarılabiliyor? Bu olay mümkündür; çünkü bu tanımlar, insan yetenekleri temel alınarak yapılmıştır. Bizim "ışık" dediğimiz şey, gerçekte elektromanyetik spektrumun sadece küçük bir kısmıdır (kırmızı, turuncu, yeşil, mavi, çivit mavisi ve menekşe). Başka hayvanlar, bizim göremediğimiz dalga boylarını görebilirler. Böcekler ve kuşlar, çiçekler üzerindeki desenlerin yansıttığı bizim göremediğimiz morötesi dalga boylarını görebilirler. Benzer şekilde, çıngıraklı yılanlar, bizim için görünmez olan (yeterince yüksek şiddette oluğunda ısı olarak algılamamıza rağmen) kızılötesi dalga boylarını "görebilirler".

Kızılötesi dalga boylarını, algılayan çıngıraklı yılanın gözleri değildir. Çıngıraklı yılanlar ve akrabaları, kızılötesi dalga boylarına duyarlı olan çok yoğun miktarda nöron içeren *çukur organlara* sahiptir. Kafatasının her bir yanında olmak üzere burun delikleriyle gözler arasında yer alan bu iki çukur organ, çukur organdaki duyu reseptör hücreleri, yönlü bilgileri alacak şekilde konumlanmıştır. İki yanda yer alan çukur organların "görüş" alanları, üst üste biner ve böylece, üç boyutlu görünüm iletirler. Çukur organlardan alınan bilgi ile gözlerden alınan bilgi, beynin aynı bölgesine gider; onun için, asılında çıngıraklı yılanlar, dünyayı, insan görme spektrumundan farklı olan bir elektromanyetik spektrum aralığında "görürler.

Bizlerin sessiz tanımı, karanlık tanımımızda olduğu kadar keyfidir. "Ses", aslında çevredeki basınç dalgalarıdır; ve birçok hayvan bizim işitemediğimiz frekanstaki (*ses perdeleri*) basınç dalgalarına duyarlıdır. Filler, insanın işitme sınırının altındaki ses dalgaları sayesinde birbirleriyle haberleşirler; böyle uzun dalgalar, uzak mesafelere ulaşır ve geniş alanlarda gezinen büyük hayvanlar için avantaj sağlar.

Yarasalar, inanılmaz derecede yüksek, kısa ses dalgaları çıkarır; bunların frekansları, insan işitme sınırının yukarısındadır ve uçan yarasa, çevredeki nesnelerden seken bu dalgaların yankılarını işitir. Ses dalgaları öylesine yüksek ve yankılar öylesine zayıftır ki bu, daha ziyade bir inşaat işçisinin havalı matkap kullanırken, bir fısıltı konuşmayı duymaya çalışmasına benzerlik gösterir. Yüksek



**Kızılötesi Işınımı Hissetme** Sırtı baklava desenli bu çıngıraklı yılanın gözünün sağındaki "delik", iki tarafta da yer alan çukur organlardan biridir. Çukur organlar, yılanın tercih ettiği avdan –küçük kemirgenler- yayılan kızılötesi ışınları, tamamen karanlık olan ortamda bile tam bir doğrulukla saptar. Çatallı olan dili de konumsal bilgi sağlar; topladığı moleküler sinyaller, yılanın ağız tavanında yer alan özelleşmiş bir organ tarafından beyne gönderilir.



**Bir Engelli Yolun Etrafında Yankılanma Yoluyla Yön Belirleme** Bir yarasanın yaydığı ses dalgalarının yankısını kullanmak suretiyle yönünü belirleme yeteneği öylesine hassastır ki, yarasalar, ince kablolar çekilmiş tamamıyla karanlık olan bir odada, bu kablolardan sakınmak suretiyle küçük böcekleri yakalayabilirler.

ses dalgaları, zayıf yankıları yarasa için niçin "bastırmıyor"? Yarasanın kulaklarındaki küçük kaslar kasılarak, yarasa tarafından sesler çıkartılırken, işitme duyarlılığını azaltır; fakat yarasa yankıları duyacağı zaman bu kaslar gevşer –saniyede 20-80 dalga çıkartıldığından gerçekten de olağanüstü bir yetenek.

Bizim duyularımız, dünyadaki pencerelerimizdir. "Realite" gözlerimizle gördüğümüz, kulaklarımızla işittiğimiz, burnumuzla kokladığımız, dokunduğumuz ve tattığımız şeylerdir. Fakat insan, mevcut bilgilerin sadece sınırlı bir miktarını hisseder. Farklı duyarlılık sınırlarına sahip olan hayvanlar, farklı bilgi kaynaklarını işlerler ve oldukça farklı "realiteyi" algılayabilirler.

**BU BÖLÜMDE** Duyu reseptör hücrelerinin çevresel uyarıları, sinir sistemlerinin elektrokimyasal sinyallerine nasıl dönüştürdüklerini inceleyeceğiz. Bizim duyularımızdan sorumlu olan hücre çeşitlerini ayrıntısıyla inceleyeceğiz; ve içerisinde bulunduğumuz dünya hakkındaki bilgileri merkezi sinir sistemine sağlayan duyu sistemlerine, onların nasıl dahil edildiklerini göreceğiz. Aynı zamanda, diğer hayvanların sahip olduğu alışılmadık duyusal yetenekleri öğreneceğiz..

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


46.1 Duyu Hücreleri Uyarıları Aksiyon Potansiyellerine Nasıl Dönüştürür?

46.2 Duyu Sistemleri Kimyasal Uyarıları Nasıl Saptar?

46.3 Duyu Sistemleri Mekanik Kuvvetleri Nasıl Saptar?

46.4 Duyu Sistemleri Işığı Nasıl Saptar?


## 46.1 Duyu Hücreleri Uyarıları Aksiyon Potansiyellerine Nasıl Dönüştürür?

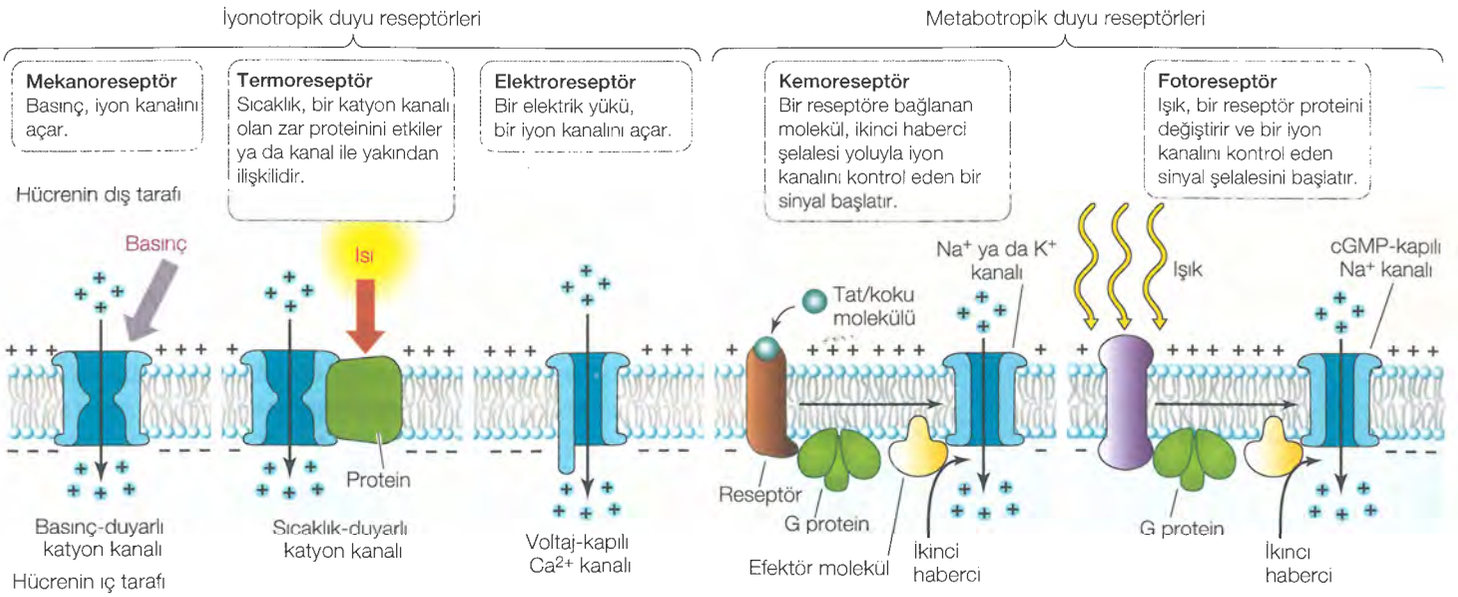
Bazen, *sensorlar* ya da *reseptörler* olarak adlandırılan *duyu reseptör hücreleri*, ışık ve ses dalgalarını, dokunmayı, koku ve tat molekülleri gibi fiziksel ve kimyasal uyarıları nöral sinyallere dönüştürür. Bu sinyaller, ondan sonra, işlenmek ve yorumlanmak üzere merkezi sinir sistemine iletilir. Her vakada aynı genel soruyu sorarız: Duyu reseptör hücreleri, bir uyarıdan gelen enerjiyi, zar potansiyelindeki bir değişikliğe nasıl dönüştürür?

### Duyu reseptör proteinleri iyon kanalları üzerine etki eder

Kısım 45.2'de tartışıldığı gibi, hücreler, plazma zarlarının iki yanında yüklü iyon gradiyenti meydana getirmek için enerji kullanır. Böylece, hücreler batarya gibi davranır: bataryalar, kendi kutupları arasındaki elektrik yüklerini birbirinden ayrı tutarak potansiyel enerjiyi depolarlar; ve hücreler, plazma zarlarının iki tarafındaki iyon gradiyentlerinde potansiyel enerjiyi depolarlar. Eğer bir bataryanın iki kutpu, bir kablo ve bir anahtar ile bağlanacak olursa anahtar kapatıldığında kablo boyunca akım akar. İyon kanalları, anahtarlar gibidir. Kanallar açıldığı zaman, yüklü olan iyonlar, elektrokimyasal gradiyent yönünde akabilir. İyon kanalı, bir tip iyon için seçici olduğu zaman, o yüklü iyonun akışı, zarın iki tarafındaki elektrik potansiyelinde bir değişiklik yaratır.

**Duyu dönüştürme** işlemi, bir **reseptör protein** ile ya da ısı, ışık, kimyasal maddeler, mekanik baskı (ses dalgalarını içerir) ve elektriksel alanlar gibi özgül uyarı biçimlerini saptayabilen duyu hücresindeki bazı başka mekanizmalar ile başlar. Reseptör protein, ondan sonra, duyu hücresindeki iyon kanallarını doğrudan ya da dolaylı olarak açar ya da kapatır; bu durum, ya bir aksiyon potansiyeline ya da nörotransmitter salınmasına yol açar.

Kısım 45.3, sinaptik reseptör proteinlerin ya *iyonotropik* ya da *metabotropik* olduğuna işaret etmektedir; aynı ayırım, duyu reseptör proteinlerine uygulanabilir. İyonotropik duyu reseptör proteinler, ya kendileri iyon kanallarıdır ya da doğrudan iyon kanallarının açılmasını etkiler. Örnekler, fiziksel kuvvetlere (*mekanoreseptörler*) ya da sıcaklığa (*termoreseptörler*) cevap veren reseptörlerdir. *Elektrosensorlar*, büyük olasılıkla reseptör protein değildir; fakat iyonotropik reseptörlerle gruplanırlar. Elektrosensor hücrelerin plazma zarı, kendisinden geçen voltaja duyarlıdır ve zar potansiyelindeki hafif değişikliklere cevapta nörotransmitter salarlar. Metabotropik duyu reseptör proteinleri, Bölüm 7'de tanımlandığı gibi G proteinleri ve ikinci mesajcılar yoluyla iyon kanallarını dolaylı olarak etkiler. Örnekler, çoğu *kemoreseptörler* ve *fotoreseptörlerdir* (**Şekil 46.1**).




**46.1 Duyu Hücresinin Zar Reseptör Proteinleri Uyarılara Cevap Verir** Mekanoreseptörlerdeki reseptör proteinler, iyon kanallarıdır. Metabotropik kemoreseptörlerin aktifleştirilmiş reseptör proteinleri, sonunda iyon kanallarını açacak ya da kapatacak olan sinyal dönüşüm olaylar zincirini başlatır.

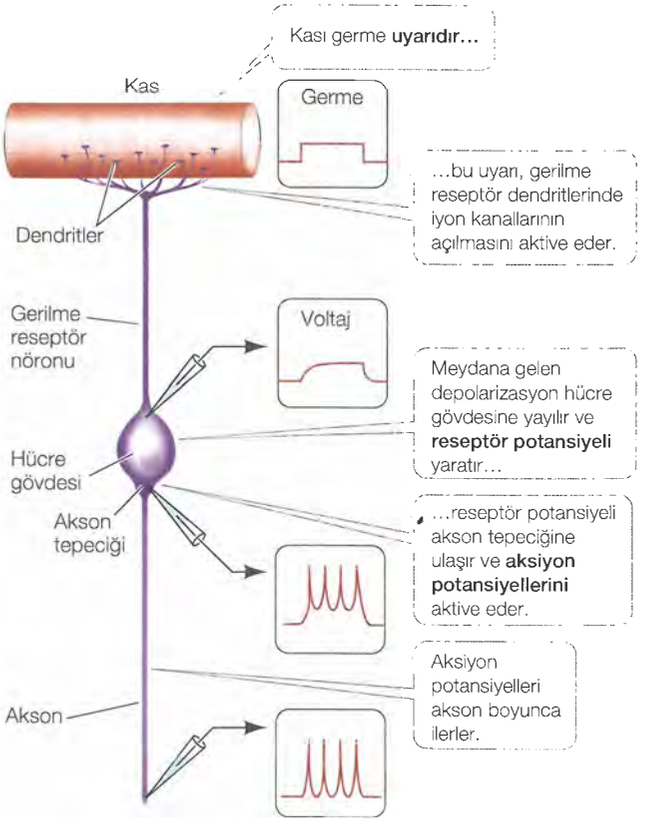
## Duyu dönüştürme işlemi zar potansiyellerinde değişiklikler gerektirir

Bir uyarıya cevapta duyu reseptör hücresinin dinlenme zar potansiyelindeki bir değişikliğe **reseptör potansiyeli** adı verilir. Reseptör potansiyelleri, sadece kısa mesafelere yayılan kademeli zar potansiyelleridir. Reseptör potansiyelleri, sinir sisteminde uzun mesafelere giden aksiyon potansiyellerini meydana getirmek zorundadırlar; bunu iki şekilde yapabilirler:

- Reseptör potansiyeli, reseptör hücrenin kendisi içerisinde aksiyon potansiyellerini meydana getirebilir.
- Reseptör potansiyeli, postsinaptik nöronu aksiyon potansiyeli üretmesi için indükleyen bir nörotransmitterin salınmasını tetikleyebilir.

Aksiyon potansiyellerini üretebilen bir duyu reseptör hücresinin iyi bir örneği, bir ıstakozun gerilme reseptörüdür (**Şekil 46.2**). Istakozun gerilme reseptörünün hücre gövdesine bir elektrot yerleştirerek, hücre dendritlerinin bağlandığı kasın gerilmesinden kaynaklanan reseptör potansiyelini kaydedebiliriz. Bu reseptör potansiyelleri, hücrenin aksonunun kaidesine (akson tepeciği) yayılır; akson tepeciği, voltaj-kapılı $Na^+$ kanalları içermektedir. Burada üretilen aksiyon potansiyelleri akson boyunca ilerleyerek merkezi sinir sistemine (CNS) gider. Aksiyon potansiyellerinin akson tarafından çıkartılma hızı, reseptör potansiyelinin büyüklüğüne bağlıdır; bu da kasın ne kadar gerildiğine bağlıdır.

Aksiyon potansiyellerini çıkarmayan reseptör hücrede, yayılan reseptör potansiyeli, plazma zarının presinaptik parçasına ulaşır ve nörotransmitter salınmasını indükler. Uyarının şiddeti, ne kadar nörotransmitterin salınacağını etkiler. O nörotransmitter, eşlik eden duyu nöronu üzerindeki reseptör proteinlere bağlanarak onun zar potansiyelini değiştirir ve onun aksiyon potansiyeli çıkarma hızının artırılmasına ya da




**46.2 Uyarılan Bir Duyu Hücresi Reseptör Potansiyeli Üretir** Bir ıstakozun gerilme reseptöründeki sinyal iletimini, kas gerilirken kastaki gerilme reseptörünün bağlantılı olduğu nöronun farklı yerlerindeki zar potansiyelini ölçmek suretiyle inceleyebiliriz.

azaltılmasına neden olur. Birkaç vakada, bu ikinci hücre de, bir başka nöron üzerine nörotransmitter salınış hızını değiştirmek suretiyle cevap verir. Bununla birlikte, sonuçta, duyu hücresinin uyarılması, bir duyusal devredeki aksiyon potansiyellerinin çıkarılmasındaki bir değişiklik olarak kodlanır.

### Hissetme, duyu hücrelerinden gelen aksiyon potansiyellerini hangi nöronların kabul ettiğine bağlıdır

Tüm duyusal sistemler, aksiyon potansiyelleri formundaki bilgileri işler. Fakat bizim hissettiklerimiz –ısı, basınç, ışık, koku ve ses gibi- farklıdır; çünkü farklı duyu hücrelerinden gelen mesajlar, merkezi sinir sitemindeki (CNS) farklı yerlere ulaşırlar. Beynin görme korteksine ulaşan aksiyon potansiyelleri, ışık olarak; işitme korteksine ulaşanlar ses olarak ve koku soğancığındakiler koku olarak vb. yorumlanır.

Kolunuzun üzerindeki küçük bir deri parçası, deri ısındığı zaman impuls çıkarma oranını artıran duyu reseptörlerini ve deri soğuduğu zaman aktivitelerini artıran diğer reseptörleri içerir. Derinin aynı parçası üzerinde yer alan diğer duyu hücresi tipleri, dokunmaya, kılların hareket etmesine, sivrisinek ısırıkları gibi irrite edici şeylere ve ağrı uyarılarına cevap verir. Bu reseptör hücreler, kendi mesajlarını, omurilik kordonunda merkezi sinir sistemine giren aksonlarla iletirler. Bu aksonların omurilik kordonundaki yaptıkları sinapslar ve iletimin bundan sonraki yolları, kolunuzun üzerindeki deri parçasının uyarılmasının, sıcak, soğuk, dokunma, gıdıklanma, kaşıntı ya da ağrı olarak algılanıp algılanmayacağını belirler. Onun için, bu duyu aksonların tümü tarafından taşınan aksiyon potansiyelleri aynı olsa bile, her bir aksonun bağlantısı, belirli bir duyu türü için özgüldür.

Kısım 45.2'de açıklandığı gibi eğer her bir aksiyon potansiyeli ya hep-ya hiç şeklindeyse, uyarının şiddeti nasıl kodlanır? Duyunun şiddeti, aksiyon potansiyellerinin frekansı olarak kodlanır.

Bazı duyu hücreleri, vücudun iç kısmındaki koşullar hakkında bilgi iletir; fakat biz o bilgilerin farkında olamayabiliriz. Beyin, vücut sıcaklığı, kanın karbon dioksit ve oksijen konsantrasyonu, arteriyal kan basıncı, kas gerilimi ve üyelerin pozisyonu hakkında sürekli olarak bilgi alır –bu bilgilerin tümü, homeostasis için önemlidir. Duyu hücrelerinin hepsinin ürettiği bilgi, sinir sistemi tarafından kullanılabilir; fakat bu bilgiler, her zaman, bilinçli bir şekilde hissetmeyle sonuçlanmaz.

Bazı duyu reseptör hücreleri, diğer tip hücrelerle birlikte bir araya gelerek gözleri, kulakları ve burun gibi *duyu organlarını* oluşturmuştur; böyle bir organizasyon, duyu hücrelerinin uyarıları toplama, filtre etme ve çoğaltma yeteneğini artırır. Onun için biz **duyu sistemlerini**, duyu hücrelerini ve onlarla birlikte bulunan yapıları içeren ve bilgileri işleyen nöral ağ olarak nitelendiriyoruz.

### Birçok reseptör tekrarlanan uyarılara uyum sağlar

Bazı duyu hücreleri, devam ettirilen ya da tekrarlanan uyarılara karşı gittikçe azalacak şekilde cevap verir. Bu olgu, **adaptasyon** olarak bilinir. Adaptasyon, yeni bilgilere ya da değişikliklere karşı hayvan hassasiyetini sürdürürken, hayvanın arka planı veya değişmeyen koşulları göz ardı etmesini sağlar. ("Adaptasyon" teriminin bu şekilde kullanımının, evrimsel anlamda kullanımından farklı olduğuna dikkat ediniz.) Giysi giydiğinizde giysilerin teninize dokunduğunu hissedersiniz; fakat giysilerin teninize dokunma hissi, aklınızda gün boyunca devam etmez. Bununla birlikte, dikiş yeri söküldüğünde, ayakkabınızın bağı çözüldüğünde ya da birileri sırtınıza dokunduğunda hemen farkına varırsınız.

Bazı duyu hücreleri adapte olduğundan, hayvanlar, süreklilik gösteren ve değişen uyarıları kısmen ayırt edebilir; bu, aynı zamanda, merkezi sinir sistemi tarafından bilgilerin işlenmesinin bir sonucudur. Bazı duyu hücreleri, çok az ya da çok yavaş adapte olur; bunun örnekleri, bazı ağrı reseptörü çeşitleri ve denge ile ilgili mekanoreseptörlerdir. Vücudunuzda yanlış giden bir şeylere işaret eden ağrıların önemsenmemesini istemezsiniz; ve dengeyi muhafaza etmek için kaslarınızın ve eklemlerinizin tümündeki gerilimi ve kuvveti sürekli olarak bilmeniz gereklidir.

## 46.1 ÖZET

**Duyu reseptör hücreleri, iyon kanallarını açmak ya da kapatmak suretiyle dış ya da iç ortamdan gelen özgül uyarılara cevap veren reseptör proteinlerine sahiptir. İyon kanallarının açılması ya da kapanması, duyu nöronlarındaki aksiyon potansiyellerinin üretilmesiyle sonuçlanır.**

- İyonotropik ve metabotropik duyu reseptör proteinleri arasındaki farklılığı açıklayınız. **Bakınız s. 965 ve Şekil 46.1**
- Aksiyon potansiyellerini – özünde tamamıyla aynıdırlar- farklı hisler olarak nasıl algılayabilmekteyiz? **Bakınız s. 967**

Artık duyu sistemlerinin bilgiyi nasıl kodladığı ve işlediği konusunda genel bir görüşe sahibiz; şimdi, duyu sistemlerinin uyarıları nasıl toplayıp filtre ettiklerini, özgül uyarıları aksiyon potansiyellerine nasıl dönüştürdükleri ve aksiyon potansiyellerini merkezi sinir sistemine nasıl ilettiklerini tartışacağız. Koku ve tadı temel alarak kimyasal maddelerin algılanmasından başlayıp, özgül duyu şekillerine daha derinlemesine bakacağız.

## 46.2 Duyu Sistemleri Kimyasal Uyarıları Nasıl Saptar?

Bir mercan kolonisi, denizdeki küçük miktardaki bir et parçasına gövdesini ve tentaküllerini uzatarak ve yiyecekleri arayarak cevap verir; tek bir amino asit çözeltisi, bu cevabı uyarabilir. Bunun aksine, az bir miktar deniz suyu içerisinde ezilmiş olan mercanlar, mercan poliplerinin savunması olan geri çekilme davranışını uyaracaktır. İnsanlar da bazı kimyasal uyarılara kuvvetli reaksiyon verirler. Fırından yeni çıkmış ekmek kokusu aldığımızda, tükürük salgılarız ve açlık hissederiz; çürümüş et kokusu aldığımızda ise mide bulantısı hissederiz.

Tüm hayvanlar, **kemoreseptör** yoluyla kimyasal uyarılar hakkında bilgi alırlar; kemoreseptörler, çeşitli moleküllere –onların *ligandları*- bağlanan reseptör proteinlerdir ve kokudan ve tattan sorumludurlar. Kemoreseptörler, aynı zamanda, kandaki karbon dioksit düzeyi gibi iç ortamın izlenme durumundan

sorumludur. Kemoreseptörlerden gelen bilgi, beslenme, çiftleşme, dövüşme ve bireyleri tanıma gibi aktiviteler boyunca, güçlü fizyolojik ve davranışsal cevaplara neden olabilir.

### Eklembacaklılar bir kimyasal uyarıya cevap verilmesinin çalışılması için iyi modellerdir

Bir türün üyeleri arasında iletişimi sağlamada kullanılan kimyasal sinyal, **feromon**dur. Eklembacaklılar, feromonları eşlerini çekmek için kullanırlar. Bu sinyaller, kimyasal maddelere duyarlılık sistemlerinin hassasiyetlerini göstermektedir; en iyi çalışılmış örneklerden birisi, bir kelebek olan *Bombyx mori* adı verilen ipekböceğidir.

Dişi ipekböceği, erkeği çekmek için abdomeninin ucundaki bir bezden *bombikol* adı verilen bir feromon salar. Erkek ipekböceği, anteninin üzerinde bu moleküller için reseptörlere sahiptir (Şekil 46.3). Telek şeklindeki her anten, bombikola duyarlı yaklaşık 10.000 tane kıl taşır. Sinyali merkezi sinir sistemine ileten anten sinirinde aksiyon potansiyellerini meydana getirmek için, tek bir tane bombikol molekülü yeterli olabilir. Erkeğin çok büyük duyarlılığından dolayı, dişi kelebeğin seksüel mesajı, büyük bir rüzgar alanı içerisinde bulunan herhangi bir erkeğe ulaşabilir. Saniyede yaklaşık olarak 200 kıl aktive edildiği zaman, erkek birey dişiyi aramak için rüzgara karşı yönelir. Erkeğin duyu sinirinde aksiyon potansiyeli çıkarma hızı, havadaki bombikol konsantrasyonuyla orantılıdır; erkek birey, havadaki konsantrasyon gradiyentini takip edebilir ve sinyal veren dişiyi bulabilir.

### Koku alma kokunun hissedilmesidir

Kokunun hissedilmesi olayı olan **kokunun alınması** kemoreseptörlere bağlıdır. Omurgalılarda koku alma sensorları, burun boşluğunun en üst kısmındaki epitel doku tabakası içerisine gömülmüş olan nöronlardır. Bu nöronlardan çıkan aksonlar, beynin kokuyu bütünleştirme alanına (koku alma soğanı) uzanırlar; oysa onların dendritleri, burun epitelinin yüzeyindeki koku alma sillerinde sonlanır. Koruyucu bir mukus tabakası, epiteli örter. Çevreden gelen moleküller, koku alma silleri üzerindeki reseptör proteinlere ulaşmak için, bu mukus tabakadan difüze olmaları gerekir. Soğuk algınlığına yakalandığınızda burnunuzdaki mukusun miktarı artar ve epitel tabakası şişer. Bunu aklınızda tutarak Şekil 46.4'ü inceleyecek olursanız, solunum yolu enfeksiyonlarının niçin koku alma hissinizin kaybına neden olabildiğini kolayca anlayacaksınız.

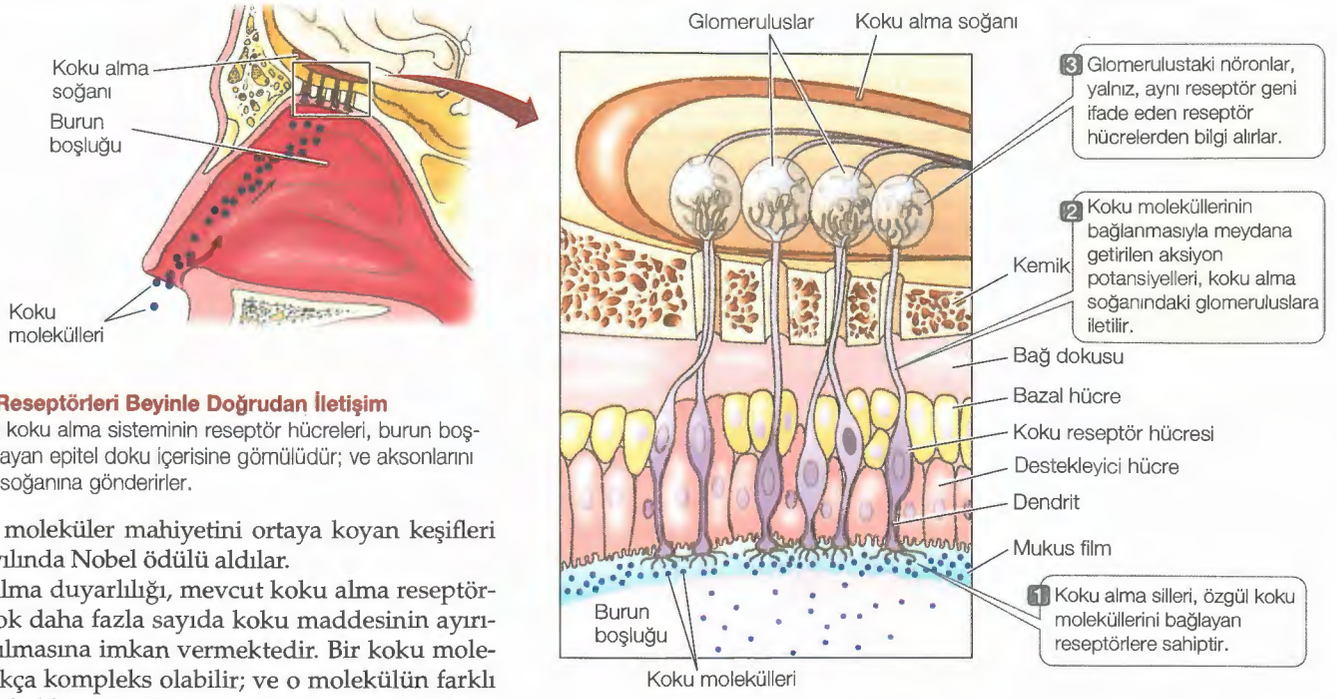
İnsanlar, hassas bir koku alma sistemine sahiptir; fakat biz memeliler arasında, koklama duyusundan daha çok görmeye bağlı olmakla diğerlerinden farklıyız. Tipik olarak bir köpeğin burun epiteli, insanınkinden 15-20 kat daha geniştir ve yaklaşık olarak 1 milyar reseptöre sahiptir; insandaki bu reseptörlerin sayısı ise 20 milyon civarındadır. Bazı kokular için , bir köpeğin duyarlılık eşik değeri, 100 milyon kez daha düşüktür. Köpeğin burnu, bizim için mevcut olmayan çok büyük miktarda bilgiyi ortaya çıkarır.

**Koku maddesi** (**odorant**), bir koku reseptör proteinini aktive eden bir moleküldür. Koku maddeleri, koku alma nöronlarının koku alımıyla ilgili sillerin üzerindeki reseptör proteinlere bağlanırlar. Bir koku molekülü, koku alma nöronunun üzerindeki reseptörüne bağlandığı zaman, G proteini aktive eder. G proteini de sitoplazmadaki ikinci mesajcının (omurgalılarda cAMP) artışına yol açan enzimi aktive eder (bakınız Şekil 7.19). İkinci mesajcı, duyu hücresinin plazma zarındaki katyon kanallarına bağlanır ve onları açarak $Na^+$ iyonlarının içeriye dolmasına neden olur. Duyu nöronu, eşik değere kadar depolarize olur ve aksiyon potansiyelleri çıkarılır.

Koku dünyası, inanılmaz sayıda kokuya sahiptir; buna göre, çok fazla sayıda koku reseptör proteini vardır. Linda Buck ve Richard Axel, 1990'lı yıllarda farelerde, koku reseptör proteinlerini kodlayan yaklaşık 1.000 genden oluşmuş bir gen ailesini (genomunun yaklaşık yüzde üçü) keşfetti. İnsanların sahip olduğu işlevsel koku alma reseptör genlerinin sayısı, onun üçte biri kadardır. İfade edilmiş olan her bir reseptör protein, koku alma epitelindeki sınırlı sayıda reseptör hücresinde bulunur; ve her hücre sadece bir tane reseptör tipini ifade eder. Parça çıkarma (bakınız Şekil 45.8) ve moleküler tekniklerin birlikte kullanılmasıyla, araştırmacılar, saptadıkları kokular ile özgül gen ürünlerini eşleştirebilmektedirler. Buck ve Axel, koku alma




**46.3 Bazı Kokular Çok Uzak Mesafelere Gider** *Bombyx* cinsine ait ipekböceklerinin eş bulması, bombikol adı verilen feromon tarafından koordine edilir.




**46.4 Koku Reseptörleri Beyinle Doğrudan İletişim**
**Kurar** İnsan koku alma sisteminin reseptör hücreleri, burun boşluğunu astarlayan epitel doku içerisine gömülüdür; ve aksonlarını beynin koku soğanına gönderirler.

sisteminin moleküler mahiyetini ortaya koyan keşifleri için, 2004 yılında Nobel ödülü aldılar.

Koku alma duyarlılığı, mevcut koku alma reseptörlerinden çok daha fazla sayıda koku maddesinin ayırımının yapılmasına imkan vermektedir. Bir koku molekülü, oldukça kompleks olabilir; ve o molekülün farklı bölgeleri, farklı reseptör proteinlerine bağlanabilir. Kokuyla ilgili bilginin işlenmesinin bir sonraki evresi, koku alma soğanı içerisinde gerçekleşir; burada, aynı reseptör proteini ifade eden nöronlardan gelen aksonlar, koku alma soğanı nöronlarının üzerinde birlikte kümelenirler ve *glomeruli* adı verilen yapıları oluştururlar (bakınız Şekil 46.4). Onun için, bir kompleks koku molekülü, koku alma soğanı içerisindeki glomeruluslardan oluşmuş özgün bir kombinasyonu aktive edebilir; böylece birbirinden farklı yüzlerce reseptör proteine sahip olan bir koku alma sistemi, astronomik fazla sayıda kokuyu birbirinden ayırt edebilir. Koku alımıyla ilgili reseptör hücre, kokunun şiddeti hakkında nasıl sinyal verir? Reseptörlere daha fazla miktarda koku molekülünün bağlanması, aksiyon potansiyellerinin frekansının daha fazla olmasına ve hissedilen kokunun şiddetinin daha büyük olmasına yol açar.

Omurgalılarda, koku veren moleküller ve diğer kemoreseptör molekülleri, kuvvetli cevapları uyarabilir. Birçok omurgalı türü, feromonların saptanmasına adanmış olan ayrı koku alma epiteline sahiptir.

## Vomeronazal organ kemoreseptörleri içerir

**Vomeronazal organ** (**VNO**), amfibilerin, sürüngenlerin ve birçok memelinin (muhtemelen insanda olmamasına karşın) burun epiteli içerisine gömülü olan küçük, bir çift tüp şeklinde yapıdır. Memelilerde, vomeronazal organ, iki burun deliğini bölen septum üzerinde yer almaktadır (bakınız Şekil 53.5).

Vomeronazal organ, burun boşluğuna açılan bir deliğe sahiptir. Hayvan havayı burnuna çektiği zaman, vomeronazal organ titreşir ve burun boşluğu sıvı örneğini kendi duvarında gömülü olan kemoreseptörlerin üzerine çeker. Bu reseptörlerden gelen bilgi, beyindeki yardımcı koku alma soğanına gider; ve buradan beyin bölgelerine giden bilgiler, seksüel ve diğer içgüdüsel davranışlarda işe karışır.

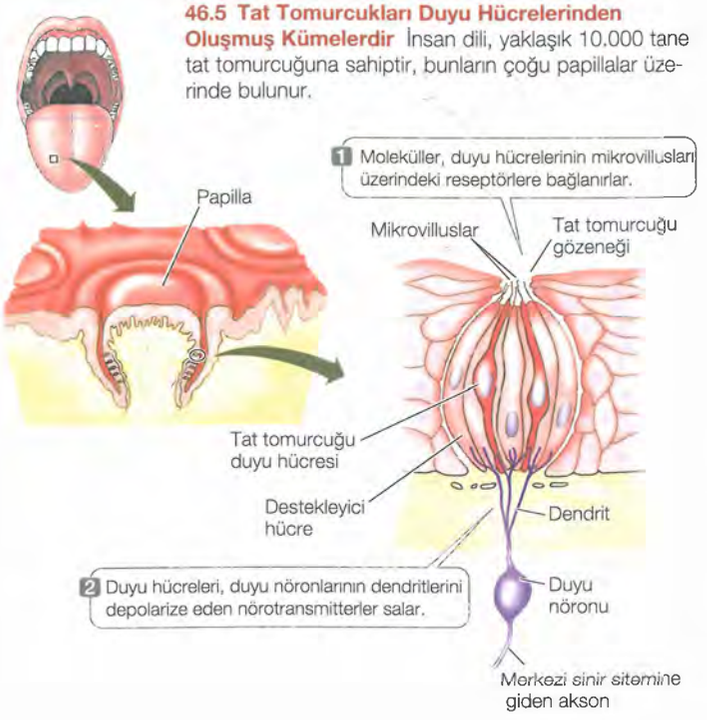
Yılanlarda, vomeronazal organ, ağız boşluğunun tavanına açılır. Yılanlar her defasında çatallı dillerini dışarı uzatır ve içer çekerler; çatallar, vomeronazal açıklıkların içerisine uymaktadır ve etraftaki havadan alınmış olan moleküllerin bir numunesini orada yerleşmiş olan kemoreseptörlere sunarlar (bu bölümün açılış fotoğrafına bakınız). Böylece yılanlar, çevrelerini koklamada (tatmada değil) dillerini kullanırlar. Yılanlar çevreyi koklamada niçin, bizim yaptığımız gibi akciğerlerine girip-çıkan hava akışını kullanmazlar? Sürüngenlerde akciğerlere hava akışı (giriş-çıkışı) yavaştır (hatta, uzunca bir süre hava alınması tamamen durabilir); fakat dil, saniyede birkaç kez dışarıya uzatılıp içeri çekilebilir. Dil, koku bilgisinin alınmasının çabuk kaynağıdır.

Fareler üzerinde yapılan çalışmalar, memelilerin vomeronazal organlarının feromonları saptayan özelleşmiş koku alma organları olduğu hipotezinin öne sürülmesine yol açmıştır. Lawrence Katz ve onun Duke Üniversitesindeki çalışma arkadaşları, farenin yardımcı koku alma soğanı bünyesindeki nöronların aktivitesini kaydetti; yardımcı koku alma soğanı, vomeronazal organda bulunan kemoreseptörlerden gelen girdileri kabul etmektedir. Kaydedici elektrotlara bağlanmış olan fare, aynı kafese yerleştirilmiş olan başka bir fareyi kokladığında, bu yardımcı koku alma nöronları aktive edilmiştir. Bununla birlikte, "takdim edilen" farenin cinsiyeti ve soyuna bağlı olarak nöronlar farklı şekilde ateşlenmektedir. Fare davranışı üzerindeki diğer çalışmalar vomeronazal organın, feromon algılanmasıyla bağlantılı olan cinsiyet tanımlanması ve seksüel davranışlarda rolü olduğunu desteklemiştir (bakınız Kısım 53.2).

## Tat alma tadın algılanmasıdır

İnsanda ve diğer omurgalılardaki tatma duyusu ya da **tadın algılanması, tat tomurcukları** adı verilen kemoreseptörlerden oluşmuş kümelere bağlıdır. Karasal omurgalıların tat tomurcukları, ağız boşluğuna sınırlanmıştır, fakat, bazı balıklar, derilerinde tat alma tomurcuklarına sahiptir; bunlar, balıkların çevrelerini hissetme yeteneklerini artırır. Bulanık sularda yaşayan bazı balıklar, çevrelerindeki su içerisinde çok az miktarlarda bulunan amino asitlere çok duyarlıdırlar ve görmeyi kullanmaksızın yiyecekleri bulabilirler. Bir yumurtlayan memeli olan ördek-gagalı memeli (ornitorenk) (bakınız Şekil 33.24), gagasının hassas derisi üzerindeki tat tomurcukları sayesinde benzer yeteneklere sahiptir.

İnsan dili, yaklaşık olarak 10.000 tane tat tomurcuğuna sahiptir. Tat tomurcukları, epitel içerisine gömülüdür ve çoğu, kabarcıklar (papillalar) üzerinde bulunur (**Şekil 46.5**). (Dilinize aynada bakınız –papillalar, dilin yüzeyinin kabarık görünmesine yol açar). Her papilla, çoğunlukla yan tarafla-




**46.5 Tat Tomurcukları Duyu Hücrelerinden Oluşmuş Kümelerdir** İnsan dili, yaklaşık 10.000 tane tat tomurcuğuna sahiptir, bunların çoğu papillalar üzerinde bulunur.

rında olmak üzere, çok sayıda tat tomurcuğuna sahiptir. Tat tomurcuğunun dış yüzeyinde, duyu reseptör hücrelerinin uçlarının dışarıya açıldıkları bir delik vardır. Mikrovilluslar (çok küçük kıl şeklinde çıkıntılar), bu hücrelerin yüzey alanını artırır; mikrovillusların uçları, dışarıya açılan delikte birbirlerine yaklaşırlar. Bu duyu hücreleri, aksiyon potansiyeli üretirler ve kaide kısımlarında nörotransmitter salarlar; kaide kısımlarında bu hücreler, sinyalleri merkezi sinir sistemine gönderen duyu nöronlarıyla sinaps yaparlar.

Dil, çok sayıda zor işler yapmaktadır; onun için epiteli, tat tomurcuklarının hücreleriyle birlikte dökülür ve hızlı bir şekilde değiştirilir. Bireysel tat tomurcuğu hücreleri, değiştirilmeden önce yaklaşık 10 gün yaşam sürer; fakat, onlar ile ilişkili olan duyu nöronları yaşamını sürdürür ve yeni tat tomurcukları oluştuğunda yeni sinapslar oluşturur.,

İnsanların tatlı, tuzlu, ekşi ve acı olmak üzere sadece dört çeşit tadı algılayabildiğini duymuşsunuzdur. Bununla birlikte tat tomurcukları, tatlı olan molekül çeşitleri ve acı olan molekül çeşitleri arasındaki ayırımı yapabilmektedir. Son zamanlarda, tatlı ve acı tatlara cevap veren reseptör proteinlerden sorumlu olan küçük gen aileleri keşfedilmiştir. Ayrıca, şimdi, *umami* adı verilen beşinci bir tat çeşidini onaylıyoruz; bu tuzlu, etli gibi tat, monosodyum glutamatında (MSG) aralarında yer aldığı amino asitlerin reseptörlerinden köken alır. Kimyasal maddelere duyarlılığın yüksek düzeyde karmaşıklığı, bizim, tat alma ve koklama reseptörlerinin birlikte aktive olmasından gelen yiyeceklerin gizli tatlarından zevk almamızı sağlamaktadır; bu, soğuk algılığına yakalandığınızda niçin tat alma hissinizin çoğunun kaybedildiğini açıklamaktadır.

Tat alma olayı, tat tomurcuğu duyu hücrelerinin mikrovilluslarının zarlarındaki reseptör proteinler ile başlar (bakınız Şekil 46.5). Bu proteinlerin özelliği ve onların duyu reseptör hücrelerini depolarize etme mekanizmaları, farklı temel tatlar için değişiklik göstermektedir. Tuzluluk reseptörleri, iyonotropiktir ve basit olarak, açık $Na^+$ kanallarından difüze olup duyu hücresini depolarize eden $Na^+$ iyonuna cevap verirler. Ekşi reseptörleri de muhtemelen iyonotropiktir. Bu reseptörlerin depolarizasyonu, $Na^+$ kanalları üzerine $H^+$ iyonlarının doğrudan etkisi nedeniyle meydana gelir. Bunların aksine, tatlı ve acı tatların alınmasında, koku alımında işlev görenlere benzeyen reseptör protein aileleri iş görür; bunlar metabotropiktir. Acı tadın algılanması, hayvanlarda muhtemelen, koruyucu bir mekanizma olarak ortaya çıkmıştır; ve hayvanlara kinin, kafein ve nikotin gibi toksik bitki bileşiklerini saptama ve onlardan kaçınma yeteneği vermiştir. Bitkiler, herbivor predatörleri defeden böyle birçok molekül geliştirmiş olduğundan, reseptörlerin çeşitlilik göstermesi zorunludur. Benzer şekilde, yiyecekteki bir dizi molekül, besleyici değere işaret edebilir; böylece reseptörlerin çeşitliliği değer taşımaktadır. Tatlı reseptörlerinin çeşitliliği, birçok farklı yapay tatlandırıcının icat edilmesinin niçin mümkün olabildiğini açıklamaya yardım eder.

Tat tomurcuklarının duyu hücreleri sayesinde tat iletim mekanizması ne olursa olsun, bu hücrelerin hepsi duyu nöronlarına nörotransmitter salarlar. Bu nöronlar, ondan sonra, bilgiyi merkezi sinir sistemine iletirler ve orada özgül tat duyuları yorumlanır.

## 46.2 ÖZET

**Tüm hayvanlar, kemoreseptörlerden gelen kimyasal uyarılar hakkında bilgi alırlar; kemoreseptörler oldukça çeşitli yapılara sahiptirler ve çok fazla çeşitlilik gösteren uyarı moleküllerine bağlanırlar. Kemoreseptörler, koku ve tadın algılanmasının ve feromonların alınmasının temelidir. Onlar, aynı zamanda, bir hayvanın iç ortamını bazı yönlerden izlerler.**

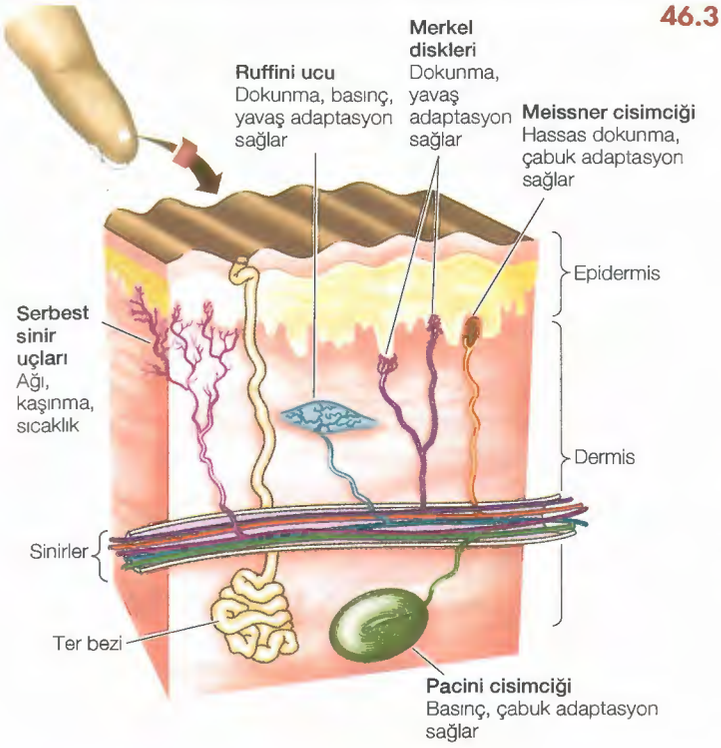
- Niçin biz bu kadar fazla çeşitlilik gösteren kokuları birbirinden ayırt edebiliyoruz? Niçin bazı kişiler ve bazı hayvanlar, diğerlerinden daha fazla sayıda ya da daha farklı kokuyu algılayabiliyor? **Bakınız ss. 968-969 ve Şekil 46.4**
- Yiyecek içerisindeki farklı maddelerin, tat tomurcuklarındaki aksiyon potansiyellerine nasıl dönüştürüldüklerini tanımlayınız. **Bakınız ss. 969-970 ve Şekil 46.5**

## 46.3 Duyu Sistemleri Mekanik Kuvvetleri Nasıl Saptar?

Şimdi, mekanik kuvvetlere cevap veren duyu hücrelerine, yani **mekanoreseptörlere,** dönelim. Mekanoreseptörün plazma zarının fiziksel olarak bozulması, iyon kanallarının açılmasına neden olur; iyon kanallarının açılması, hücrenin zar potansiyelini değiştirerek bir kademeli potansiyel yaratır; bu ise, nörotransmitterlerin salınmasına ya da aksiyon potansiyellerinin meydana getirilmesine yol açar. Aksiyon potansiyellerinin oranı, mekanoreseptöre karşı uyarının kuvvetini merkezi sinir sistemine anlatır. Mekanik etkilere karşı duyarlı olan hücrelerde ve mekanizmalarda, hatırı sayılır bir çeşitlilik evrimleşmiştir. Birçok duyu sistemi ile ilgili olarak onların işlevleri, derideki duyumları yorumlamadan kan basıcını algılamaya, işitmeye ve dengeyi korumaya kadar uzanır.

### Birçok farklı hücre dokunmaya ve basınca cevap verir

İnsan derisinde (ve diğer memelilerin derilerinde), çeşitli duyuları meydana getiren çeşitli mekanoreseptörler paketlenmiş durumdadır (**Şekil 46.6**). Hem kıllı ve hem de kılsız deri




**46.6 Deri Birçok Duyuyu Hisseder** Derinin çok küçük parçasının bile çeşitli duyu hücreleri içermesi derinin, sıcaklığı, basıncı, tekstürü, ağrıyı, dokunmayı ve kaşınmayı hissedebilen çoklu biçimli reseptör haline gelmesine yol açar.

kısımlarında bulunan en önemli dokunma reseptörleri, *Merkel diskleri*dir; bunlar, daha ziyade yavaş adapte olurlar ve deriye dokunan şeyler hakkında sürekli bilgi sağlarlar. Derinin öncelikli olarak kılsız kısımlarında bulunan *Meissner cisimcikleri*, çok hassastır fakat çabuk uyum sağlarlar; onun için, deriye temas eden nesnelerdeki *değişiklikler* hakkında bilgi sağlarlar. Parmaklarınızın arasındaki küçük bir cismin biçimini ve yapısını anlamak için yuvarlamanızın (onu tutmak yerine) nedeni, Meissner cisimciklerinin hızlı adaptasyonudur. Cismi yuvarladığınızda, cisim Meissner cisimciklerini uyarmaya devam eder.

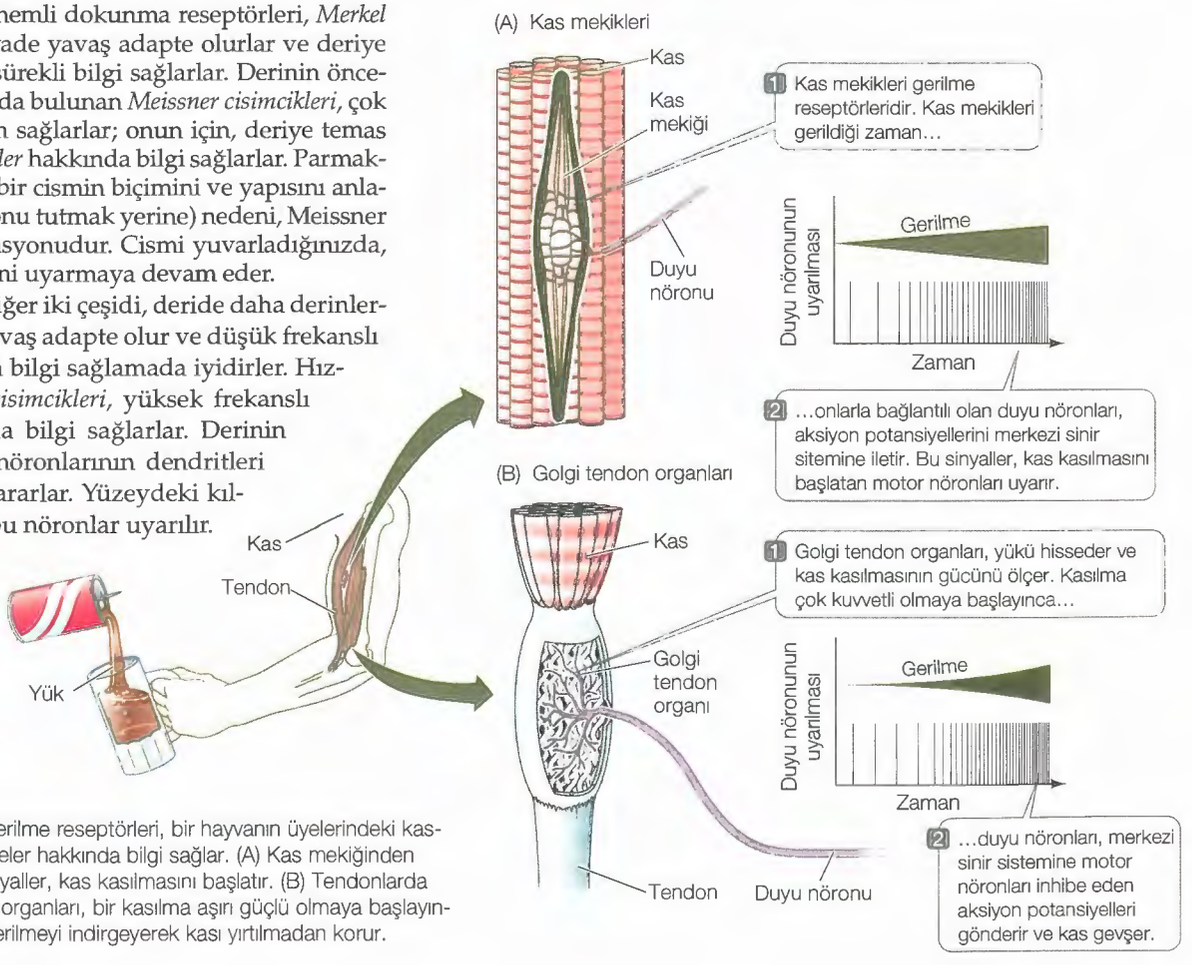
Mekanoreseptörlerin diğer iki çeşidi, deride daha derinlerde yer alır. *Ruffini uçları*, yavaş adapte olur ve düşük frekanslı titreşim uyarıları hakkında bilgi sağlamada iyidirler. Hızlı uyum sağlayan *Pacini cisimcikleri*, yüksek frekanslı titreşim uyarıları hakkında bilgi sağlarlar. Derinin daha derinlerinde, duyu nöronlarının dendritleri kıl foliküllerinin etrafını sararlar. Yüzeydeki kıllar hareket ettirildiğinde, bu nöronlar uyarılır.

*İki-nokta mekansal ayırım testi*, dokunmayla ilgili mekanoreseptör hücrelerinin vücut yüzeyindeki yoğunluğunun değişiklik gösterdiğini ortaya koymaktadır. Birisinin derisine aynı anda iki tane kürdan ile dokunarak, bu kişinin bir ya da iki kürdan tarafından meydana getirilen dokunma duyusunun bildirmesiyle bu iki uyarının birbirinden ayırt edilebilmesi için ne kadar uzakta olmaları gerektiğini belirleyebiliriz. Sırt kısmında, bu uyarıların iki ayrı uyarı olarak algılanması için uyarıların birbirinden nispeten uzakta olması gerekmektedir. Fakat aynı test kişinin dudağına ya da parmak uçlarına uygulandığı zaman, iki uyarı birbirine oldukça yakın olduğunda da ayrı olarak tanımlanabilmektedir. Bu, bu bölgelerdeki reseptör yoğunluğunun çok fazla olduğuna işaret etmektedir.

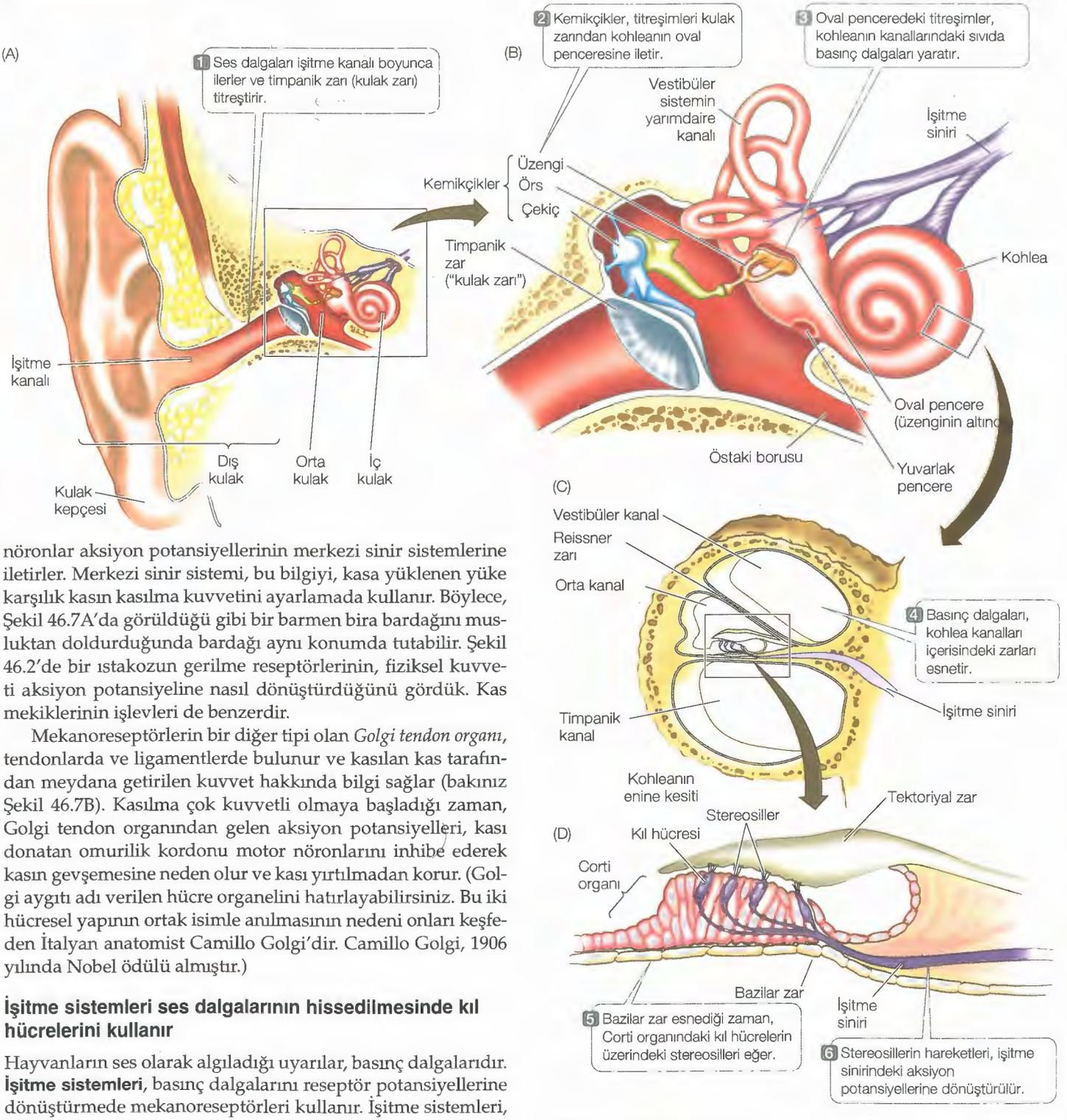
## Mekanoreseptörler kaslarda, tendonlarda ve ligamentlerde bulunur

Bir hayvan, üyelerinin konumu hakkında, kaslarındaki ve eklemlerindeki gerilimler hakkında mekanoreseptörlerden bilgi edinir. Bu mekanoreseptörler, sürekli olarak merkezi sinir sistemine bilgi sağlar ve bu bilgi, vücut duruşunun kontrolü ve hareketlerin koordinasyonu için gereklidir.

İskelet kasında bulunan mekanoreseptörlere *kas mekikleri* adı verilir. Bunlar **gerilme reseptörleri** olup kaslardaki bağ dokusu içerisine gömülmüş değişime uğramış kas hücreleridir ve duyu nöronları tarafından donatılmışlardır (**Şekil 46.7**). Kas her ne zaman gerilecek olursa kas mekikleri de gerilir ve




**46.7 Gerilme Reseptörleri** Gerilme reseptörleri, bir hayvanın üyelerindeki kaslar ve eklemler üzerindeki gerilmeler hakkında bilgi sağlar. (A) Kas mekiğinden merkezi sinir sistemine gelen sinyaller, kas kasılmasını başlatır. (B) Tendonlarda ve ligamentlerdeki Golgi tendon organları, bir kasılma aşırı güçlü olmaya başlayınca onu inhibe eder ve kastaki gerilmeyi indirgeyerek kası yırtılmadan korur.




**46.8 İnsan Kulağının Yapısı** (A) Kulak kepçesi, ses dalgalarını işitme kanalına yönlendirerek bu ses dalgalarının timpanik zara çarpmasını sağlar. Timpanik zar, bu basınç dalgalarını mekanik olarak ileterek orta kulaktaki kemikçikleri hareket ettirir. (B) Bu kemikçiklerin titreşimleri, oval pencere üzerinden kohleanın içerisindeki sıvıda basınç dalgalarına dönüşür. (C) Kohlea içerisi sıvı dolu odacıklara bölünmüştür; kemikçiklerden gelen basınç dalgaları, odacıklar arasındaki zarın esnemesine (eğilmesine) yol açar. (D) Bazilar zarın esnemesi, Corti organındaki kıl hücrelerinin stereosillerini bir tarafa eğer.

nöronlar aksiyon potansiyellerinin merkezi sinir sistemlerine iletirler. Merkezi sinir sistemi, bu bilgiyi, kasa yüklenen yüke karşılık kasın kasılma kuvvetini ayarlamada kullanır. Böylece, Şekil 46.7A'da görüldüğü gibi bir barmen bira bardağını musluktan doldurduğunda bardağı aynı konumda tutabilir. Şekil 46.2'de bir ıstakozun gerilme reseptörlerinin, fiziksel kuvveti aksiyon potansiyeline nasıl dönüştürdüğünü gördük. Kas mekiklerinin işlevleri de benzerdir.

Mekanoreseptörlerin bir diğer tipi olan *Golgi tendon organı*, tendonlarda ve ligamentlerde bulunur ve kasılan kas tarafından meydana getirilen kuvvet hakkında bilgi sağlar (bakınız Şekil 46.7B). Kasılma çok kuvvetli olmaya başladığı zaman, Golgi tendon organından gelen aksiyon potansiyelleri, kası donatan omurilik kordonu motor nöronlarını inhibe ederek kasın gevşemesine neden olur ve kası yırtılmadan korur. (Golgi aygıtı adı verilen hücre organelini hatırlayabilirsiniz. Bu iki hücresel yapının ortak isimle anılmasının nedeni onları keşfeden İtalyan anatomist Camillo Golgi'dir. Camillo Golgi, 1906 yılında Nobel ödülü almıştır.)

## İşitme sistemleri ses dalgalarının hissedilmesinde kıl hücrelerini kullanır

Hayvanların ses olarak algıladığı uyarılar, basınç dalgalarıdır. **İşitme sistemleri**, basınç dalgalarını reseptör potansiyellerine dönüştürmede mekanoreseptörleri kullanır. İşitme sistemleri, ses dalgalarını toplayan, onları duyu organına yönlendiren, onların mekanoreseptörler üzerindeki etkilerini artıran özel yapılara sahiptir.

İnsanın işitmesi, işitme sistemlerine iyi bir örnek oluşturur. İşitme organları, kulaklardır. Başımızın yan taraflarında yer alan iki belirgin yapı, *kulakkepçeleridir*. Kulağın kulakkepçesi, ses dalgalarını toplar ve onları *işitme kanalına* yönlendirir; işitme kanalı da onları asıl işitme aygıtının bulunduğu *orta kulağa* ve *iç kulağa* götürür (**Şekil 46.8A**). Eğer belirli bir sese odaklanan bir kedi ya da köpeğin kulaklarının yönelimindeki değişikliği izlemişseniz, kulakkepçesinin işitmedeki rolünü kavramışsınızdır.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 46.1 • İnsan Kulağının Yapısı

Kulak zarı ya da **timpanik zar**, işitme kanalının son kısmını kaplar. Timpanik zar, işitme kanalı boyunca gelen basınç dalgalarına cevap olarak titreşir. Timpanik zarın diğer tarafında, içerisi havayla dolu bir boşluk olan orta kulak uzanmaktadır.

**ORTA KULAK** Orta kulak, *östaki borusu* aracılığıyla ağzın gerisinde yer alan gırtlağa açılır. Östaki borusu da havayla dolu olduğundan orta kulak ve dış ortam arasındaki basınç, dengelenir. Soğuk algınlığına yakalandığınızda ya da alerji olduğunuzda, bu boru mukusla ya da dokunun şişmesiyle tıkanabilir; onun için "kulaklarınızı temizlemede" ya da orta kulak ile dış kulak arasındaki hava basıncını dengelemede güçlükle karşılaşırsınız. Benzer durumlarla, uçak yolculuğu sırasında uçak yükselirken ve alçalırken ya da tüplü su altı dalışlarında karşılaşırsınız.

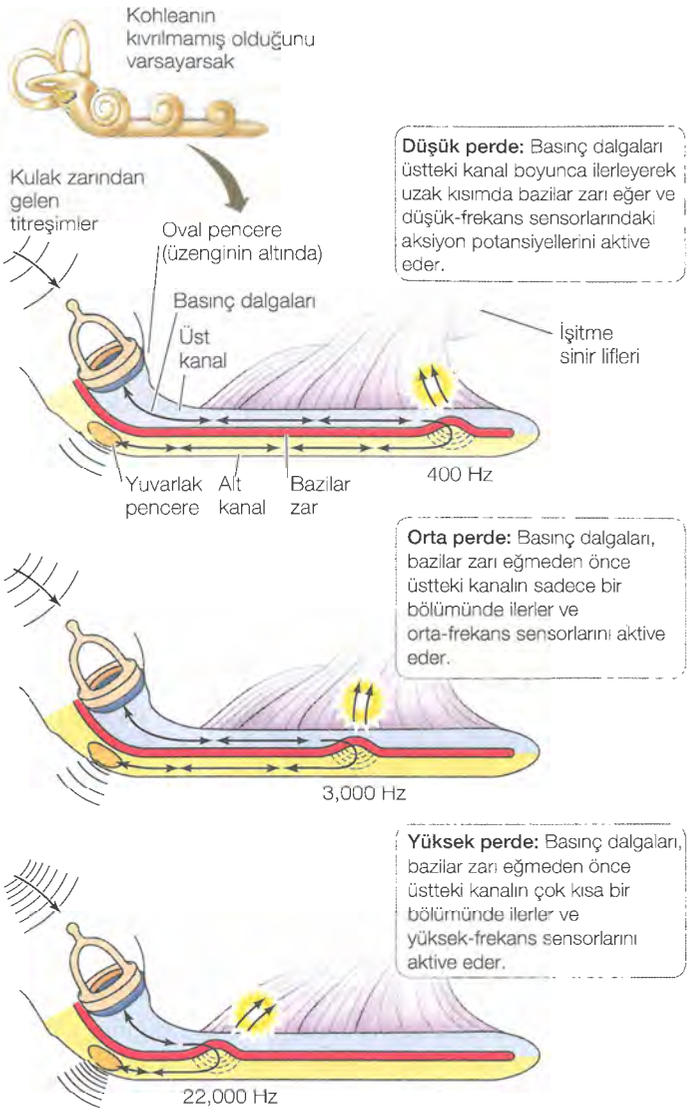
Orta kulak, **ossikül** adı verilen üç tane küçük kemik içerir; bu kemikçikler bireysel olarak *malleus* (Latince, "çekiç"), *incus* ("örs") ve *stapes* ("üzengi") olarak isimlendirilir (Şekil 46.8B). Orta kulak kemikçikleri, timpanik zarın titreşimlerini başka bir elastik zar olan **oval pencereye** iletir. Orta kulak kemikçikleri bir kaldıraç gibi hareket ederler – bir çiviyi dışarıya çeken çekiç gibi- ve timpanik zarın büyük hareketini, oval pencerenin daha küçük fakat daha kuvvetli hareketine çevirirler. Aynı zamanda, oval pencere timpanik zardan çok daha küçük olduğundan, üzenginin oval pencereye ilettiği basınç, timpanik zar üzerine ses dalgalarının yaptığı basınçtan 20 kat daha büyüktür. Oval pencerenin gerisinde, içerisi sıvı dolu olan iç kulak uzanır. Oval pencerenin hareketleri, hapsedilmiş olan sıvıya basınç değişiklikleri uygular. Bu basınç dalgaları, aksiyon potansiyellerine dönüştürülür. Bunun nasıl olduğunu görmek için iç kulağa daha yakından bakalım.

**İÇ KULAK** İç kulak, iki kanal setinden oluşmuş bir kemik yapıdır. Birisi, **vestibüler sistem** adı verilen denge organıdır; diğeri ise **kohlea** adı verilen işitme organıdır. Kohlea (Latince ve Yunanca da, "salyangoz" ya da "spiral kabuk" demek), bir uzun, konik, sarmal kanaldır. Kohleanın enine kesiti, kohleanın **Reissner zarı** ve **bazilar zar** adı verilen iki zarla birbirinden ayrılmış üç tane paralel kanaldan meydana gelmiş olduğunu göstermektedir (Şekil 46.8C). Bazilar zar üzerine oturan **Corti organı**, basınç dalgalarını aksiyon potansiyellerine dönüştürür. Corti organı, *stereosillere* sahip olan *kıl hücrelerini* içerir. Kıl hücrelerinin uçları, *tektoriyal zar* adı verilen asılı durumdaki jelimsi bir raf içerisine gömülüdür (Şekil 46.8D).

Stereosiller, hücre plazma zarının parmak şeklinde uzantıları olup enine bağlanmış aktin filamentler sayesinde sertleştirilmişlerdir. Stereosiller hareketli değildir; fakat onların uçları, daha katı olan tektoriyal zara bağlı olduğundan bazilar zar esnediğinde stereosiller bükülür. Kıl hücrelerinin buna cevabı, kademeli zar potansiyelidir. Kıl hücreleri, aksiyon potansiyelleri çıkartmaz; fakat onların zar potansiyellerindeki değişiklikler, kıl hücrelerinin duyu nöronlarının üstüne nörotransmitter salma hızını değiştirir; duyu nöronlarının aksonları, işitme sinirini meydana getirir ve aksiyon potansiyellerini beyne iletir.

Bazilar zarın esnemesine ne neden olur ve bu mekanizma, farklı frekanstaki sesleri birbirinden nasıl ayırt edebilir? Şekil 46.9'da kohlea, yapısı ve işlevinin anlaşılması daha kolay olsun diye kıvrılmamış olarak gösterilmiştir. Bazilar zar tarafından birbirinden ayrılmış olan üstteki ve alttaki kanallar, kohleanın distal ucunda (oval pencereden en uzakta olan uç) birleşmiş ve kendi üzerinde geri dönen bir sürekli kanal oluşmuştur. Nasıl ki oval pencere, kohleanın üstteki kanalının başlangıcında esnek bir zardır, **yuvarlak pencere** de alttaki kanalın sonundaki esnek zardır.

Hava, oldukça fazla sıkıştırılabilir; fakat sıvılar sıkıştırılamaz. Onun için, bir basınç dalgası, havayı çok değiştirmeksizin havada ilerleyebilir; halbuki sıvı içerisindeki basınç dalgası o sıvının yer değiştirmesine yol açar. Üzengi oval pencereyi




**46.9 İç kulaktaki Basınç Dalgalarının Hissedilmesi** Farklı frekanslardaki basınç dalgaları, bazilar zarı farklı bölgelerinde esnetir (eğer). Ses frekansı hakkındaki bilgi, aktive edilen kıl hücreleri tarafından özgülleştirilir. Anlaşılması kolay olsun diye, bu resimde kohlea kıvrılmamış olarak gösterilmiştir ve orta kulak kaldırılmıştır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 46.1 • İnsan Kulağında Ses İletimi

ittiği zaman, kohleanın üst kanalı içerisindeki sıvı, yer değiştirir. Eğer oval pencerenin bu hareketi yavaşça olursa, kohleanın sıvı basıncı dalgası, üstteki kanal boyunca ilerler, kıvrımın etrafında döner ve alt kanal boyunca geriye doğru ilerler. Alttaki kanalın sonunda, bu basınç yuvarlak pencerenin dışarıya doğru bel vermesiyle yok edilir.

**BAZİLAR ZAR VE SES PERDESİ** Eğer oval pencere, hızlıca içeri dışarı titreşecek olursa sıvı basıncı dalgaları, bazilar zarda ilerleyen dalgalar ya da *bükülmeler* meydana getirir. Bazilar zar, tekdüze değildir; kaide kısmında daha kalın ve daha katıdır; apikal ucunda ise daha geniş ve daha incedir. Kohlea sıvısındaki basınç dalgaları, farklı frekanslara sahiptir ve ilerleyen dalgaların farklı tarzlarını oluştururlar. Yüksek frekanslı dalgalar, bazilar zarın bazal ucunda maksimum bükülmeye yol açar; oysa, düşük frekanslı basınç dalgaları, bazilar zarın apikal ucunda maksimum bükülmeye neden olur. Böylece farklı ses perdeleri, bazilar zarın farklı kısımlarını bükmektedir ve kıl hücrelerinin farklı takımlarını aktive eder. Corti organı boyunca farklı konumlarda yer alan mekanoreseptörler tarafından uyarılan aksiyon potansiyelleri, işitme siniriyle *işitme korteksinin* farklı bölgelerine gider.

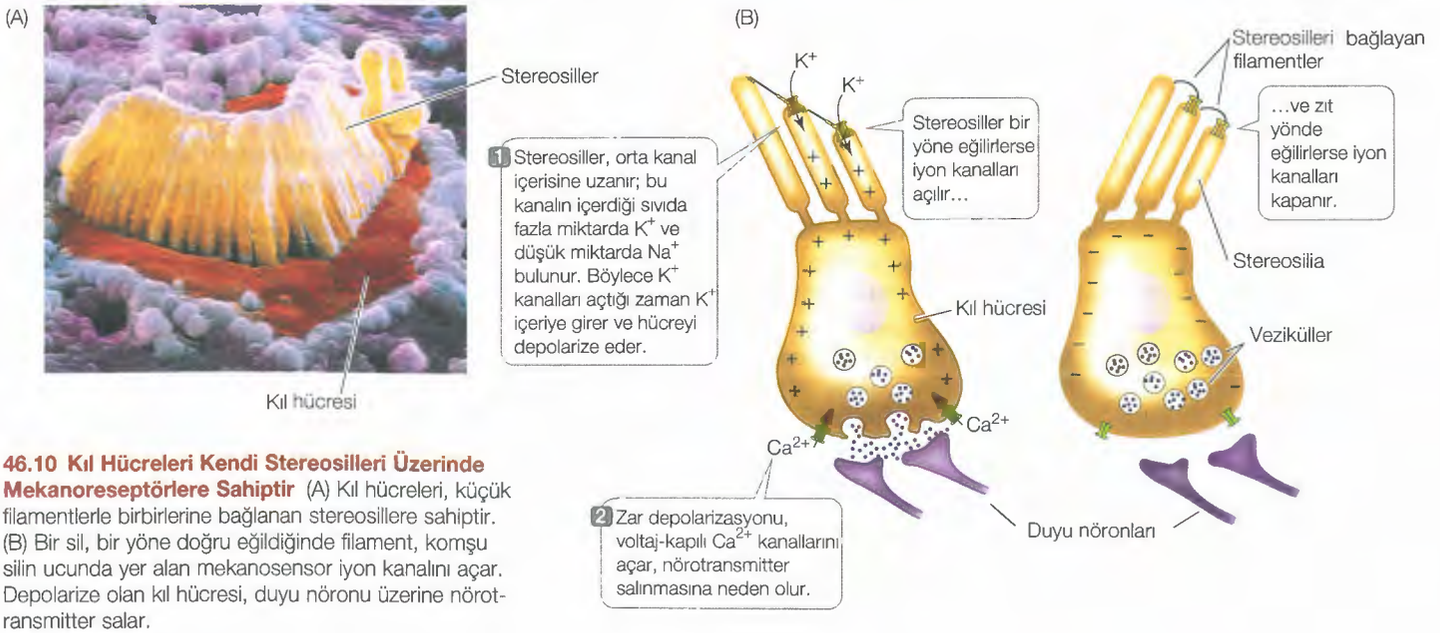
**İŞİTME KAYBI** İşitme kaybının ya da sağırlığın iki genel tipi vardır. *İletim sağırlığı*, timpanik zarın ve/ya da orta kulak kemikçiklerinin işlev kaybı nedeniyle meydana gelir. Orta kulağın tekrarlanan enfeksiyonları, timpanik zarın zedelenmesine ve orta kulak kemikler arasındaki bağlantıların sertleşmesine yol açabilir. Sonuç, ses dalgalarının timpanik zardan oval pencereye iletiminde azalmanın olmasıdır. Yaş artışıyla birlikte orta kulak kemikçiklerinin sertleşmesi, yüksek frekanslı sesleri işitme yeteneğinin gittikçe azalmasına yol açmaktadır.

*Sinir sağırlığı*, iç kulakta ya da işitme yolunda meydana gelen bozukluklardan kaynaklanır. Sinir sağırlığının yaygın nedeni, jet motorları, havalı matkaplar ya da yüksek şiddetli müzik gibi yüksek seslere maruz kalan Corti organının kıl hücrelerinin zarar görmesidir. Sürekli olarak 85 desibelin üzerindeki seslere maruz kalmak, işitmeye zarar verebilir; bu hasar, birikir ve geri dönüşümsüzdür. Hatta kulaklık kullanmak, işitme kaybı için sizi riske sokabilir; çünkü kulaklıklar, timpanik zara yakın olarak yüksek basınçlı ses dalgaları meydana getirir. Kişisel stereo kulaklıklar, 120 desibele ulaşan sesler verebilir; ve insanlar, yaygın olarak, onları 100 desibelde kullanırlar (bir rock konserinde olana eşdeğer).

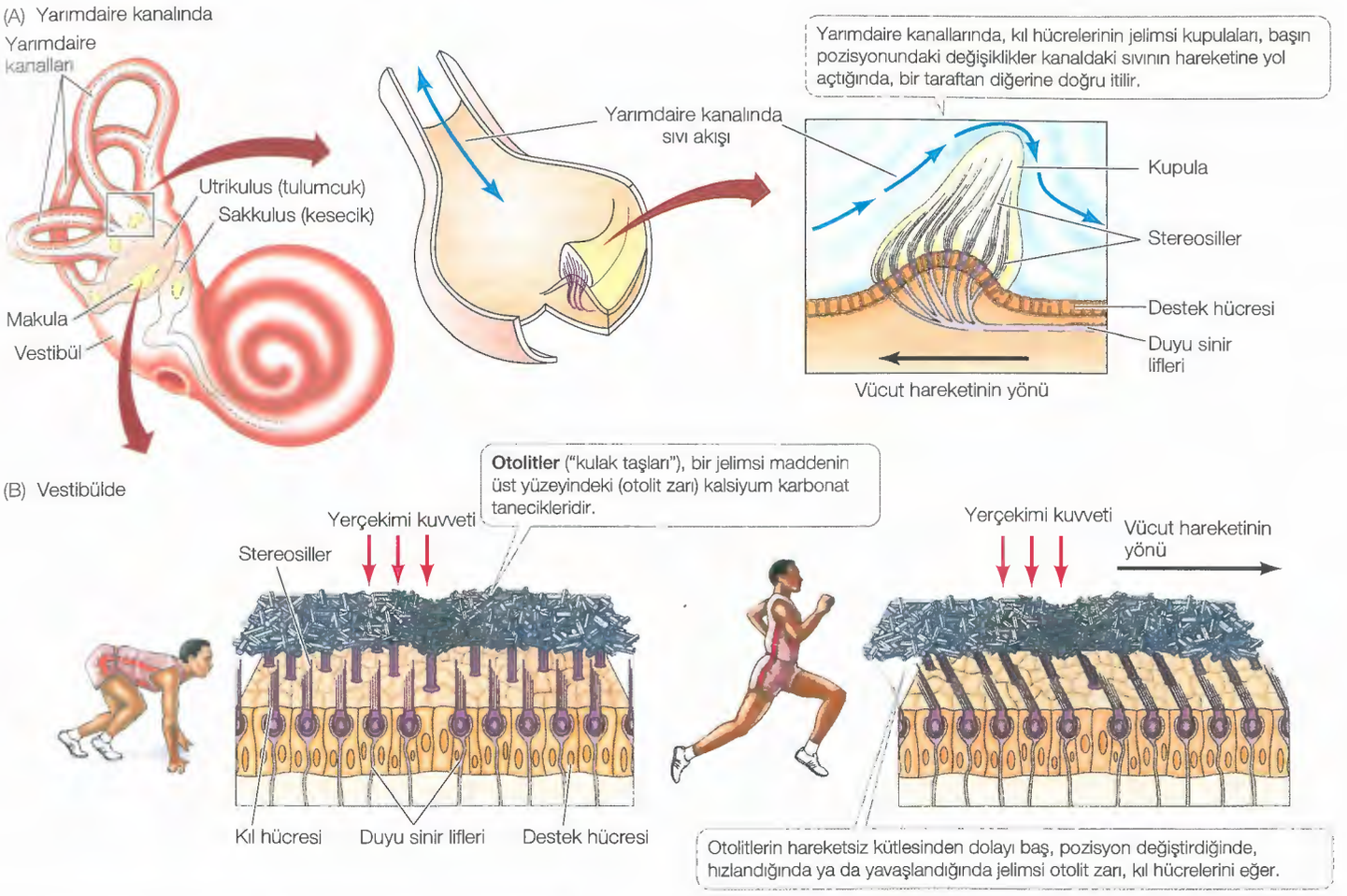
### Kıl hücreleri bükülmeye karşı duyarlıdır

**Kıl hücreleri**, hem işitme ve hem de denge organlarında mekanoreseptörlerdir. Stereosiller, her bir kıl hücresinin yüzeyinden bir kilise orgunun boru takımı gibi dışarıya doğru uzanır (**Şekil 46.10A**). Stereosillerin eğilmesi, kıl hücrelerinin plazma zarındaki iyon kanallarını değiştirir. Bir yöne doğru eğilme, plazma zarının depolarize olmasına yol açarken diğer yöne doğru eğilme, zarın hiperpolarize olmasına neden olur (**Şekil 46.10B**). Kıl hücresi plazma zarındaki kademeli potansiyeller, onun bağlantılı olduğu duyu nöronu üstüne onun nörotransmitter salmasına kontrol eder; ve duyu nöronu, aksiyon potansiyellerini merkezi sinir sistemine gönderir.

Stereosillerin eğilmesi, iyon kanallarını nasıl açar? Açılan iyon kanalları, stereosillerin uçlarındadır. Bu, stereosillerin etrafındaki alanların mikroelektrotlar ile incelenmesiyle keşfedildi; ve stereosiller eğildiğinde onların uçlarının yakınında lokal akımların meydana geldiği anlaşıldı. Ondan sonra, dikkatli elektron mikroskobu çalışması, her bir stereosilin ucuna bağlanmış olan küçük filamentlerin daha uzun olan komşularıyla yan yana yer aldığını ortaya koymuştur. Bu filamentlerin, stereosil plazma zarındaki iyon kanallarına ince moleküler ekler olduğu, ve bu filamentlerin kanalları açan yaylar gibi davrandığı şeklinde varsayımda bulunulmuştur. Eğer daha uzun olan komşu stereosil, diğerlerinden uzaklaşacak şekilde eğilirse, yay sıkıştırılır ve iyon kanalı açılır. Eğer daha uzun olan komşu stereosil, daha kısa olan komşu stereosillere doğru eğilirse, yay gevşer ve kanal kapanır (bakınız Şekil 46.10B).




**46.10 Kıl Hücreleri Kendi Stereosilleri Üzerinde Mekanoreseptörlere Sahiptir** (A) Kıl hücreleri, küçük filamentlerle birbirlerine bağlanan stereosillere sahiptir. (B) Bir sil, bir yöne doğru eğildiğinde filament, komşu silin ucunda yer alan mekanosensor iyon kanalını açar. Depolarize olan kıl hücresi, duyu nöronu üzerine nörotransmitter salar.




**46.11 Denge Organları** Vestibüler sistem, kemik odacıklar ve içerisi sıvı dolu kanallardan oluşur. (A) Her yarımdaire kanalı, stereosiller içeren bir kupulaya sahiptir. Kupulaya karşı sıvı hareket ettiği zaman, stereosiller eğilir. (B) Sakkulus ve utrikulus içerisinde, stereosiller otolitler üzerindeki yerçekimi kuvveti tarafından eğilirler.

### Kıl hücreleri yerçekimi ve momentum kuvvetlerini fark eder

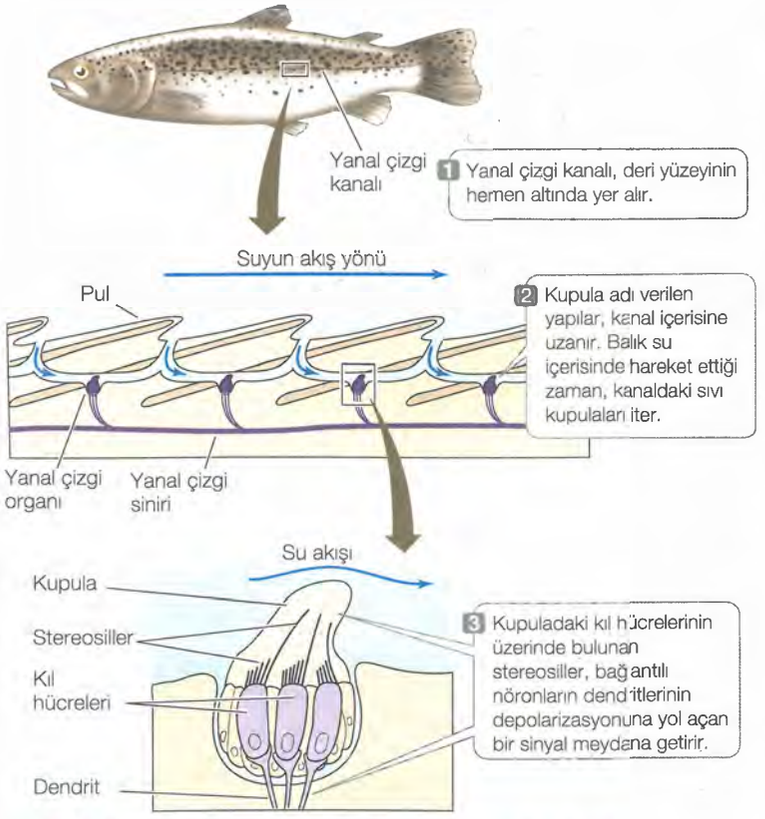
Memelilerin iç kulağındaki vestibüler sistem, kemik olan üç tane **yarım daire kanalından**, *sacculus* ve *utriculus* adı verilen iki kemik odacıktan oluşmuştur. Vestibüler sistemdeki kıl hücreleri başın pozisyonunu ve hareketini saptar – bu bilgi, dengenin korunması için gereklidir. Vestibüler sistemden gelen bilgi, aynı zamanda, göz hareketlerinin kontrolü için de çok önemlidir. Bazı şeylere baktığınızda, vestibulo-okular refleksiniz nedeniyle nesne üzerinde odaklanmanızı devam ettirirken başınızı hareket ettirebilirsiniz.

Tüm vestibüler sistem, endolenf adı verilen bir sıvı ile doludur. Yarımdaire kanallarındaki endolenf, başınızın pozisyonunu değiştirince hareket eder. Üç yarımdaire kanalı farklı yönelimlere sahip olduğundan dolayı, hareketin yönüne farklı şekilde cevap verirler. Her bir kanalın kaidesindeki çıkıntı, *cupula* (çoğulu *cupulae*) adı verilen jelimsi şişkinliktir; kupula, kıl hücrelerinin stereosillerinin oluşturduğu kümeyi içine alır. Hareket eden endolenf kupulaları ittiğinde, stereosilleri eğer ve onların kıl hücrelerinin plazma zarlarında kademeli potansiyele yol açarlar (**Şekil 46.11A**). Sakkulus ve utrikulustaki stereosiller, farklı şekilde eğilir. Bu stereosiller, *otolitler* (Latince "kulak taşları") içinde gömülüdür; otolitler, kalsiyum karbonat kristallerini içeren jelimsi yapılardır. Baş, pozisyonunu değiştirdiğinde, hızlanma ya da yavaşlanma olduğu zaman yerçekimi kuvveti otolitleri etkiler ve stereosilleri eğer (**Şekil 46.11B**).

Kohleada olduğu gibi, vestibüler sistemin kıl hücreleri aksiyon potansiyeli çıkarmaz; fakat, duyu nöronlarının bağlı olduğu sinapslara nörotransmitter salarlar. Duyu nöronları da aksiyon potansiyeli meydana getirir.

### Kıl hücreleri evrimsel olarak korunur

Kıl hücrelerinin hareketi ayarlamak üzere evrimsel olarak erken kullanımı, balıkların **yanal çizgi** duyu sisteminde görülebilir. Yanal çizgi, balığın her iki tarafında deri yüzeyinin hemen altında uzanan bir kanaldır (**Şekil 46.12**). Kıl hücreleri, kanalı astarlar ve onların stereosilleri kupulalar tarafından korunur; kupulalar, balık suda hareket ettiğinde yanal çizgi kanalından akan suyun içerisine doğru uzanmış durumdadırlar. Balığın öne doğru hareketi, kupulalar üzerine basınç uygulayarak, stereosillerin, bu kıl hücrelerini depolarize edecek yönde eğilmesine neden olur. Su sıkıştırılamaz olduğundan, balığın etrafındaki suda bir çalkantının olması, yanal çizgi stereosilleri tarafından alınabilen basınç dalgalarına çevrilir.




**46.12 Yanal Çizgi İşitme Sistemi Mekanosensorları İçerir** Bir balığın yanal çizgisindeki kıl hücreleri, hayvanın etrafındaki su hareketlerini saptar ve balığa, kendi hareketleri ve yakınındaki cisimlerin hareketleri hakkında bilgi verir.

Böylece, yanal çizgi sistemi, balığın hareketi hakkında, avlar ya da avcılar gibi hareket eden cisimler hakkında bilgi sağlar.

## 46.3 ÖZET

**Mekanoreseptörlerden gelen duyumlar arasında, dokunma, gıdıklama, basınç, eklem pozisyonu, kaslara binen yük, işitme ve denge yer alır.**

- Derideki farklı mekanoreseptörleri ve onların özelliklerini tanımlayınız. **Bakınız ss. 970-971 ve Şekil 46.6**
- Farklı frekanslarda olan sesler, ses alımıyla ilgili farklı nöronlarda aksiyon potansiyeli oluşumuna nasıl yol açıyorlar? **Bakınız ss. 972-973 ve Şekiller 46.8 ve 46.9**
- Kıl hücreleri, kuvveti aksiyon potansiyeline nasıl dönüştürür? **Bakınız s. 974 ve Şekil 46.10**

Kimyasal maddelerin algılanması, bize, metabotropik duyu reseptörlerinin iyi örneklerini verir, mekanoreseptörler ise iyonotropik duyu reseptörlerinin iyi örnekleridir. Şimdi, metabotropik duyu reseptörlerinin başka bir örneğine –bu örnekte uyaran faktör, ışıktır- göz atalım. Işık enerjisinin, aksiyon potansiyellerine nasıl dönüştürüldüğünü göreceğiz.

# 46.4 Duyu Sistemleri Işığı Nasıl Saptar?

Işığa karşı duyarlılık –**fotosensitivite**- en basit hayvanlara, güneşe ve gökyüzüne yönelme yeteneği verir; daha gelişmiş hayvanlara ise onların çevrelerindeki nesneler hakkında hızlı ve son derece ayrıntılı bilgi verir. Basit ve gelişmiş hayvanların her ikisinin de ışığı algılayabilmesi ve cevap vermesi sürpriz değildir. Asıl dikkat çeken şey, evrim ışığa duyarlılık için, tüm hayvan türlerinde aynı temeli -yani **rhodopsin** adı verilen pigment ailesini- korumuştur.

Bu kısımda, ışık enerjisiyle uyarıldığında rhodopsin moleküllerinin nasıl cevap verdiğini ve o cevabın sinirsel sinyallere nasıl dönüştürüldüğünü göreceğiz. Biz, aynı zamanda, ışık enerjisini toplayıp **fotoreseptör hücreleri** üzerine odaklayan organlar olan gözlerin yapısını da gözden geçireceğiz. Fotoreseptör hücreleri, ışık enerjisini aksiyon potansiyellerine dönüştüren metabotropik duyu reseptörleridir; bu impulsların yolları beyne gider.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 46.2 • Işığa Karşı Duyarlılık

### Rhodopsin ışığa karşı duyarlılıktan sorumludur

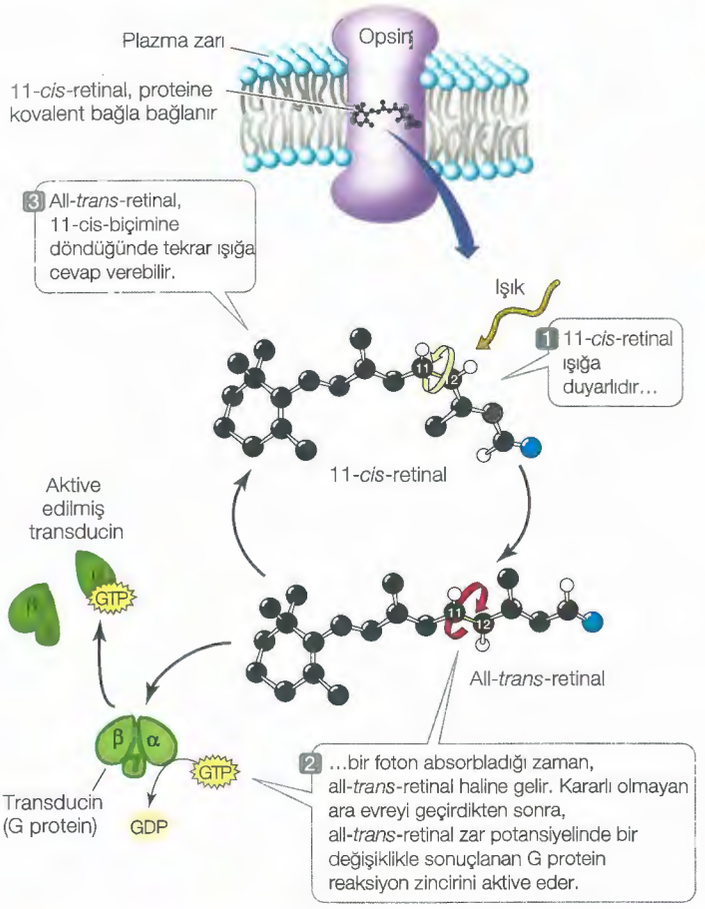
Işığa karşı duyarlılık rhodopsinin ışık fotonlarını absorblama ve biçiminde bir değişiklik meydana getireme yeteneğine bağlıdır. Bir rhodopsin molekülü, **opsin** (ışığa karşı tek başına duyarlı değildir) adı verilen bir protein ve onunla birlikte yer alan protein olmayıp ışığı absorblayan **11-*cis*-retinal** denen molekülden oluşmuştur. 11-*cis*-retinal, opsinin merkezinde yer alır ve ona kovalent bağla bağlanmıştır. Tüm rhodopsin molekülü, bir fotoreseptör hücrenin plazma zarı içerisine oturur.

11-*cis*-retinal, ışık enerjisinin bir fotonunu absorbladığı zaman, onu retinalın farklı bir izomerine, yani all-*trans*-retinale, değiştirir. Bu değişiklik, retinal ve opsin arasındaki bağlar üzerine yük bindirir ve opsinin biçiminde değişikliğe yol açar. Bu değişiklik, ışığın saptanmasına ilişkin sinyal verir. Omurgalı hayvanların gözlerinde, retinal ve opsin sonunda birbirinden ayrılır –*ağartma* adı verilen bu süreç, molekülün ışığa duyarlılığının kaybedilmesine yol açar. Ondan sonra, all-*trans*-retinali 11-*cis* izomerine geri döndürmek için bir seri enzimatik reaksiyon gereklidir; 11-*cis* izomer, ışığa duyarlı pigment olan rhodopsini yeniden oluşturmak için daha sonra opsin ile birleşir (Şekil 46.13).

Rhodopsinin yapısal değişikliği, ışığı hücresel bir cevaba nasıl dönüştürür? Retinal, 11-*cis* formundan all-*trans* formuna dönüştürüldükten sonra, onun opsin ile etkileşimi, kararsız birkaç ara evre şeklinde geçer. Bu evrelerden bir tanesi, bir G protein sinyal mekanizmasının yer aldığı reaksiyon dizisini tetikler; bu sinyal mekanizmasının zar potansiyelinde meydana getirdiği değişiklik, fotoreseptör hücrenin ışığa karşı cevabıdır.

### Çubuk hücreler ışığa cevap verir

Rhodopsinin, bir fotoreseptör hücrenin zar potansiyelini nasıl değiştirdiğini ve ışık tarafından uyarıldığında o fotoreseptör hücrenin nasıl sinyal verdiği konusunda daha iyi fikir sahibi olmak için, omurgalıların çubuk hücresi adı verilen bir tip fotoreseptör hücresine bakalım. Biçimi nedeniyle çubuk hücresi




**46.13 Işık Rhodopsinin Biçimini Değiştirir** Işık absorblayan molekül olan 11-cis-retinal, bir protein olan opsine bağlanarak rhodopsin adı verilen pigmenti oluşturur; rhodopsin ışığa duyarlılığın moleküler ajanıdır.

diye isimlendirilen bu hücre, aksiyon potansiyeli üretmeyen, değişikliğe uğramış nörondur. Çubuk hücreleri, kaide kısımlarından nörotansmitter salarlar; bu hücreler kaide kısımlarında, görme ile ilgili yolda yer alan bitişik nöronlar ile sinaps oluştururlar (**Şekil 46.14**). Her çubuk hücresi, bir dış segmente, bir iç segmente ve bir sinaptik uca sahiptir. Dış segment çok özelleşmiştir ve içerisinde yoğun bir şekilde rhodopsinin paketlendiği üst üste yığılmış plazma zarı diskleri içerir. Bu disklerin işlevi, çubuk hücrelerinden geçen ışık fotonlarını yakalamaktır. İç segment, hücre çekirdeğini, mitokondrileri ve diğer organelleri içerir. Sinaptik uç, çubuk hücrenin diğer nöronlar ile iletişim kurduğu yerdir.

Çubuk hücresinin ışığa nasıl cevap verdiğini görmek için, tek bir çubuk hücresi içerisine elektrot yerleştirip karanlıkta ve ışıkta onun zar potansiyelini ölçebiliriz. Duyu reseptörlerinin diğer tipleri hakkında şimdiye kadar öğrenmiş olduklarımızdan, çubuk hücresinin ışıkla uyarılmasının, çubuk hücresinin zar potansiyelini daha az negatif yapacağını bekleyebiliriz. Fakat, bunun tersi doğrudur –daha da negatif hale gelir.

Bir çubuk hücresi karanlıkta tutulduğu zaman, dinlenme potansiyeli diğer nöronlarınkiyle karşılaştırıldığında nispeten depolarizedir. Gerçekte, çubuk hücresinin plazma zarı, hemen hemen, $Na^+$ iyonunu olduğu kadar $K^+$ iyonuna da geçirgendir. Karanlıkta, $Na^+$ iyonu sürekli olarak hücrenin dış segmenti içerisine girer – karanlık akımı. Karanlığa uyum sağlamış çubuk hücresi üzerine ışık düştüğü zaman, onun zar potansi-

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

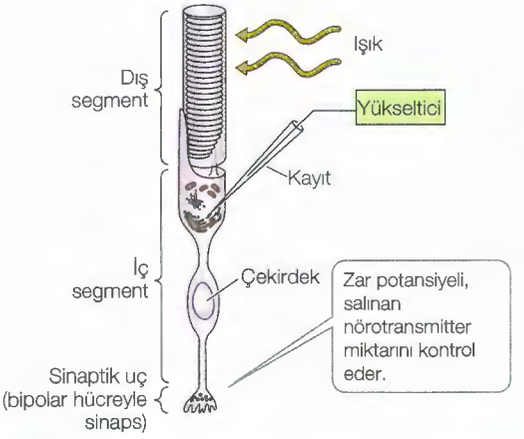
### 46.14 Çubuk Hücresi Işığa Cevap Verir

Bir çubuk hücresinin plazma zarı, ışık flaşına karşı cevap olarak hiperpolarize olur – daha negatif hale gelir. Çubuk hücreleri aksiyon potansiyellerini çıkarmazlar; fakat ışık enerjisinin absorpsiyonuna yanıtta, nöron, zar potansiyelinde bir değişiklik yaşar.

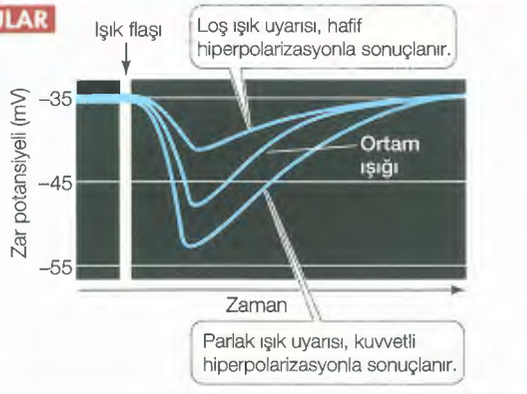
**HİPOTEZ** **Bir çubuk hücresi fotonları (ışık enerjisi) absorbladığı zaman, onun zar potansiyeli, ışık uyarısının şiddetiyle orantılı olarak değişir.**

**YÖNTEM**

1. Bir çubuk hücresinin iç segmentinden zar potansiyelini kaydet.
2. Çubuk hücresini değişik şiddetteki ışık flaşıyla uyar ve sonuçları kaydet.




**BULGULAR**




**SONUÇ** **Çubuk hücrelerin zar potansiyeli, karanlıkta depolarize; ışığa cevap olarak ise hiperpolarizedir (daha negatif hale gelmiştir).**

**EK ARAŞTIRMA:** Çubuk hücrelerinin ışığa cevabı üzerinde arka plan aydınlatmasının etkisini nasıl araştırırsınız?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

yeli daha negatif hale gelir –hiperpolarize olur (bakınız Şekil 46.14). Nörotransmitter salınım hızı, zar potansiyeli değişince değişir. Çubuk hücresi hiperpolarize olduğu zaman, onun nörotransmitter salması azalır.

Rhodopsin tarafından ışığın absorpsiyonu, çubuk hücreyi nasıl hiperpolarize eder? Rhodopsin, ışık tarafından uyarıldığı zaman, olaylar zincirini başlatır. Karanlığa uyum sağlamış çubuk hücresi, $Na^+$ kanallarını açarak bir depolarize karanlık akımına izin vermiştir (**Şekil 46.15A**). Işık, fotonların absorpsiyonuyla rhodopsini uyarır; rhodopsin, *transducin* adı verilen G proteini aktive eder. Aktive edilmiş olan transducin ise fosfodiesterazı (PDE) aktif duruma getirir (**Şekil 46.15B**). Aktif hale gelmiş olan fosfodiesteraz, siklik GMP'yi (cGMP) GMP'ye dönüştürür; GMP, $Na^+$ kanallarının kapanmasına yol açar. $Na^+$, dışarı pompalanır ve hücre hiperpolarize olur (**Şekil 46.15C**).

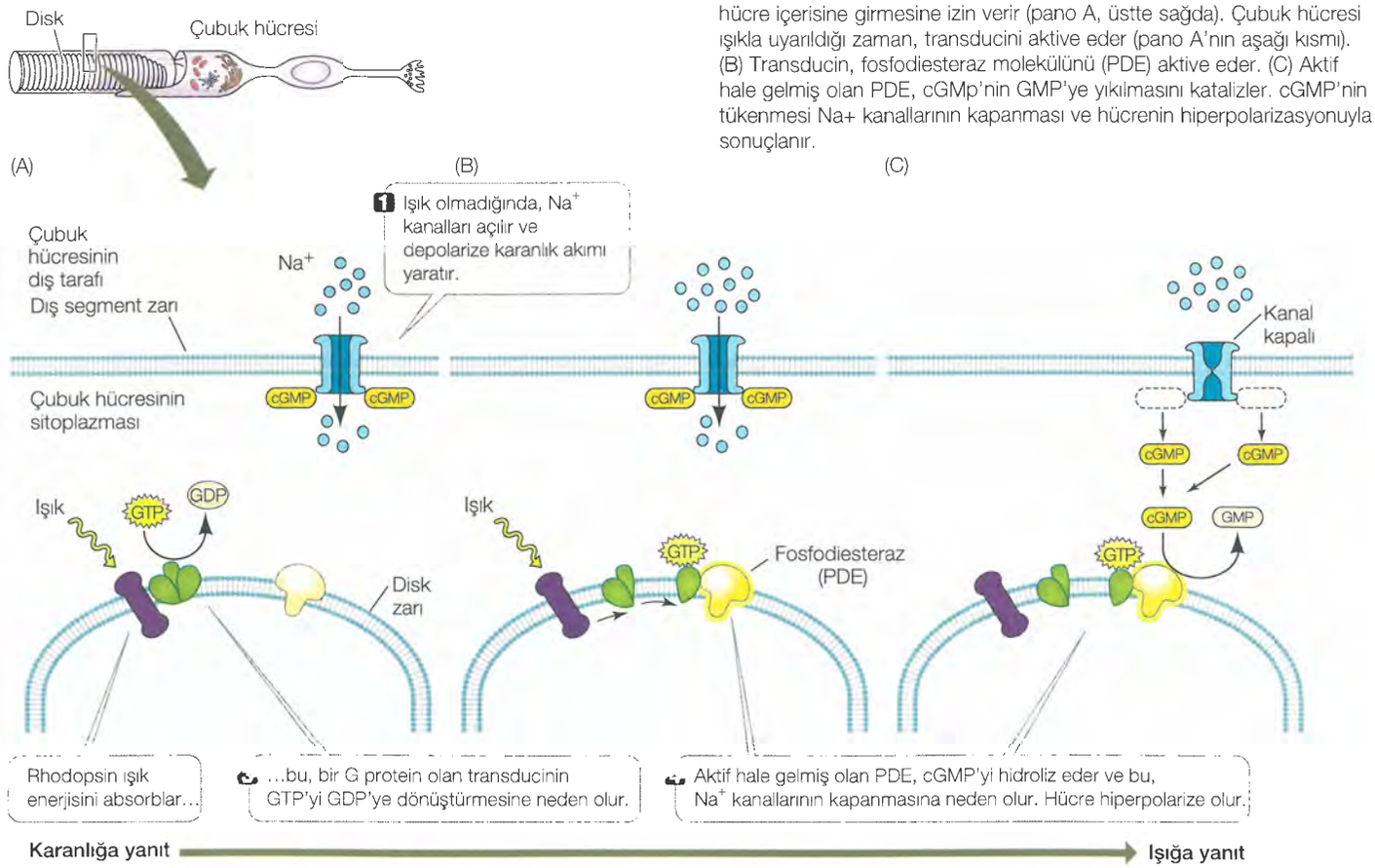
Bu mekanizma, iş yapmanın dolambaçlı bir yolu gibi görülebilir, fakat onun avantajı, onun muazzam büyütme yeteneğidir. Fotonla uyarılmış her rhodopsin molekülü, birkaç yüz tane transducin molekülünü aktifleştirebilir; böylece çok fazla sayıda fosfodiesteraz molekülü aktifleşir. Fosfodiesterazın katalitik kapasitesi, büyüktür: bir molekül, saniyede birkaç yüz cGMP molekülünü hidrolize uğratabilir. Son söz, tek bir ışık fotonunun çok fazla sayıda $Na^+$ kanalının kapanmasına neden olabileceğidir.

## Omurgasızlar çeşitli görme sistemlerine sahiptir

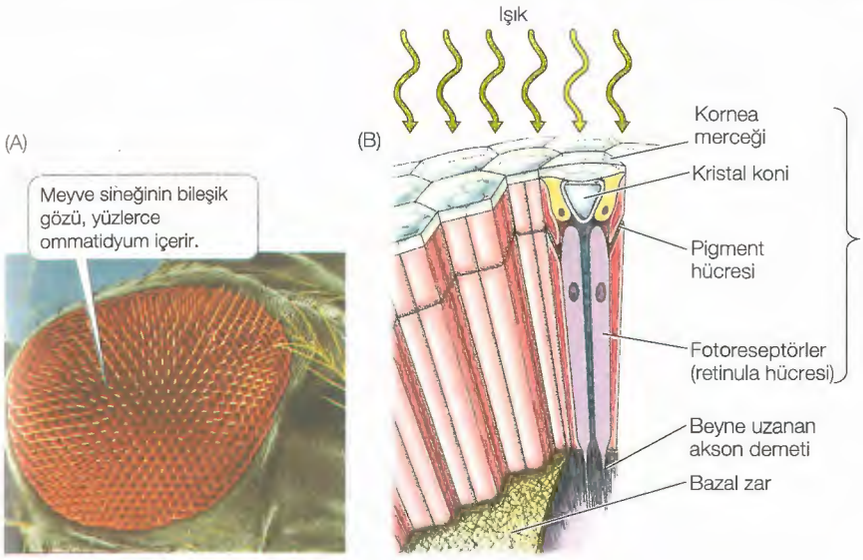
Rhodopsini kullanan fotoreseptörler, basitten karmaşığa kadar çeşitli görme sistemlerinin yapısına katılmıştır. Yassısolucanlar, **göz çukurları** içerisinde organize olmuş fotoreseptör hücrelerden gelen ışık hakkında yönle ilgili bilgi elde eder. Göz çukurları, bir çift bilateral yapıdır; her biri, çukuru astarlamış olan pigmentli hücre tabakası tarafından ışıktan kısmen perdelenir. Hayvanın iki tarafındaki fotoreseptörler, hayvan doğrudan ışığa doğru yönelmezse ya da ışık kaynağından uzaklaşmazsa, eşit olarak uyarılmazlar. Yassısolucan, genellikle, ışıktan uzaklaşarak hareket ederken göz çukurlarından gelen yön ile ilgili bilgiyi kullanır.

Eklembacaklılar, çevredeki desenler ya da görüntüler hakkında bilgi sağlayan **bileşik gözlere** sahiptir. Bu gözler, bileşik gözlerdir; çünkü her bir göz, **ommatidium** (çoğulu *ommatidia*) adı verilen çok sayıda optik birimden meydana gelmiştir. Her omatidiyum, kendisine ait dar açılı merceğe sahiptir (**Şekil 46.16**). Bunu zıt olarak omurgalı gözü, geniş açılı merceği olan tek bir optik birimden oluşmuştur. Bir bileşik gözdeki omatidiyum sayısı, bazı karıncalarda birkaç taneden meyve sineklerinde 800 adete ve bazı helikopter böceklerinde 30.000 adete kadar değişir.

Her omatidiyum, ışığı fotoreseptör hücreye yönelten bir merceğe sahiptir. Örneğin, sineklerin her bir omatidiyumunda sekiz tane ince uzun fotoreseptör yer alır. Bu fotoreseptörlerin iç kenarları, rhodopsin içeren mikrovilluslar ile kaplıdır ve ışığı yakalarlar. Fotoreseptörlerden gelen aksonlar, ışıkla ilgili bilgileri sinir sistemine gönderir. Bir bileşik gözün her bir omatidiyumu, görsel dünyanın birazcık farklı kısmına yöneldiğinden, bileşik gözlerden sadece düşük çözünürlüklü ya da pikselli bir görüntü, merkezi sinir sistemine iletilebilir.




**46.15 Işık Absorpsiyonu Sodyum Kanallarını Kapatır** Rhodopsin tarafından ışığın absorpsiyonu, çubuk hücresini hiperpolarize eden sinyal zincirini başlatır. Karanlıkta, çubuk hücrelerinin dış segmentinin plazma zarındaki Na+ kanallarının, cGMP tarafından açık tutulması pozitif yüklerin hücre içerisine girmesine izin verir (pano A, üstte sağda). Çubuk hücresi ışıkla uyarıldığı zaman, transducini aktive eder (pano A'nın aşağı kısmı). (B) Transducin, fosfodiesteraz molekülünü (PDE) aktive eder. (C) Aktif hale gelmiş olan PDE, cGMp'nin GMP'ye yıkılmasını katalizler. cGMP'nin tükenmesi Na+ kanallarının kapanması ve hücrenin hiperpolarizasyonuyla sonuçlanır.




**46.16 Ommatidyumlar: Böcek Gözlerinin İşlevsel Birimleri** (A) Bu fotoğraf, meyve sineğinin bileşik gözünü göstermektedir. (B) Rhodopsin içeren retinula hücreleri, ommatidyumlardaki fotoreseptörlerdir.

## Görüntü oluşturan gözler, omurgalılarda ve kafadanbacaklılarda birbirinden bağımsız olarak ortaya çıkmıştır

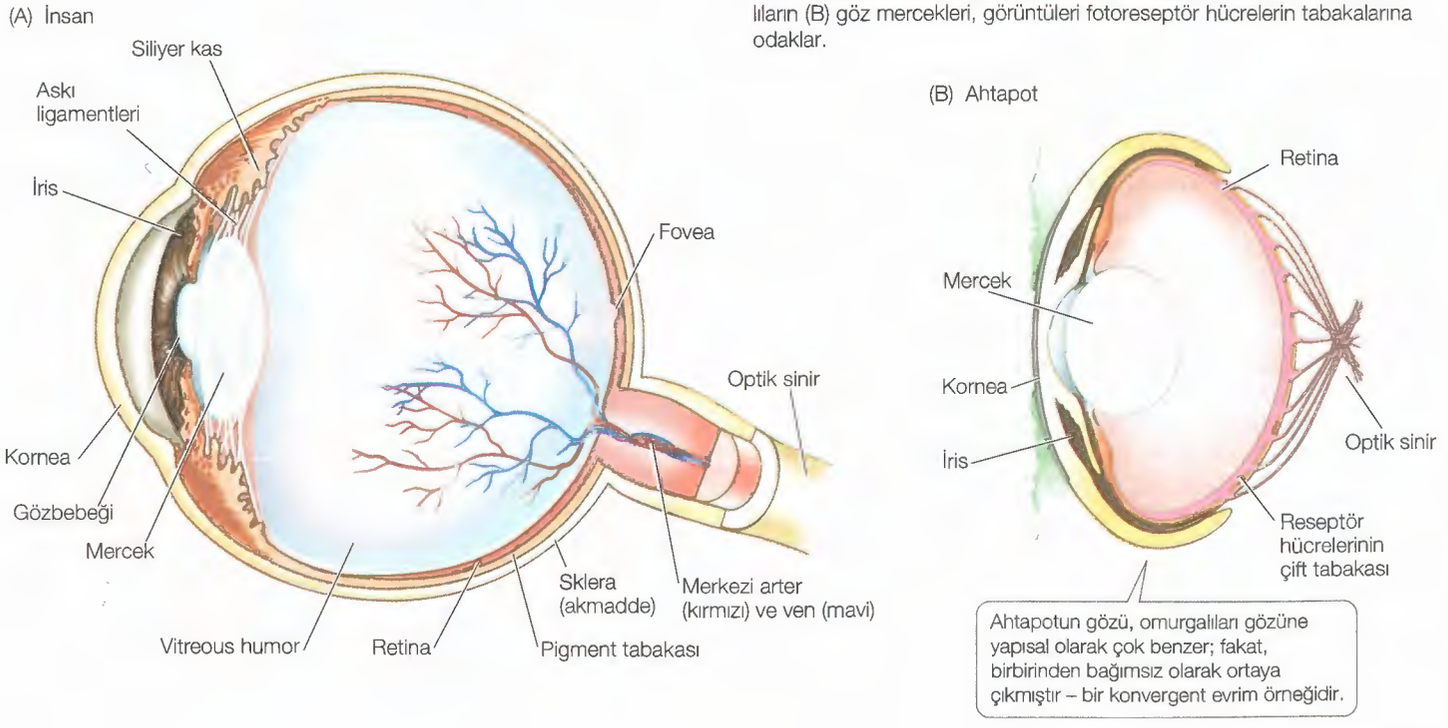
Omurgalılar ve kafadanbacaklı yumuşakçalar, *görüntü oluşturan gözlere* sahiptirler; bu gözler, ayrıntılı görüntü oluşturma konusunda olağanüstü yeteneğe sahiptir. Bu her iki göz tipi de görüntüyü, kameralar gibi, ışığa duyarlı olan iç yüzeye ters olarak düşürür. Onların birbirlerinden bağımsız olarak ortaya çıktıkları düşünülecek olursa, benzerlik dereceleri dikkat çekicidir (**Şekil 46.17**).

Omurgalı gözü, içerisi sıvı dolu küresel bir yapı olup *sklera* adı verilen dayanıklı bir bağ dokusu tabakasıyla sarılmıştır. Sklera, gözün ön kısmında, içinden ışığın geçerek göze girdiği şeffaf **kornea** tabakasını oluşturur. Korneanın hemen iç tarafında, göze rengini veren pigmentli **iris** yer alır. İris, gözün arkasındaki fotoreseptör hücrelere ulaşan ışık miktarını kontrol eder; bu olay, bir fotoğraf makinesi diyaframının filme ulaşan ışık miktarını kontrol etmesine benzerlik gösterir. İrisin merkezi açıklığı, **gözbebeğidir (pupil)**. İris, nöral kontrol altındadır. Parlak ışıkta, iris büzülür ve gözbebeği çok küçüktür. Işık düzeyi düştüğünde iris gevşer ve gözbebeği büyür.

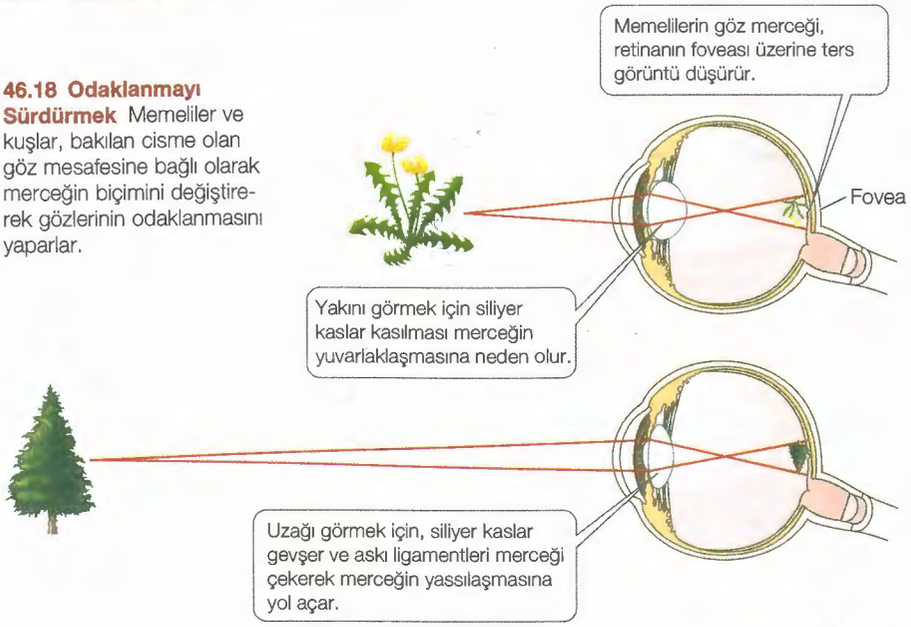
**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 46.2 • İnsan Gözünün Yapısı**

İrisin gerisinde, kristallin proteininden meydana gelmiş **mercek** bulunur; mercek, gözün arkasında yer alan ışığa duyarlı **retina** tabakasının üzerine düşen görüntülerin odaklanmasında ince ayar yapar. Kornea ve göz içerisindeki sıvı, kendilerinden geçen ışık ışınlarını retina üzerine odaklanması için kırar. Mercek, odaklama için ince ayarlamalar yapar ve gözün *uyum yapmasına* (*akomodasyon*) izin verir; -yani, yakın görme alanında yer alan çeşitli yerlerdeki cisimler üzerine odaklanır. Elinizdeki bir fotoğraf makinesini yakındaki cisimler üzerine odaklamak için, mercek ve ışığa duyarlı iç yüzey arasındaki uzaklığı ayarlarsınız. Balıklar, amfibiler ve sürüngenler, göz-




**46.17 Gözlerin Konvergent Evrimi** Omurgalıların (A) ve kafadanbacaklıların (B) göz mercekleri, görüntüleri fotoreseptör hücrelerin tabakalarına odaklar.




**46.18 Odaklanmayı Sürdürmek** Memeliler ve kuşlar, bakılan cisme olan göz mesafesine bağlı olarak merceğin biçimini değiştirerek gözlerinin odaklanmasını yaparlar.

lerindeki merceği hareket ettirip retinaya yaklaştırarak ya da ondan uzaklaştırarak benzer şekilde uyum sağlarlar. Memeliler ve kuşlar ise merceğin biçimini değiştirmek suretiyle farklı bir yöntem kullanırlar.

Memelilerin göz merceği, küresel biçimini muhafaza etmek için bağ doku kılıfı içerisinde tutulur; fakat mercek, kendisinin tutunmuş olduğu askı ligamentleriyle askıya alınmıştır ve bu ligamentler merceği çektiğinde mercek daha yassı biçim alır. Halkasal *siliyer kaslar*, askı ligamentlerinin çekmesine zıt çalışırlar ve merceğin yuvarlaklaşmasına izin verirler. Siliyer kaslar, dinlenme durumunda olduğu zaman, yassılmış mercek uzaktaki cisimlerin görüntüsünü retina üzerine odaklayacak düzeltici optik özelliklere sahiptir. Kasılan siliyer kaslar, merceği yuvarlaklaştırarak onun ışığı kırma özelliklerini değiştirir ve yakındaki görüntüleri odaklar (**Şekil 46.18**).

Mercekler, yaşlanmayla birlikte daha az elastik hale gelirler; onun için, düzeltici merceklerin yardımı olmaksızın elimizdeki yakın nesneleri odaklama yeteneğimizi kaybederiz. 45 yaşın üzerindeki çoğu insan, okuma gözlüklerine ya da bifokal merceklere gereksinim duyar.

## Omurgalılarda retina görme bilgilerini kabul eder ve işler

Embriyonik gelişim sırasında nöral doku, beyinden dışarıya doğru gelişir ve retinayı oluşturur. Retina, fotoreseptör hücre tabakasına ilave olarak, fotoreseptörlerden gelen görmeyle ilgili bilgiyi işleyen dört tane hücre tabakası içerir. Işık, rhodopsin tarafından alınmadan önce, retina hücrelerinden oluşan tüm tabakaları geçmesi gerekir. İnsanda ve gündüz aktif olan diğer tüm hayvanlarda, retinanın arkasındaki epitel hücre tabakasında yer alan siyah pigment tarafından absorblanan ışık, rhodopsin tarafından yakalanmaz. Buna zıt olarak, geyik ve rakun gibi nokturnal hayvanlar retinalarının arkasında yansıtıcı beyaz bir tabakaya sahiptir; bu tabaka, ışığı fotoreseptörler üzerine geri yansıtarak fotonların maksimum düzeyde yakalanmasını sağlar. Onun için, el feneri ışığı altında geyiklerin gözleri parlak beyaz görünür. Retinamızda yansıtıcı beyaz tabaka bulunmadığından, flaşla çekilmiş fotoğraflarda gözler kırmızı olarak görünür, çünkü, ışık retinadaki yoğun kan damarları tarafından yansıtılır.

Pigmentli epitel, aynı zamanda, fotoreseptörlerin yenilenmesinde de rol alır. Fotoreseptör hücrelerin distal uçlarından diskler her zaman dökülmekte ve bu hücrelerin iç segmentleri tarafından yenileri meydana getirilmektedir. Pigmentli epitel hücreleri, dökülen diskleri fagosite etmektedir. Her dış segment, yaklaşık her iki haftada bir tamamen yenilenir.

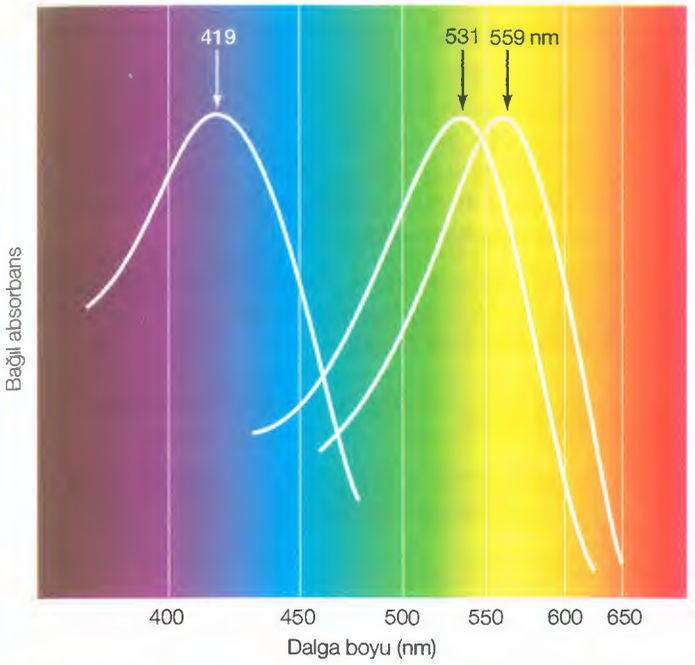
**RETİNANIN FOTORESEPTÖRLERİ** Şimdiye kadar biz, sadece bir çeşit fotoreseptörden –çubuk hücresi- bahsettik. Omurgalı fotoreseptörlerinin bir diğer büyük sınıfı **koni hücresidir**; ve bu hücrelere biçimi nedeniyle bu isim verilmiştir (**Şekil 46.19**). Çubuk hücreleri, çok hassas siyah-beyaz görmeden sorumlu olmasına karşın, koni hücreleri, daha az hassas renkli görmeden sorumludurlar. İnsan retinası, yaklaşık 5 milyon koni ve 100 milyon çubuk içerir; fakat bunların yoğunlukları retinanın her tarafında aynı değildir.

İnsanda, görüş alanının merkezinden gelen ışık, koni hücreleri yoğunluğunun en fazla olduğu yer olan **fovea (sarı nokta)** üzerine düşer. İnsan foveası, $mm^2$ başına yaklaşık 160.000 koni içerir. Bir şahinin foveası, bizimkinin yaklaşık iki kat fazla koniye sahip olması, şahinin görmesini bizimkinden çok daha keskin olmasına yol açar. Şahin, aynı zamanda, her bir gözünde *iki tane* foveaya sahiptir. Bir tanesi, ışığı önden alırken diğeri görüş alanının daha lateralinden alır. İleriye doğru bakan fovea, binoküler görmeyi olası kılarken yana doğru bakan fovea, yüksek düzeyde görme keskinliği sağlar. Kuşlar, sık sık başlarını birazcık döndürmek suretiyle her iki fovea takımını da kullanır; kuşlar, insanların yapabildiği göz yuvası içerisinde gözlerini hareket ettirme işini yapamazlar.

Koniler, ışığa karşı düşük hassasiyete sahiptir ve geceleyin görmeye çok az katkı yaparlar. Gece görüşü, büyük ölçüde çubuk hücrelerine bağlıdır ve onun için loş ışıkta görme, çoğunlukla grinin tonları şeklindedir ve keskinlik (netlik) düşüktür. Anahtar deliğinden küçük bir cisime geceleyin dümdüz baktığınızda, sorunla karşılaşabilirsiniz –çünkü, bu durumda




**46.19 Çubuk ve Koniler** Bir semenderin (*Necturus maculosus*) retinasındaki fotoreseptörlerin bu taramalı elektron mikroskobu görüntüsünde, silindirik çubuk hücreleri ve konik koni hücreleri görülmektedir.




**46.20 Koni Hücrelerinin Absorbsiyon Spektrumu** Koni hücrelerinin üç çeşidi, birbirinden birazcık farklı opsin molekülleri içerir; bunlar, ışığın farklı dalga boylarını absorblar.

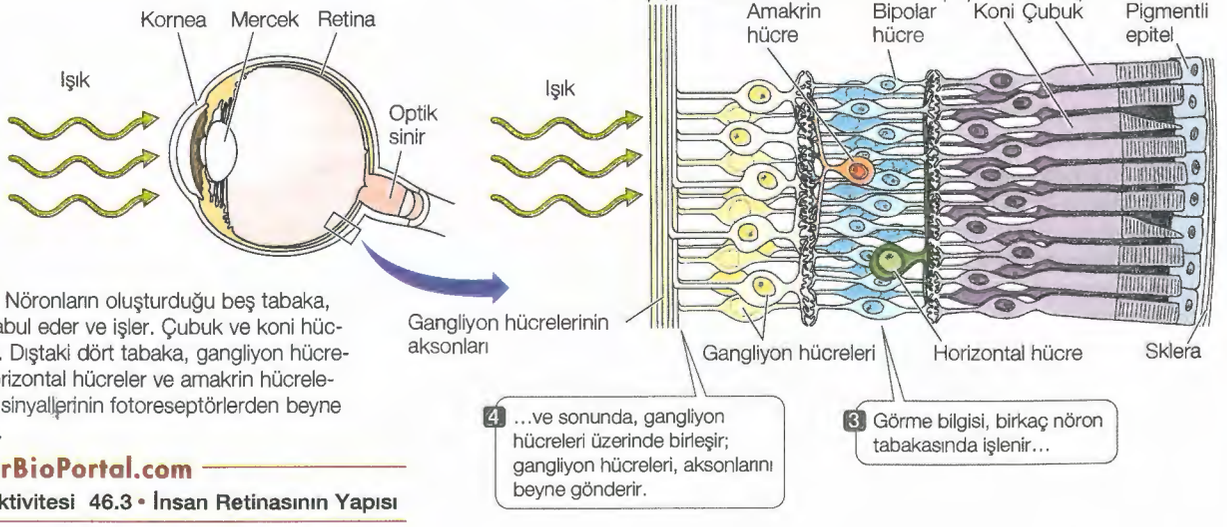
görüntü foveanızın üzerine düşecektir. Görüntü, retinanızın çubuk hücrelerinden zengin olan alanına düşsün diye, eğer birazcık yana bakarsanız nesneyi daha iyi görürsünüz (astronomlar, gökyüzündeki soluk nesneleri aramak için, bu ipucunu uzun zaman önce öğrendi). Uçan sincaplar gibi gece aktif olan hayvanların retinaları, yüksek oranda çubuk hücresi içerir. Bunun aksine, sadece gündüzleri aktif olan bazı hayvanlar (Amerikan sincabı gibi) retinalarında daha çok koni içerir.

**RENKLİ GÖRME** İnsan retinası, üç çeşit koni hücresine sahiptir; bunların her bir çeşidi birbirinden birazcık farklı olan opsin moleküllerine sahiptirler. Bu opsin moleküllerinin en iyi absorbladıkları ışık dalga boyları farklıdır. Aynı 11-*cis*-retinal grubu, üç çeşit koninin hepsinde ışık absorblayıcısı olmasına karşın (bakınız Şekil 46.13), onun opsin ile olan moleküler etkileşimi, bir bütün olarak rhodopsin molekülünün spektral duyarlılığını belirler (**Şekil 46.20**). Işığın farklı dalga boyları, farklı görme pigmentleri tarafından farklı şekilde absorblandıklarından, beyin, farklı koni sınıflarından gelen göreceli girdileri bir dizi renk olarak algılayabilir. Bazı memeliler, konilerin sadece bir ya da iki sınıfına sahiptir; oysa kuşlar konilerin dört çeşidine sahiptir.

*Renk körlüğü*, bir ya da daha fazla çeşit koni hücresinin olmamasından ya da fonksiyon bozukluğundan meydana gelir. Şimdiye dek en yaygın olan şekli, kırmızı-yeşil renk körlüğüdür; Avrupa kökenli erkeklerin yaklaşık %10'nunda ortaya çıkar. Bu genetik durum, kişinin kırmızı ve yeşili algılamasını etkiler; kusurlu olan gen X kromozomu üzerinde yer aldığından kalıtımı, eşeye-bağlı kalıtımdır (bakınız Şekil 12.24).

**RETİNADA BİLGİ AKIŞI** İnsan retinası, görmeyle ilgili bilgiyi kabul eden ve onu beyne göndermeden önce işleyen beş nöron tabakası (fotoreseptörleri içeren) şeklinde organize olmuştur (**Şekil 46.21**). Retinanın ne gördüğünü beyne nasıl anlattığını anlamadaki ilk adım, bu tabakaların birbirleriyle nasıl bağlantılı olduğunu ve onların birinin diğerini nasıl etkilediğini incelemektir. Çubuk hücreleriyle ilgili tartışmamızdan, retinanın arkasındaki fotoreseptör hücrelerinin, ışığa yanıt olarak hiperpolarize olduklarını ve aksiyon potansiyeli üretmediklerini biliyoruz. Retinanın önündeki hücreler (merceğe en yakın konumda olan hücreler), **gangliyon hücreleridir**. Onlar aksiyon potansiyellerini çıkarırlar ve onların aksonları, beyne giden optik siniri oluşturur. Fotoreseptörler ve gangliyon hücreleri arasındaki hücre tabakaları, görme alanı hakkındaki bilgiyi işlerler.

Fotoreseptörler ve gangliyon hücreleri, *bipolar hücreler* tarafından birbirine bağlanır. Işığa yanıt olarak çubuk ve konilerin zar potansiyelindeki değişiklikler, bipolar hücrelerle yapmış oldukları sinapslarında çubuk ve konilerin nörotransmitter salma




**46.21 İnsan Retinası** Nöronların oluşturduğu beş tabaka, görmeyle ilgili bilgileri kabul eder ve işler. Çubuk ve koni hücreleri, fotoreseptörlerdir. Dıştaki dört tabaka, gangliyon hücreleri, bipolar hücreler, horizontal hücreler ve amakrin hücreleridir; bunların hepsi ışık sinyallerinin fotoreseptörlerden beyne iletilmesinde işlev görür.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 46.3 • İnsan Retinasının Yapısı

hızlarını değiştirir. Bu nörotransmitterlere cevap olarak bipolar hücrelerin zar potansiyelleri değişir; bu değişiklik, onların gangliyon hücreler üzerine nörotransmitter salma hızını değiştirir. Bipolar hücrelerden salınan nörotransmitter oranı, gangliyon hücrelerinin çıkaracağı aksiyon potansiyel oranını belirler. Böylece retina içerisindeki bilginin doğrudan akışı, fotoreseptörden bipolar hücreye ve bipolar hücreden gangliyon hücreye şeklindedir. Gangliyon hücreler, bilgiyi beyne gönderir.

Horizontal hücrelerden ve amakrin hücrelerden oluşmuş olan diğer iki hücre tabakası, retinayı lateral olarak kat ederek iletişim sağlayan internöronlardan oluşmuştur. *Horizontal hücreler*, komşu olan fotoreseptörlerle ve bipolar hücrelerle sinapslar oluşturur. Böylece, bir fotoreseptör üzerine düşen ışık, onun komşularının ışığa duyarlılıklarını etkileyebilir. Bilginin bu şekilde lateral akışı, retinaya aydınlık ve karanlık desenler arasındaki kontrastın algılanmasını keskinleştirme yeteneği verir. *Amakrin hücreler*, bipolar hücreler ile gangliyon hücrelerin arasında lokal bağlantılar oluşturur. Bazı amakrin hücre tipleri, değişen aydınlatmaya ya da harekete karşı çok duyarlıdır. Diğerleri, retina üzerine düşen genel ışık düzeyine göre, gözün duyarlılığını ayarlamaya yardım eder. Gangliyon hücrelerine bağlanan amakrin hücresi, arka plan ışık düzeyleri değiştiğinde, gangliyon hücrelerinin uyarıdaki geçici değişikliklere karşı duyarlılığını sürdürmesine yardım eder. Böylece gözler, arka plan aydınlatmasındaki büyük değişikliklerde bile, retina üzerine düşen ışık tarzındaki daha küçük ve daha hızlı değişikliklere duyarlıdır.

## 46.4 ÖZET

**Rhodopsinler adı verilen fotopigment ailesi, tüm hayvanlarda ışığa duyarlılıktan sorumludur. İnsanlarda çubuk ve koni hücrelerinin yer aldığı reseptör hücreler, rhodopsinlerin ışığa karşı olan duyarlılıklarını dönüştürürler ve onu çevrenin görüntüsünü oluşturmada kullanırlar.**

- Bir ışık fotonunun çubuk hücredeki zar potansiyelini nasıl etkilediğini açıklayınız. **Bakınız ss. 976-978 ve Şekiller 46.14 ve 46.15**
- Renkli görmenin mekanizması nedir? **Bakınız s. 967 ve Şekil 46.20**
- Işığa yanıt vermede gözde meydana gelen sinyal akışını tanımlayınız? **Bakınız ss. 981-982 ve Şekil 46.21**

Retinadaki bilgi akışının nasıl olduğunu bilmek, halen daha beyinde bu bilginin nasıl işlendiğini bize anlatmaz. Gözler, retinaya düşen ışık modelini beyne nasıl anlatır? Bölüm 47'de, beynin dünyayı görmemizde bilgileri yeniden nasıl birleştirdiğini açıklayacağız.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 46.1 Duyu Hücreleri Uyarıları Aksiyon Potansiyellerine Nasıl Dönüştürür?

- Sensorlar ya da reseptörler olarak da bilinen duyu reseptör hücreleri, hayvanın dış ve iç ortamı hakkındaki bilgileri aksiyon potansiyellerine dönüştürür. Bazı sensorlar, aksiyon potansiyeli çıkarmaz, fakat kademeli zar potansiyeli oluşturularak verilen cevap, aksiyon potansiyellerini çıkartan duyu nöronlarına nörotransmitter salınmasını kontrol.
- Aksiyon potansiyellerinin belirli bir duyu olarak yorumlanması, onları kabul eden merkezi sinir sistemindeki nöronlara bağlıdır.
- Duyu reseptör hücreleri, iyon kanallarının açılmasına ve kapanmasına yol açan ve hücrenin dinlenme potansiyelini etkileyen zar **reseptör proteinlerine** sahiptir. Metabotropik reseptörler, **reseptör potansiyellerini** meydana getiren sinyal dönüştürme yollarını etkilerler. Mekanoreseptörler, iyonotropik duyu reseptörleridir; bu reseptörler, basınç ya da gerilme gibi güç kullanarak iyon kanallarını fiziksel olarak açarlar. **İnceleyiniz Şekil 46.1**
- Duyu hücreleri tarafından başlatılan reseptör potansiyelleri, aksiyon potansiyellerini yaratan hücrenin plazma zarı bölgelerine yayılabilir, ya da onlar, zar potansiyelindeki değişikliklere cevap olarak nörotransmitter salabilir. **İnceleyiniz Şekil 46.2**
- **Adaptasyon**, sinir sistemine, ilgili ve yeni uyarılara karşı cevap vermeyi sürdürmesini sağlarken ilgisiz ya da süreklilik gösteren uyarıları göz ardı etme yeteneği verir.

### 46.2 Duyu Sistemleri Kimyasal Uyarıları Nasıl Saptar?

- **Kemoreseptörler, koku** ve **tat** alımından ve **feromonların** algılanmasından sorumludurlar.
- Memelilerin koku alımıyla ilgili sensorları, doğrudan beynin koku soğanına uzanırlar. Aynı **koku** için özelleşmiş olan sensorlar, koku soğanının aynı alanına uzanır.
- Her bir koku reseptör hücresi, özgül bir moleküle ya da iyona bağlanabilen bir reseptör protein ifade eder. Bağlanma olayı, ikinci bir mesajcının iyon kanallarını açmasına yol açar; bu ise, aksiyon potansiyeli yaratır. **İnceleyiniz Şekil 46.4**
- Omurgalılarda, ağız boşluğundaki **tat tomurcukları** tadın alınmasından sorumludur. Beş temel tat, tatlı, tuzlu, ekşi, acı ve umamidir. **İnceleyiniz Şekil 46.5**

### 46.3 Duyu Sistemleri Mekanik Kuvvetleri Nasıl Saptar?

- Deri, dokunma ve basınca cevap veren çeşitli iyonotropik **mekanoreseptör** içerir. Derinin herhangi bir alanındaki mekanoreseptörlerin yoğunluğu, o alanın duyarlılığını belirler. **İnceleyiniz Şekil 46.6**
- Kas mekiklerindeki ve Golgi tendon organındaki **gerilme reseptörleri**, tendonlarda ve ligamentlerde bulunur ve vücudun kısımları üzerine binen yükün ve vücudun konumu hakkında merkezi sinir sistemine bilgi verir. **İnceleyiniz Şekil 46.7**
- Memelilerin **işitme sisteminde**, kulak kepçesi ses dalgalarını toplar ve onları **timpanik zara** yönlendirir; timpanik zar, ses dalgalarına yanıt olarak titreşir. Timpanik zarın hareketleri, **ossikül** (kemikçik) zinciri boyunca güçlendirilerek bu titreşimler **oval pencereye** iletilir. Oval pencerenin hareketleri, içerisi sıvı dolu olan **kohlea** içerisinde basınç dalgaları yaratır. **İnceleyiniz Şekil 46.8, WEB AKTİVİTESİ 46.1**
- Kohleanın merkezinde uzanan **bazilar zar**, basınç dalgaların frekansına bağlı olarak özgül bölgelerde eğilir. Bu eğilme, **Corti organında** yer alan kıl hücrelerinin eğilmesine yol açar. Kıl hücrelerindeki reseptör potansiyelleri onların nörotransmitter salmasına neden olur; bu nörotransmitterler, **işitme sinirinde** aksiyon potansiyelleri yaratır. **İnceleyiniz Şekil 46.9, ANİMASYONLA ÖĞRENME 46.1**

- **Kıl hücreleri**, aynı zamanda mekanoreseptörlerdir. Onların stereosillerinin eğilmesi, reseptör proteinleri değiştirir ve onu için onların zar potansiyelleri değişir. Kıl hücreleri, işitme organlarında ve balıkların **yanal çizgi** sitemi gibi denge organlarında, memelilerin **yarımdaire kanallarında** ve **vestibüler sisteminde** bulunurlar. **İnceleyiniz Şekiller 46.10, 46.11 ve 46.12**

## 46.4 Duyu Sistemleri Işığı Nasıl Saptar?

- **Işığa duyarlılık,** ışık fotonlarının **rhodopsin** tarafından absorbsiyonuna bağlıdır, rhodopsin bir fotoreseptör molekülü olup **opsin** adı verilen protein ve retinal adı verilen ışık absorblayan gruptan oluşmuştur. Retinal tarafından ışığın absorbsiyonu, **fotoreseptör hücrenin** zar potansiyelinde bir değişikliğe yol açan hücre içi olaylar zincirindeki ilk basamaktır. **İnceleyiniz Şekil 46.13, ANİMASYONLA ÖĞRENME 46.2**
- Işıkla uyarılma gerçekleştirildiğinde, omurgalı fotoreseptör hücreleri hiperpolarize olur ve kendileriyle sinaps kurdukları nöronlar üzerine daha az nörotransmitter salarlar. Onlar, aksiyon potansiyeli çıkarmazlar. **İnceleyiniz Şekiller 46.14 ve 46.15**
- Görme sistemleri, yassı solucanlarda ışığın kaynağının yönünü algılayan basit bir **göz çukurundan** eklembacaklıların biçimleri ve desenleri saptayan **bileşik gözlerine**, omurgalıların ve kafadanbacaklıların **görüntü oluşturan gözlerine** kadar değişiklik gösterir. **İnceleyiniz Şekiller 46.16 ve 46.17, WEB AKTİVİTESİ 46.2**
- Omurgalı ve kafadanbacaklı gözleri, görme alanının ayrıntılı görüntüsünü, yoğun olarak bulunan fotoreseptörler üzerine odaklar; fotoreseptörler, görmeyle ilgili görüntüleri nöral sinyallere dönüştürür. **İnceleyiniz Şekil 46.18**
- Omurgalılar, **çubuk hücreleri** ve **koni hücreleri** olmak üzere iki tip fotoreseptöre sahiptir. İnsanda **fovea**, nerdeyse sadece koni hücrelerini içerir; bu hücreler, renkli görmeden sorumludurlar fakat loş ışıkta çok duyarlı değildirler. Renkli görme, farklı absorbsiyon spektrum özelliklerine sahip üç çeşit koni hücresinin olmasından ileri gelmektedir. **İnceleyiniz Şekiller 46.19 ve 46.20**
- Omurgalı retinası, nöronlardan meydana gelmiş olan ve gözün arkasını astarlayan beş tabakadan oluşmuştur. Işık absorblayan fotoreseptör hücreleri, retinanın arkasındadır. **İnceleyiniz Şekil 46.21, WEB AKTİVİTESİ 46.3**
- Retinanın en iç tabakasında, **gangliyon hücrelerinin** aksonları, optik siniri oluşturmak üzere demet şeklinde bir araya gelir. Fotoreseptörler ve gangliyon hücreleri arasında yer alan nöronlar, fotoreseptörlerden gelen bilgiyi işlerler.

# DENEME TESTİ

1. Duyu sistemleriyle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Duyusal iletim, fiziksel ya da kimyasal uyarıların, zar potansiyellerindeki değişikliklere dönüştürülmesini (doğrudan ya da dolaylı olarak) içerir.
   *b.* Genellikle, bir uyarı, duyu reseptör hücresinin plazma zarından iyonların akışında bir değişikliğe yol açar
   *c.* "Adaptasyon" terimi, bir duyu sisteminin, süreklilik gösteren uyarının kaynağına duyarsızlaşma sürecine verilen isimdir.
   *d.* Daha şiddetli bir uyarı, duyu nöronu tarafından çıkartılan her aksiyon potansiyelinin büyüklüğünün (genliğinin) daha büyük olmasına neden olur.
   *e.* Duyusal adaptasyon, bir organizmanın önemli ve önemsiz bilgiler arasında ayırımı yapabilmesinde önemli rol oynar.
2. Dişi ipekböceği kelebeği, abdomeninin ucundaki bir bezden bombikol adı verilen bir kimyasal salar. Salınan bu bombikol,
   *a.* bir cinsiyet hormonudur.
   *b.* sadece fazla miktarda bulunduğu zaman erkek birey tarafından saptanabilir.
   *c.* türe özgü değildir.
   *d.* erkek ipekböceği kelebeğinin antenleri üzerindeki kıllar tarafından saptanır.
   *e.* eklembacaklılarda tatma süreçleri için kimyasal temel oluşturur.
3. Koku alınmasıyla ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Genellikle, memeliler, baskın duyusal yöntem olarak koku alımından daha çok görmeye bağlıdırlar.
   *b.* Kokuyla ilgili uyarılar, koku molekülleri ve kokuyla ilgili kıllar üzerindeki reseptör proteinler arasındaki etkileşim sayesinde tanınırlar.
   *c.* Reseptörlere daha fazla koku molekülü bağlanması, daha fazla aksiyon potansiyelinin üretilmesine neden olur.
   *d.* Bir koku reseptörü tarafından üretilen aksiyon potansiyellerinin daha fazla olması, algılanan kokunun şiddetinin daha büyük olmasına neden olur.
   *e.* Farklı kokuların algılanması, koku reseptörlerinin farklı kombinasyonlarının aktivasyonundan kaynaklanır.
4. Genellikle, kıllı ve kılsız derinin her ikisinin de yüzeyine yakın olarak yerleşmiş olan dokunma reseptörleri,
   *a.* hafif dokunmalara nispeten duyarsızdır.
   *b.* uyarılara karşı çok çabuk adapte olurlar.
   *c.* vücut yüzeyinde tekdüze dağılım gösterirler.
   *d.* Pacini cisimcikleri olarak isimlendirilirler.
   *e.* yavaş uyum yaparlar ve sürekli olarak bilgi sağlarlar.
5. Farklı ses perdelerinin ayırımından doğrudan sorumlu olan zar aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Yuvarlak pencere.
   *b.* Oval pencere.
   *c.* Timpanik zar.
   *d.* Tektorial zar.
   *e.* Bazilar zar.
6. Aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Bir çubuk hücresinin zar potansiyeli, çubuk hücresi ışığa maruz kaldığında daha negatif hale gelir.
   *b.* Bir fotoreseptör, en fazla nörotransmitteri tam karanlık olduğu zaman salar.
   *c.* Görme olayında, bir uyarının şiddeti, fotoreseptörlerin hiperpolarizasyon derecesiyle şifrelenir; işitme olayında ise uyarının şiddeti, duyu nöronlarının impuls çıkarma oranındaki değişikliklerle şifrelenir.
   *d.* Orta kulaktaki kemikçiklerin sertleşmesi, sağırlığa yol açabilir.
   *e.* Çekiç (malleus), örs (incus) ve üzengi (stapes) arasındaki etkileşim, sıvı dolu orta kulaktan ses dalgalarını iletir.

7. İnsanda, görme alanının merkezi kısmının düştüğü retina bölgesi, aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Merkezi gangliyon hücresi.
   *b.* Fovea (sarı nokta).
   *c.* Optik sinir.
   *d.* Kornea.
   *e.* Gözbebeği.
8. Omurgalıların görme sistemindeki bilgi akışı ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Bipolar hücrelerdeki aksiyon potansiyelleri, gangliyon hücrelere nörotransmitter salınmasına neden olur.
   *b.* Amakrin hücreler, komşu çubuk ve koni hücrelerinin aktivitesini birleştirir
   *c.* Işık fotonları göze girdiği zaman, onları retinada karşılayan ilk hücreler gangliyon hücreleridir.
   *d.* İnsan retinasında çubuk hücreleri en yoğun olarak foveanın merkezinde bulunması, loş ışıkta bu alanda en net görüntü oluşmasına yol açar.
   *e.* Retinanın arkasındaki pigmentli epitel hücreleri, kontrastlığı ayarlamak için ortam ışık seviyesi hakkında bilgi sağlar.
9. İnsan gözündeki koni hücreleriyle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Onlar, bizim en net (keskin) görmemizden sorumludurlar.
   *b.* Onlar, renkli görmeden sorumludurlar.
   *c.* Onlar, ışığa çubuklardan daha duyarlıdırlar.
   *d.* Onlar, sayıca çubuklardan daha azdırlar.
   *e.* Onlar, foveada yüksek sayılarda bulunurlar.
10. Renkli görme olayındaki renk, aşağıdakilerden hangisi nedeniyle ortaya çıkmaktadır?
    *a.* Her bir koni hücresinin, ışığın tüm dalga boylarını eşit olarak absorblaması.
    *b.* Göz merceğinin prizma gibi davranması ve ışığın farklı dalga boylarını birbirinden ayırması.
    *c.* Işığın dalga boylarının, farklı çubuk hücresi çeşitleri tarafından farklı absorblanması.
    *d.* Koni hücrelerinde opsinin üç farklı izomerinin olması.
    *e.* Amakrin ve horizontal hücreler tarafından, ışığın farklı dalga boylarının absorpsiyonu.

## TARTIŞMA

1. Koku reseptörlerinin ve fotoreseptörlerin işlevlerini karşılaştırın. Bu duyu hücreleri, merkezi sinir sisteminin bir elma ve bir portakal arasındaki ayırımı yapmasına nasıl imkan verir?
2. Bir sinyalin yükseltilmesi, duyusal sistemlerin önemli bir özelliğidir. Koku alma, görme ve işitme sistemlerinde bulunan yükseltme mekanizmalarını karşılaştırınız.
3. Eğer siz, gözleri bağlı olarak tekerlekli sandalyede oturuyorsanız, öne doğru ya da geriye doğru itildiğinizi nasıl anlarsınız?
4. Hayvanlar iletişim kurmak için görme, koklama, dokunma ve işitme sinyallerini kullanabilirler. Bu duyu sistemleri hakkında bildiklerinizi kullanarak, iletişim için bu sistemlerin göreceli avantajlarını ve dezavantajlarını tartışınız.

## EK ARAŞTIRMA

Beynin belirli bir bölgesi, kanın ozmolaritesine duyarlı olan nöronlar içerir. Bu hücrelerin, NaCl gibi belirli bir çözünenin konsantrasyonuna ya da eğer onlar ozmotik olarak su alıp ya da su kaybettiklerinde hücrelerin plazma zarlarındaki gerilime duyarlı olduklarını düşünün. Bu beyin bölgesinden aldığınız küçük bir dilimi kültür kabına koyarak pipetlerle yamalayınız; bu nöronlarda sinyal iletim mekanizmasını nasıl inceleyebilirsiniz?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com)

**Çubuk Hücre Yanıtı** Bu alıştırma, Şekil 46.14'de gösterilmiş olan deneyler üzerine oturtulmuştur; değişik şiddetteki ışık tarafından uyarılan çubuk hücrelerinden alınan elektrot kayıtlarından üretilen verileri analiz edeceksiniz. Daha sonra, bu verileri, çubuk hücresi için maksimum cevap eğrisini oluşturmada kullanacaksınız.

# 47 Memelilerin Sinir Sistemi: Yapı ve İleri Fonksiyon

## Taksi sür, beynini geliştir

Google haritasını ziyaret ederek aynı ölçekte Londra ile New York City şehirlerini karşılaştırınız. Bu şehirlerden hangisinde taksi kullanmak daha kolaydır? Birbirlerine dik açılarda yer alan numaralanmış cadde ve sokakların bulunduğu şehirde mi, ya da her yöne giden isimlendirilmiş sokakların oluşturduğu labirentin bulunduğu şehir de mi?

Universite College London'dan Eleanor Maguire, Londra'daki taksi sürücülerinin yön bulma yeteneklerinden öylesine fazla etkilendi ki, onların beyinlerinde "özel" herhangi bir şeyin olup olmadığını öğrenmeye karar verdi. Maguire ve çalışma arkadaşları, MRI (manyetik rezonans görüntüleme) olarak bilinen beyin görüntüleme tekniğini kullanarak, deneyimleri yıl olarak değişkenlik gösteren taksi şoförlerinin beyinlerini inceledi ve hem taksi şoförleri arasında hem de taksi şoförü olmayan kontrol grubunun beyinleri arasında karşılaştırma yaptılar. Bu çalışma, taksi şoförleri arasında hippokampusun anatomisinde önemli değişikliklerin olduğunu ortaya koydu.

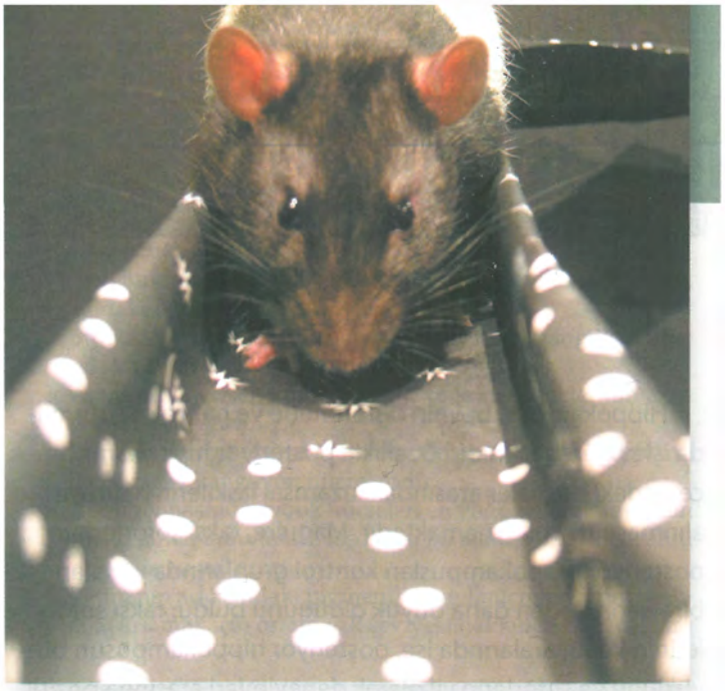
Hippokampus, beynin öğrenmede ve hafıza oluşturmada işlev gören alanıdır. Özellikle posteriyör hippokampus, çevredeki nesneler arasındaki uzamsal ilişkilerin hafızaya alınmasında rol oynamaktadır. Maguire, taksi şoförlerinin posteriyör hippokampusları kontrol gruplarında yer alan bireylerinkinden daha büyük olduğunu buldu; taksi şoförlerinin kendi aralarında ise, posteriyör hippokampusun büyüklüğü ve şoförlerin yıl olarak deneyimleri arasında pozitif korelasyon mevcuttu.

Massachusetts Institute of Technology'den Matt Wilson ve çalışma arkadaşları, bir labirentte dolaşan hayvanlar olarak laboratuvar sıçanlarının hippokampus aktivitelerini kaydetmeyi başardılar. Wilson, sıçanın hippokampusuna elektrotlar yerleştirerek, bazen "yer hücreleri" olarak da atfedilen özgül nöronların yerlerini belirledi; bu hücreler yalnız, sıçan, labirentteki belirli bir yerde olduğunda aktive olmaktaydı. Sıçanlar labirent içerisinde hareket etmediklerinde nöronlar, arada sırada, hayvanlar labirent içerisinde hareket ettikleri zamandaki gibi aynı tarzda impuls çıkartacağından –ya da onlar, hayvanın tam bulunmuş olduğu yeri temsil eden tersine sırayla impuls çıkartacağından Wilson, bir anlamda, onların ne düşündüklerini görebilmişti. Tercih noktasına (sağa git ya da sola git) sahip olan bir labirentte, hayvan başlama pozisyonunda tutulduğu zaman, göstermiş olduğu impuls çıkarma tarzı onun döneceği yönü tahmin etmiştir. Benzer ateşleme modeli, sıçanlar uyuduğunda da meydana gelir. Onlar, labirenti mi hayal ediyorlar; ya da gündüz deneyiminin hafızasını uzun-süreli hafızaya mı aktarıyorlar?



© Bluesky International Limited

**Bir Zihin Açıcı Labirent** Londra'daki taksi şoförlerinin labirent benzeri kalabalık sokaklarda ve dolambaçlı yollarda dolaşmaya ilişkin sıradan dışı yetenekleri, bu şoförlerin posteriyör hippokampuslarının normalden daha büyük olduğunu ortaya koyan çalışmanın yapılmasına yol açmıştır – hippokampus, çevredeki uzamsal ilişkileri hafızaya alan beyin bölgesidir.



**Bir Sıçanın Ne Düşündüğünü Görmek** Bir sıçan, bir labirentte dolaşırken hippokampusundaki birçok nörondan gelen bilgilerin kaydedilmesiyle, labirentteki farklı yerlere karşılık gelen "yer hücresi" aktivite sırası tanımlanabilir. Sıçan labirenti öğrendikten sonra, benzer nöral aktivite dizisi, görme korteksinden kaydedilebilir.

Hippokampus sekanslarıyla ile ilişkili olan nöral ateşleme modeli, beynin arkasında görme korteksinde ve beynin önünde prefrontal kortekste de görülür. İnsanlarda prefrontal korteks, planlama ve karar vermede rol alır.

İnsanların hatırlama, öğrenme, iletişim kurma ve duyguları hissetmeye ilişkin –memeli beyninin "daha yüksek fonksiyonları"- oldukça kapsamlı olan yeteneği, nörobiyolojinin, psikolojinin ve tıp biliminin çalışma alanlarını bir araya getiren büyüleyici konusudur. Bu fonksiyonlar, basitçe, beyin hücrelerindeki moleküler değişikliklerin bir ürünü müdür? Biz, bu yüksek fonksiyonları engelleyen beyin hasarlarını hangi kapsamda geri döndürebiliriz? Bunlar ve saymakla bitmeyen diğer sorular, ifade edilen ve çalışılanların sadece başlangıcını oluşturmaktadır.

**BU BÖLÜMDE** İnsan sinir sisteminin önemli alt sistemlerinin hücresel temelini inceleyeceğiz. İnsan beyni yaklaşık olarak 100 milyar nörona ve bunun onbin katı kadar da sinapsa sahiptir; bu durum, çok fazla miktarda bilgiyi işleyebilme yeteneğinden sorumludur. Fakat beynin özgül işlevleri gerçekleştirmesi – duyusal girdileri değerlendirme, duyguları kontrol etme, motor çıktıları üretme, öğrenme ve hatırlama- işlevsel olan alt sistemlerden ortaya çıkmaktadır.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


**47.1** Memeli Sinir Sistemi Nasıl Organize Olmuştur?

**47.2** Bilgi, Nöral Ağlar Tarafından Nasıl İşlenir?

**47.3** Daha Yüksek Fonksiyonlar, Hücresel Koşullarda Anlaşılabilir mi?


# 47.1 Memeli Sinir Sistemi Nasıl Organize Olmuştur?

Memeli sinir sisteminin organizasyonunu, anatomik olarak ya da işlevsel olarak tanımlayabiliriz. Anatomik açıdan, omurgalıların hepsinin sinir sistemleri, üç kısımdan oluşur: beyin, omurilik kordonu ve vücudun her kısmına ulaşan çevresel sinir sistemi. Kısım 45.1'de tartışıldığı gibi beyin ve omurilik kordonu, *merkezi sinir sistemi* ya da *CNS* olarak kabul edilir; merkezi sinir sistemini vücudun tüm dokularına bağlayan kafatası ve omurilik sinirleri, *çevresel sinir sistemi* ya da *PNS* olarak adlandırılır. Sinir sisteminin bir ilave bölümü, sindirim kanalında bulunur; enterik sinir sistemi adı verilen bu sistemi, Bölüm 51'de tartışacağız.

Kısım 45.1'den hatırlanacağı gibi *nöron*, bir akson aracılığıyla iletişim kuran elektriksel olarak uyarılabilen bir hücredir; *sinir* ise birçok şey hakkındaki bilgiyi aynı anda taşıyan akson demetidir. Bir sinir içerisindeki bazı aksonlar, bilgileri merkezi sinir sistemine taşıyabilirken aynı sinir içerisindeki diğer aksonlar, bilgileri merkezi sinir sisteminden vücut organlarına taşır. Bu bölümde, beyni, omuriliği ve çevresel sinir sistemini daha küçük işlevsel birimlere böleceğiz.

### Sinir sisteminin işlevsel organizasyonu, bilgi akışına ve tipine dayanır

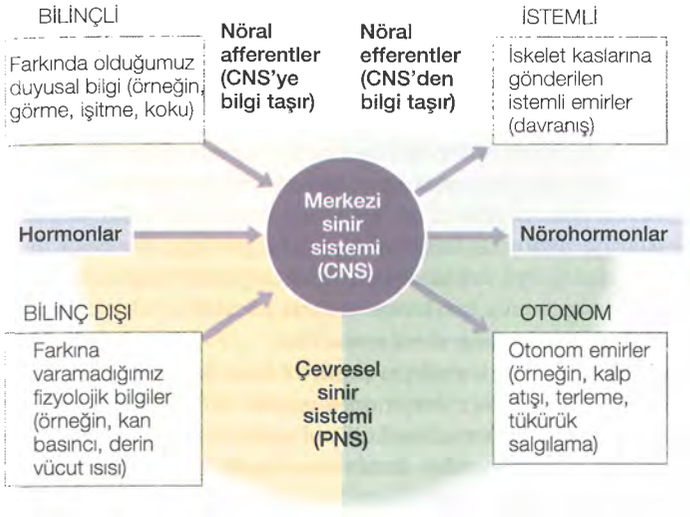
Şekil 47.1, sinir sisteminde bilgi akışının ana yollarını göstermektedir. Çevresel sinir sisteminin *afferent* kısmı, duyusal bilgileri merkezi sinir sistemine taşır. Biz bu bilgilerin çoğunun (örneğin, ışık, ses, derinin sıcaklığı, üyelerin pozisyonu) farkına varırız; fakat, biz özellikle fizyolojik düzenlemelerle (örneğin, kan basıncı, vücut sıcaklığı, kan basıncı düzeyleri) ilgili bilgilerin farkına varmayız.

Çevresel sinir sisteminin *efferent* kısmı, bilgileri merkezi sinir sisteminden vücut kaslarına ve bezlerine taşır. Efferent yollar, bizim bilinçli hareketlerimizi yürüten bir istemli bölüme ve fizyolojik işlevleri kontrol eden bir istemsiz ya da *otonom* bölüme ayrılır.

Çevresel sinir sisteminden alınan nöral bilgilere ilave olarak merkezi sinir sistemi, kanda dolaşan hormonlardan da kimyasal bilgileri alır. Nöronlardan salınan *nörohormonlar* ise dolaşıma girerek nöronları ve salındığı yerden uzaklarda yer alan diğer hücreleri etkiler (bakınız Şekil 41.1).

### Omurgalı merkezi sinir sistemi, embriyonik nöral tüpten gelişir

Bir omurgalı embriyosunun gelişiminin erken döneminde, nöral dokudan bir tüp oluşur (bakınız Kısım 44.3). Bu *nöral tüp* anteriyör ucunda, **arka beyin, orta beyin** ve **ön beyin** haline gelişecek olan üç şişkinlik oluşturur. Nöral tüpün geri kalan kısmı, omurilik kordonunu oluşturur. Çevresel sinirler, orta beyinden, arka beyinden(kafatası sinirleri) ve omurilik kordonundan (omurilik sinirleri) filizlenir. Biz, bu erken evrelerde,




**47.1 Sinir Sisteminin Organizasyonu** Çevresel sinir sistemi (bej, yeşil) bilgileri, sinir sitemine (afferent) ve sinir sisteminden (efferent) taşır. Merkezi sinir sistemi, aynı zamanda hormonal girdileri alır ve hormonal çıktılar (lavanta) üretir.

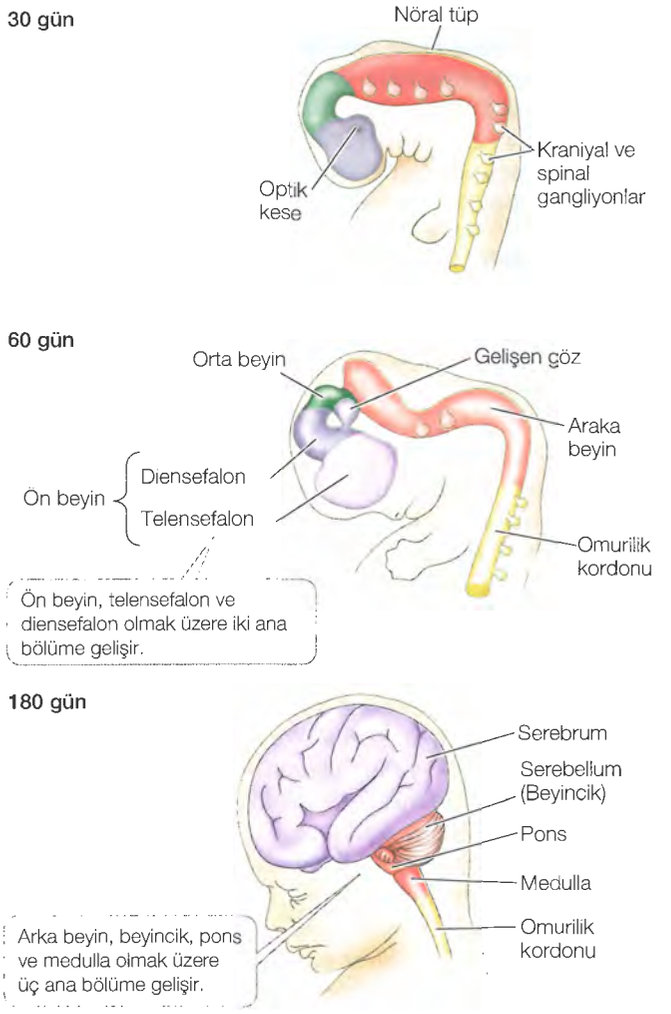
sinir sisteminde bilgi akışının doğrusal olduğunu görürüz. Gelişmekte olan beyin katlanıp daha kompleks yapı kazanmasına karşın, ergin sinir sistemindeki bilgi akışı, basit yapılı doğrusal nöral tüpte ortaya çıkan yolları izleyecektir.

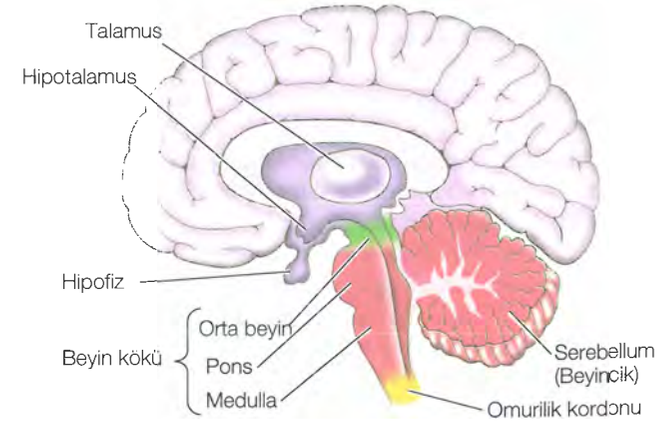
Embriyonik beynin üç bölgesinin her biri, ergin beynindeki birkaç yapıya gelişir (Şekil 47.2). Embriyonik orta beyinden gelen yapılar, görme ve işitmeyle ilgili bilgileri işler. Arka beyinden **medulla**, **pons** ve **beyincik** gelişir. Medulla, omurilik kordonuyla devam eder; pons, medullanın ön tarafında yer alır ve beyincik ise ponsun dışarıya doğru gelişen bir dorsal çıkıntısıdır. Medulla ve pons, fizyolojik fonksiyonların kontrolünde işlev gören ayrı sinir gruplarını içerir; bu fizyolojik işlevler arasında nefes alıp-verme, dolaşım, yutma ve kusma gibi temel motor fonksiyonlar yer alır. Omurilik kordonu ve daha yüksek beyin alanları arasında hareket eden tüm bilgiler, topluca **beyin kökü** olarak isimlendirilen pons, medulla ve orta beyinden geçmek zorundadır.

Beyincik, kas faaliyetlerinin koordine edilmesi ve dengenin sürdürülmesinde işlev görür. O, bir orkestranın şefidir; beyincik, daha yüksek beyin alanlarından kaslara gelen emirlerin "kopyalarını" kabul eder, ayrıca eklemlerden ve kaslardan omurilik kordonuna gelen bilgileri alır. Kasların gerçek davranışları ile motor "skoru" karşılaştırır ve buna göre motor komutları belirginleştirir.

Embriyonik ön beyin, **diensefalon** adı verilen merkezi bölgeye ve çevreleyen bir yapı olan **telensefalona** gelişir. Diensefalon, ön beynin öz kısmıdır; ve üst taraftaki **talamus** ile alt taraftaki *hipotalamus* adı verilen yapılardan oluşmuştur. Talamus, telensefalona giden duyusal bilgiler için son gönderi istasyonudur. Hipotalamus, birçok fizyolojik işlevi, açlık ve susama gibi biyolojik dürtüleri düzenler; hipotalamus, farkında olmadığımız birçok fizyolojik bilgiyi kabul eder.

Aynı zamanda **serebrum** adı da verilen telensefalon, sağ ve sol olmak üzere iki **beyin yarım küresinden** meydana gel-




**47.2 Merkezi Sinir Sisteminin Gelişimi** Omurgalı embriyosunda, içi boş nöral tüpün anteriyör ucu, ön beyin, orta beyin ve arka beyni oluşturmak üzere farklılaşır. Bu bölgelerin her biri, erişkin beynindeki birkaç yapıya gelişir. Nöral tüpün geri kalan kısmı, omurilik kordonunu oluşturur.

miştir. Telensefalonun dış tabakası **serebral korteks**tir; serebral korteks, hücre gövdeleri bakımından zengin olan ince bir tabakadır. Eğer balıklardan amfibilere, sürüngenlere, kuşlara ve memelilere kadar karşılaştırma yapacak olursak telensefalon, büyüklük, komplekslik ve önem bakımından artış gösterir- bu evrimsel eğilim *telensefalizasyon* olarak isimlendirilir (bakınız Şekil 45.2). Telensefalon, insanda, beynin en büyük kısmıdır ve duyu alımında, öğrenmede, hafızada ve bilinçli davranışlarda büyük rol oynar.

### Omurilik kordonu bilgiyi iletir ve işler

Omurilik kordonu, beyin ve vücut organları arasında her iki yönde de bilgiyi iletir. Omurilik kordonu, aynı zamanda, çevresel sinir sisteminden gelen çoğu bilgiyi bir araya getirir ve o bilgiye karşı motor komutlar çıkartılmak suretiyle yanıt verilir.

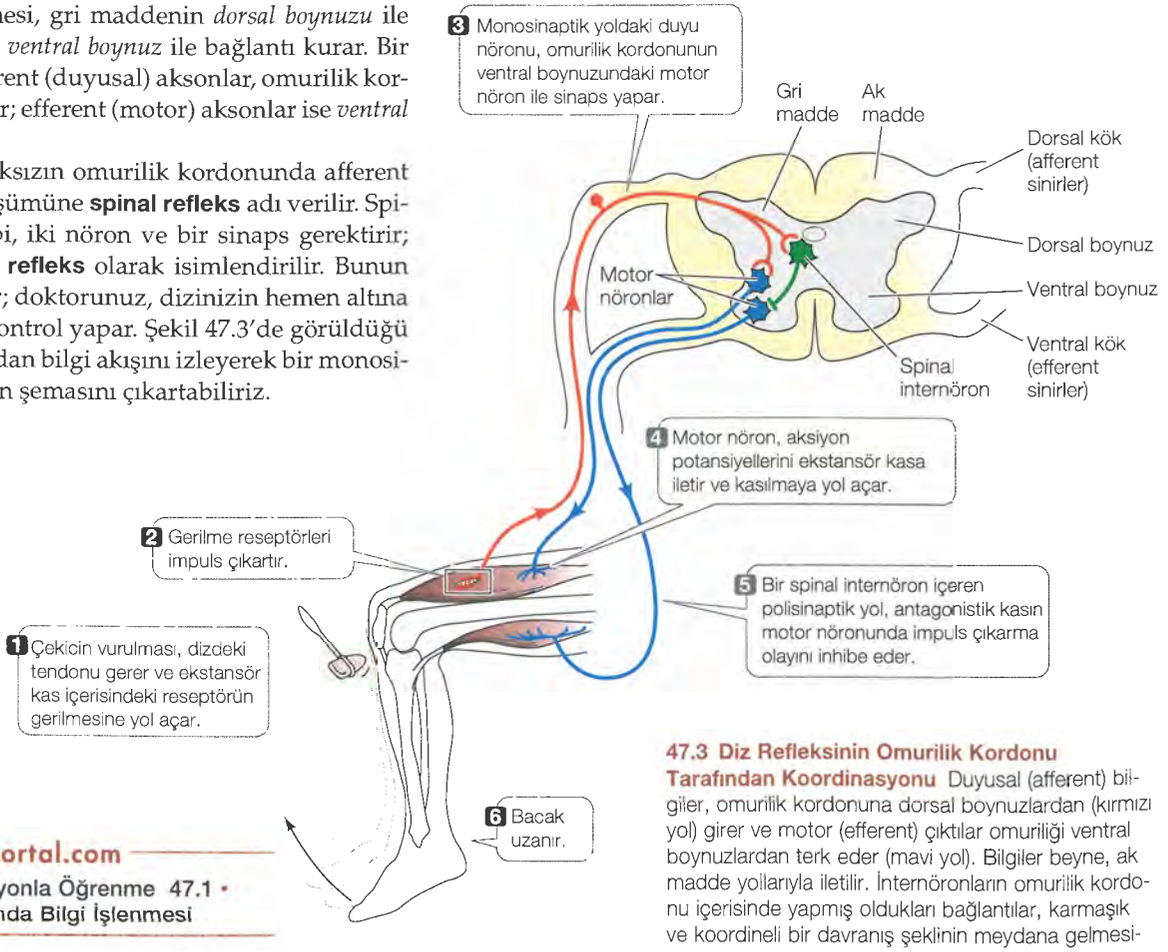
Omurilik kordonunun enine kesiti, kelebek şeklindeki merkezi alanın gri maddeden oluştuğu, bunun beyaz madde tarafından kuşatıldığını ortaya koymaktadır (**Şekil 47.3**). Sinir sistemindeki **gri madde**, nöronların hücre gövdeleri bakımından zengindir; **beyaz madde** ise aksonları içerir. Omurilik kordonunun gri maddesi, omurilik nöronlarının hücre gövdelerini içerir; beyaz madde, omurilik kordonunda aşağı ve yukarı doğru bilgi ileten aksonları içerir. Beyaz renkte görünüm, aksonların çoğunu saran miyelin nedeniyledir.

Omurilik sinirleri, omurilik kordonundan düzenli aralıklarla çıkarak her iki yanda uzanır. Her bir omurilik siniri, iki köke sahiptir; bir tanesi, gri maddenin *dorsal boynuzu* ile bağlantı kurarken diğeri *ventral boynuz* ile bağlantı kurar. Bir omurilik sinirindeki afferent (duyusal) aksonlar, omurilik kordonuna *dorsal kök*ten girer; efferent (motor) aksonlar ise *ventral kök*ten çıkarlar.

Beynin katılımı olmaksızın omurilik kordonunda afferent bilgilerin efferente dönüşümüne **spinal refleks** adı verilir. Spinal refleksin en basit tipi, iki nöron ve bir sinaps gerektirir; onun için **monosinaptik refleks** olarak isimlendirilir. Bunun bir örneği, diz refleksidir; doktorunuz, dizinizin hemen altına çekiçle hafifçe vurarak kontrol yapar. Şekil 47.3'de görüldüğü gibi, omurilik kordonundan bilgi akışını izleyerek bir monosinaptik refleks şebekesinin şemasını çıkartabiliriz.

Diz refleksinde duyusal bilgiler, çekiç, diz üzerinde uzanan tendona çarptığı zaman, aniden kasılan bacak kaslarındaki gerilme reseptörlerinden gelir. Her gerilme reseptörü, omurilik kordonunun dorsal boynuzundan uzanan bir duyu nöronunun aksonu tarafından iletilen aksiyon potansiyellerini başlatır; ve bunların tümü ventral boynuza gider. Ventral boynuzda, motor nöronlar ile sinaps yapmış olan duyu nöronu, onların aksiyon potansiyelleri çıkarmasına neden olur; bu aksiyon potansiyelleri, ondan sonra, bacak ekstansör (uzatıcı) kaslarına iletilir ve kasın kasılmasına yol açar. Bu basit devrenin işlevi, üye üzerinde artmış olan yükü hissetmek, artan yükü dengelemek için kasın kasılma gücünü artırmak ve böylece kas uzunluğunu sabit tutmaktır.

Omurilikteki devrelerin çoğu, az önce izlemek üzere oluşturmuş olduğumuz bu monosinaptik refleksten çok daha komplekstir. Üyelerin hareketi, *antagonistik* kas takımları –birbirine zıt çalışan kaslar- tarafından kontrol edilir. Bir antagonistik kas takımının bir üyesi kasıldığı zaman, üyeyi eğer ya da büker; onun için *fleksör* adı verilir. Bu kasın antagonisti olan *ekstansör* ise, üyeyi düzleştirir ya da uzatır. Bir üyenin hareket etmesi için, kas çiftlerinden birisi gevşerken diğeri kasılır. Böylece, bir kasın motor nöronunu aktive eden duyusal bilgi, onun antagonistini inhibe eder. Bu eşgüdüm, bir *internöron* tarafından başarılır; internöron, antagonistik kasın motor nöronu ile inhibe edici sinaps yapar (bakınız Şekil 47.3). Böylece, antagonistik kasların karşılıklı inhibisyonu, inhibe edilen ka-




**47.3 Diz Refleksinin Omurilik Kordonu Tarafından Koordinasyonu** Duyusal (afferent) bilgiler, omurilik kordonuna dorsal boynuzlardan (kırmızı yol) girer ve motor (efferent) çıktılar omuriliği ventral boynuzlardan terk eder (mavi yol). Bilgiler beyne, ak madde yollarıyla iletilir. İnternöronların omurilik kordonu içerisinde yapmış oldukları bağlantılar, karmaşık ve koordineli bir davranış şeklinin meydana gelmesine neden olur.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 47.1 • Omurilik Kordonunda Bilgi İşlenmesi

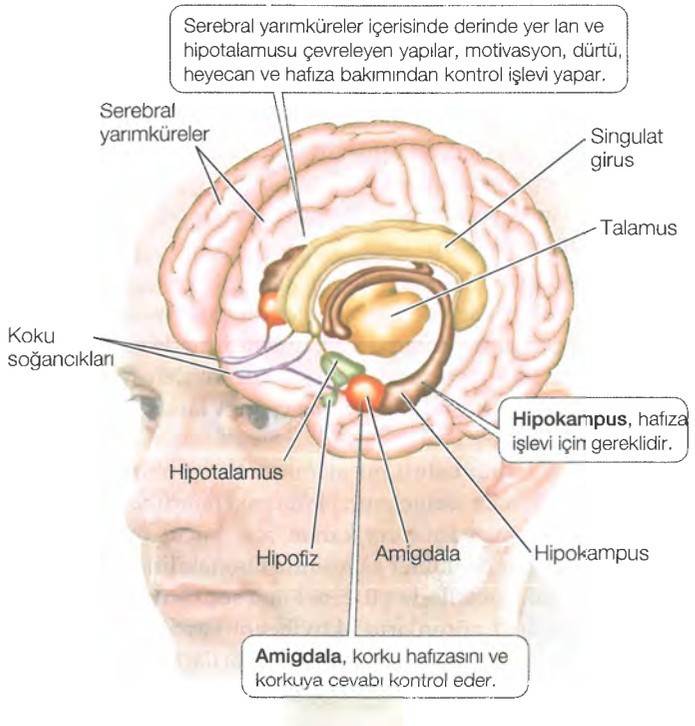
sın duyu nöronu ve motor nöronu arasında bir internöronun (ara nöron) bulunmasını, onun için en azından iki sinapsın olmasını gerektirir.

Geri çekme refleksi, birçok internöronu gerektiren çok sinapslı omurilik refleksinin bir örneğidir. Bir raptiyenin üzerine bastığınızda, derhal ayağınızı geri çekersiniz: raptiye, ayağınızdaki ağrı reseptörlerini uyarır; ve duyu nöronları, vücudun aynı tarafındaki omurilik kordonunun dorsal boynuzu içerisinde aksiyon potansiyellerini iletir. Dorsal boynuzdaki bu nöronlar, aksonlarıyla beyne bilgi gönderen internöronlar ile sinaps yapar; bu, ağrı hissinin farkına varılmasıyla sonuçlanır. Bununla birlikte, beyin, ağrının farkına varmadan önce, duyu nöronlarının diğer internöronlar ile sinapsları, omurilik kordonundaki farklı motor nöron çeşitlerini uyarır ve inhibe eder. Omurilik kordonunun aynı tarafındaki internöronlar, ayağı ve bacağı geri çeken kasların aktivitesini kontrol eder. Bununla birlikte, ayağı çekip ayırmak diğer bacağın uzatılmasını gerektirir; ve denge kaydırılmış olmalıdır. Bu eylemlerin koordinasyonu, omurilik kordonu boyunca zıt taraftaki motor nöronlarla bağlantı kuran internöronların olmasını gerektirir. Böylece hareketlerin oldukça karmaşık bir paketi, beynin katılımı olmaksızın omurilik kordonunda koordine edilir.

### Retiküler sistem ön beyni uyarır

Omurilik kordonundan yukarıya doğru, ön beyindeki nihai varış noktalarına taşınan duyusal bilgiler, beyin kökünden geçerler. Birçok duyu aksonu beyin kökü içerisinde dallar verir; bu dallar, **retiküler sistem** adı verilen beyin kökünün nöronlarının oluşturduğu ağla sinapslar meydana getirir. Aksonların ve dendritlerin oluşturmuş olduğu oldukça kompleks olan bu ağ içerisinde, ürettikleri ve saldıkları nörotransmitterler gibi bir ortak özelliği paylaşan birçok ayrı nöron grubu vardır. Merkezi sinir sisteminde bu şekilde anatomik olarak birbirinden ayrı olan nöron grubuna **nükleus** (**çekirdek**) (bir hücrenin çekirdeği ile karıştırılmamalıdır) adı verilir.

Retiküler formasyondan yukarıya doğru duyusal bilgi taşıyan aksonlar, vücudun birçok fonksiyonunu kontrol etmede gerekli olan çekirdeklerle bağlantılar yapar. Örneğin, eklemlerden ve kaslardan gelen bilgi, dengede ve koordinasyonda işlev gören pons ve beyincikteki çekirdeklere yönlendirilir. Duyusal bilgi, aynı zamanda, uyumayı ve uyanık kalmayı kontrol eden retiküler formasyon çekirdeklerine de gider. Yüksek retiküler formasyon aktivitesi, uyanık kalmayı sağlar; böyle bir uyarının yokluğunda ise uyuma gerçekleşir. Onun için, beyin kökünün retiküler çekirdeğine, *retiküler aktive edici sistem* adı verilir.




### Ön beynin çekirdeği, fizyolojik dürtüleri, içgüdüleri ve duyguları kontrol eder

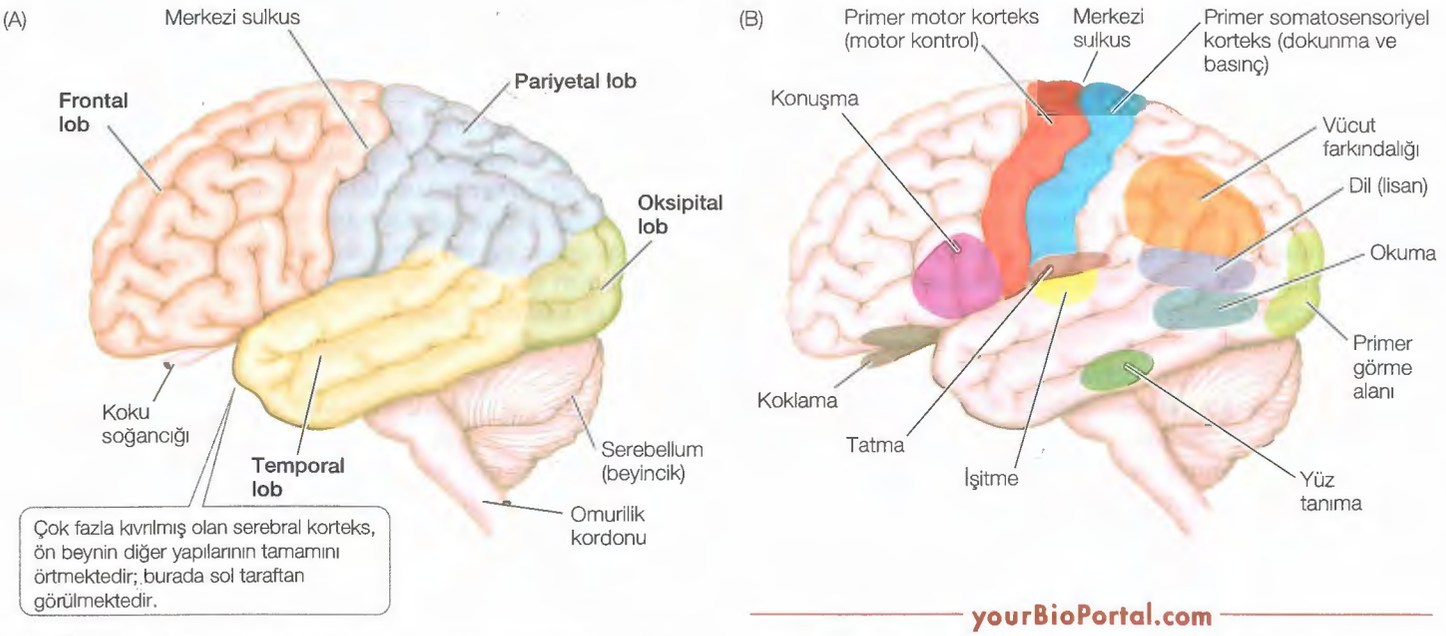
Yukarıda bahsedildiği gibi diensefalon, talamus ve hipotalamustan oluşur. Talamus, duysal bilgileri beyin korteksine iletir; hipotalamus vücuttaki fizyolojik koşullar hakkında bilgi alır ve birçok homeostatik işlevi düzenler. Kısım 40.4'de, vücut sıcaklığının düzenlenmesinde hipotalamusun nasıl gerekli olduğu; Kısım 41.2'de hipotalamus ve hipofiz bezi arasındaki yakın ilişki ile birçok homeostatik işlevin onlar tarafından kontrolü tartışılmıştır.

Tüm omurgalıların diensefalonunu çevreleyen, filogenetik olarak telensefalonun daha eski yapıları olan **limbik sistemdir** (**Şekil 47.4**). Limbik sistem, açlık ve susama, içgüdü, uzun-süreli hafıza oluşumu, korku hissi gibi temel fizyolojik dürtülerden sorumludur. Limbik sistem içerisinde bulunan alanlar, küçük elektrik akımlarıyla uyarıldıklarında, zevk alma, ağrı duyma ya da aşırı sinirlenme şeklinde yoğun duyumlara neden olabilir. Eğer bir sıçana kendi zevk alma merkezini bir düğmeye basmak suretiyle uyarma fırsatı verilecek olursa, yiyeceği, suyu ve hatta seksi önemsemeyerek, kendisini bitirinceye kadar sürekli olarak düğmeye basacaktır. Limbik sistemdeki zevk alma ve ağrı merkezlerinin, öğrenmede ve fizyolojik dürtülerde önemli roller oynadığına inanılmaktadır.

Bölüm 45'in giriş kısmında tanımlandığı gibi, Limbik sistemin bir elemanı – **amigdala**- korkma ve korku hafızasında işlev görür. Eğer amigdalanın belirli bir kısmı tahrip edilirse ya da bir kimyasalla engellenecek olursa, hayvan bir uyarıdan korkmayı ya da normal olarak şiddetli bir korku tepkisini indükleyecek olan durumu öğrenemez.

Limbik sistemin diğer bir kısmı olan **hippokampus**, Kısım 47.3'de tartışılacağı gibi, insanda kısa-süreli hafızanın uzun-süreli hafızaya transferi için gereklidir.

**47.4 Limbik Sistem** Telensefalonun evrimsel olarak ilkel kısmı, limbik sistem olarak nitelendirilir. Hipokampus, uzun-süreli hafızanın oluşması için gereklidir. Amigdala, korku hissini ve korku hafızasını tetikler (bakınız s.943).




**47.6 İnsan Serebrumu** (A) Her bir serebral yarımküre, dört loba bölünmüştür. (B) Farklı işlevler, serebral lobların belirli alanlarıyla sınırlanmıştır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 47.1 • İnsan Serebrumu

## Telensefalonun bölgeleri, birbiriyle etkileşerek bilinci üretir ve davranışı kontrol eder

Serebrum, memeli beynindeki dominant yapıdır. İnsandaki serebrum öylesine büyüktür ki beyincik (serebellum) dışındaki tüm beyin kısımlarını örter (**Şekil 47.5A**). Serebrumu örten serebral korteks, sadece 4 milimetre kalınlığındadır; fakat beyindeki kabarıklıkları (*gyri*; tekili *gyrus*) ve girintileri (*sulci*; tekili *sulcus*) kapladığından 1 $m^2$'den daha büyük bir yüzey alanı kaplar. Bu katlanmalar ya da kıvrımlar, korteksin kafatası içerisine uymasına izin verir.

Bizim sinir sistemimizin ilginç bir özelliği, vücudun sol tarafının (hem duysal ve hem de motor fonksiyonları bakımından) büyük ölçüde beynin sağ tarafından kontrol edilmesi; ve vücudun sağ tarafının büyük ölçüde beynin sol tarafından kontrol edilmesidir. Böylece, sağ elden gelen duyusal girdiler, sol serebral yarımküreye gider; sol elden gelen duyusal girdiler, ise sağ serebral yarımküreye gider. Baş, bu durum için istisnadır; başın sol tarafı sol serebral yarımküre tarafından ve sağ tarafı sağ serebral yarımküre tarafından kontrol edilir. İki yarımküre, tüm fonksiyonlar için simetrik değildir. Örneğin dil becerileri, ağırlıklı olarak sol yarımkürede yer alır.

Serebral korteksin farklı bölgeleri, özgül işlevlere sahiptir (**Şekil 47.5B**). Bu işlevlerden bazıları, kolaylıkla tanımlanabilir; örneğin duyusal bilgileri alma ve işleme ya da motor komutları üretme gibi. Fakat korteksin çoğu, tanımlanması kolay olamayan üst düzeyde bilgi işleme olayı ile meşguldür. Bu son bahsettiğimiz alanlara genel olarak **assosiasyon korteksi** adı verilir; bu şekilde isimlendirilmesinin nedeni, farklı duyu şekillerinden ve hafızadan gelen bilgileri bütünleştirmeleri ya da *ilişkilendirmeleri*dir.

Serebral korteksi anlamaya, bir anatomik yol haritasının bulunması yardım eder. Sol serebral yarımküre, sol taraftan bakıldığında, başparmak dışarıya doğru ve diğer parmaklar öne bakan ve bilek kısmı arkada olan sağ el boks eldivenine benzerlik gösterir. "Başparmağa" karşılık gelen alan **temporal lob**, parmaklar **frontal lob**, elin arkası **pariyetal lob** ve bilek **occipital loptur** (bakınız Şekil 47.5A). Sağ serebral yarımküre, bu düzenlemenin bir ayna görüntüsüdür. Şimdi her bir loba ayrı ayrı göz atalım.

Serebral korteksin ve beynin diğer kısımlarının işlevlerini incelerken, beyinleri bir kaza ya da beklenmedik diğer olaylar nedeniyle hasar görmüş kişilerden sıklıkla bahsedildiğini fark edeceksiniz. Son zamanlara kadar, böyle bireylerin çalışılması, insan beyni hakkındaki işlevsel bilgilerin ana kaynağı olmuştur; fakat pozitron emisyon tomografisi (PET) ve manyetik rezonans görüntüleme (MRI) gibi yeni görüntüleme teknikleri, insan beyninin çalışılması için yeni bilgi hazinesi ve fırsatlar sağlamaktadır.

**TEMPORAL LOB** Temporal lobun üst bölgesi, işitmeyle ilgili bilgileri kabul eder ve işler. Bu lobun assosiyason alanları, cisimleri tanıma, tanımlama ve isimlendirmede rol alır. Temporal lobun hasar görmesi, *agnosia* adı verilen rahatsızlıkla sonuçlanır; bu durumda birey, bir cismin farkına varır fakat onu tanıyamaz.

Temporal lobun belirli bir alanında hasar oluşması, simaları tanıyamama ile sonuçlanır. Hatta eski tanıdıklar, yüz özelliklerinden tanınamamasına karşın ses, vücut özellikleri ve postür gibi diğer özellikler sayesinde tanınabilirler. Maymunları kullanarak, genelinde yüzlere karşı seçici olarak tepki veren bu bölgedeki nöronların aktivitesini kaydetmek olasıdır. Bu nöronlar, görme alanındaki diğer uyarılara cevap vermez; ve onların cevap verme yeteneği, eğer yüz özelliklerinin bazıları kaybedilirse ya da uygun olmayan yerlerde ortaya çıkarsa azalır (**Şekil 47.6**). Temporal lobun diğer assosiyasyon alanlarının tahrip olması, konuşulan dili anlamada eksikliğe yol açar; ancak kişinin konuşma, okuma ve yazma yetenekleri varlığını sürdürebilir.




**47.6 Temporal Lobun Bir Bölgesindeki "Yüz Nöronları"** Elektrot, bir maymunla altta görülen resimler gösterildiğinde yanıt olarak maymunun temporal lobundaki bir nöronun impuls çıkartma oranını izlemektedir. En fazla impuls çıkartma, tam bir yüzün gösterilmesiyle uyarılmıştır.

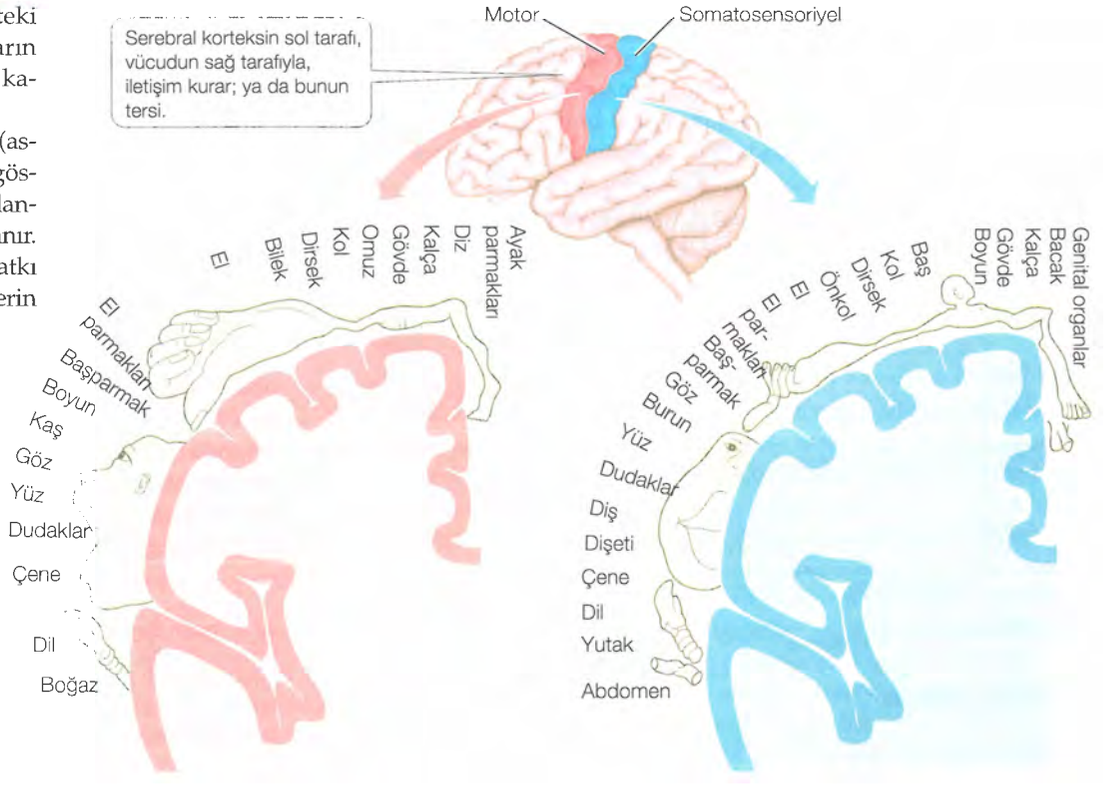
**FRONTAL LOB** Frontal ve pariyetal loblar, *merkezi sulkus* adı verilen derin bir girintiyle birbirinden ayrılır. Merkezi sulkusun hemen önündeki frontal lob korteks şeridine, **primer motor korteks** adı verilir (bakınız Şekil 47.5B). Bu bölgedeki nöronlar, vücudun belirli kısımlarındaki kasları kontrol eder; nöroşirürji (beyin cerrahisi) işlemleri sırasında primer motor korteks üzerinde, vücut kısımlarının büyük ölçüde haritası çıkarılmıştır. Bu işlemlerin bir parçası olarak, korteksin küçük alanlarını uyarmak için elektrotlar kullanılır. Merkezi sulkusun hemen önündeki alandaki uyarılmalar, belirli kasların kasılmasına yol açar. Yüz ve eller gibi hassas motor kontrollü vücut kısımları, bu alanda orantısız olarak temsil edilmiştir (**Şekil 47.7A**). Primer motor kortekstaki nöronların uyarılması, kasların koordineli hareketlerine değil kasın seğirmesine neden olur.

Frontal lobun bağdaştırma (assosiyasyon) işlevleri, çeşitlilik gösterir; ve görevi, hissetmek ve planlama yapmak olarak tanımlanır. Onlar, kişiliğe önemli ölçüde katkı yapar. Frontal lobu hasarlı kişilerin kişilikleri, çok belirgin olarak değişir ve gelecekteki olayları planlamada zorluklarla karşılaşırlar. Frontal lob hasarının dramatik bir durumu, Phineas Gage'nin öyküsüdür; Phineas Gage, 1848 yılında genç, çalışkan ve sorumluluk sahibi olan demiryolu yapım ustabaşıydı; o zaman, bir patlatma kazasında beyninin içine bir metre uzunluğunda, 3-santimetre genişliğinde bir demir çubuk saplandı. Çubuk, Gage'nin başına sol gözünün altından girerek frontal lobundan geçtikten sonra başının tepesinden çıkmıştı (**Şekil 47.8**).

Dikkate şayan biçimde Gage yaşadı; fakat tamamıyla farklı bir kişiydi. İnatçı, sabırsız ve kavgacı biriydi ve daha önce hiçbir zaman yapmadığı şekilde küfürlü dil kullanıyordu. O, demiryolundaki işini kaybetti ve günlerini başıboş gezip hikayesini anlatarak ve yara izlerini (ve yaralayıcı demiri) göstererek para kazanmaya başladı. Gage, 1860 yılında kriz geçirerek 38 yaşında öldü. Eğer siz Boston şehrindeyseniz ödeme yaparak onu ziyaret edebilirsiniz – onun kafatası, ölüm maskesi ve yaralayan demir Harvard Tıp Fakültesinin Warren Anatomi Müzesinde sergilenmektedir.

**PARİYETAL LOB** Merkezi sulkusun hemen arkasındaki pariyetal lob korteksi şeridi, **primer somatosensoriyel kortekstir** (bakınız Şekil 47.5B). Bu alan, talamus yoluyla vücuttan gönderilen dokunma ve basınç bilgilerini alır.

Tüm vücut yüzeyi, primer somatosensoriyel korteks üzerinde haritalanabilir (**Şekil 47.7B**). Dokunmayla ilgili mekanoreseptörlerin yoğun olarak bulunduğu vücut alanları, ve dokunmayla hassas ayırımlar yapabilme yeteneğinde olan alanlar (dudaklar ve parmak uçları gibi), orantısız bir şekilde büyük olarak temsil edilmektedirler. Eğer primer somatosen-




(A) Motor korteks (B) Somatosensoriyel korteks

**47.7 Vücut, Primer Motor ve Primer Somatosensoriyel Kortekste Temsil Edilir** Primer motor kortekstaki nöronlar (A) vücudun belirli kısımlarındaki kasları kontrol ederken primer somatosensoriyel kortekstaki nöronlar (B) vücudun belirli kısımlarından gelen bilgileri alır. Bu nöronların kortekstaki yerleşimi, vücut bölgelerinin kendileri için ayrılmış primer kortikal alanla orantılı olarak temsil edildiği "haritada" karşılığını bulmaktadır.



**47.8 Zihin Değiştiren Bir Deneyim** Phineas Gage, on dokuzuncu yüzyılda, bir demir yolu inşaatı sırasında gerçekleşen patlama kazasında beynine demir çubuk saplanarak mucizevi şekilde yaşamını sürdüren bir ustabaşıydı. Ancak, onun kişiliği, kalıcı bir şekilde tamamıyla değişti. Demir çubuğun Gage'nin beyninde izlediği yol, onun kafatası üzerinde bu şekildeki gösterilmiştir.

soriyel korteksin çok küçük bir alanı elektriksel olarak uyarılırsa, kişi, vücudunun belirli bir kısmına dokunulduğunu hissettiğini bildirir.

Pariyetal lobun önemli bir bağdaştırma işlevi, kompleks uyarılarla meşgul olmasıdır. Sağ taraftaki pariyetal loba hasar verilmesi, *kontralateral ihmal sendromu* adı verilen duruma yol açar; bu durumda birey, vücudun sol tarafından ya da sol görme alanından gelen uyarıları önemsememe eğilimindedir. Böyle bireyler, vücudunun sol tarafına giysilerin giydirilmesi gibi karmaşık işleri yerine getirmede sorunla karşılaşırlar; böyle bir hastalığa yakalanmış olan adam, yüzünün sol tarafını tıraş edemez. Bu sendroma sahip olan bireyden basit bir çizimin aynısını çizmesi istendiğinde, çizimin sağ tarafını mükemmel bir şekilde yapabilirken sol tarafını yapamaz.

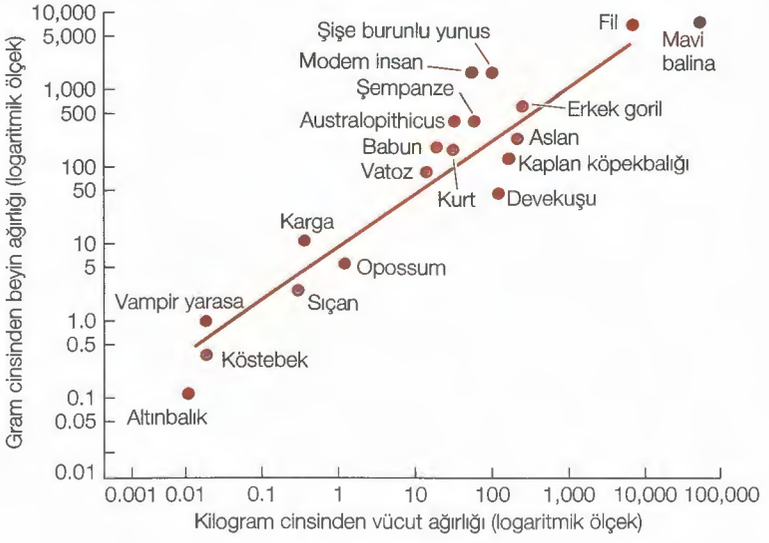
Bununla birlikte pariyetal korteks, dikkatteki rolü ile ilgili olarak simetrik değildir. Sol pariyetal korteksteki bir hasar, vücudun sağ tarafının ihmal edilmesine aynı derecede yol açmaz. Biz dili (lisan) tartıştığımızda, daha sonraki bölümde kortikal fonksiyonlarda benzer asimetrilerin olduğunu göreceğiz.

**OKSİPİTAL LOB** Oksipital lob, görsel bilgileri alır ve işler. Oksipital korteksin asosiyasyon alanları, görsel dünyayı anlamlı kılmak ve görmeyle ilgili deneyimleri dile tercüme etmek için gereklidir. Bu alanlardaki hasarlara bağlı olarak ortaya çıkan bazı eksiklikler, özgüldür. Bir örnekte, bu alanı sınırlı düzeyde hasarlı olan bir bayan, hareketleri görememektedir. Bayanın görmesi tamdır; fakat akan su şelalesini sadece hareketsiz bir imge, ve kendisine yaklaşan bir arabayı da belirli aralıklarla art arda dizilmiş duran nesneler olarak görebilmekteydi.

## İnsan beyni eğrinin dışındadır

İnsanlar, bazen "büyük-beyinli primatlar" olarak isimlendirilirler ve bu, çok doğru bir tanımlamadır. Omurgalı türleri arasında vücut büyüklüğü ve beyin büyüklüğü arasında bir bağıntı vardır (**Şekil 47.9**). Şempanzeler, babunlar ve goriller gibi yüksek primatlar, bu regresyon çizgisinin yukarısına düşer; fakat insanların bu regresyon çizgisinin daha yukarısına düşmesi dikkat çekicidir. Goriller, insanlarda çok daha büyüktür; fakat daha küçük beyne sahiptirler. Filler ve balinalar, büyük beyne sahiptirler; fakat onlar regresyon çizgisine yakın kalırlar. Yunuslar ve insanların, vücut büyüklüklerine göre tahmin edilenden daha büyük beyne sahip olmaları dikkat çekicidir.

Bununla birlikte beyin büyüklüğü ve vücut büyüklüğü arasındaki bağıntı, insan beyni evriminin tüm öyküsünü anlatmaz. Dört omurgalının beyinlerinin karşılaştırıldığı Şekil 45.2'de ön beynin, diğer beyin bölgelerinden daha büyük olduğunu görmekteyiz; ve bu olay, memelilerde serebral korteksin detaylandırılması şeklinde görülmektedir. Eğer memelilere göz atacak olursak, bir başka özellik korteksin *kıvrılma* derecesidir. Kortekste, nöronlar iki boyutta sıralandığı ve tabakalanma gösterdiği için, korteksin alanı kıvrımlar sayesinde artırılmıştır; ve insanlarda en büyüktür. Son olarak, korteksin yüzde olarak asosiyasyon korteks kısmı (yani, bilgilerin bütünleştirilmesine ayrılmış kısım), insanda en büyüktür. Öncelikle kortekste olan bu evrimsel değişiklikler, insanların büyük entelektüel kapasitesi için kaynak sağlarlar- bölümün sonunda bu konuya tekrar döneceğiz.




**47.9 İnsan Beyninin Evrimi** Beyin büyüklüğü, geniş bir omurgalı gurubunda, vücut büyüklüğüne karşı ölçeklenmiştir. Yüksek organizasyonlu primatlar, bu karşılaştırmadan beklenenden daha büyük beyne sahiptir; insanlar, daha büyük beyne sahip olmalarıyla bu ilişkinin dış tarafında kalırlar. İnsanda beyin büyüklüğündeki artış, büyük ölçüde serebral korteksteki artış nedeniyledir. İnsan beyni, aynı zamanda çok fazla kıvrımlıdır; ve beynin büyük bir kısmı, asosyatif (çağrışım yeteneği) işlevler için ayrılmıştır.

## 47.1 ÖZET

**Merkezi sinir sistemi, çevresel sinir sistemi aracılığıyla vücudun geri kalan kısımlarıyla bağlantı kurar. Biz, merkezi sinir sistemine gelen bazı bilgilerin farkına varırız; fakat sisteme gelip fizyolojik düzenlemelerde kullanılan diğer bilgilerin farkında olmayız. Beynin farklı bölgeleri farklı işlevlere sahiptir. İnsan beyninin evrimi, bilgilerin bütünleştirilmesine adanmış olan serebral korteksin büyük ölçüde artışıyla sonuçlanmıştır.**

- Sinir sisteminin belli başlı bölümlerinin onların embriyonik nöral tüpteki orijinleriyle nasıl ilişkili olduklarını açıklayınız. **Bakınız ss. 986-988 ve Şekil 47.2**
- Bir omurilik refleksiyle sonuçlanan bilgi akışını izleyiniz. **Bakınız ss. 988-989 ve Şekil 47.3**
- Telensefalonun belli başlı bölümlerinin uzamsal ilişkilerini ve işlevlerini tanımlayınız. **Bakınız ss. 990-992 ve Şekil 47.5**
- İnsan beynini diğer memelilerin beyinlerinden ayırt ettiren şey nedir? **Bakınız s. 992 ve Şekil 47.9**

Artık sinir sisteminin farklı bölgelerinin yapısı ve işlevleri hakkında epey bir bilgi sahibi olmuş durumdasınız şimdi, bazı özel bölgelerdeki nöral devrelerde bilginin nasıl işlendiğinin bazı örneklerini inceleyelim.

## 47.2 Bilgi, Nöral Ağlar Tarafından Nasıl İşlenir?

Özgül işlevler, sinir sisteminin özgül kısımlarında gerçekleştirilir ve bu yapılardaki nöral devrelere ya da sinir ağlarına bağlıdır. Modern sinirbiliminin odaklanmış olduğu ana konu, sinir siteminin basit reflekslerden oldukça karmaşık olan öğrenme ve hafıza oluşturmaya kadar giden çeşitli işlevleri, devrelerdeki nöronların etkileşimleriyle nasıl başardığını anlamaktır. Şimdi, sinir ağlarının bilgileri nasıl işlediğine ilişkin iki örneğe bakalım: otonom sinir sistemi (bir çıkış yolu) ve görme sistemi (bir giriş yolu).

### Otonom sinir sistemi istemsiz fizyolojik işlevleri kontrol eder

**Otonom sinir sistemi** ya da **ANS**, kalp atışı, terleme ve bağırsakların bazı işlevleri gibi istemsiz işlevleri kontrol eden merkezi sinir sisteminin çıkış yollarını kapsar. Çeşitli organların ve dokuların kontrolü, homeostasis için oldukça önemlidir. Otonom sinir sistemi **sempatik** ve **parasempatik** olmak üzere iki bölüme sahiptir; bu bölümlerin çoğu organdaki etkileri birbirlerine zıt olacak şekildedir: bir bölüm, aktivitede artışa yol açarken diğer bölüm azalmaya neden olur. Otonom sinir sisteminin sempatik ve parasempatik bölümleri, anatomileriyle, nörotransmitter maddeleriyle ve eylemleriyle kolayca ayırt edilebilirler (**Şekil 47.10**).

Otonom sinir sisteminin en iyi bilinen işlevi, savaş-ya da-kaç cevabını üreten sempatik bölümünkidir: kalp atışında artış, kan basıncında artış, kalp debisinde artış ve vücudu acil durumlar için hazırlama (bakınız Şekil 41.5). Bunun aksine parasempatik bölüm, kalbi yavaşlatır, kan basıncını düşürür; bu bölümün eylemleri "dinlen ve sindir" şeklinde tanımlanabilir. Sempatik bölümün, olayları hızlandırıcı ve parasempatik bölümün ise yavaşlatıcı olduğunu düşünebilirsiniz; fakat bu, sanıldığı kadar basit değildir. Örneğin, sempatik bölüm sindirim sistemini yavaşlatırken parasempatik bölüm hızlandırmaktadır.

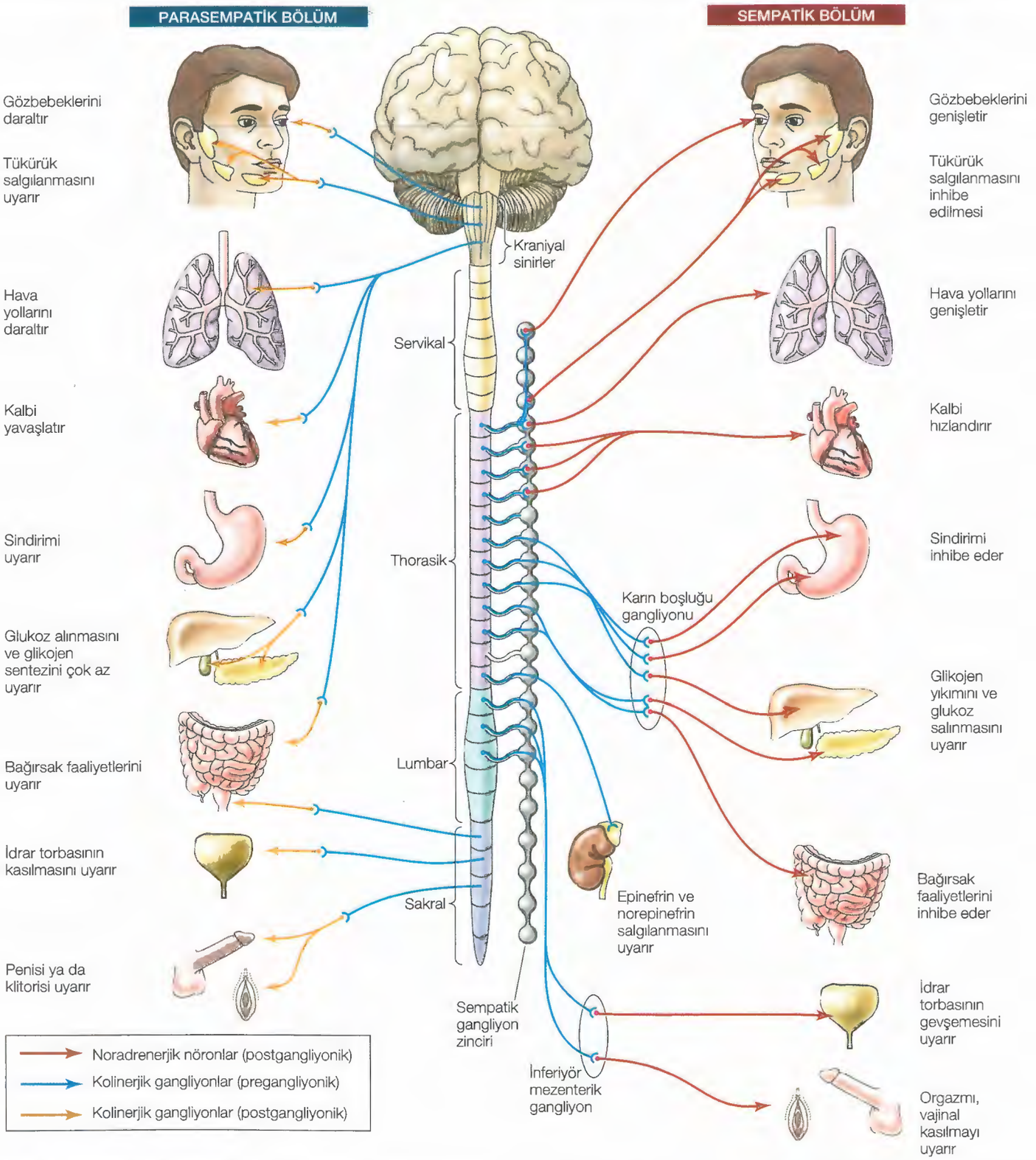
Sempatik ya da parasempatik olup olmadığına bakılmaksızın her otonomik efferent yol, hücre gövdesi beyin kökünde ya da omurilikte olan *kolinerjik bir nöron* (nörotransmitter olarak asetilkolini kullanan nöron) ile başlar. Bu hücrelere *preganglİyonik nöronlar* denir; çünkü onlar, merkezi sinir sisteminin dışındaki bir *gangliyon*da bu yol üzerindeki ikinci bir nöron ile sinaps yaparlar. Bu ikinci nörona *postgangliyonik nöron* adı verilir, çünkü onun aksonu gangliyondan dışarıya doğru uzanır. Postgangliyonik nöronun aksonu, hedef organdaki hücrelerle sinaps yapar (bakınız Şekil 47.10).

Sempatik bölümün postgangliyonik nöronları, nörotransmitter olarak norepinefrini (noradrenalin olarak da bilinir) kullandıklarından *noradrenerjik* olarak isimlendirilir. Bunun aksine, parasempatik bölümün postgangliyonik nöronları, çoğunlukla kolinerjiktir. Hem sempatik ve hem de parasempatik girdi alan organlardaki hedef hücreler, norepinefrine ve asetilkoline karşı zıt yollarla cevap verirler. Örneğin bu, kalp atışlarını başlatan kalbin *peysmekır* (*pacemaker*) denen kısmında olur. Kalbe giden sempatik sinirin uyarılması ya da peysmekır hücreleri üzerine norepinefrin damlatılması kalp atışlarını hızlandırır. Bunun aksine, kalbe giden parasempatik sinirin uyarılması ya da peysmekır hücreleri üzerine asetilkolin damlatılması, impuls çıkartılmasını yavaşlatır ve kalbin daha yavaş atmasına neden olur.

Otonom sinir sisteminin sempatik ve parasempatik bölümleri, anatomik olarak da ayırt edilebilir. Parasempatik bölümün preganglİyonik nöronları, beyin kökünden ve *sakral* bölgeden çıkar; sempatik bölümlerinkiler ise *torasik* ve *lumbar* bölgelerden gelirler (bakınız Şekil 47.10). Sempatik bölümün gangliyonlarının çoğu, omurilik kordonunun her iki tarafında birer tane olmak üzere iki zincir şeklinde dizilmiştir. Parasempatik gangliyonlar, hedef organların yakınındadır.

Sempatik bölümde bir özelleşme, savaş-ya da-kaç cevabında kritik öneme sahip olan adrenal bezin sinirle donatım şeklinde görülür. Pregangliyonik sempatik nöron, aksonunu kesintiye uğramadan adrenal beze gönderir. Bezin medullası (öz), hormon salgılayan hücrelerden oluşmuştur ve bu hücreler, aslında, gelişim sırasında değişikliğe uğrayarak aksonlarını kaybetmiş olan postgangliyonik sempatik nöronlardır. Medulla hücreleri, kendi "nörotransmitterlerini" (epinefrin ve norepinefrin) hücre dışı sıvıya salgılarlar; bunlar, dolaşım sistemine girerek hormon olarak işlev görürler (bakınız Kısım 41.1).

Otonom sinir sistemi, merkezi sinir sistemiyle birçok fizyolojik işlev arasındaki önemli bağlantıdır. Bu sistemin çeşitli doku ve organları kontrol etmesi, homeostasis için ciddi öneme sahiptir. Karmaşıklığına rağmen, nörobiyologlar ve fizyo-




**47.10 Otonom Sinir Sistemi** Otonom sinir sistemi, sempatik ve parasempatik olmak üzere iki bölüme bölünür. Bu iki bölümün çoğu organ üzerindeki etkileri birbirine zıt olacak şekildedir; birisi aktivite artışına neden olurken diğeri aktivite azalmasına yol açar.

loglar tarafından onlarca yıldır yapılan çalışmalar, onların nöral özellikleri ve devreleri yönünden işlevlerini anlamayı olası kılmıştır.

## Retina üzerine düşen ışık desenleri, görme korteksi tarafından bütünleştirilir

Görme sistemi, merkezi sinir sistemine uzanan girdi yollarının en fazla çalışılanlarından bir tanesidir. Kısım 46.4'de retina üzerine düşen ışığın ürettiği sinyallerin, retinanın hücresel devreleri boyunca nasıl iletildiği ve optik sinirdeki aksiyon potansiyelleriyle nasıl sonuçlandığını tanımladık. Fakat, merkezi sinir sistemi bu bilgiyi, beyinde görüntüyü oluştururken nasıl kullanmaktadır? Bu soruyu araştıran deneyler, nörobi-

yolojinin en meşhur deneylerinden birkaçıdır ve Nobel ödülleriyle sonuçlanmıştır.

**RETİNA ALICI ALANLARI** Retina boyunca görsel bilginin işlenmesinin bir yönü, *bilgi yakınsanmasıdır.* Her insan retinası 100 milyondan fazla fotoreseptör içerir; fakat sadece 1 milyon civarında *gangliyon hücresi* vardır. Gangliyon hücrelerinin aksonları bilgiyi gözlerden beyne iletir. Bilgi, böylesine fazla sayıdaki fotoreseptörden çok daha az sayıdaki gangliyon hücreleri tarafından nasıl bütünleştirilmektedir?

Bu soruya, 1953 yılında John Hopkins Üniversitesinde Stephen Kuffler tarafından yapılan klasik deneylerle cevap arandı. Kuffler, retinayı ışık spotu ile uyarırken kedi gözlerinin tek gangliyon hücrelerinin aksonlarındaki aktiviteyi kaydetmede elektrotları kullandı (Şekil 47.11). Bu deneylerin başlama noktası, beynin tek tek hücrelerden gelen bilgiyi görsel imaj yaratmada nasıl bir araya getirdiğini anlamaktı- başka bir değişle, beynin nasıl gördüğünü araştırmaktı.

Kuffler'in deneyleri, her bir gangliyon hücresinin, tüm görme alanının küçük bir alanından gelen ışığı alan bir grup fotoreseptör hücreden oluşmuş ve çok iyi tanımlanmış olan bir **alıcı alana** sahip olduğunu ortaya koymuştur. Bu fotoreseptörlerin ışıkla uyarılması, gangliyon hücresini aktive eder ve gangliyon hücresi, aksiyon potansiyellerini talamusa ve görme korteksine (görme ile ilgili bilgilerin işlendiği oksipital lob alanı; bakınız Şekil 47.5) gönderir. Onun için, birçok fotoreseptörden gelen bilgiler, beyne tek bir mesaj olarak iletilir. Bununla birlikte bireysel fotoreseptörler, birden çok gangliyon hücresinin alıcı alanlarına katkı yapabilir; böylece alıcı alanlar, üst üste biner.

Çoğu gangliyon hücresinin alıcı alanları, daireseldir; fakat alıcı alan üzerine düşen ışık spotunun kendi gangliyon hücresini uyarması ya da inhibe etmesi hem alıcı alanın özelliğine ve hem de ışık spotunun düştüğü yere bağlıdır. Alıcı alanlar, bir *merkeze* ve aynı merkezli bir *çevreye* sahiptirler; ve *merkezde* ya da *merkez dışında* olabilirler. Merkezdeki alıcı alanın merkezine düşen ışık, gangliyon hücresini uyarır; merkez dışındaki alıcı alanın merkezine düşen ışık, gangliyon hücresini inhibe eder. Çevreye düşen ışık zıt etkiye sahiptir: bir merkezi alıcı alanın çevresi, gangliyon hücreyi inhibe ederken merkez dışındaki alıcı alanın çevresi, uyarıcı etki yapar. Böylece, gangliyon hücrenin aktivitesi ne kadar ışık uyarısının merkeze ve ne kadarının kendi alıcı alanının çevresi üzerinde olduğunu yansıtır (bakınız Şekil 47.11).

Merkez etkileri, daima, çevre etkilerinden daha güçlüdür. Böylece, alıcı alanın merkezine yöneltilen küçük bir ışık noktası, maksimum etkiye sahip olurken çevrenin merkezinin ve kısımlarının ışıklandırılmasıyla ortaya çıkan daha büyük ışık uyarısı, daha küçük etkiye sahip olacaktır. Merkeze ve çevreye eşit olarak düşen aynı şekilli ışık beneği, gangliyon hücrenin alıcı alan için impuls çıkartma oranı üzerinde çok küçük etkiye sahiptir.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 47.2 • Retinada Bilgi İşlenmesi

Alıcı alanları oluşturmak için retinadaki hücreler birbirleriyle nasıl bağlantılıdırlar? Bir alıcı alanın merkezindeki fotoreseptörler, *bipolar hücreler* tarafından ilgili gangliyon hücresine bağlanırlar. Çevredeki fotoreseptörler, merkezi fotoreseptörler ve onların bipolar hücreleri arsındaki iletişimi, *horizontal hücreler* ve *amakrin hücrelerin* lateral bağlantılarıyla değiştirirler (bakınız Şekil 46.21). Böylece, bir gangliyon hücrenin alıcı alanı, fotoreseptörler, horizontal hücreler, amakrin hücreler ve bipolar hücreler arasında yapılan sinaps deseni sonucunda ortaya çıkar. Oldukça karmaşık olarak görülen bu olaylar zincirinden çıkarılacak genel ders, nöral devrelerde uyarılma kadar inhibisyonun da önemli olduğudur.

Özet olarak, retinanın nöral devreleri, beyne giden optik sinirin aksonlarında sinyallerin oluşmasına yol açar; ve optik sinir, retinanın farklı kısımları üzerine düşen ışık ve karanlık desenleri hakkında beyne basit bilgileri iletir. Fakat, optik sinirdeki aksiyon potansiyelleri varacakları yere ulaştıklarında beyin, dış dünyanın görsel imajlarını oluştururken onları nasıl bütünleştiriyor?

**GÖRME KORTEKSİNİN ALICI ALANLARI** Optik sinirin aksonları, bilgileri sağ ve sol gözün her ikisinden de alan bir gönderi istasyonu olan talamusun bir bölgesinde sonlanır. Optik sinirlerdeki aksonların aktivitesinde kodlanmış olan bilgiler, talamustan beynin arkasında yer alan oksipital loblardaki görme korteksine gönderilir. Harvard Üniversitesinden David Hubel ve Torsten Wiesel, 1960'lı yıllarda, görme korteksindeki nöronların aktivitesini çalışmıştır; onlar, çalışma sırasında, retina üzerine parlak ışık spotları ve barları düşürüp korteksteki tek tek hücrelerin aktivitelerini kaydetmiştir. Onlar, retina gangliyon hücrelerindekine benzer şekilde, görme korteksindeki nöronların da alıcı alanlara sahip olduğunu bulmuştur. Hubel ve Wiesel, görmenin nörofizyolojisindeki öncü çalışmaları nedeniyle, 1981 yılında Nobel ödülü kazanmıştır.

Bununla birlikte, görme korteksindeki nöronların alıcı alanları, retina gangliyon hücrelerinin daire şeklideki alıcı alanlarından farklıdır. Görme korteksindeki *basit hücreler* olarak adlandırılan nöronlar, retinanın küçük bir bölgesi üzerine belirli bir yönelime sahip ışık barları düştüğünde maksimum olarak uyarılır. Bu basit hücreler, birkaç gangliyon hücresinden bilgi kabul eder; bu gangliyon hücrelerinin dairesel retinal alıcı alanları, bir sıra şeklinde dizilmişler ve bar duyarlılığı ortaya çıkarmışlardır.

Görme korteksindeki diğer hücrelere *kompleks hücreler* adı verilir. Bu hücreler, belirli bir yönden gelen ışık barlarına maksimum düzeyde cevap verirler; fakat bu barlar, retinanın büyük bir alanı üzerindeki herhangi yere düşebilir. Böylece kompleks bir hücrenin alıcı alanı, belirli bir uyarı oryantasyonunu paylaşan fakat alıcı alanları retina üzerinde farklı yerlerde olan birçok basit hücreden, bilgi alınmasına uygun olarak ortaya çıkar (Şekil 47.12). Bazı kompleks hücreler, ışık barı belirli bir yönde hareket ettiği zaman en kuvvetli cevabı verir.

Bu deneylerden ortaya çıkan görüş, beyin, retina üzerine düşen ışık desenlerinin kenarlarını analiz ederek görsel dünyanın zihinsel imajını oluşturmaktadır. Her retina, beyne milyonlarca akson gönderir, fakat görme korteksinde *yüz milyonlarca* nöron vardır. Bir tane retinal gangliyon hücresinden gelen aksiyon potansiyelleri, kortekstеki yüzlerce nöron tarafından kabul edilir; bu nöronların her biri, retina üzerine düşen aydınlık ve karanlık desenlerdeki kontrast çizgilerin hareketine; pozisyon, renk ve oryantasyonun farklı bir kombinasyonuna duyarlıdır.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

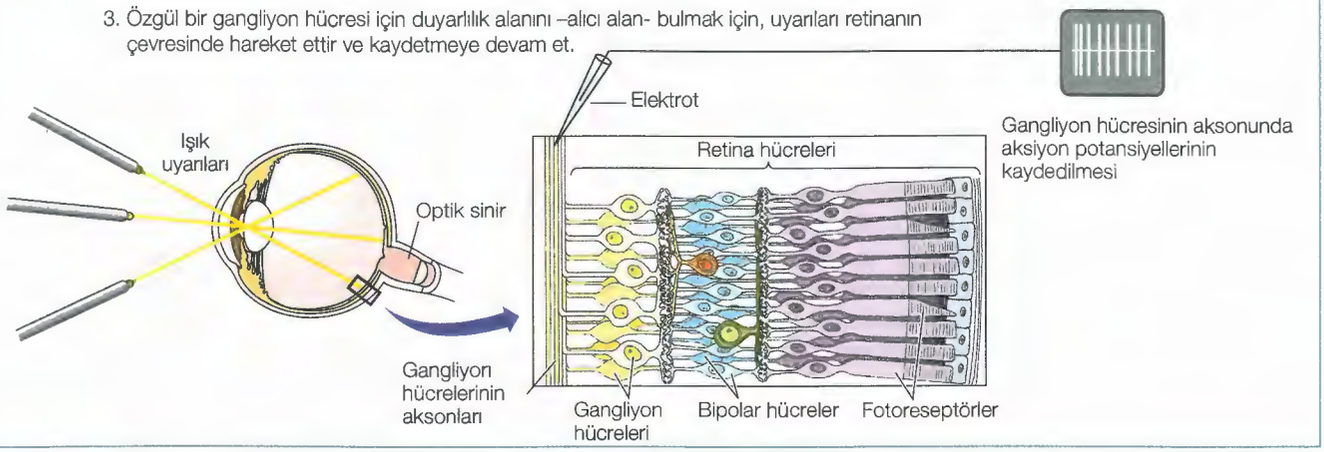
## 47.11 Göz, Beyne Ne Anlatır?

Stephen Kuffler'in deneyleri, kedilerin gözlerindeki tekli gangliyon hücrelerinin aksonlarındaki aktiviteyi kaydetti. Bu çığır açıcı deneyler, retina gangliyon hücrelerinin her birisi için dairesel alıcı alanların mevcut olduğunu ortaya koydu. Bir alıcı alandaki fotoreseptör hücrelerden gelen sinyaller, gangliyon hücresini ya uyarıcıdır ya da inhibe edicidir; gangliyon hücresi, aksiyon potansiyelini optik sinir aracılığıyla beyne gönderir.

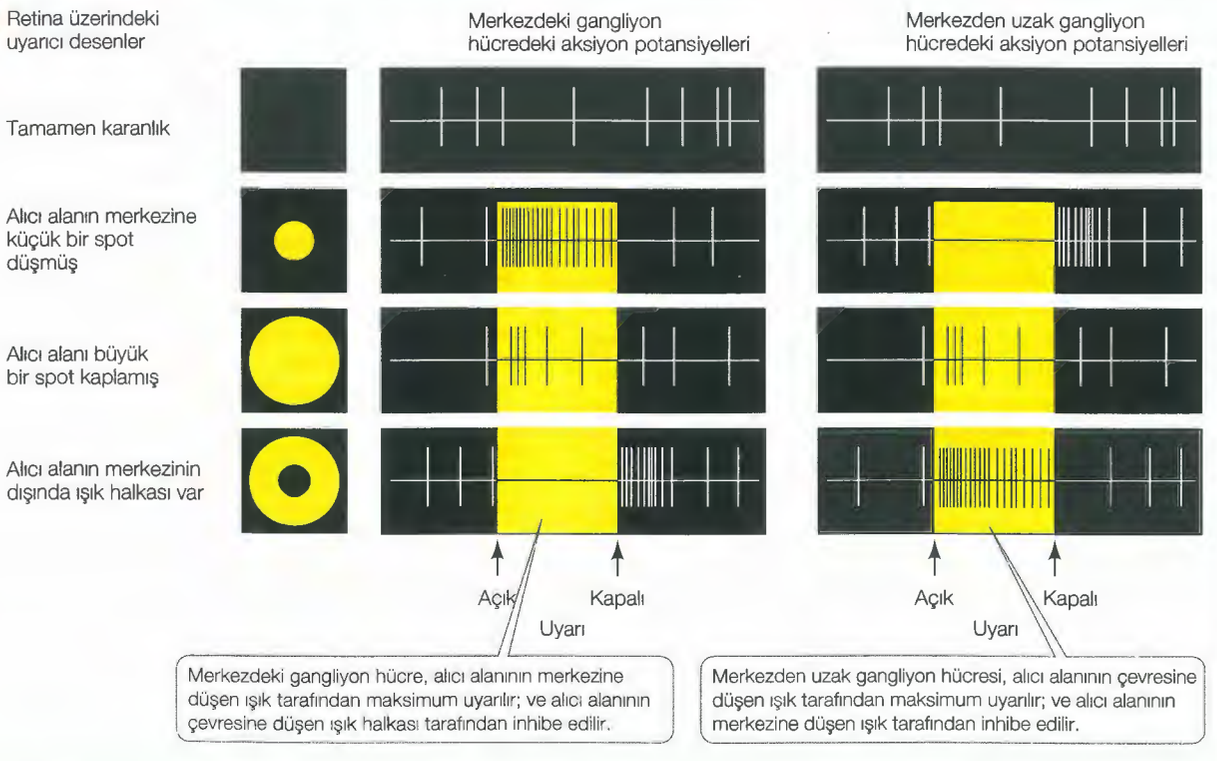
**HİPOTEZ** **Retina gangliyon hücreleri, retinanın lokal alanları üzerine düşen ışık ve karanlık uyarılar tarafından uyarılır ya da inhibe edilir.**

**YÖNTEM**

1. Elektrotları, kedinin optik siniri içerisine yerleştir.
2. Retinayı ışık ve karanlık uyarıların farklı kombinasyonları ile uyar ve gangliyon hücre aksonlarının cevaplarını kaydet.
3. Özgül bir gangliyon hücresi için duyarlılık alanını –alıcı alan- bulmak için, uyarıları retinanın çevresinde hareket ettir ve kaydetmeye devam et.




**BULGULAR**




**SONUÇ** **Gangliyon hücreleri, aydınlık ve karanlık arasındaki kontrast desenlerini kodlarken bir merkez-çevre ikilemini kullanır.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

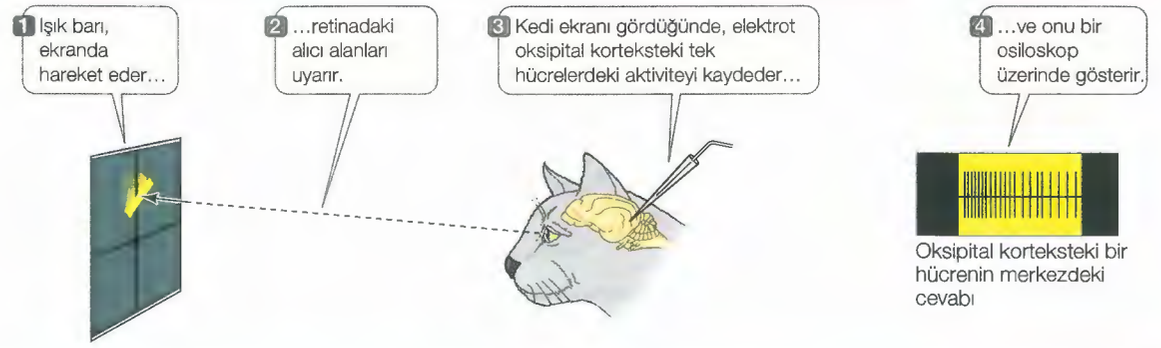
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 47.12 Görme Korteksindeki Hücreler, Işığın Belirli Desenlerine Cevap Verir

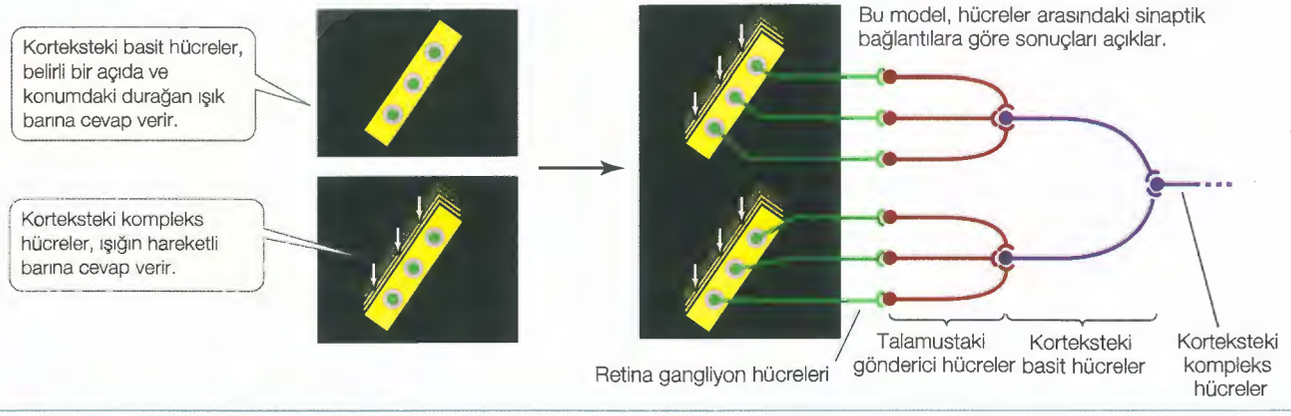
Torsten ve Wiesel, gangliyon hücrelerinin (bakınız Şekil 47.11) dairesel alıcı alanlarına düşen ışıktan gelen bilgiler, görme korteksinin basit hücreleri üzerinde yakınsadığını gösterdi; bu hücreler doğrusal alıcı alanlara sahiptir. Bu basit hücreler, kortekstekı kompleks hücrelere bilgi iletir; bu hücreler de retinanın farklı alanlar üzerine düşen doğrusal uyarılara cevap verir.

**HİPOTEZ** **Gangliyon hücrelerin alıcı alanlarının üzerine düşen ışıktan gelen sinyaller, görme korteksindeki hücrelerden gelen cevapları meydana çıkarır.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR** Talamustaki hücrelerle iletişimde olan gangliyon hücreleri, görme korteksine bilgi gönderir. Işığın her bir barı tarafından uyarılan alan, birkaç gangliyon hücresinin alıcı alanını içerir.




**SONUÇ** **Retina, talamus ve kortekstekı hücreler, belirli ışık desenlerine cevap verecek şekilde bağlantılıdır.**

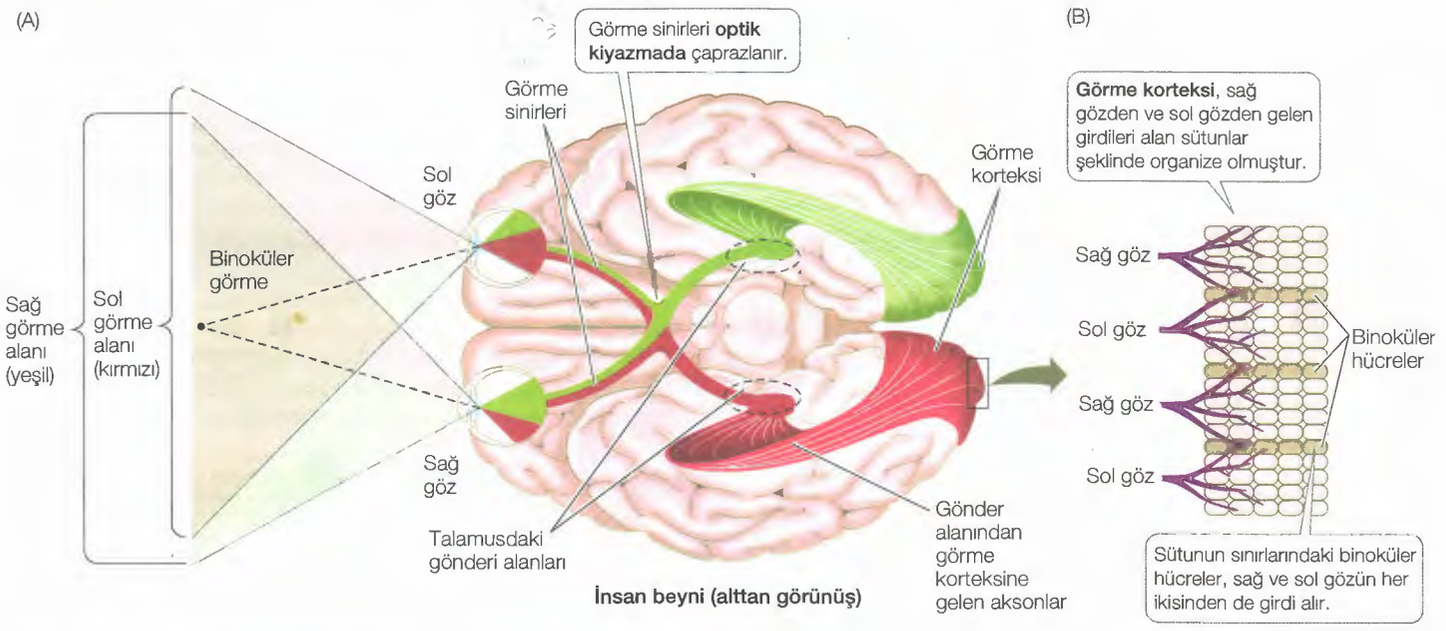
Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

### Kortikal hücreler her iki gözden de bilgi alır

Biz, cisimleri üç boyutlu nasıl görürüz? Bunun hızlı yanıtı, kişinin iki gözünün başının ön kısmında yerleşmiş olması ve birazcık farklı olan görme alanlarını birbirinin üstüne bindirerek görmemizdir – yani, insanlar **binoküler görmeye** sahiptir. Bir gözü kör olan bir kimse, mesafeleri ayırt etmede büyük güçlükle karşılaşır. Gözleri başının iki yanında yer alan hayvanların görme alanları, minimal düzeyde üst üste biner; sonuç olarak derinlemesine görmeleri zayıftır. Ancak bu hayvanlar, her taraftan sürünerek gelen avcıları görebilirler.

İki gözden gelen bilgileri beynin nasıl bütünleştirdiğinin öyküsü, optik sinirlerin yollarıyla başlar. İki optik sinir, beynin alt tarafı boyunca uzanır, tam hipotalamusun altında birleşir ve ondan sonra tekrar ayrılır (**Şekil 47.13A**). Onların birleştikleri yere **optik kiyazma** adı verilir. Burnunuza en yakın her bir retinanın yarısından gelen aksonlar, optik kiyazmada çaprazlaşır ve beyninizin zıt taraflarına giderler. Her bir retinanın diğer yarısından gelen aksonlar, optik kiyazmada çaprazlanma yapmaz; sol retinanın dış kısmından gelen aksonlar, beynin sol tarafına, sağ retinanın dış kısmından gelen aksonlar da beynin sağ tarafına gider.

Optik kiyazmanın işlevsel sonucu, siz ileriye doğru baktığınızda görme alanınızın sol tarafından gelen görsel bilgilerin, beyninizin sağ tarafına gitmesi; ve görme alanınızın sağ tarafından gelen görsel bilgilerin beyninizin sol tarafına




**47.13 Binoküler Görmenin Anatomisi** (A) Her göz, beynin her iki tarafına da bilgi iletir; ancak, beynin sağ tarafı, sol görme alanından (kırmızı) gelen tüm bilgileri işler; beynin sol tarafı ise sağ görme alanından (yeşil) gelen tüm bilgileri işler. (B) Görme korteksi, görmeyle ilgili alan bilgilerini sağ ya da sol gözden gelmelerine göre sınıflandırır.

gitmesidir. Bu ilişkiler, Şekil 47.13A'da kırmızı ve yeşil olarak gösterilmiştir.

Görme korteksindeki hücreler, şeritler ve sütunlar şeklinde organize olmuştur. Şeritler, korteks yüzeyinin organizasyonunu; sütunlar ise korteksin derinliği boyunca organizasyonunu ifade etmektedir (**Şekil 47.13B**). Şeritler ve sütunlar, girdilerinin kaynağına göre birbirlerini izlerler: sol göz, sağ göz, sol göz, sağ göz vs. İki şerit ya da sütun arasındaki sınıra en yakın olan hücreler, her iki gözden de girdi kabul ederler; onun için bu hücrelere *binoküler hücreler* adı verilir. Binoküler hücreler, iki retina üzerine aynı uyarının düştüğü noktalar arasındaki *ayrılığı* (*disparite*) ölçerek uzaklığı yorumlar.

Disparite nedir? Önünüze parmağınızı tutunuz ve ona, önce bir gözünüzü daha sonra diğer gözünüzü kapatarak bakınız. Sizin parmağınız, ileri geri hareket ediyor gibi görünür; çünkü onun imajı, her bir retina üzerine farklı pozisyonda düşer. Bu egzersizi, uzak bir cisim ile tekrarlayınız. O, çok fazla ileri geri gitmez; çünkü iki retina üzerindeki imajın pozisyonlarında daha az ayrılık vardır. Bazı binoküler hücreler, her iki retinaya belirli bir ayrılıkla (disparite) düşmüş bir uyarıya en ideal şekilde cevap verir. Binoküler hücrelerin oluşturduğu takım, uyarının ne kadar uzakta olduğuna bağlı olarak uyarılır.

Bir cisme baktığımızda, onun biçimini, rengini, derinliğini ve hareketini saptayabiliriz. Tüm bu bilgiler, bir araya nerede getiriliyor? Sadece kırmızı bir spor araba geçtiğinde, impuls çıkaran tek bir hücre var mıdır? Hayır. Belirli bir görsel deneyim, büyük bir hücre koleksiyonundaki eş zamanlı aktiviteden gelmektedir. Ayrıca, çoğu görsel deneyimler, diğer duyulardan ve hafızadan gelen bilgilerle kuvvetlendirilir; bu, serebral korteksin yaklaşık %75'inin niçin asosiyasyon korteks olduğunu açıklamaya yardım eder.

## 47.2 ÖZET

**Sinir sistemindeki bilgi, nöral ağlardaki hücresel etkileşimler tarafından işlenir. Otonom sinir sisteminin sempatik ve parasempatik bölümlerinin zıt olan eylemleri, sadece iki nörondan oluşmuş nöral yollar bakımından anlaşılabilir. Görme olayı, alıcı alanlar şeklinde organize olmuş, retina üzerine düşen aydınlık ve karanlık desenleri işleyen nöronların daha kompleks etkileşimlerini içerir.**

- Sempatik ve parasempatik bölümler arasındaki anatomik ve işlevsel farklılıkları tanımlayınız. **Bakınız s. 993 ve Şekil 47.10**
- Retina gangliyon hücrelerinin alıcı alanları için hücresel temeli açıklayınız. **Bakınız s. 995 ve Şekil 47.11**
- Görme korteksindeki hücreler, bir cismin ne kadar uzak olduğuna ilişkin nasıl bilgi alır? **Bakınız ss. 997-998 ve Şekil 47.13**

Görme sisteminin ve otonom sinir sisteminin nöral devresini inceleyerek, bilginin merkezi sinir sistemine nasıl ulaştığı ve merkezi sinir sisteminin vücuttaki çeşitli işlevleri nasıl kontrol ettiğine ilişkin bazı bilgiler edindiniz. Fakat memeli merkezi sinir sisteminin, dil (lisan), öğrenme, hafıza ve rüya görme gibi kompleks fonksiyonları içeren daha ileri fonksiyonlar hakkında neler biliyoruz.

## 47.3 Daha Yüksek Fonksiyonlar, Hücresel Koşullarda Anlaşılabilir mi?

Bu bölümün kalan sayfalarında tartışılmış olan daha yüksek beyin fonksiyonları, yadsınamaz bir şekilde komplekstir. Bütün bunlara rağmen, nörologlar, çok çeşitli teknikleri kullanarak, bu süreçlerde yer alan bazı hücresel ve moleküler meka-

nizmaları anlamada önemli ilerleme kaydetmiştir. Aşağıdaki tartışma, uyku ve rüya görme, öğrenme ve hafıza, dil kullanımı ve bilinç gibi olayları incelerken nörologlara meydan okuyan beynin ve davranışın çeşitli yönlerini ele almaktadır.

### Uyku ve rüya görme serebral korteksteki elektriksel diyagram şekillerinde yansıtılır

Davranışın bir baskın özelliği, uyku ve uyanıklığın günlük döngüsüdür. Tüm kuşlar ve memeliler, muhtemelen diğer tüm omurgalılar, ve aynı zamanda birçok omurgasız hayvan, uyur. Biz insanlar, yaşamımızın üçte birini uykuda geçiririz; bunun niçin ya da nasıl olduğunu henüz bilmiyoruz. Ancak uykuya kesinlikle ihtiyacımızın olduğunu biliyoruz. Uykusuzluk, zinde olmamıza ve performansımıza zarar verir. Toplumumuzdaki çoğu insan –kesinlikle çoğu üniversite öğrencisi- sürekli olarak uyku yoksunudur. Her gün, yaşamı tehlikeye sokan kazalar ve ciddi hatalar, uykusuzluğun neden olduğu zindelikten yoksunluğa bağlanabilir. İnsomnia (uyuyamama zorluğu ya da uyanık kalma), en yaygın tıbbi şikâyetlerden biridir.

**ELEKTROENSEFALOGRAM** Uyku üzerinde çalışma yapanların ortak aracı, **elektroensefalogram** ya da **EEG**'dir (**Şekil 47.14A**). EEG, tek nöronların aktivitesini kaydetmeden ziyade, çok fazla sayıdaki nörondaki aktiviteyi tanımlar. EEG elektrotları, tek bir hücre aktivitesini saptamada kullanılan oldukça ince olan elektrotlara göre çok daha büyüktür. Kafatası üzerinde farklı yerlere yerleştirilen EEG elektrotları, zaman içerisinde, elektrotlar arasındaki elektrik potansiyel farklarındaki değişiklikleri kaydeder. Bu farklılıklar, öncelikli olarak serebral korteksin bölgeleri olmak üzere elektrotların altındaki beyin bölgelerinde bulunan nöronların elektriksel aktivitesini yansıtır. Ekseriyetle bir ya da daha fazla iskelet kasının elektriksel aktivitesi de kart üzerine kaydedilir; bu kayıt, *elektromiyogram* (EMC) olarak isimlendirilir. Gözlerin hareketleri, *elektrookulogram* (EOG) olarak kaydedilir.

EEG, EMG ve EOG grafik desenleri, uyanıklık durumundan uykuya geçişi ortaya koyar. Onlar, aynı zamanda, farklı uyku durumları olduğunu ortaya koymaktadır. İnsanların dışındaki memelilerde, iki ana uyku evresi kolaylıkla ayırt edilir: **yavaş-dalga uykusu** ve **hızlı-göz-hareketleri (REM) uykusu**. Yavaş-dalga uykusu, ismini EEG'deki yüksek-genlik ve yavaş-frekanslı dalgalardan alır. REM uykusu, ismini, bu evre süresince gerçekleşen göz kürelerinin düzensiz hareketlerinden alır. İnsanlardaki uyku durumları, non-REM uyku ve REM uyku olarak tanımlanır. İnsan non-REM uykusu, dört evreye sahiptir; bunlardan sadece iki derin evre, gerçek yavaş-dalga uykusu olarak nitelendirilir.

Geceleyin uyuduğunuzda girilen ilk uyku durumu, evre 1 non-RAM uykudur; daha sonra bu, evre 2, 3 ve 4 boyunca ilerler (**Şekil 47.14B**). Evre 3 ve 4, derin, onarıcı, yavaş-dalga uykusudur. Non-REM uykunun bu ilk tam döngüsü, REM uykusu bölümü tarafından takip edilir. Gece boyunca, non-REM ve REM uykusunun dört ya da beş döngüsünü yaşarsınız (**Şekil 47.14C**). Uykunuzun yaklaşık yüzde 80'ni non-REM uykudur. Canlı rüyalar ve kabuslar, uykunun yüzde 20'sini oluşturan REM uykusu sırasında olur.

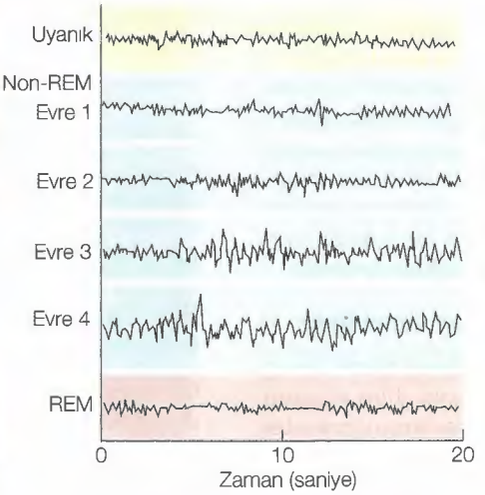
**UYKU SÜRESİNCE HÜCRESEL DEĞİŞİKLİKLER** Uyanık olduğumuz zaman, beyin kökü retiküler formasyondaki birçok çekirdek, sürekli olarak aktiftir. Bu çekirdeklerdeki nöronlardan gelen aksonlar, talamusa uzanır ve serebral kortekse yayılırlar; serebral kortekste depolarize edici nörotransmitterleri (asetilkolin, norepinefrin ve serotonin) salarlar. Genişçe yayılış gösteren bu nörotransmitterler, talamus ve korteksin nöronlarının dinlenme potansiyellerini eşik değere yakın tutar ve sinaptik girdilere duyarlı kılarlar. Böylece, uyanık olmayı karakterize eden beynin cevap verme yeteneğini korurlar.

(A)

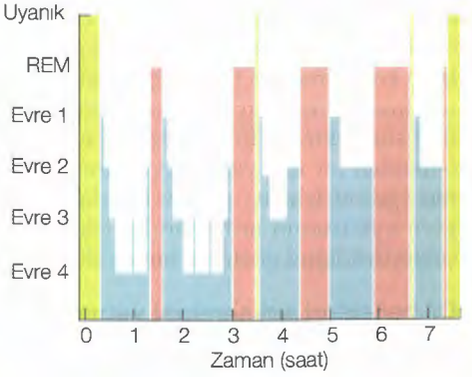


**47.14 Uykunun Evreleri** (A) Serebral korteksteki elektriksel aktivite, kafa derisi üzerine yerleştirilen elektrotlar tarafından saptanır ve zaman içerisinde elektrotlar arasındaki voltajdaki değişiklikler kaydedilir. (B) Meydana gelen kayıt, bir elektroansefalogramdır, ya da EEG. (C) İnsanda, uykunun farklı evreleri gece boyunca döngüsellik gösterir.

(B)




(C)



Uykunun başlamasıyla bu beyin kökü çekirdeklerindeki aktivite azalır; ve onların akson uçları daha az nörotransmitter salar. Depolarize edici nörotransmitterlerin ortamdan çekilmesiyle, talamus ve korteksin hücrelerinin dinlenme potansiyelleri daha negatif (hiperpolarize) olur; ve hücreler, uyarıcı sinaptik girdilere karşı daha az duyarlı olurlar. Onların bilgi işlemeleri inhibe edilir ve bilinçlilik durumu kaybedilir.

Uykunun başlamasıyla gelişen hiperpolarizasyonun sonucu olarak bir ilginç nöral olay meydana gelir: hücreler seri bir şekilde aksiyon potansiyelleri çıkarmaya başlar. Serebral korteksin genişçe bir alanı üzerinde bu aksiyon potansiyeli çıkarma olayının eşzamanlı olması, derin non-REM uykusunu tanımlayan EEG yavaş-dalga deseninin ortaya çıkmasıyla sonuçlanır. Talamus ve korteksin nöronları üzerinde yapılan çalışılmalar, nöronların hiperpolarizasyonunun non-REM uykusu sırasında $K^+$ kanallarının açılmasındaki artışa uygun olarak geliştiğini göstermiştir; seri aksiyon potansiyeli çıkarma olayı, inaktivasyon kapıları hızlıca kapanan $Ca^{2+}$ kanallarından dolayıdır ve tekrar açılmaları için hiperpolarizasyon gereklidir. Onun için non-REM uykusunun EEG örneğini, nöronların ve iyon kanallarının özellikleri bakımından açıklayabiliriz.

Non-REM uykudan REM uykuya geçişte, çarpıcı değişiklikler olur. Non-REM uykusu sırasında inaktif olan bazı beyin kökü çekirdekleri, tekrar aktif hale gelir ve kortikal nöronların genel depolarizasyonuna yol açarlar. Böylece, REM uykuda eşzamanlı seri aksiyon potansiyeli çıkarama olayı sona erer ve EEG, uyanık beyninkini andırır. Nöronların dinlenme potansiyelleri, eşik değerin yakınlarına döndüğünden dolayı; korteks, bilgileri işleyebilir ve etkili rüyalar meydana gelir.

Peki biz, niçin rüyalarımızı sergilemeyiz? Beyin, REM uykusu boyunca hem afferent (duysal) ve hem de efferent (motor) yolları inhibe eder; REM uykusu süresince felç olmuş durumdayız. Üyelerin seğirmesi ve düzensiz göz hareketleri, inhibisyonu kıran motor sinyallerdir. Rüyaların tuhaf niteliği, vücuttan ve dış dünyadan kortekse gelen duyusal geribildirimin olmamasına bağlı olabilir. Başka bir değişle, işleyen korteks gerçekle temas dışıdır. REM uykusu boyunca kas felcinin işlevi, rüyayı davranışsal olarak sergilemeyi önleme olabilir.

Uykunun hücresel mekanizmalarının bilinmesi, henüz onun işlevinin anlaşılmasını sağlayamamıştır. Birçok soru varlığını sürdürmektedir. Niçin çok farklı nörofizyolojik özellikleri olan iki uyku durumuna sahibiz? Niçin non-REM uyku, her zaman önce meydana gelir? Niçin iki durum, dinlenme periyodu boyunca devir yapar? Biz uykunun yaşam için gerekli olduğunu biliyoruz; fakat niçin gerekli olduğunu bilmiyoruz. Hipotezlerin bir grubu, uykunun nöral bağlantıların korunması ve tamiri için, öğrenme ve hafızada –ve belki unutmada- rol alan nöral değişiklikler için gerekli olduğunu ileri sürmektedir. Bu hipotezler, eğer uyku önlenecek olursa, öğrenilen bir işin yerine getirilmesinin ya da bildirilen bilginin eğitimi izleyen günde hatırlanmasının zorlaştığı; iyi bir gece uykusunun ardından bu işlerin çok iyi bir şekilde gerçekleştirildiğini gösteren birçok deneyle desteklenmektedir.

## Dil becerileri sol serebral yarımkürede yer almaktadır

Beyin işlevi hiçbir yönden dilinki kadar bütünsel olarak insan bilinciyle ve aklıyla ilişkili değildir. Onun için, dilin edinimi ve kullanımı altında yatan beyin mekanizmaları, nörologlar için son derece ilginçtir. Dil becerisi hakkındaki ciddi bir gözlem, onun bir serebral yarım küre içerisinde bulunuyor olmasıdır – insanların yüzde 97'sinde sol yarımkürede. Bu olgu, dil işlevlerinin *laterilazasyonu* olarak anılır.

Bu konu üzerinde yapılan büyüleyici bir araştırma, California Institute of Technology'de Roger Sperry ve çalışma arkadaşları tarafından yürütüldü. İki serebral yarımküre, *corpus callosum* adı verilen ak maddeden oluşmuş bir yolla birbirine bağlanmıştır. Epilepsinin şiddetli bir formunda, çıkartılan aksiyon potansiyelleri, corpus callosum aracılığı ile yarımküreler arasında hareket etmektedir. Bağlantının kesilmesi, problemi ortadan kaldırır; ve hastalar, ameliyattan sonra işlevlerini mükemmel olarak yerine getirirler. Ancak, bu "bölünmüş-beyinli" bireyler, dil becerisinde ilginç eksiklikler sergilerler.

Ameliyattan sonra, eğer bir nesne sağ görme alanı içinde gösterilir ve sol göz kapatılırsa (bakınız Şekil 47.13), hasta bunu sözlü ya da yazılı olarak tanıınlayamaz; fakat onun resmini göstermek için sol elini kullanabilir. İki yarımküre arasındaki bağlayıcı dokunun yokluğunda, sağ yarımkürenin bilgi ve deneyimi artık, dilde ifade edilemez.

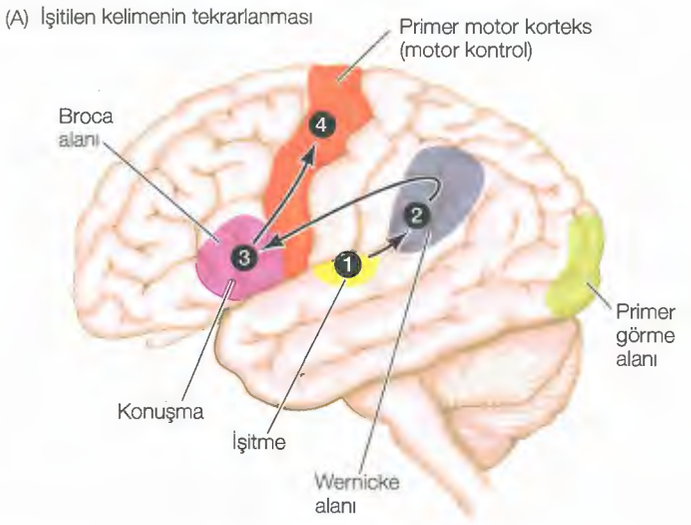
Sol yarım küresi zarar görmüş bireylerde, çoğunlukla **afazi**nin (**aphasia**) bir formu kalır; afazi, kelimeleri kullanma ve anlama yeteneğinde bir eksikliğin olmasıdır. Böyle bireyler üzerinde yapılan çalışmalar, sol yarımküredeki birkaç dil alanını tanımlamıştır.

- **Broca alanı**, frontal lobda primer motor korteksin hemen önünde yer almaktadır ve konuşma için zorunlu olarak gereklidir. Broca alanının zarar görmesi, konuşmada kekeleme, düzgün konuşamama ya da konuşmanın tamamen ortadan kalkmasıyla sonuçlanır; fakat hasta, halen okuyabilir ve dili anlayabilir.
- **Wernicke alanı**, temporal lobda yer almaktadır ve oksipital lob ile olan sınıra yakın konumlanmıştır; bu alan, dilin motor yönlerinden daha çok duyusal yönleriyle ilgilidir. Wernicke alanının zarar görmesi, kişinin mantıklı konuşma yeteneğini kaybetmesine neden olur; fakat bu kişiler normal konuşma seslerini meydana getirme ve konuşma ritmini taklit etme yeteneklerini korur. Böyle bir hasta, konuşma ya da yazma dilini anlayamaz.
- Wernicke alanının yakınında yer alan **angular girus**un konuşma ve yazma dilini bütünleştirmek için gerekli olduğuna inanılmaktadır.

Normal dil becerisi, sol serebral korteksin çeşitli arasındaki bilgi akışına bağlıdır. Konuşma dilinden gelen girdiler, işitme korteksinden Wernicke alanına gider (**Şekil 47.15A**). Yazma dilinden gelen girdiler, görme korteksinden angular girusa ve oradan Wernicke alanına gider (**Şekil 47.15B**). Konuşmaya ilişkin emirler, Wernicke alanında formüle edilir ve Broca alanına sevk edilir ve oradan da primer motor kortekse gönderilir. Bu alanlardan herhangi birine ya da onlar arasındaki yollara zara verilmesi, afaziyle sonuçlanabilir. Beyin görüntülenmesiyle ilgili modern yöntemleri kullanarak, beyin dili kullandığı zaman farklı beyin alanlarındaki metabolik aktiviteyi görmek olasıdır (**Şekil 47.16**).

## Bazı öğrenme ve hafıza olayları belirli beyin bölgelerine lokalize olabilir

*Öğrenme*, deneyim sayesinde davranış değişikliğinin olmasıdır. *Hafıza*, öğrenmeyle ve deneyimle kazanılmış olan şeylerin sinir sisteminin alıkoyma yeteneğidir. Çok basit hayvanlar bile öğrenebilir ve hatırlayabilir; fakat bu iki yetenek, insan-




**47.15 Korteksin Dil (lisan) Alanları** Serebral korteksin farklı bölgeleri, işitilen bir kelimenin tekrarlanılmasındaki (A) ve yazılan bir kelimenin konuşulmasındaki (B) işlemlere katılır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 47.2 • Korteksin Dil (lisan) Alanları**

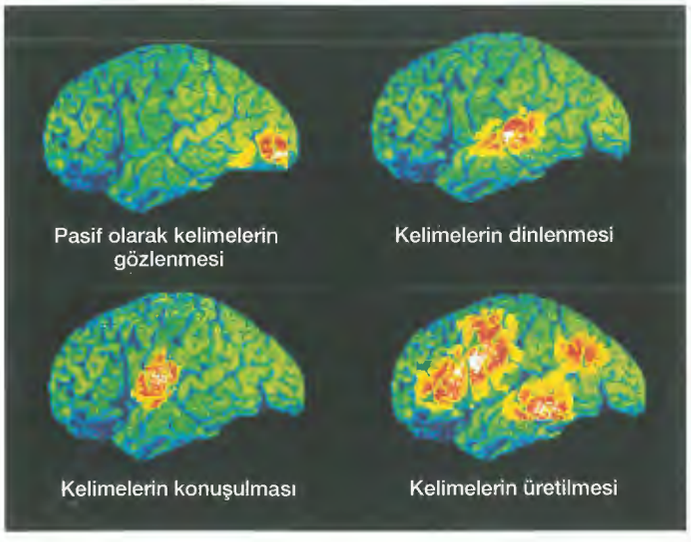
larda en fazla gelişmiştir. Bir dil öğrenme ile ilgili bilgi miktarını düşünün. Hafıza kapasitesi ve anılara erişme hızı, insan sinir sisteminin dikkat çeken özellikleridir.

**ÖĞRENME** Uzun-süreli hafızaya ve davranış değişikliklerine yol açan öğrenme, uzun ömürlü sinaptik değişikliklerin olmasını ister. Uzun-süreli sinaptik değişikliklerin nasıl doğduğunu açıklayabilen bir olgu, LTP ya da uzun-süreli potansiyelizasyondur (bakınız Şekil 45.18). LTP, bu devreleri sonraki uyarılmalar için daha duyarlı kılan belirli tanımlanabilir devrelerin yüksek sıklıkla elektriksel olarak uyarılmasından kaynaklanmaktadır. Buna zıt olarak, aynı devrelerin devamlı, tekrarlanan ve düşük-seviyede olacak şekilde uyarılması, onların cevap verme yeteneğini azaltır; bu olguya **uzun-süreli depresyon** (**LTD**) adı verilir. LTP ve LTD, öğrenme ve hafızada yer alan temel hücresel ya da moleküler mekanizmalar olabilir.

Öğrenmenin birkaç çeşidi vardır. Hayvan türleri arasında yaygın olan bir formu, **çağrışımlı öğrenmedir**; bu öğrenme şeklinde birbiriyle ilişkisiz olan iki uyarı, aynı cevapta birleştirilir. Çağrışımlı öğrenmenin en basit örneği, Rus fizyolog Ivan Pavlov tarafından tanımlanan **şartlı reflekstir**. Pavlov, bir köpeğin yiyeceği görülmesi ya da kokusunu alması durumunda tükürük salgılamasını gözlemledi – basit bir otonom refleks. Eğer o, birkaç denemeden sonra, köpeğe yiyeceği göstermeden önce zil çalacak olursa, köpeğe ardından yiyeceği göstermese bile zil sesinde tükürük salgıladığını gözlemledi. Tükürük salgılama refleksi, zil sesiyle bağlantılı olarak koşullandırılmıştır; oysa zil sesi uyarısının normal olarak beslenme ve sindirimle ilişkili değildir. Şimdi, Güney Kaliforniya Üniversitesindeki Richard Thompson'un laboratuvarındaki deneyler, koşullu refleksten sorumlu olan devrenin ilk kez yerini tespit etti ve onun beyincikte olduğunu gösterdi.

Sıklıkla "gözlemsel öğrenme" olarak bahsedilen daha karmaşık öğrenme biçimleri, insan zekasının temelidir. Başarılı gözlemsel öğrenmenin genel şekli, üç elemana sahiptir:

- Biz, başka bir kişinin davranışına dikkat ederiz.
- Gözlemlemiş olduklarımızı hafızada alıkoyarız.
- O bilgiyi kopyalamaya ya da kullanmaya çalışırız.




**47.16 Beynin Aktif Kısımlarını Ortaya Çıkran Görüntüleme Teknikleri** Pozitron emisyon tomografi (PET) taraması, dil kullanımının farklı yönleri tarafından aktive edilen beyin bölgelerini ortaya çıkarır. Hastaya, radyoaktif işaretli glukoz verilir. Beyindeki alanların radyoaktiviteyi alması, bu alanların glukozu metabolik olarak kullanmasıyla orantılıdır. PET taraması, belirli bir aktivite gerçekleştirildiği zaman belirli beyin bölgelerindeki radyoaktivitenin düzeyini ortaya çıkarır.

Öğrenmenin bu planının anahtarı, bizim anıları oluşturma ve anımsama yöntemimizde yer almaktadır.

**HAFIZA** Hafıza süreçleriyle ilgili ilk sezgilerin bazıları, şiddetli epilepsi görülen hastaların klinik tedavisinden geldi; bu hastalık, nöral aktivitede kontrol edilemeyen lokal artışın olmasıyla karakterizedir. Meydana gelen *kasılma nöbetleri*, hastalıklı bireylerin yaşamını tehlikeye sokabilir. Ciddi epilepsi (sara) vakaları, bazen, beyinde aktivitenin oluşarak dalga dalga yayıldığı kısmı tahrip etmek suretiyle tedavi edilir. Doğru alanı bulmak için, ameliyat lokal anestezi altında yapılır ve hasta ameliyat sırasında bilincini korur. Beynin farklı bölgeleri, elektrotlar ile elektriksel olarak uyarıldığında, hasta ortaya çıkan hisleri bildirir. Asosiyasyon korteksinin bazı bölgelerinin uyarılması, canlı anıların hatırlanmasına yol açmaktadır. Bu tür gözlemler, beyinde özel anılar ile ilişkili olan özgün alanların olduğuna ve hafızanın nöronların oluşturdukları ağlarla alakalı olabileceğine ilişkin ilk kanıtı sağladı. Beynin küçük bir alanının tahrip edilmesi, hafızayı tamamen silmez; bu nedenle hafızanın, beynin birçok bölgesine yayılmış olan bir fonksiyon olduğu ve pek çok farklı yolla uyarılabildiği kabul edilmektedir.

Her gün hafızanın çeşitli formlarını yaşarsınız. Şu an gerçekleşen olaylar için **anlık hafızaya** sahipsiniz. Anlık hafıza, nerdeyse mükemmel bir şekilde fotoğrafiktir, fakat bu hafıza, saniyeler içerisinde sonlanır. **Kısa-süreli hafıza**, daha az bilgi içerir, fakat uzun sürer – 10-15 dakika içerisinde sonlanır. Eğer yeni insanlardan oluşmuş bir grupla tanıştırıldığınızda, onların çoğunun ismini 10-15 dakika için hatırlayabilirsiniz; fakat onların isimlerini tekrarlamazsanız, bir yere yazmazsanız ya da konuşmalar içerisinde kullanmazsanız bu isimleri bir saat içerisinde unutmuş olacaksınız. Dikkatinizi çeken bir şey tarafından (küçük bir "hediye" gibi) tekrarlanma, kullanılma ya da kuvvetlendirmenin yapılması, kısa-süreli hafızanın **uzun-süreli hafıza**ya transferini kolaylaştırır; uzun-süreli hafıza günler, aylar, yıllar ya da bir ömür boyu sürebilir.

Kısa-süreli hafızanın uzun-süreli hafızaya transferi için nöral mekanizmalar hakkındaki bilgi, limbik sistem ve özellikle hipokampus kısımlarını kaybetmiş kişilerin gözlemlenmesinden gelmiştir. Meşhur bir olay, kimliği H.M. olarak bilinen, şiddetli epilepsisini kontrol altına alabilmek için beyninin her iki tarafındaki hipokampusu 1953 yılında alınan bir adamın vakasıdır. Ameliyattan sonra H.M., uzun-süreli hafızaya bilgi transferi yapmayı başaramadı. Eğer birileri onunla tanıştırılırsa, onunla konuşmaktaydı ve ondan sonra o kişi birkaç dakikalığına odadan çıkıp tekrar odaya döndüğünde, H.M. onu tanımamaktaydı -sanki konuşma hiçbir zaman gerçekleşmemiş gibiydi. H.M. ölümünün gerçekleştiği 55 yaşına kadar, ameliyatından önce olmuş olan olayları hatırlamaktaydı; fakat ameliyattan sonra meydana gelen olayları 10 ya da 15 dakikadan sonra hatırlayamamaktaydı.

Kişiler, yerler, olaylar ve eşyalar bağlamındaki hafızaya **deklaratif hafıza** adı verilir; çünkü siz bilinçli olarak hatırlayabilir ve onları tanımlayabilirsiniz. **Prosedürel hafıza**, bilinçli olarak hatırlanamaz ve tanımlanamaz; o, motorik bir eylemin nasıl gerçekleştirildiğinin hafızasıdır. Bisiklet binmeyi, kayak kaymayı ya da bir bilgisayarın klavyesini kullanmayı öğrendiğiniz zaman, prosedürel hafızaları oluşturursunuz. H.M. deklaratif hafıza oluşturma yeteneğinden yoksun olmasına karşın, prosedürel hafızaları oluşturabilmekteydi. Bir motorik iş günden güne düşünüldüğünde, H.M. bir önceki günün derslerini hatırlayamıyordu, fakat performansı daha iyiye gidiyordu. Böylece prosedürel öğrenme ve hafıza, deklaratif öğrenme ve hafızada kullanılanlardan farklı olan mekanizmalara gereksinim duymalıydı.

Hafızalar, önemli ölçüde duygusal içeriğe sahip olabilir. Daha önce bahsedildiği gibi, limbik sistem duyguları kontrol etmede büyük rol oynar. Limbik sistemin bir elemanı olan amigdala, korku duyusu için ve korku hafızasının oluşumu için gereklidir. Bölüm 45'in açılış sayfasında gördüğümüz gibi, amigdalası hasarlı olan hastalar, korku reaksiyonlarını deklaratif hafızaları ile bağdaştırmazlar. Hafızalar, aynı zamanda, pozitif duygusal içeriğe de sahip olabilir; ve bu anıları anımsamak beynin zevk alma duyusu ve ödüllenmeyle ilişkili olan kısımlarını aktive eder; bu durum beyin görüntüleme teknolojileri tarafından ortaya konmuştur.

### Biz hala "bilinç nedir?" sorusuna cevap veremeyiz

Bu bölüm, insan beyninin işlevlerini ve organizasyon yüzeyini sadece sıyırmıştır. İnsan beyni hakkındaki tüm bilgimizle ve çok gelişmiş yeni araştırma araçlarının tümüyle bile, biz "bilinç nedir?" sorusuna hala cevap veremeyiz.

"Bilinç" kelimesi, günlük dilde, uykuda ya da komada olmaya karşı uyanık olmayı belirtmede kullanılır. Burada biz bunu, daha derin anlamda ele alarak kendinizin, çevrenizin, çevrenizde olup biten olayların zihinsel olarak farkında olmanızı, gelecek olaylar için planlar yapabilmenizi; deneyime, kanıtlara, değerlendirme sistemlerine ve tahmin edilen sonuçlara dayalı olarak kararlar vermeniz olarak düşünüyoruz. Bilinç hakkındaki spekülasyonlar, filozofların alanı olmuştur; fakat biz nörobiyolojik anlayışa yakınlaşıyoruz.

Bilinçli bir deneyim için esas gereksinim, sosyal ve fiziksel çevreden gelen bilgiler ve geçmişteki deneyimlerden edinilen bilgiler ile bütünleşebilen benliğin algılanmasıdır. Benliğin algılanması için temel, vücudun tüm kısımlarından gelen çok fazla miktardaki somatosensoriyel ve visseral bilgiden gelmektedir. Bu bilgiler, tüm omurgalıların merkezi sinir sisteminde, motor kontrol için ve homeostatik düzenleme için kullanılır. Bu bilgiler hayvanlara, yiyeceklerini bulma, eşlerini arama, sıcak ortamlar arama, soğuktan kaçma, tehlikeden sakınma vb. yeteneği verir. Bu afferent bilgiler, beyin kökünde ve ön beyinde yer alan uygun kontrol ve düzenleme sistemlerine gider.

Ayrıca, bu bilgilerin bazıları, serebral korteksin somatosensoriyel alanlarına gider; onun için hayvan, davranışsal bir tepki anlamında belirli bilgilerin farkında olur. Visseral afferent bilgi, beyin kökü ve hipotalamustaki düzenleyici ve kontrol merkezlerinin daha ötesindeki bir alana gider, *insular korteks* ya da *insula* adı verilen bu alan, ön beynin derinliklerinde yer alır. İnsulanın, vücudun nasıl "hissettiği" hissini yaratmak için tüm vücuttan gelen fizyolojik bilgileri birleştirdiği görülmektedir. Böylece, bir hayvanın eylemleri homeostazisi restore ettiği zaman, hayvan kendini daha iyi "hisseder; bu, vücut sağlığı için doğru şey yapmak için motivasyondur.

İnsanlarda ve kuyruksuz büyük maymunlardaki insula, büyük ölçüde genişlemiştir ve diğer hayvanlarda görülmeyen iğ-biçimli nöronların yeni tiplerine bile sahip olmuştur. İnsulayı içeren devre sistemi, planlama ve karar vermede ilgisi

olan beyin kısımlarıyla da iletişim sağlamıştır. Görüntüleme çalışmalarında insulanın, güçlü duyguların yer aldığı çok fazla çeşitlilik gösteren durumlarda aktif olduğu görülmektedir; bu durumlar arasında zevk alma, iğrenme, mizah, ağrı, şehvet, tutku, aşağılanma, suçluluk ya da empati yer alır. İnsulaya zarar verilmesi, duygusuzluğa, müzikten hoşlanma yeteneğinin kaybına, seksüel cevapların kaybına ve hatta iyi bir yemeğin bozulmuş yemekten ayırt etme yeteneğinin kaybına yol açar. İnsulaları ve yeni iğ hücreleri genişlemiş olan insanlar ve diğer birkaç tür, kendilerini aynada tanıyabilen yegane türlerdir. Beynimizin belirgin olarak farklı olan bu kısmı ve bu kısmın devre sistemi, kişisel farkındalık ve bilinçli deneyim için nörobiyolojik temel olabilir mi?

## 47.3 ÖZET

**Sinir sisteminin kompleks işlevleri bile, nöronların özellikleri ve nöral iletişim ağları bakımından anlaşılmaya başlanmıştır.**

- Beyindeki hangi olaylar, uyanıklık ve uyku evreleriyle ilişkilidir? **Bakınız s. 999**
- Bazı nörobiyologlar, niçin insular korteksin bilinçli bir deneyimde rol alabileceğini düşünmektedirler? **Bakınız s. 1002-1003**

# BÖLÜM ÖZETİ

### 47.1 Memeli Sinir Sistemi Nasıl Organize Olmuştur?

- Beyin ve omurilik kordonu, merkezi sinir sistemini (CNS) oluşturur; kraniyal ve spinal sinirler, çevresel sinir sistemini (PNS) meydana getirir.
- Sinir sistemi, bilgi akışının yönü bakımından ve bilginin bilincinde olunup olunması bakımından kavramsal olarak modellendirilebilir. Afferent elemanlar, bilgiyi çevresel sinir sisteminden merkezi sinir sistemine taşır; efferent elemanlar ise bilgiyi merkezi sinir siteminden vücudun çevresel kısımlarına yönlendirir. **İnceleyiniz Şekil 47.1**
- Omurgalı sinir sistemi, içi boş dorsal nöral tüpten gelişir. Beyin, nöral tüpün anteriyör ucundaki üç şişkinlikten oluşur; bu şişkinlikler, **arka beyin, orta beyin** ve **ön beyin** olarak gelişecektir. Ön beyin, **beyin yarımkürelerine** (**telensefalon** ya da **serebrum**) ve altta yer alan **talamus** ve hipotalamusa (birlikte **diensefalonu** meydana getirirler). Orta beyin ve arka beyin, beyin köküne ve **serebelluma (beyincik)** gelişir. İnceleyiniz **Şekil 47.2**
- Omurilik kordonu, beyin ve vücudun geri kalan kısımları arasında bilgi iletişimini sağlar. Omurilik, beyinden girdi almaksızın bazı emirleri vücuda bildirebilir **İnceleyiniz Şekil 47.3, ANİMASYONLA ÖĞRENME 47.1**
- **Retiküler sistem**, gelen bilgileri, otonom işlevleri kontrol eden uygun beyin kökü **nükleuslarına** yöneltir; ön beyne bilgi iletilmesi, bilinçli algılama ile sonuçlanır. Retiküler sistem, uyku ve uyanıklığın yer aldığı sinir sisteminin canlılık düzeyini kontrol eder.
- **Limbik sistem**, telensefalonun evrimsel olarak ilkel kısmı olup duygular, fizyolojik dürtüler (açlık ve susamsa gibi), içgüdü ve hafıza gibi olaylarda işlev görür. **İnceleyiniz Şekil 47.4**
- Serebral yarımküreler, insan beyninin dominant yapılarıdır. Bunların yüzeyleri, **serebral korteks** adı verilen nöron tabakalarından oluşmuştur. Serebral yarımküreler, **temporal, frontal, pariyetal** ve **oksipital loblara** bölünebilir. Birçok motor fonksiyon, frontal lobun kısımlarıyla sınırlandırılmıştır. Birçok duyu reseptöründen gelen bilgi, pariyetal lob bölgesine gönderilir. Görme bilgisi, oksipital loba; işitme bilgisi, temporal lob bölgesine gönderilir. **İnceleyiniz Şekil 47.5, 47.6 ve 47.7, WEB AKTİVİTESİ 47.1**

### 47.2 Bilgi, Nöral Ağlar Tarafından Nasıl İşlenir?

- **Otonom sinir sistemi (ANS)**, organların ve organ sistemlerinin fizyolojik işlevlerini kontrol eden efferent yollardan meydana gelir. Bu sistemin **sempatik** ve **parasempatik** bölümleri, onların anatomisi, nörotransmitterleri ve hedef dokular üzerine etkileriyle karakterizedir. **İnceleyiniz Şekil 47.10**
- Görme sinir ağı, retinadaki **alıcı alanlar** üzerine düşen ışık desenlerini ister. Alıcı alanlar, bir merkeze ve çevreye sahiptir; çevresel kısım, gangliyon hücrenin impuls çıkarması üzerinde zıt etkilere sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 47.11, ANİMASYONLA ÖĞRENME 47.2**
- Retinadaki gangliyon hücrelerden gelen bilgi, optik sinir yoluyla talamusa ve ondan sonrada görme korteksine iletilir. Görme korteksi, ışık desenlerinin kenar analizini yaparak görsel dünyanın görüntüsünü oluşturur. **İnceleyiniz Şekil 47.12**
- İki gözden gelen bilgiler, görme korteksindeki binoküler hücrelere iletildiğinden dolayı **binoküler görme** olasıdır. Bu hücreler, aynı uyarının iki retina üzerine düştüğü yerler arasındaki farkı ölçmek suretiyle uzaklığı yorumlayabilirler. **İnceleyiniz Şekil 47.13**

### 47.3 Daha Yüksek Fonksiyonlar, Hücresel Koşullarda Anlaşılabilir mi?

- İnsanlar, uyku ve uyanıklık ile ilgili olarak günlük döngüye sahiptir. Uyku, **hızlı-göz-hareketi (REM) uykusuna** ve **non-REM uykusuna** bölünebilir. Derin non-REM uykusu, kendine has tipik EEG desenlerinden dolayı, yavaş-dalga uykusu olarak bilinir. **İnceleyiniz Şekil 47.14**
- Dil yetenekleri, çoğunlukla, sol yarımküreyle sınırlandırılmıştır, bu olgu, lateralizasyon olarak bilinir. Sol yarımkürenin farklı alanları –**Broca alanı, Wernicke alanı** ve **angular girus**- dilin farklı yönlerinden sorumludurlar. **İnceleyiniz 47.16, WEB AKTİVİTESİ 47.2**
- Öğrenme ve hafızayla ilgili bazı süreçler, belirli beyin alanlarıyla sınırlanmıştır. Sinaptik özelliklerde, **uzun-süreli potansiyelizasyon (LTP)** ve **uzun-süreli depresyon (LDP)** olarak atfedilen uzun-ömürlü değişiklikler, öğrenmede ve hafızada gerekli olabilir.
- Karmaşık anılar, asosiyasyon korteksinin küçük bölgelerini uyararak ortaya çıkarılabilir. Hipokampusa zarar verilmesi, uzun-süreli **deklaratif hafızayı** oluşturma yeteneğini ortadan kaldırabilir; fakat **prosedüral hafıza** ortadan kalkmaz.
- Vücudun fizyolojik durumunun hissi, visseral afferent bilgiler kullanılmak suretiyle insular kortekste yaratılabilir. Yüksek primatlarda ve insanlardaki bu bütünleyici işlevin evrimleşmesi, bilinçli tecrübe için bir temel olabilir.

**Bu bölümün kavramlarının özeti için, BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 47.3**

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi ayaktan beyne giden duyusal bilgi yolunu tanımlar?
   *a.* Ventral boynuz, omurilik kordonu, medulla, beyincik, orta beyin, talamus, pariyetal korteks
   *b.* Dorsal boynuz, omurilik kordonu, medulla, pons, orta beyin, hipotalamus, frontal korteks
   *c.* Dorsal boynuz, omurilik kordonu, medulla, pons, orta beyin, talamus, pariyetal korteks
   *d.* Ventral boynuz, omurilik kordonu, pons, beyincik, orta beyin, talamus, pariyetal korteks
   *e.* Dorsal boynuz, omurilik kordonu, medulla, pons, orta beyin, talamus, frontal korteks
2. Retiküler sistemle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Retiküler sistemde aktivitenin artması, uykuyu indükler.
   *b.* Retiküler sistem, beyin kökünde yer alır.
   *c.* Orta beyindeki retiküler sisteme zarar verilmesi, koma ile sonuçlanabilir.
   *d.* Omurilik kordonundan gelen bilgi, retiküler sistemdeki farklı çekirdeklere ve ön beyne gönderilir.
   *e.* Retiküler sistemde, nöron gruplarından oluşmuş çekirdek adı verilen yapılar vardır.
3. Afferent ve efferent yollar ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Sempatik ve parasempatik yollar, sadece, efferent bilgileri taşır.
   *b.* Visseral efferentler, bizim farkında olmadığımız fizyolojik işlevler hakkında bilgi taşır.
   *c.* Çevresel sinir sisteminin efferent kısmının istemli bölümü, bilinçli hareketleri yerine getirir.
   *d.* Kraniyal ve spinal sinirler, çevresel sinir sisteminin kısımlarıdır.
   *e.* Afferent ve efferent aksonlar, hiçbir zaman, aynı sinir içerisinde yer almazlar.
4. Limbik sistem hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Limbik sistemdeki bir yapıya zarar verilmesi, onun korku hafızası oluşturmasını imkansız kılar.
   *b.* Limbik sistem, temel fizyolojik dürtülerde, içgüdülerde ve duygularda gereklidir.
   *c.* Limbik sistem, ilkel ön beyin yapılarından oluşur.
   *d.* Limbik sistem, insanlarda, beynin en büyük kısmıdır.
   *e.* Limbik sistemin bir kısmı, insanlarda, kısa-süreli hafızanın uzun-süreli hafızaya nakli için gereklidir.
5. Aşağıdakilerden hangisi, insan serebral korteksinin en büyük kısmını temsil eder?
   *a.* Frontal loblar
   *b.* Birincil somatosensoriyel korteks
   *c.* Temporal korteks
   *d.* Asosiyasyon korteksi
   *e.* Oksipital korteks
6. Otonom sinir sistemi ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Sempatik bölüm, afferent, parasempatik bölüm ise efferenttir.
   *b.* Transmitter madde olan norepinefrin her zaman uyarıcı; asetilkolin ise her zaman inhibe edicidir.
   *c.* Otonom sinir sistemindeki her bir yol, iki nöron içerir ve ilk nöronun nörotransmitteri asetilkolindir.
   *d.* Birçok sempatik preganglİyonik nöronun hücre gövdesi, beyin kökündedir.
   *e.* Çoğu parasempatik postganglİyonik nöronun hücre gövdesi, torasik ve lumbar spinal kordonun içinde ya da yanındadır.
7. Görme korteksinde yer alan hücrelerle ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Birçok kortikal hücre, tek bir retinal gangliyon hücresinden doğrudan bilgi alır.
   *b.* Birçok kortikal hücre, retina üzerindeki belirli alanlara düşen ışık barlarına en kuvvetli cevabı verir.
   *c.* Bazı kortikal hücreler, retina üzerindeki geniş bir alandaki herhangi bir yere düşen ışık barlarına en kuvvetli cevabı verir.
   *d.* Bazı kortikal hücreler, her iki gözden de bilgi alır.
   *e.* Bazı kortikal hücreler, bir obje gözlerden belirli bir uzaklıkta olduğu zaman ona en kuvvetli cevabı verirler.
8. Aşağıdakilerden hangisi, non-REM uykuyu karakterize eder?
   *a.* Rüya görme.
   *b.* İskelet kaslarının felç olması
   *c.* EEG yavaş dalgaları
   *d.* Hızlı ve düzensiz göz hareketleri
   *e.* Toplam uyku süresinin yaklaşık yüzde 20'sini oluşturur.
9. Aşağıdaki sonuçlardan hangisi, beyin yarımküreleri birbirinden ayrılmış hastalar üzerinde yapılmış olan deneyler tarafından desteklenir?
   *a.* Dil yetenekleri, büyük ölçüde sol serebral yarımküreyle sınırlanmıştır.
   *b.* Dil yetenekleri, hem Wernicke alanını ve hem de Broca alanını ister.
   *c.* Konuşma yeteneği, Broca alanına bağlılık gösterir.
   *d.* Okuma yeteneği, Wernicke alanına bağlılık gösterir.
   *e.* Sol el, sol serebral yarımküre tarafından kontrol edilir.
10. Geri çekme refleksinde,
    *a.* bir ağrı duyu nöronundaki aksiyon potansiyelleri, vücudun aynı tarafındaki ventral kökten omurilik kordonuna girer.
    *b.* bir ağrı duyu nöronundan gelen akson, omurilik kordonunun aynı tarafındaki motor nöronlar ile ve diğer tarafındaki motor nöronlar ile inhibe edici sinapslar yapar.
    *c.* koordine edilmiş kaçma reaksiyonları, beyin ağrı verici hisleri kaydetmeden önce başlatılabilir.
    *d.* ağrı duyu nöronlarından gelen aksonlar, omurilik kordonundaki sempatik preganglİyonik nöronlar ile sinaps yapar.
    *e.* ağrı reseptörlerinden gelen girdileri alan omurilik kordonunun aynı tarafındaki motor nöronlardan gelen aksonlar, omurilikte çapraz yaparak vücudun diğer tarafındaki kasları uyarır.

## TARTIŞMA

1. Bir kişi boynun sol tarafından bıçakla yaralanıyor. Şans eseri kan damarları yara almıyor. Ancak, daha sonra, adamın sol gözbebeği sağ gözbebeğinden daha kısık kalıyor; ve adamın ağzının sol tarafından salya akmaktadır. Bu semptomları nasıl açıklayabilirsiniz?
2. Kaslardaki gerilme reseptörleri, değişikliğe uğramış kas hücreleridir ve kendi motor nöronlarına sahiptirler. Bu motor nöronların işlevi nedir? Bu soru hakkında düşünürken, monosinaptik refleksin işlevinin, yükteki değişikliğe bağlı olarak üye pozisyonunu değiştirmesin diye kas gerilimini ayarlamak olduğunu hatırlayınız.
3. Bir hasta, tutarlı bir şekilde konuşamamaktadır. Bu bayan, okuyup yazabilmektedir ve görünürde kaslarında herhangi bir işlev kaybı yoktur. Eğer bu hastanın beynini gözden geçirecek olursanız nerede bir anormalliğin olmasını beklersiniz?
4. Retina üzerine düşen bir görüntünün beyne nasıl iletildiğini, nasıl inceleyebilirsiniz? Retina ile başlayın ve beynin görme alanlarındaki incelemenizi nasıl sürdüreceğinizi düşünün.
5. Biz, görme korteksinin organizasyonunu, sol ve sağ gözden gelen girdileri sıra ile kabul eden hücre sütunları olarak tanımladık. Eğer genç bir kedi yavrusu sadece tek bir gözünden gelen ışığı görmesine izin verilirse, o gözden gelen girdileri kabul eden kortikal sütunlarda daha fazla sinaps korunurken diğer sütunlardaki sinaps sayısı azalır. Ancak eğer yavru kedinin uyumasına izin verilmezse sinapsların yeniden yayılması gerçekleşmez. Bu sonuçları temel alarak hangi hipotezi önerebilirsiniz?

## EK ARAŞTIRMA

Şekil 47.16'daki görüntü, bize beyindeki bölgesel faaliyetleri görüntüleme yeteneği veren teknoloji kullanılarak elde edilmiştir. Sizi ilgilendiren daha ileri beyin fonksiyonlarını incelemek için bu görüntüleme tekniklerini nasıl kullanırsınız? İlk olarak, hipotezinizi kurun. Daha sonra, araştırmanızı tasarlayın ve sizin denekinizin görüntüleme sırasında büyük bir makinenin içerisinde hareketsiz olarak yatması gerektiğini aklınızda bulundurunuz. İlgilendiğiniz cevabı bulmak ya da aktiviteyi ortaya çıkarmak için, uygun uyarıyı nasıl göndereceğinizi planlamanız gerekecektir. Aynı zamanda, sizin gözlemlemeyi beklediğiniz uyarı-cevap ilişkisi hakkında belirgin sonuçlar çıkarmanızı neyin kontrol edeceğini tanımlayınız.

# 48 Kas-İskelet Sistemi

## Atlama Şampiyonları

Bayanlar uzun atlama Olimpiyat rekoru 7.4 metredir ve bu rekor Jackie Joyner-Kersee tarafından 1988 yılında kırılmıştır. Başka bir uzun atlama dünya-rekoru, iki yıl önce 6.5 metre atlayan Rosie the Ribeter tarafından oluşturulmuştur. Rosie, Calaveras İlçesinde yapılan kurbağa uzun atlama yarışmasında yarışan bir kurbağadır. Bazı yönlerden Rosie'nin atlayışı, daha etkileyicidir: Jackie'nin atladığı mesafe kendi vücut uzunluğunun (yani boyunun) 5 katı kadarken, Rosie'ninki yaklaşık kendi vücut uzunluğunun *20 katı* kadardı.

Her iki uzun atlamacı, iskelet kaslarından kuvvet alır. Kas dokusu, sinir sisteminden aldığı emirlere cevap verir. Kas kasılmasının hücresel mekanizmaları, esas olarak, kurbağada ve insanda aynıdır; öyleyse kurbağanın atlayışı niçin çok daha etkileyicidir? Yanıt, iskelet ve kas elemanlarının birlikte çalışırken bağlı oldukları *kaldıraç* sisteminde yatmaktadır.

Kurbağa ve insanın her ikisinin de atlama kasları, eklem yerlerinde birbirine bağlı olan ve kaldıraç oluşturmuş olan kemikleri çekerler. Bir kaldıraç, aynı kuvvetle büyük bir kütleyi küçük bir mesafeye ya da küçük bir kütleyi daha uzak bir mesafeye hareket ettirmeyi olası kılar. Kurbağanın bacak uzunluğunun kendi vücudunun kütlesine oranı, insandakinden daha büyüktür. Böylece kurbağanın bacakları, küçük bir kütleyi daha uzak bir mesafeye hareket ettirme işinde insanın bacaklarına göre daha iyidir.

Türler arasındaki rekabete şimdi bir pireyi de ekleyelim. Pire, kendi vücut uzunluğunun 200 katından daha fazla uzağa sıçrayabilir. Bu inanılmaz performans, kaldıracın başarısından değildir; çünkü pirenin kalkış hızını açıklamaya yetecek hızda hiçbir kas kasılamaz. Pirede farklı bir mekanizma işin içine karışmaktadır –mancınık eyleminin bir çeşidi. Pirenin sıçrama bacaklarının kaidesinde bulunan bir elastik materyal, pire dinlenirken kaslar tarafından sıkıştırılır. Tetik mekanizması salındığı zaman, elastik materyal geri tepme yapar ve pirenin havalanmasını "ateşler".

Atlama dayanıklılık yarışmasındaki tartışmasız şampiyon, kanguru olacaktır. Bir insan hızlı koştuğu zaman, dakikada harcadığı enerji miktarı ve adım sayısı hızla artar. Bunların hiçbirisi kanguru için doğru değildir. Kanguru saatte 5-25 kilometre hızla koştuğu zaman, dakikada attığı adım sayısı aynıdır ve onun metabolik hızı artış göstermez. Niçin böyle? Kurbağalarda ve insanlarda olduğu gibi kangurularda da atlamada kullanılan kaslar, kemiklere tendonlar ile bağlanmıştır. Pirenin bacaklarının kaidesindeki materyal gibi, tendonlar elastik olabilir. Kangurunun



**Bir Atlama Şampiyonu** Jackie Joyner-Kersee, 1988'deki Seul Olimpiyatlarında bayanlar uzun atlama Olimpiyat rekorunu kırdı.



**Atlama Şampiyonları** Vücut büyüklüklerine göre, bazı hayvanlar insandakinden daha etkileyici atlama becerisine sahiptir. Bu leopar kurbağa (*Rana pipiens*), kendi vücut uzunluğunda 20 kat daha fazla bir mesafeye sıçrayabilir.

tendonları yerde olduğu zaman gerilir, ve onların geri tepmesi bir sonraki atlamanın gücüne yardım eder –bir zıpzıpın eylemine benzer şekilde. Daha hızlı hareket etmek için, kanguru basitçe adımlarının uzunluğunu artırır; bununla ilgili olarak kanguru her defasında hem tendonlarının üzerindeki gerilmeyi ve hem de her atlamanın başlangıcındaki geri tepmenin büyüklüğünü artırır.

Bölüm 31'de tartışıldığı gibi, hareket etme yeteneği, hayvanları diğer çok hücreli organizmalardan ayırt ettiren özelliklerden bir tanesidir. Kaslarımız ve iskeletimiz –*kas-iskelet sistemi*- hareket etmemize izin verir.

**BU BÖLÜMDE** Kas yapısını ve kasılmanın moleküler mekanizmalarını tanımlayacağız. Farklı işleri yerine getiren farklı kas çeşitlerine bu yetenekleri kazandıran özellikleri tartışacağız. Kaslar, bir çeşit hareket yaratmak için, bazı şeyleri çekmesi gerekir; böylece, iskelet sistemlerini ve onların hareket meydana getirmedeki rollerini tanımlayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


48.1 Kaslar Nasıl Kasılır?

48.2 Kasların Performansını Ne Belirler?

48.3 İskelet Sistemleri ve Kaslar Birlikte Nasıl Çalışırlar?


# 48.1 Kaslar Nasıl Kasılır?

Kalp atışı ve besinlerin sindirim kanalı boyunca hareketi gibi birçok fizyolojik eylem ve çoğu davranış, kas kasılmasına bağlıdır. Her yerdeki dokunun kasılmasından kas hücreleri sorumludur. Kısım 40.1'deki girişte sunulup Şekil 40.4'de gösterildiği gibi omurgalıların üç çeşit kası vardır:

- **İskelet kası**, koşma ya da piyano çalma gibi tüm istemli hareketlerden sorumludur. Bu kaslar, aynı zamanda, nefes alıp-verme, titreme ve vücut duruşunu sürdürme gibi bazı istemsiz eylemlerde de rol alırlar.
- **Kalp kası**, kalp atışlarından sorumludur.
- **Düz kas**, içerisinde boşluk olan bağırsaklar, idrar torbası ve kan damarları gibi birçok iç organda hareket meydana getirir; bu kaslar otonom (istemsiz) sinir sisteminin kontrolü altındadır.

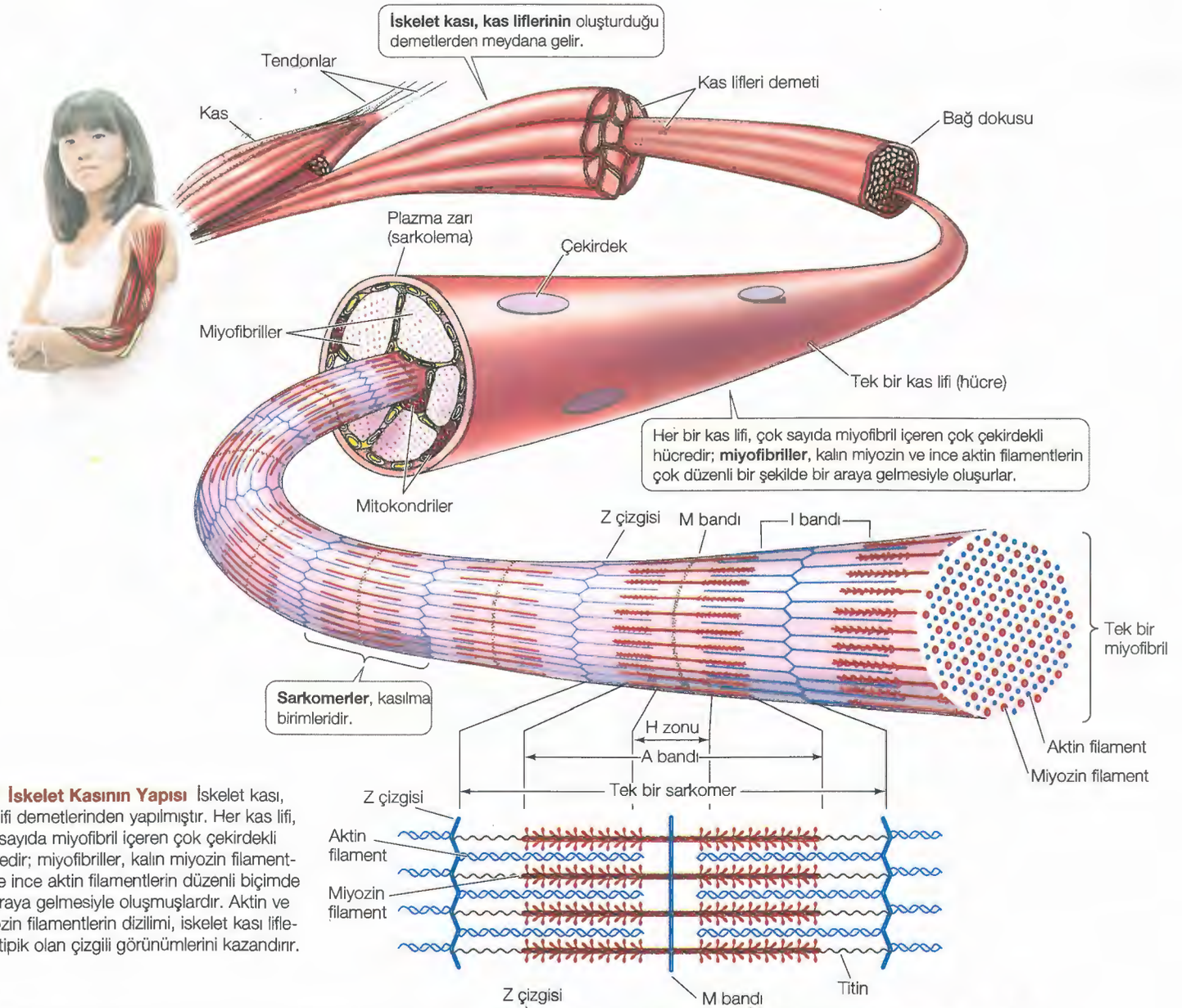
Bu kas tiplerinin üçü de kasılırken aynı *kayan filamentlerle kasılma mekanizmasını* kullanırlar. Biz kas-iskelet hareketini incelememize, hareketin altında yatan moleküler mekanizmaları tanımlayarak başlayacağız. Esas örneğimiz olarak omurgalı iskelet kasını kullanacağız. Daha sonra, kalp kası ve düz kastaki farklılıkları tartışacağız, bu farklılıklar, bu kasların belirli işlevler için uyum yapmalarını sağlamıştır.

### Kayan filamentler iskelet kasının kasılmasına neden olur

İskelet kasına çizgili görünmesinden dolayı *çizgili kas* da denir (bakınız Şekil 40.4A). **Kas lifleri** adı verilen iskelet kası hücreleri, büyüktür ve çok sayıda çekirdek içerir. Bu çok çekirdekli hücrelerin gelişimleri sırasında, *miyoblast* adı verilen çok sayıdaki bireysel embriyonik kas hücresi birbiriyle kaynaşmaktadır. Sizin pazı kasınız (kolunuzun bükülmesini sağlar) gibi özel bir kas, bağ dokusuyla bir arada tutulan yüzlerce ya da binlerce kas lifinden oluşmuştur (**Şekil 48.1**).

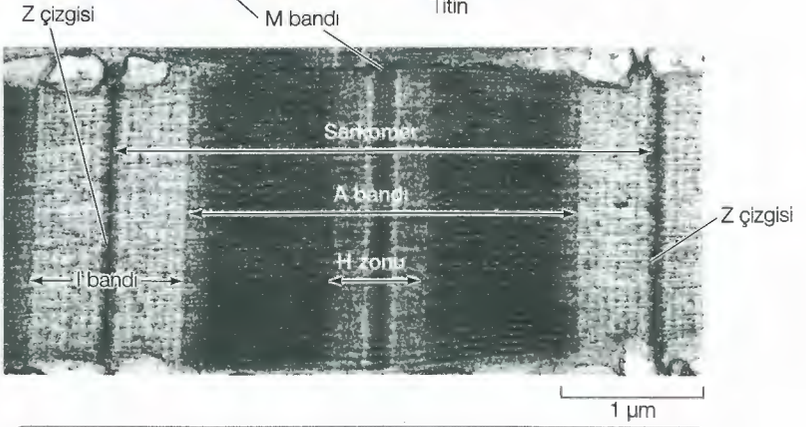
Kas kasılması, kasılgan proteinler olan **aktin** ve **miyozin** arasındaki etkileşime uygun olarak meydana gelir. Kas hücrelerinin içerisinde, aktin ve miyozin molekülleri filamentler şeklinde organize olmuştur; bu filamentler çok sayıda molekülden oluşur. Aktin filamentler, aynı zamanda, *ince filamentler* olarak; miyozin filamentler ise *kalın filamentler* olarak isimlendirilir. Kas kasılması harekete geçirildiğinde, aktin ve miyozin filamentler biri diğerinin üzerinde teleskopik tarzda kayar.

Kasılmadan sorumlu olan bir iskelet kası lifi ile aktin ve miyozin filamentler arasındaki ilişki nedir? Her kas lifi içerisinde paketlenmiş durumda **miyofibriller** bulunur- miyofibriller, ince aktin ve kalın miyozin filamentlerin düzgün bir şekilde dizilmiş olduğu demetlerdir. Miyofibrilin çoğu bölgesinde, her bir kalın miyozin filament, altı tane ince filament tarafından çevrilmiştir; ve her bir ince aktin filament, üç tane kalın miyozin filamentten oluşan üçgen içerisinde yer alır.




**48.1 İskelet Kasının Yapısı** İskelet kası, kas lifi demetlerinden yapılmıştır. Her kas lifi, çok sayıda miyofibril içeren çok çekirdekli hücredir; miyofibriller, kalın miyozin filamentler ve ince aktin filamentlerin düzenli biçimde bir araya gelmesiyle oluşmuşlardır. Aktin ve miyozin filamentlerin dizilimi, iskelet kası liflerine tipik olan çizgili görünümlerini kazandırır.

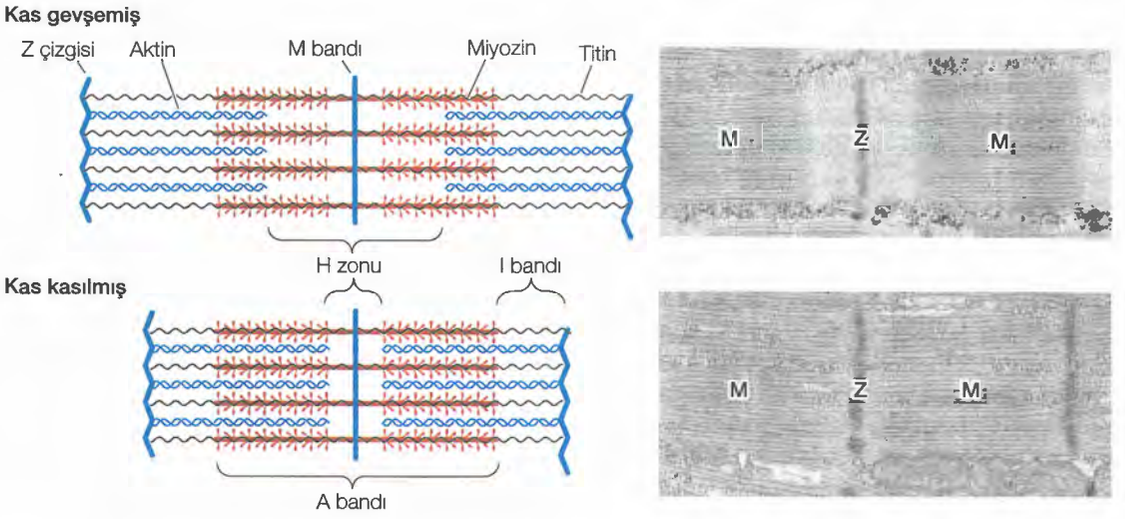
Bir Miyofibrilin uzunlamasına görünüşü, iskelet kasının niçin çizgili göründüğünü ortaya koyar. Miyofibril, **sarkomer** adı verilen art arda tekrarlanan birimlerden meydana gelir. Her sarkomer, üst üste binen aktin ve miyozin filamentlerden oluşmuştur; bu filamentlerin konumlanması belirgin bir bantlaşma tarzını ortaya çıkarır (bakınız Şekil 48.1). Kas bantlaşma şeklinin moleküler niteliği bilinmeden önce, bu bantlara günümüzde halen kullanılan isimler verilmiştir. Her sarkomer, ince aktin filamentlerin tutunduğu *Z çizgileri* ile sınırlanmıştır. Sarkomerin merkezinde *A bandı* yer alır; bu bant tüm miyozin filamentleri içerir. Açık renkte görülen *H zonu* ve *I bandı*, gevşemiş olan kasta aktin ve miyozin filamentlerin üst üste binmediği yerlerdeki bölgelerdir. H zonu içerisindeki koyu şerit, *M bandı* olarak isimlendirilir; bu bant, miyozin filamentleri birarada tutarak düzgünce düzenlemelerini sağlayan proteinleri içermektedir.




Sadece aktin filamentlerin olduğu yerlerde miyofibril açık renkli görünür, aktin ve miyozin filamentlerin her ikisinin de olduğu yerler koyu renkli görünür.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 48.1 • Bir Sarkomerin Yapısı**




**48.2 Kayan Filamentler** Sarkomerin bantlaşma deseni, sarkomer kısaldığında değişir. Sağ tarafta yer alan elektron mikrograflarının gözlemlenmesi, kas kasılmasının kayan filamentler hipotezini desteklemektedir.

Miyozin filamentlerin oluşturdukları demetler, sarkomer içerisindeki merkezi konumlarında **titin** adı verilen bir protein tarafından tutulurlar. Titin, vücuttaki en büyük proteindir; bu protein Z çizgisinden Z çizgisine olmak üzere sarkomerin tüm uzunluğu boyunca uzanır. Her titin molekülü, bir miyozin demeti boyunca ilerler. Titin molekülleri, miyozin demetlerinin uçları ve Z çizgileri arasında, elastik bagaj iplerindekine benzer şekilde, çok gerilebilir özelliktedir. Gevşemiş iskelet kasındaki gerilmeye karşı dayanıklılık, büyük ölçüde titin moleküllerinin elastikliğinden dolayıdır.

Kas kasıldığında, sarkomerler kısalır ve bant deseni değişir. H zonu ve I bandı, çok daralır; ve sanki aktin filamentler, miyozin filamentler tarafından işgal edilmiş bir bölge olan H zonu içerisine kayıyormuş gibi Z çizgileri A bandına doğru hareket eder (Şekil 48.2). Bu gözlem, 1950'li yılların ortasında, İngiliz biyologlardan oluşmuş iki ekip tarafından birbirinden bağımsız olarak kas kasılmasının **kayan filamentler modeli** olarak ileri sürüldü.

Bilimde önemli atılımların farklı laboratuvarlarda eş zamanlı olarak yapılmış olması yaygın rastlanan bir durum değildir; fakat bu olaydaki tesadüfler dikkat çekicidir. İki ekibin liderlerinin isimleri Hugh Huxley ve Andrew Huxley'di –fakat onlar akraba değildi. İki grup, Cambridge Üniversitesinin ayrı laboratuarlarında çalışmalarını yürüterek, kayan filamentler modelini aynı zamanda önerdi; ve her iki makale *Nature* dergisinin aynı sayısında yayınlandı.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 48.1 • Kas Kasılmasının Moleküler Mekanizmaları**

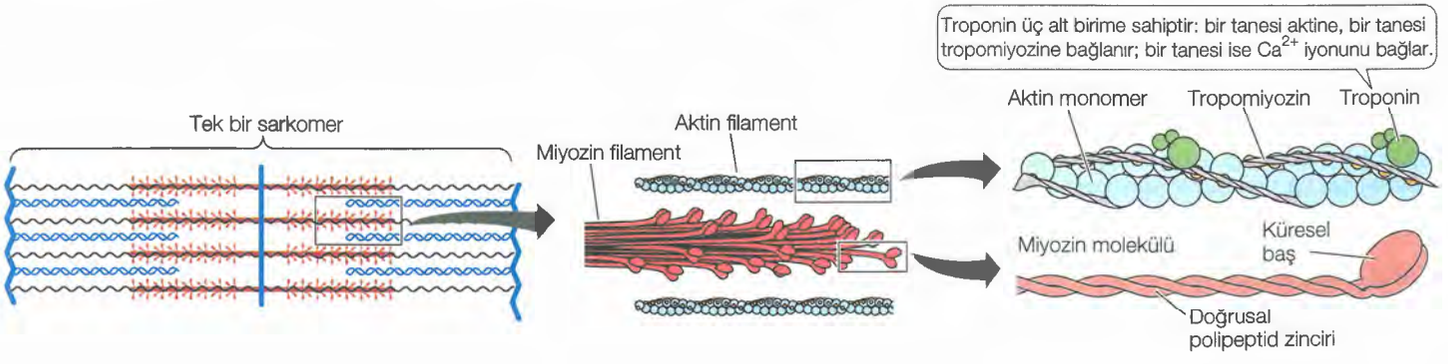
## Aktin-miyozin etkileşimleri filamentlerin kaymasına neden olur

Kas kasılmasının nasıl olduğunu açıklayan kayan filament modelini anlamak için, ilk olarak aktin ve miyozinin yapılarını incelemeliyiz (Şekil 48.3). Bir miyozin molekülü, her biri büyük bir küresel başla sonlanmış olan birbiri etrafına sarılmış iki uzun polipeptid zincirinden meydana gelmiştir. Bir miyozin filament, birbirine paralel olarak dizilmiş olan ve baş kısımları filamentin her bir ucunda yanlara doğru uzanmış çok sayıda miyozin molekülünden yapılmıştır.

Bir aktin filament, uzun bir molekül şeklinde polimerize olmuş aktin monomerlerden oluşmuştur; bu molekül, incilerin dizilmiş olduğu iki ipin bükülerek sarmal oluşturmuş haline benzer. Başka bir protein olan *tropomiyozin*, bu aktin zincirlerin etrafına sarılır; ve tropomiyozine belirli aralıklara *troponin* molekülleri bağlanır. Son iki proteini, bir sonraki bölümde tartışacağız.

Miyozin başlar, aktin üzerindeki özel yerlere bağlanabilir ve miyozin ile aktin filamentler arasında çapraz-köprüler oluşturur. Ayrıca, bir miyozin baş bir aktin filamente bağlandığı zaman, başın biçimi değişir; ve miyozin eğilerek aktin filamenti, miyozin filamente göre 5-10 nanometre hareket ettirecek kadar güç yaratır. Miyozin başlar, aynı zamanda, ATPaz

**48.3 Aktin ve Miyozin Filamentler, Miyofibrilleri Oluşturmak Üzere Üst Üste Biner** Miyozin filamentler, küresel başları ve polipeptid kuyrukları olan moleküllerden oluşmuş demetlerdir; titin proteini, bu filamentleri sarkomer içerisinde merkezi konumda tutar. Aktin filamentler, aktin monomerlerinden oluşmuş birbirine sarılan iki zincirden oluşmuştur. Aktin filamentler, bir polipeptid olan tropomiyozin zinciri tarafından sarmalanır ve aktin filamentin üzerine belirli aralıklarla başka bir protein olan troponin tutunur.



aktivitesine sahiptir; miyozin başlar aktine bağlandığında onlar ATP bağlayabilir ve hidroliz edebilir. Bu olay olduğunda salınan enerji, miyozin başın biçimini değiştirir; bu, onun aktini bırakmasına ve kendi uzanmış pozisyonuna dönmesine neden olur; miyozin bu pozisyonda tekrar aktine bağlanabilir.

Bu ayrıntıların hepsi birlikte, aktin ve miyozin filamentlerin biri diğeri üzerinde kayarak sarkomerin kısalmasına neden olan olaylar döngüsünü açıklar. Onlar, aynı zamanda, *rigor motris* – ölümden bir süre sonra kasların katılaşması- olayını da açıklar. ATP, aktin-miyozin bağlarının kırılması için gereklidir, onun için ATP üretimi ölümle birlikte sona erdiğinde aktin-miyozin bağlar kırılamaz ve kaslar katılaşır. Ancak, nihayetinde, proteinler bütünlüklerini kaybetmeye başlarlar ve kaslar yumuşar. Bu olayların zamanlaması, tıbbi incelemelerde ölümün gerçekleştiği zamanı tahmin etmeye yardım eder.

Biz, kasılma döngüsünü tek bir miyozin baş açısından tartıştık. Her miyozin filamentin, her iki uçta çok sayıda miyozin başa sahip olduğunu ve altı tane aktin filament tarafından çevrilmiş olduklarını hatırlayınız; böylece, sarkomerin kasılması, aktin ve miyozin molekülleri arasındaki etkileşimin pek çok döngüsünü gerektirir. Bu nedenle tek bir miyozin baş, aktin ile olan temasını kırdığı zaman aktin filamentler geriye doğru kaymaz.

### Aktin-miyozin etkileşimleri kalsiyum iyonları tarafından kontrol edilir

Nöronlar gibi kas hücreleri de *uyarılabilirdir* –yani onların plazma zarları, aksiyon potansiyellerini meydana getirebilir ve iletebilir. İskelet kası liflerindeki aksiyon potansiyelleri, *nöromusküler bağlantı*ya ulaşan motor nöronlar tarafından başlatılır. Motor nöronların akson uçları, genellikle çok fazla dallanmıştır ve yüzlerce kas lifiyle sinapslar oluşturmuştur (**Şekil 48.4**). Bir motor nöron ve onunla sinaps yapmış olan tüm lifler, **motor birimi** oluşturur. Motor nöronu impuls çıkardığı zaman lifler eş zamanlı olarak kasılır. Bir kas, çok sayıda motor birimden meydana gelebilir. Böylece, kasın kasılma kuvvetini artırmanın iki yolu vardır: ya bireysel motor nöronun impuls çıkarma hızını artırmak, ya da daha fazla sayıda motor nöronu devreye sokmak.

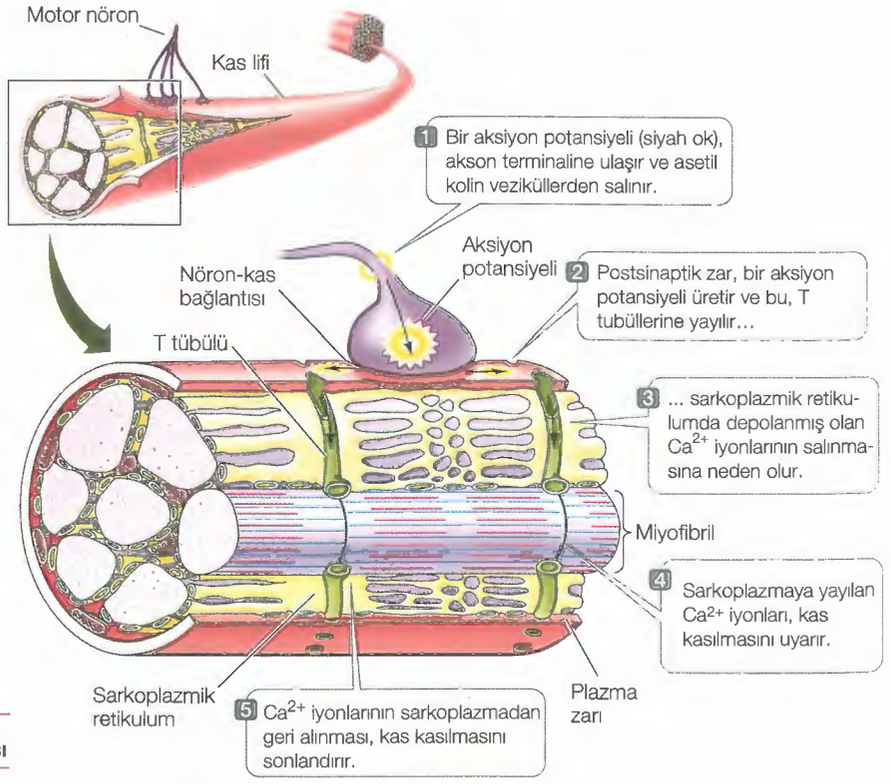
Kısım 45.3'de tanımlandığı gibi, bir aksiyon potansiyeli nöromusküler bağlantıya vardığı zaman, motor nöronun uçlarından nörotransmitter asetilkolin salınır; asetilkolin sinaptik aralıkta difüzyonla yayılarak postsinaptik zar üzerindeki reseptörlere bağlanır ve motor uç plaktaki iyon kanallarının açılmasına neden olur (bakınız Şekil 45.13 ve 45.14). Bu kanallardan akan iyonların çoğu $Na^+$ iyonudur; onun için motor uç plak, depolarize olur. Bu depolarizasyon, voltaj-kapılı sodyum kanallarını içeren kas lifi plazma zarı çevresinde yayılır. Eşik değere ulaşıldığı zaman plazma zarı, bir aksiyon potansiyeli çıkarır; bu aksiyon potansiyeli, kas lifinin yüzeyindeki tüm noktalara hızlı bir şekilde iletilir.




**48.4 Nöron-Kas Bağlantısı** Tek bir motor nörondan gelen akson dalları, çok sayıda iskelet kası lifini donatan terminallerde sonlanır.

Kas lifindeki bir aksiyon potansiyeli, aynı zamanda, hücrenin derinliklerine doğru ilerler. Plazma zarı, kas lifinin sitoplazması (aynı zamanda **sarkoplazma** denir) içerisine doğru inen tubüllerin oluşturduğu yayılma sistemi ile devam eder. Plazma zarı üzerinde yayılan aksiyon potansiyeli, aynı zamanda, bu transversal tubül sistemi ya da **T tubülleri** boyunca yayılır (**Şekil 48.5**).

T tubülleri, kas hücresinin endoplazmik retikulumuna (ER) çok yaklaşır. Kas hücrelerindeki endoplazmik retikuluma




**48.5 T tubülleri Aksiyon Potansiyellerini Lifin İçerisine Yayar** Nöron-kas bağlantısındaki bir aksiyon potansiyeli, T tubüllerinden oluşan ağ ile kas lifine yayılır ve sarkoplazmik retikulumdan $Ca^{2+}$ iyonlarının salınmasını tetikler.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 48.2 • Nöron-kas Bağlantısı**

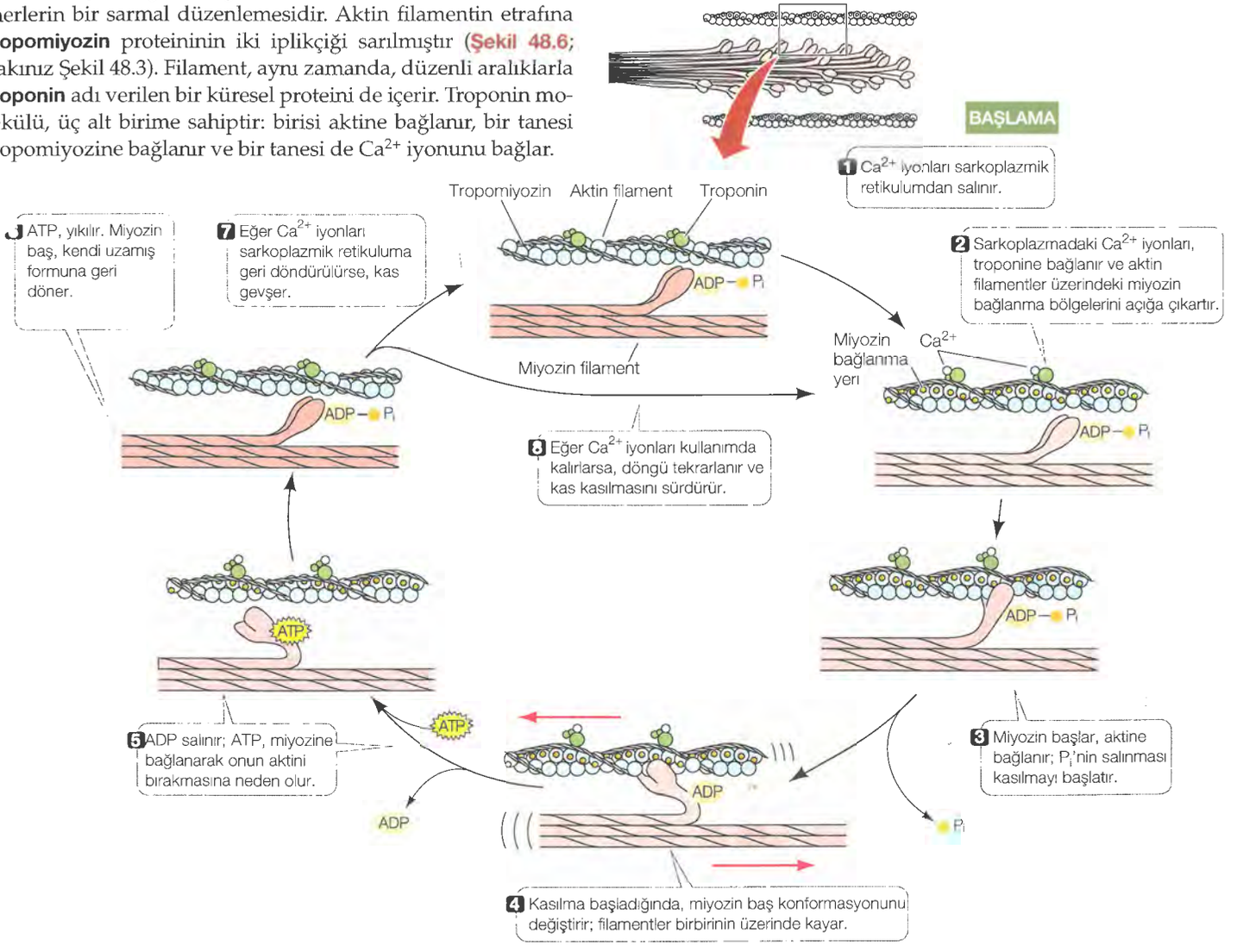
**sarkoplazmik retikulum** adı verilir; bu, her miyofibrili çevreleyen bir kapalı kompartımandır. Sarkoplazmik retikulumdaki kalsiyum pompaları, sarkoplazmadan $Ca^{2+}$ iyonlarını alır. Onun için, kas lifi dinlenme durumundayken sarkoplazmik retikulumdaki $Ca^{2+}$ konsantrasyonu daha yüksek, sarkoplazmadaki $Ca^{2+}$ konsantrasyonu daha düşüktür.

T tubüllerinin zarları ve sarkoplazmik retikulumun zarları arasındaki aralıkta uzanan iki protein vardır. *Dihidropridin (DHP) reseptörü* adı verilen bir protein, T tubülü zarında yer almaktadır; bu reseptör, voltaj-duyarlıdır ve aksiyon potansiyeli kendisine ulaştığında biçimini değiştirir. *Ryanodin reseptörü* adı verilen bir diğer protein, sarkoplazmik retikulum zarında yer alır; bu bir $Ca^{2+}$ kanalıdır. Bu iki protein, birbiriyle fiziksel olarak bağlantılıdır. DHP reseptörü, bir aksiyon potansiyeli tarafından aktive edildiği zaman biçimini değiştirir ve ryanodin reseptörünün $Ca^{2+}$ iyonlarının sarkoplazmik retikulumu terk etmesine izin vermesine neden olur. $Ca^{2+}$ iyonları, aktin ve miyozinin etrafındaki sitoplazmaya yayılarak aktin ve miyozin etkileşimini ve filamentlerin kaymasını tetikler. $Ca^{2+}$ iyonları, bunu nasıl yapar?

Görmüş olduğumuz gibi bir aktin filament, aktin monomerlerin bir sarmal düzenlemesidir. Aktin filamentin etrafına **tropomiyozin** proteininin iki iplikçiği sarılmıştır (**Şekil 48.6**; bakınız Şekil 48.3). Filament, aynı zamanda, düzenli aralıklarla **troponin** adı verilen bir küresel proteini de içerir. Troponin molekülü, üç alt birime sahiptir: birisi aktine bağlanır, bir tanesi tropomiyozine bağlanır ve bir tanesi de $Ca^{2+}$ iyonunu bağlar.

Kas dinlenme durumunda olduğunda, tropomiyozin iplikçikler öylesine konumlanmışlardır ki, miyozin başların bağlanabildiği aktin filament üzerindeki yerleri kapatmışlardır. Sarkoplazmaya $Ca^{2+}$ salındığında, bu iyon troponine bağlanarak onun konformasyonunu değiştirir. Troponin, tropomiyozine bağlı olduğundan bu konformasyon değişikliği, tropomiyozini bükerek aktin-miyozin bağlanma yerlerinin yeterince açığa çıkmasına neden olur. Böylece, aktin-miyozin bağlarının yapılma ve kırılma döngüsü başlatılır; filamentler birbirini çeker ve kas lifi kasılır. Kalsiyum pompaları, $Ca^{2+}$ iyonlarını sarkoplazmadan kaldırdığı zaman, tropomiyozinin konformasyonu eski durumuna geri dönerek miyozin başların aktine bağlanmasını engeller; ve kas lifi, dinlenme durumuna döner. Şekil 48.6, bu döngüyü özetlemektedir.

**48.6 Sarkoplazmik Retikulumdan $Ca^{2+}$ Salınması, Kas Kasılmasını Tetikler** $Ca^{2+}$ iyonu troponine bağlandığı zaman, aktin üzerindeki miyozin bağlanma bölgelerini açığa çıkartır. Bağlanma bölgeleri ve ATP kullanıma hazır olduğu sürece, aktin ve miyozin etkileşim döngüsü, devam eder ve filamentler birbirinin üzerinde kayar.

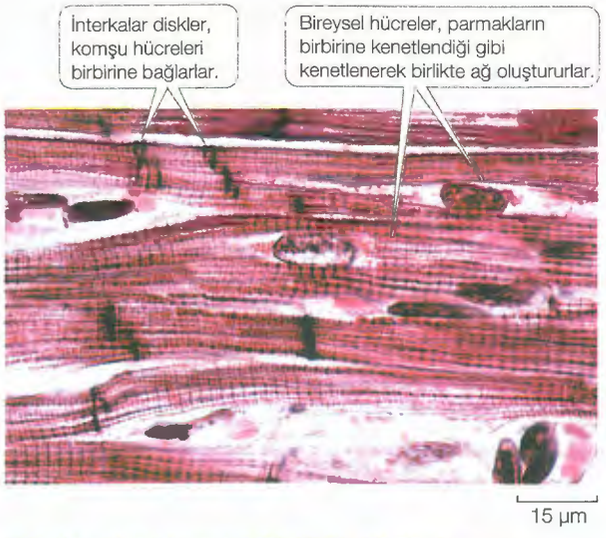


### Kalp kasının iskelet kasına benzer ve farklı özellikleri vardır

Kalp kası, aktin ve miyozin filamentlerin sarkomer şeklinde düzenli bir şekilde dizilmelerinden dolayı, iskelet kası gibi çizgili görünür (**Şekil 48.7**). Kalp kası ve iskelet kası arasındaki farklılık, kalp kası hücrelerinin daha küçük olması ve her birinin sadece tek bir çekirdeğe sahip olmasıdır (*uninucleat*). Kalp kası hücreleri dallanır; ve komşu hücrelerin dalları, yırtılmaya dayanıklı bir ağ örgüsü şeklinde birbirine kenetlenir. Sonuç olarak, kalbin duvarları, kanı pompalarken herhangi bir sızma tehlikesi olmaksızın yüksek basınca dayanabilir. Kalp kasına ilave güç katan, *interkalar disklerdir*; bu diskler, komşu hücreler arasında güçlü mekanik tutunma sağlar. İnterkalar disklerdeki kanallı bağlantılar – sitoplazmanın hücreler arasında devam etmesine izin veren protein yapılar- hücreler arasında iyonların akmasına izin veren düşük-dirençli yollar sunar (bakınız Şekil 7.21A ve Kısım 45.3). Onun için, kalp kası hücreleri elektriksel olarak birleştirilmiştir. Kalpteki bir noktada başlatılan bir aksiyon potansiyeli, kalp kasının büyük kütlesi boyunca hızla yayılır.

Belirli kalp kası hücreleri, elektriksel sinyalleri üretmek ve iletmek için özelleşmiştir. Bu *peysmekır* ve *iletici hücreler*de, aktin ve miyozin filamentlerin yoğunluğu düşüktür; fakat onlar, kalbin ritmik kasılmalarını başlatır ve düzenler. (Peysmekır fonksiyonunun moleküler temeli, Kısım 50.3'de verilmiştir.) Peysmekır hücreleri, omurgalı kalbini *miyojenik* yapar; yani kalp atışı için uyarılar, kalp kasının kendisi tarafından üretilir. Bir omurgalı hayvandan çıkarılan kalp, sinir sisteminden uyarı girdisi olmaksızın atışlarını sürdürebilir, buna karşın otonom sinir sisteminden gelen girdiler, peysmekır hücrelerinin impuls çıkarma *hızını* değiştirir. Ancak bu girdiler, peysmekır hücrelerinin ritmik fonksiyonunu sürdürmesi için gerekli (elzem) değildir.

Kalp kası hücrelerinde birlikte gerçekleşen uyarılarak-kasılma mekanizması, iskelet kası hücrelerindekinden farklıdır. T tubülleri daha geniştir ve T tubüllerindeki voltaj-duyarlı DHP proteinleri, $Ca^{2+}$ kanallarıdır. Bu T tubülü proteinleri, sarkoplazmik retikulumdaki ryanodin reseptörleri ile fiziksel olarak bağlantılı değildir. Bunun yerine ryanodin reseptörleri, $Ca^{2+}$ iyonuna duyarlı iyon-kapılı $Ca^{2+}$ kanallarıdır. T tubülleri boyunca aşağıya doğru bir aksiyon potansiyeli yayıldığında, voltaj –kapılı kanalların açılmasına neden olur; bu kanallar hücre dışı sıvıdaki $Ca^{2+}$ iyonlarının sarkoplazma içerisine akmasına izin verir. Sarkoplazmadaki $Ca^{2+}$ konsantrasyonundaki hafif yükselme, sarkoplazmik retikulumdaki $Ca^{2+}$ kanallarını açar; bu da sarkoplazmadaki $Ca^{2+}$ konsantrasyonununda büyük bir artışa yol açar; bu durum, kas lifinin kasılmasıyla sonuçlanır. Bu mekanizma, *$Ca^{2+}$-indüklemeli $Ca^{2+}$ salınması* olarak isimlendirilir.




**48.7 Kalp Kası Hücreleri Güçlü Bir Ağ Oluşturur** Kalp kası hücreleri dallanır ve birbirine kenetlenerek yırtılmaya karşı dirençli bir ağ oluştururlar; bu ağ, kalbin kan pompalaması sırasında ortaya çıkan basınca dayanabilmektedir.

### Düz kaslar birçok iç organın yavaş kasılmasına neden olur

Düz kas, otonom sinir sisteminin kontrolü altında olan iç organlarımızın birçoğu için kasılma kuvveti sağlar. Düz kaslar, sindirim kanalı boyunca besinleri hareket ettirir, kan damarları boyunca kanın akışını kontrol eder ve idrar torbasının boşaltılmasını sağlar. Düz kas hücreleri, yapısal olarak en basit olan kas hücreleridir. Bu hücreler, iskelet kası hücrelerinden daha küçük olup ekseriyetle uzun ve iğ-şeklindedirler; ve her biri tek bir çekirdeğe sahiptir. Düz kasta, aktin ve miyozin filamentler, iskelet kası ve kalp kasında dizildikleri gibi düzenli dizilim göstermediklerinden"düzdürler", yani çizgili görünüme sahip değildirler.

Sindirim kanalının duvarını oluşturanlar gibi bazı düz kas dokuları, ilginç özelliklere sahiptir. Hücreler, tabakalar şeklinde düzenlenmiştir; ve bir tabakadaki bireysel hücreler, kalp kasındaki hücrelerde olduğu gibi, kanallı bağlantılar sayesinde birbiriyle elektriksel olarak temastadır. Sonuç olarak, bir düz kas hücresinin zarında meydana getirilen aksiyon potansiyeli, doku tabakasındaki tüm hücrelere yayılabilir. Böylece tabakadaki hücreler, koordineli bir şekilde kasılır.

Düz kas hücrelerinin plazma zarları, gerilmeye karşı duyarlıdır; bu duyarlılık önemli sonuçlar yaratır. Eğer sindirim kanalının duvarı, herhangi bir yerde gerilecek olursa (ağız dolusu besinin özofagustan aşağıya doğru inerek mideye geçmesinde olduğu gibi), gerilen hücrelerin zarları depolarize olur, eşik değere ulaşır ve hücrelerin kasılmasına yol açan aksiyon potansiyellerini çıkarır. Böylece, düz kaslar gerildikten sonra kasılırlar, ve gerildikçe katılaşırlar ve daha güçlü kasılırlar. Düz kasın bu davranışı, besinlerin sindirim kanalı boyunca hareket ettirilmesi için önemlidir.

Kan damarlarının duvarlarını, büyük ölçüde düz kaslar oluşturur. Bu, özellikle kanın yüksek basınç altında olduğu atardamarlar için doğrudur. Bu damarlardaki kas tonusu, kan basıncındaki değişikliğe ve Bölüm 50'de tartışmış olduğumuz kimyasal ve nöral etkilere cevap verir. Damar düz kas tonusundaki değişiklikler, vücuttaki kanın dağılımının kontrol edilmesinden sorumludur.

Düz kas üzerindeki nöral etkiler, otonom sinir sisteminin iki bölümünden gelir. Sempatik ve parasempatik postgangliyonik hücrelerin nörotransmitterleri, düz kas hücrelerinin zar potansiyelini değiştirir. Örneğin asetilkolin, sindirim kanalındaki düz kasları depolarize ederek onların aksiyon potansiyeli çıkarmasını ve kasılmasını daha olası kılar. Buna zıt olarak, norepinefrin bu kasların hiperpolarize olmasına neden olur ve böylece onların aksiyon potansiyeli çıkarması

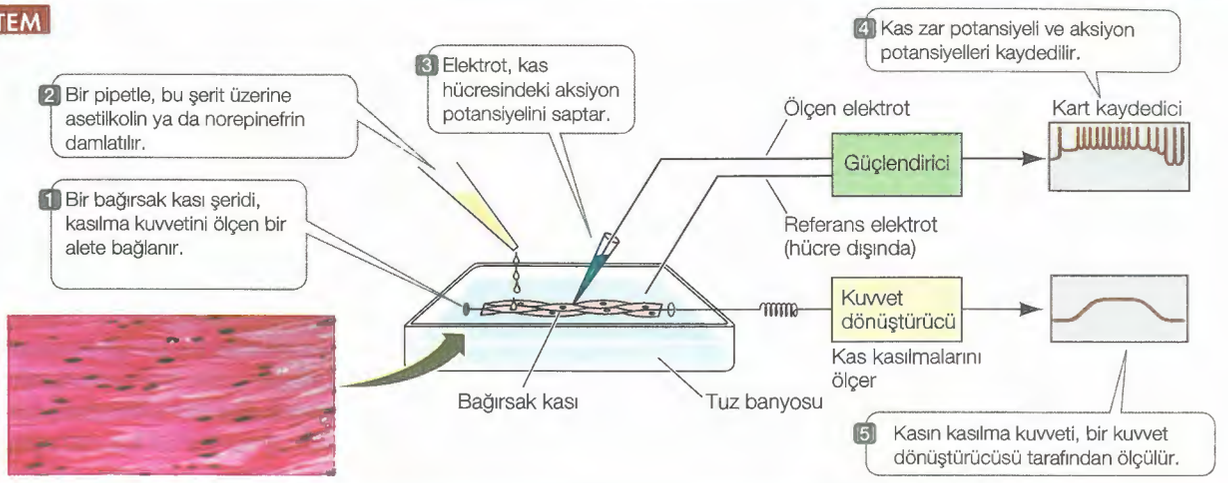
# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 48.8 Nörotransmitterler, Düz Kas Hücrelerinin Zar Potansiyelini Değiştirir

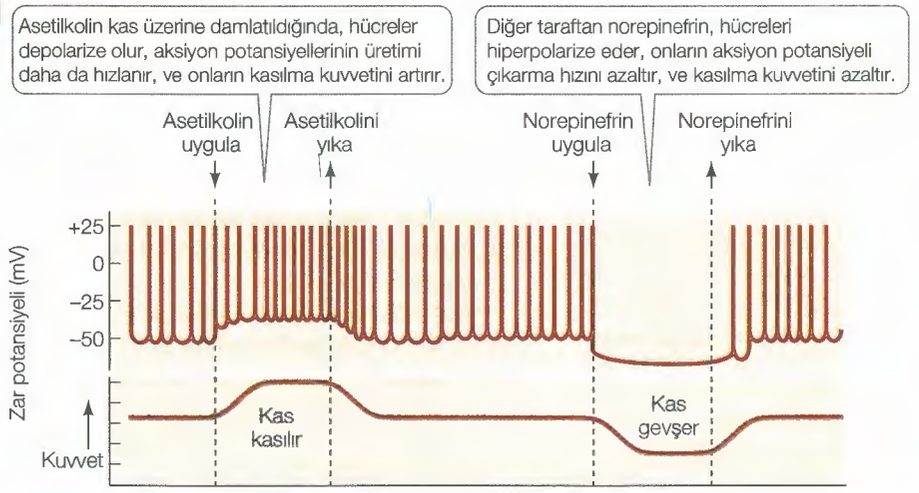
Daha önceleri yapılmış olan deneyler, sindirim kanalı düz kaslarının gerilmesinin (besinle dolu olan midenin uygulamış olduğu gerilmedeki gibi) zarları depolarize ederek kasılma mekanizmasını aktive eden aksiyon potansiyellerinin oluşmasına yol açtığını göstermiştir. Bu izleyeceğiniz deney, parasempatik nörotransmitter olan asetilkolinin ve sempatik nörotransmitter olan norepinefrinin, düz kasın zar potansiyelini değiştirmede birbirine zıt yönde (antagonistik olarak) çalıştığını göstermiştir.

**HİPOTEZ** **Otonom sinir sisteminin nörotransmitterlerinden gelen uyarı, sindirim kanalı düz kaslarındaki kasılmayı indükler.**

**YÖNTEM**




**BULGULAR**

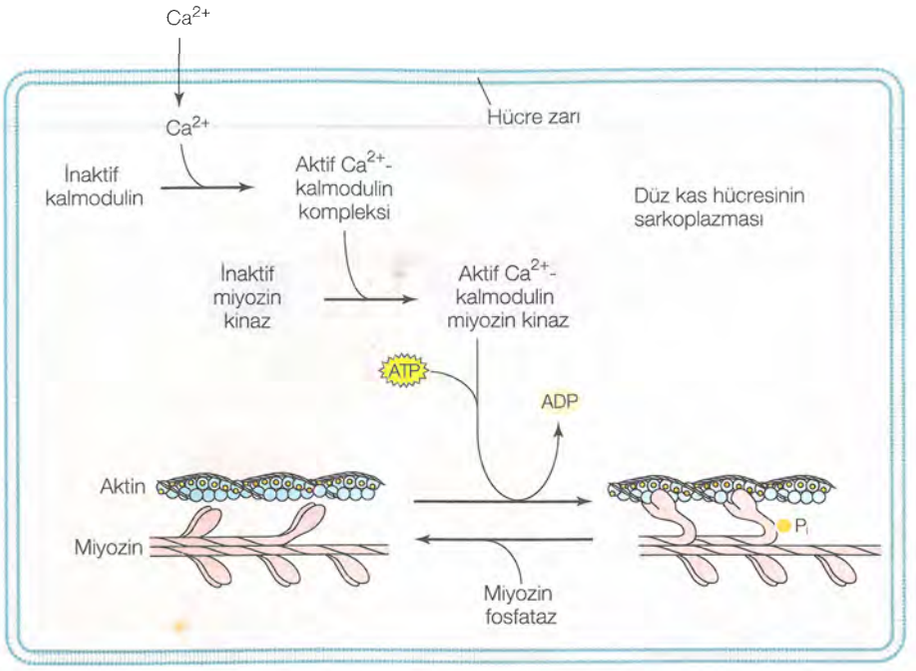



**SONUÇ** **Otonom sinir sistemi nörotransmitterleri, zar dinlenme potansiyellerini değiştirebilir ve düz kas hücrelerinin aksiyon potansiyeli üretme hızını etkileyebilirler; böylece düz kasın kasılmasını kontrol ederler.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

ve kasılma olasılığı azalır (**Şekil 48.8**). Bunun aksine, G protein-bağlantılı reseptörler yoluyla etkili olan norepinefrin, sindirim kanalına kan götüren atardamarlardaki düz kasların kasılmasına yol açar. Nörotransmitterlerin eyleminin hedef dokulardaki reseptörlere bağlı olduğunu hatırlayın. Sempatik aktivite, savaş-ya da-kaç durumunda yüksektir; bir acil durumda yemek yemeye gereksinim duymazsınız; fakat yaşamak için ciddi öneme sahip dokulara kan göndermeniz gerekir.

Düz kas hücrelerinin kasılması, troponin-tropomiyozin mekanizması tarafından kontrol edilmemesine karşın, kalsiyum yine de ciddi rol oynar. Düz kas hücresinin sarkoplazması içerisine $Ca^{2+}$ iyonlarının akışı, aksiyon potansiyelleri, hormonlar ya da gerilme sayesinde uyarılabilir. Sarkoplazmaya giren $Ca^{2+}$ iyonları, *kalmodulin* adı verilen protein ile birleşir. Kalmodulin-$Ca^{2+}$ kompleksi, miyozinin baş kısımlarını fosfor ekleyebilen miyozin kinaz enzimini aktive eder. Düz kastaki miyozin başlara fosfor eklendiğinde, onlar aktine




**48.9 Düz Kasın Kasılmasında $Ca^{2+}$ İyonunun Rolü** Düz kas hücresi nörotransmitter tarafından uyarıldığında, $Ca^{2+}$ sarkoplazmaya girerek kalmoduline bağlanır; bu kompleks, miyozin başları fosforlayan bir enzimi aktive eder ve onların aktine bağlanmasına yol açar. Miyozin fosforlanmış şekilde kaldığı sürece, aktin ve miyozin bağlanma ve ayrılma döngüleri geçirirler. Böylece, düz kaslardaki $Ca^{2+}$-aracılıklı değişme, miyozin üzerindedir; oysa iskelet kasında ve kalp kasında, aktin-tropomiyozin filamenti üzerindedir.

bağlanma ve ayrılma döngüleri geçirirler ve kasın kasılmasına yol açarlar. $Ca^{2+}$ iyonları sarkoplazmadan kaldırıldığında, iyon kalmodulinden ayrılır ve miyozin kinazın aktivitesi düşer. Miyozin fosfataz adı verilen bir ilave enzimin miyozini defosforile etmesi, aktin-miyozin etkileşimini indirgemeye yardım eder (Şekil 48.9).

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 48.2 • Düz Kasın Çalışması

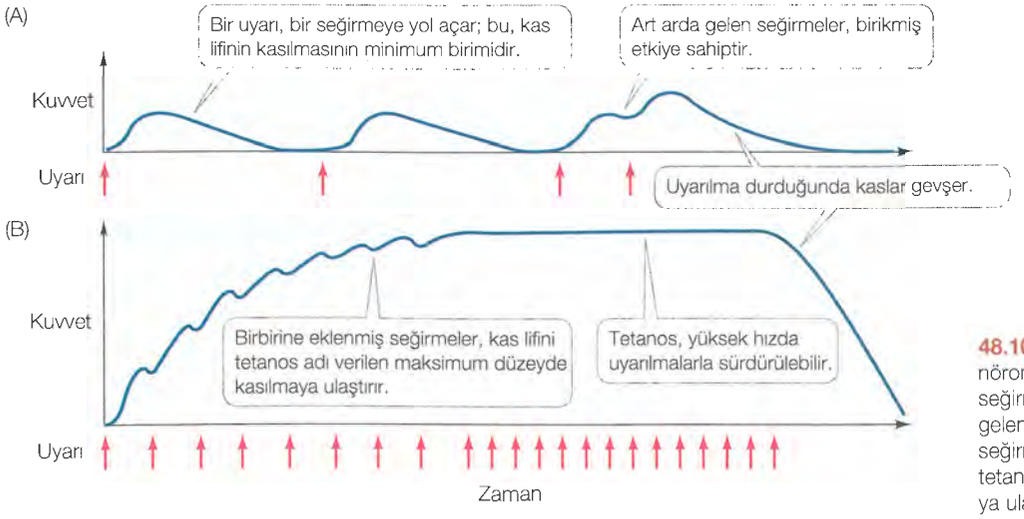
### Tekli iskelet kası seğirmeleri, kademeli kasılmalar içine toplanır

İskelet kasında, nöron-kas bağlantısına bir aksiyon potansiyelinin varması, kas lifinde bir aksiyon potansiyeline neden olur. O aksiyon potansiyelinin kas lifinin T tubülü boyunca yayılması, kasılmanın en küçük birimine, yani **seğirmeye (twitch),** neden olur. Seğirme, yaratmış olduğu *gerilim* ya da kuvvet bakımından ölçülebilir (Şekil 48.10A). Tek bir aksiyon potansiyeli, tek bir kas seğirmesini uyarır; fakat bir aksiyon potansiyeli tarafından yaratılan nihai güç, motor birimindeki kaç tane kas hücresinin o nöron tarafından donatılmış olduğuna bağlı olarak çok büyük ölçüde değişebilir. Tüm bir kasın yarattığı gerilimin düzeyi, iki faktöre bağlıdır: aktive edilen motor birimlerin sayısına ve motor birimleri harekete geçirme sıklığına.

El parmağındaki kaslar gibi hassas hareketlerden sorumlu olan kasların motor nöronu, sadece bir ya da çok az sayıda kas hücresini donatabilir; fakat biceps kası gibi büyük kuvvet üreten bir kastaki motor nöron, çok fazla sayıda kas lifini donatır.

Bir kas lifi düzeyinde, tek bir aksiyon potansiyeli tek bir seğirmeyi uyarır. Eğer kas lifine ulaşan aksiyon potansiyelleri, zaman olarak yeterince birbirinden ayrılmışsa her seğirme, ayrı bir ya hep-ya hiç olayıdır. Ancak, eğer aksiyon potansiyelleri daha hızlı çıkartılacak olursa, miyofibriller dinlenme durumlarına dönme şansı bulmadan önce yeni seğirmeler tetiklenir. Sonuç olarak, seğirmeler birbirine eklenir ve lif tarafından yaratılan gerilim artar ve daha devamlı hale gelir. Böylece bir bireysel kas lifi, kendi motor nöronu tarafından meydana getirilen artırılmış uyarı düzeylerine kademeli cevap gösterebilir.

Seğirmeler, uyarının yüksek düzeylerinde birbirine eklenir; çünkü sarkoplazmik retikulumdaki kalsiyum pompaları, aksiyon potansiyelleri arasındaki sürede sarkoplazmadan




**48.10 Seğirmeler ve Tetanos** (A) Bir motor nörondan gelen aksiyon potansiyelleri, kas lifinde seğirmeye neden olur. Hızlı bir şekilde art arda gelen seğirmeler, birbirine eklenebilir. (B) Birçok seğirmenin toplanması (summasyonu), kas lifini tetanos adı verilen maksimum düzeyde kasılmaya ulaştırabilir.

$Ca^{2+}$ iyonlarını temizleyemez. Sonuç olarak uyarılma sıklığı öyle bir seviyeye gelir ki, sarkoplazmadaki $Ca^{2+}$ iyonlarının miktarı, kasılma düzeneğinin sürekli aktivasyonuna neden olmaya yetecek kadar yüksek düzeyde kalır –bu durum **tetanos** olarak bilinir (Şekil 48.10B). (Bu durumu, tetanos hastalığı ile karıştırmayınız; tetanos hastalığına bir bakteri toksini yol açar ve iskelet kaslarının istemsiz kasılmalarıyla karakterizedir.)

Bir kas lifi, ATP sağlanmasına bağlı olarak tetanik kasılmasını sürdürebilir. Sonunda kas lifi, yorulacaktır. ATP'nin eylemi, aktin-miyozin bağlarını kırmak olduğundan ATP'nin *eksikliğinin* yorulmaya neden olması mantığa aykırı gelebilir. Fakat ATP'nin hidrolizinden salınan enerjinin, miyozin başları "yeniden kurduğunu" ve onların başka bir kasılma döngüsüne girmesine izin verdiğini hatırlayınız. Bir kas bir yüke karşı kasıldığı zaman, aktin-miyozin bağlarının yapılma ve kırılma döngüsü devam etmelidir; ve yükün kası germesini önlemelidir. Bu durum, bir botla akıntıya karşı kürek çekmeye benzer: sadece akıntıya karşı kürek uzatarak akarsuya göre konumunuzu koruyamazsınız; kürek çekmeyi sürdürmeniz gerekir. Benzer şekilde, kastaki gerilimi korumak için aktin-miyozin bağlar döngüselliği sürdürmelidir.

Vücudun birçok kası, vücut dinlenme durumunda olduğu zamanlarda bile gerilimi düşük düzeyde devam ettirir. Örneğin, yerçekimine karşı bizim vücut duruşumuzun sürdürülmesini sağlayan boyun, gövde ve üyelerin kasları, her zaman çalışır; bu kaslar ayakta durduğumuz zaman ya da oturduğumuz zamanda bile çalışır. *Kas tonusu*, bir kastaki küçük fakat değişen sayıdaki motor birimlerin aktivitesinden gelir; herhangi bir anda, kasın liflerinin bazıları kasılıyken diğerleri gevşemiş durumdadır. Sinir sistemi, sürekli olarak, kasın tonusunu yeniden ayarlamaktadır.

## 48.1 ÖZET

**Kasın kasılma yeteneği, aktin ve miyozin filamentler arasındaki etkileşimden köken alır. İskelet kası, kalp kası ve düz kas olmak üzere üç çeşit kas vardır. Bu üç kas çeşidinin tümündeki kasılma, sarkoplazmadaki $Ca^{2+}$ iyonlarının kontrolüne bağlıdır. Tropomiyozin ve troponin, iskelet kası ve kalp kasında kontrol edilen elemanlardır. Kalmodulin, düz kastaki kontrol elemanıdır.**

- İskelet kasının hücresel ve hücre altı düzeydeki yapılarının kasın kasılmasıyla ilgili kayan filamentler teorisiyle nasıl ilişkili olduğunu açıklayınız. **Bakınız ss. 1007-1009 ve Şekil 48.1, 48.2 ve 48.3**
- İskelet kası, kalp kası ve düz kasın kasılma mekanizmasında $Ca^{2+}$ iyonunun rolü nedir? **Bakınız ss. 1010-1011 ve Şekil 48.5 ve 48.6**
- Kasılmayı meydana getiren aktin ve miyozin etkileşiminde ATP hangi rolü oynamaktadır? **Bakınız Şekil 48.6**

Artık, kasın nasıl kuvvet ürettiğini anlamış durumdayız; şimdi, kasın özelliklerini nelerin belirlediğine göz atabilir ve bireysel olarak kasların düzenli kullanım ve kondisyonlaşma ile özelliklerinin nasıl değişebildiğini inceleyebiliriz.

# 48.2 Kas Performansını Ne Belirler?

Farklı kaslar, üzerlerindeki farklı isteklere göre işlevler gerçekleştirirler. Vücut duruşundan sorumlu olan bazı kaslar, uzun bir zaman periyodu buyunca sürekli olarak bir yük taşımaktadır. El parmaklarınızın hareketlerinden sorumlu olan kaslar gibi başka kasların, genellikle uzun süre kasılmalarını sürdürmesi gerekmez; fakat bu kaslar, hızlı kasılma yeteneğine sahip olmalıdırlar. Ve insan için "çabuk" olan şey, saniyede 1.000 kez kasılıp gevşeyebilme hızına sahip olan böcek uçma kasları ile karşılaştırılamaz. Kaslar, özel işlevlere ve isteklere nasıl uyum sağlamıştır?

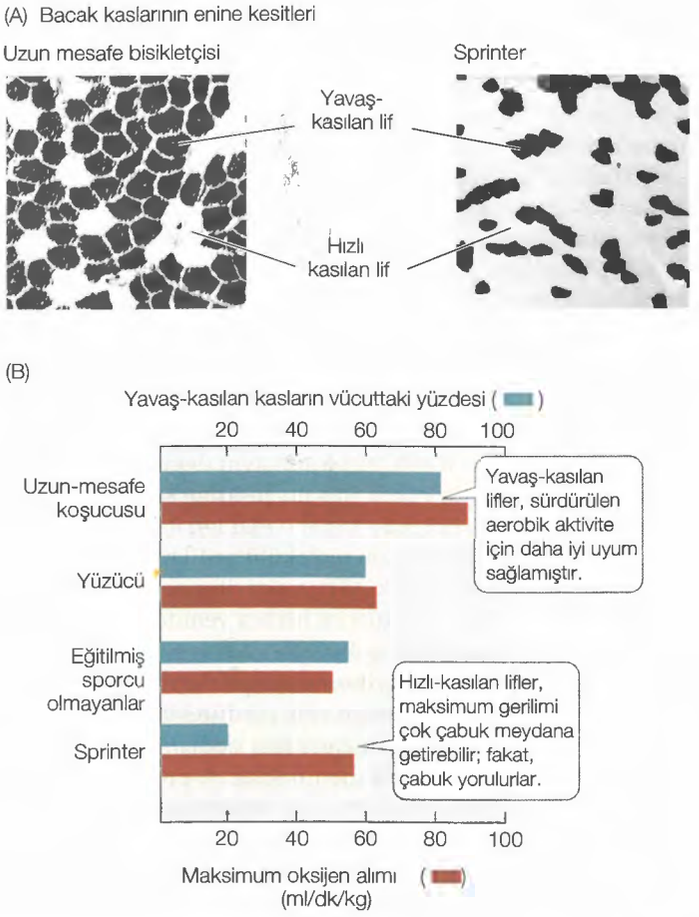
## Kas lifi tipleri, dayanıklılığı ve kuvveti belirler

İskelet kası liflerinin tümü, birbirinin aynı değildir; ve tek bir kas, çoğunlukla, birden fazla kas lifi çeşidine sahiptir. İskelet kası liflerinin iki ana tipi, miyozin molekülleri için farklı genleri ifade ederler; ve bu miyozin molekülü çeşitleri, farklı ATPaz aktivitesine sahiptir. Yüksek ATPaz aktivitesine sahip olanlar, aktin-miyozin çapraz köprülerini hızlıca yeniden devreye sokabilirler; onun için hızlı-kasılan lifler adı verilir. Yavaş-kasılan lifler, düşük ATPaz aktivitesine sahiptir; onlar, daha yavaş kasılırlar fakat bunu daha uzun süre sürdürebilirler.

**Yavaş-kasılan liflere** aynı zamanda *oksidatif* ya da *kırmızı kas* adı verilir; bu kaslar oksijen bağlayan protein olan *miyoglobine*, çok sayıda mitokondriye sahiptirler ve bol miktarda kan damarıyla donatılmışlardır. Bu özellikler, liflerin hem oksidatif metabolizma için kapasitelerini artırır hem de onların kırmızı görünüme sahip olmalarına neden olur. Yavaş-kasılan bir lifin ürettiği maksimum gerilim, düşüktür ve yavaş gelişir; fakat yorulmaya karşı çok dayanıklıdır. Yavaş-kasılan lifler, önemli miktarda yakıt rezervine (glikojen ve yağ) sahiptir; onun için bu kaslar, oksijen mevcut olduğu sürece uzun süreli ATP üretimini devam ettirebilir. Yavaş-kasılan liflerin yüksek oranlarda bulunduğu kaslar, uzun-süreli *aerobik* çalışmalar için (yani, oksijen isteyen çalışmalar için) iyidir. Uzun-mesafe koşucuları, yüzücüler, bisikletçiler ve aktiviteleri dayanıklılık isteyen diğer atletlerin bacak ve kol kasları, büyük ölçüde yavaş-kasılan kas liflerinden meydana gelmiştir (Şekil 48.11).

**Hızlı-kasılan liflere** aynı zamanda *glikolitik* ya da *beyaz kas* adı verilir; çünkü yavaş-kasılan liflerle karşılaştırıldıklarında onlardan daha az sayıda mitokondriye, hiç ya da çok az miyoglobine ve az sayıda kan damarlarına sahiptirler; böylece soluk renkli görünürler. Hızlı-kasılan lifler, yavaş-kasılan liflerin yapabildiğinden çok daha hızlı olarak maksimum gerilim geliştirebilirler. Ancak, hızlı-kasılan lifler çabuk yorulur. Bu liflerin miyozini, çok hızlı çalışmak için ATP enerjisini yerine koyar; fakat lifler, kasılmayı uzun süre sürdürmeye yetecek çabuklukta ATP'yi yenileyemez. Hızlı-kasılan lifler, özellikle, maksimum kuvvet isteyen kısa-süreli işler için iyidir. Halterciler ve kısa mesafe koşucuları, yüksek oranlarda hızlı-kas lifleri içeren kol ve bacak kaslarına sahiptir.

Bir kası oluşturan liflerin tipleri, o kasın performans özelliklerini etkiler. Bir kısa mesafe koşucusu, maksimum kuvveti hızlı bir şekilde üreten kaslardan yararlanır; fakat onlar belirli bir yükü uzun bir süre sürdürmesi gerekmez. Buna zıt olarak,




**48.11 Yavaş-ve Hızlı Kasılan Kas Lifleri** Bu mikrograflardaki iskelet kasları, yavaş kas liflerini koyu, hızlı kas liflerini açık renkte boyayan bir ayıraçla boyanmıştır. Farklı sporlar yapan atletler, kas lifi tiplerinin farklı dağılımlarına sahiptir.

bir maraton koşucusu, maksimum dayanıklılığa sahip olan kaslardan yararlanır.

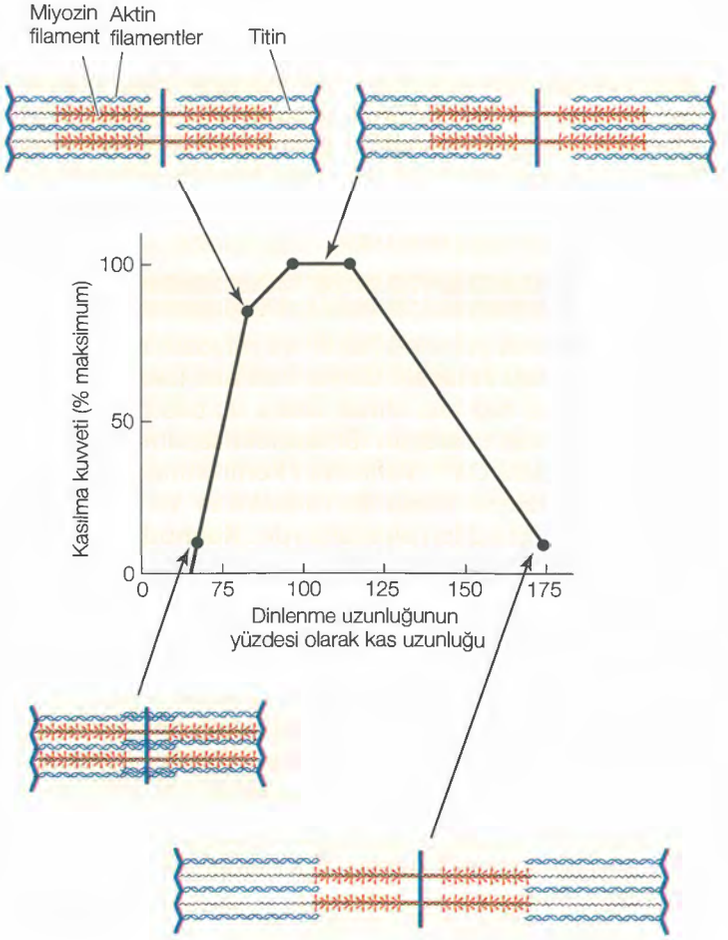
Belirli bir faaliyetteki performansınızı en uygun hale getirmek için ne yapabilirsiniz? Kas liflerinizin özelliklerini, antrenman ile sınırlı ölçüde değiştirebilirsiniz. Bir miktar oksidatif olan hızlı-kas lifleri vardır; onun için onların özellikleri, hızlı-kas lifleri ile yavaş glikolitik liflerin arasında yer alır. Bu ara lifler, dayanıklılık antrenmanıyla daha oksidatif; kuvvet antrenmanıyla da daha glikolitik duruma getirilebilir. Bununla birlikte, kaslarınızdaki lif tiplerinin en önemli belirleyicisi, sizin genetik mirasınızdır. Şampiyon doğulur, şampiyon yapılmaz ifadesinde bazı gerçekler vardır. Yüksek oranda hızlı-kas liflerine sahip olarak doğan bir kişinin şampiyon maraton koşucusu olması ve yüksek oranda yavaş-kas liflerine sahip olan birisinin de şampiyon kısa mesafe koşucusu olması mümkün değildir.

### Bir kas maksimum gerilim üretmek için ideal uzunluğa sahiptir

Eğer barfiks çalışmışsanız, bu egzersizin iki kısmının özellikle zor olduğunu bilirsiniz. Barı tutup kollarınız tamamıyla uzatılmış durumda asıldığınızda, yukarıya doğru çekmeyi başlatmanız zordur; ve çeneniz bar hizasına ulaştığında kendinizi son küçük bir mesafeye çekmeniz zordur. Niçin böyledir? Açıklamanın bir kısmı, gelecek kısımda tartışacağımız kas-eklem etkileşiminin kaldıraç özelliğinden gelmektedir; diğer kısmı ise sarkomerin yapısından gelir.

Bir kas gerildiğinde ve sakomerler uzatılmış durumda olduğu zaman, aktin ve miyozin filamentler arasında üst üste binen kısım daha azdır; onun için daha az sayıda çapraz-köprüler oluşabilir ve daha az kuvvet üretilebilir. Gerçektende, eğer sarkomerler çok fazla gerilmişlerse, aktin ve miyozin üst üste binmez ve hiçbir kuvvet üretilemez. Bir kas, böyle bir zor durumdan nasıl kurtulacaktır? Elastik bagaj ipine benzerlik gösteren titin molekülleri, aktin ve miyozin moleküllerini üst üste binecek konuma geri çekmek için yeterli elastikliliği yaratmaktadır.

Kas, tamamıyla kasıldığı zaman, aktin ve miyozin filamentler öylesine çok fazla üst üste binerler ki miyozin demetler Z çizgilerine dayanacak şekilde sıkıştırılır. Onların artık gidecek yeri olmadığından, ilave kısalma zordur. Bir kas lifinin uzunluğu ve onun gerilim yaratma yeteneği arasındaki ilişkiyi **Şekil 48.12**'de görebilirsiniz.




**48.12 Kuvvet ve Uzunluk** Bir sarkomerin meydana getirebileceği kuvvet miktarı, onun dinlenme durumundaki uzunluğuna bağlıdır. Bir kas gerildiği zaman, sarkomerler uzanır ; aktin ve miyozin filamentler arasında üst üste binen kısım daha azdır ve üretilen güç azdır. Aşırı gerilmiş olan sarkomerler güç üretmezler; çünkü aktin ve miyozin arasında üst üste binen kısım mevcut değildir.

### Egzersiz kas kuvvetini ve dayanıklılığını artırır

Egzersizin farklı tipleri, farklı fiziksel kondisyon yanıtları üretir. Genellikle ağırlık kaldırma gibi anaerobik aktiviteler, kuvveti artırır; tempolu ve yavaş koşu gibi aerobik aktiviteler ise dayanıklılığı artırır. Kuvvet, bir kasın çıkartabildiği maksimum güçtür; dayanıklılık ise, iş yapma kapasitesidir ya da verilen bir iş yükünün ne kadar süre sürdürülebildiğidir. Bu farklılıkların fizyolojik temeli nedir?

Kuvvet, kasların enine kesit alanının bir fonksiyonudur: bir kas lifinde daha fazla aktin ve miyozin filament bulunursa, bir kasta daha fazla sayıda kas lifi bulunursa, o, daha fazla gerilim üretebilir. Atletler, kuvvet kazanımına yönelik antrenman yaptıklarında, ağırlık kaldırırlar ya da ağır yük altındaki özgül kasları tekrar tekrar kasan barfiks gibi egzersizleri yaparlar. Tekrarlar, ekseriyetle, kas tamamıyla yoruluncaya kadar yapılır. Kas üzerindeki böyle stresler, küçük doku hasarları yapar –bunun için, ağır bir egzersiz yapıldıktan sonraki gün ağrı ortaya çıkar- fakat o aynı zamanda, mevcut kas lifleri içerisinde yeni aktin ve miyozin filamentlerin oluşmasını uyarır. Kas lifleri ve dolayısıyla kaslar, gittikçe büyür ve kuvvetlenir. Ekstrem vakalarda, ve ciddi kas hasarlarının ardından, kas içerisindeki *satellit hücreleri* adı verilen kök hücrelerden yeni kas lifleri de üretilebilir. Bununla birlikte, genel olarak, kuvvet antrenmanının ana etkisi, daha fazla sayıda kas hücresi üretiminden ziyade daha büyük kas liflerinin üretilmesidir.

Aerobik egzersizin kaslar üzerindeki etkisi tamamıyla farklıdır: bu egzersiz, kasların oksidatif kapasitesini artırır. Bu etki, mitokondri sayısındaki, enerji kullanımında işlev gören enzimlerin miktarındaki ve kaslara oksijen götüren kılcal damarların yoğunluğundaki artışlardan gelmektedir. İskelet kası hücrelerindeki miyoglobin de artar. **Miyoglobin**, kırmızı kan hücreleri içerisinde bulunan hemoglobine benzerlik gösteren oksijen bağlayan proteindir. Bununla birlikte, miyoglobinin oksijen bağlamaya olan ilgisi hemoglobininkinden daha yüksektir. Onun için, miyoglobin oksijeni kandan alır ve oksijenin kaslara difüzyonunu kolaylaştırır, kandan oksijen temini yetersiz olduğunda kullanım için oksijen deposu sağlar. Aerobik antrenmanlar, kasın ATP üretmek için oksijen kullanma kapasitesini artırmak suretiyle kasların zaman içinde sürdürülmesini sağlayabilir iş yükünü artırır.

### Kastaki ATP miktarı performansı sınırlar

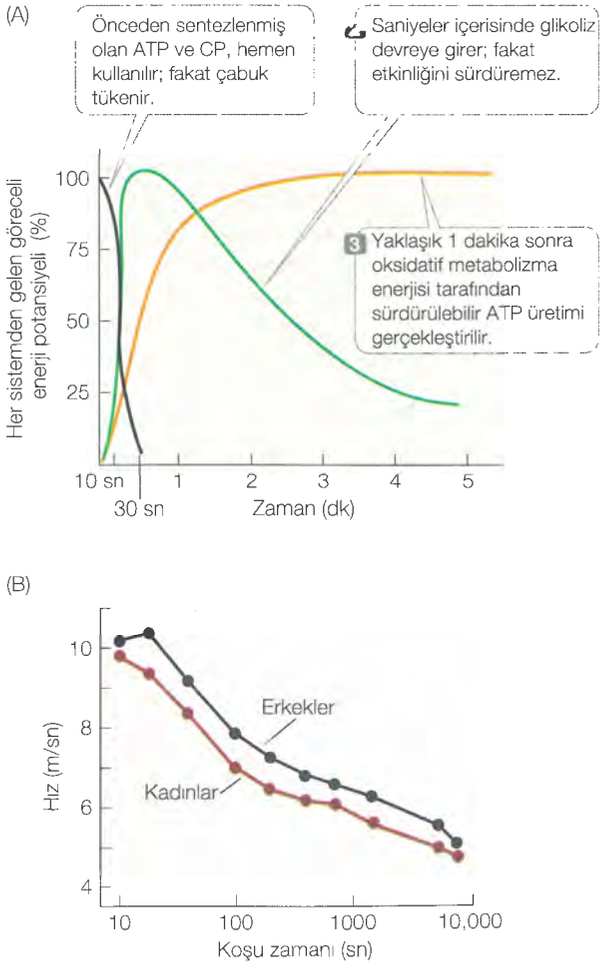
Kaslar, kasılmaları için gereksinim duydukları ATP'yi sağlamak için üç sisteme sahiptirler:

- *Doğrudan sistem*, önceden oluşturulmuş olan ATP ve kreatin fosfatı kullanır.
- *Glikolitik sistem*, karbonhidratları laktik aside ve pirüvik aside yıkar.
- *Oksidatif sistem*, karbonhidratları ya da yağları her şekilde $H_2O$ ve $CO_2$'te parçalar.

Bu üç sistemin kapasitesi ve onların ATP üretebilme oranları, hem iş kapasitesini hem de dayanıklılığı belirler (**Şekil 48.13**).

ATP, kaslarda çok küçük miktarlarda bulunur. Bununla birlikte, kas lifleri *kreatin fosfat* (CP) adı verilen bir depo bileşiğini de içermektedir. Bu molekül, fosfat bağında enerji depolar ve bu enerjiyi ADP'ye aktarabilir. Vücudunuzun tüm kaslarındaki kullanılmaya hazır olan ATP ve CP formundaki toplam enerji, -yani, doğrudan enerji sistemi- sadece 10 kilokalori kadardır. Dinlenme durumunda olduğunuzda, siz bu enerjiyi, bir dakikadan daha kısa bir sürede metabolize edersiniz. ATP ve CP'de mevcut olan enerji sınırlı olsa bile, bu enerji derhal kullanılabilir; ve hızlı-kasılan kas liflerinin hızlı bir şekilde kuvvet üretmesini sağlar. Fırlama faaliyeti sırasında anında enerji sağlama sistemi, saniyeler içerisinde biter.

Glikolitik sistem, kas faaliyetinin başlangıcında tükenen ATP'yi yerine koymak için birkaç saniye içerisinde aktive olur. Glikolitik enzimler, kas lifinin sitoplazmasında yer alır, onun için onların ürettikleri ATP, hızlı bir şekilde miyozin filamentlerin kullanımına sunulur. Bununla birlikte, Bölüm 9'da not edildiği gibi, glikoliz tek başına, ATP üretiminde verimsiz bir yoldur; ve laktik asit birikimine yol açar; laktik asidin birikmesi, süreci yavaşlatır. Böylece, glikolitik sistem ve anında enerji sağlama sistemi birlikte, aktif kaslar için bir dakikadan daha az bir süreliğine enerjinin çoğunu sağlayabilir (bakınız Şekil 48.13).




**48.13 Yüksek Performans İçin Yakıt Sağlama** (A) Kaslar, koşma gibi güç sarf eden olaylarda kasılma için gereksinim duyduğu ATP'yi elde etmek için üç sisteme sahiptir. (B) Farklı sürelerin koşulma olayları için kaydedilmiş olan dünya rekor zamanlarına bakıldığında, atletlerin performanslarının, üç enerji sisteminin zamanı içerisine karşılık geldiğini görebilirsiniz.

Oksidatif metabolizma, yaklaşık bir dakika içerisinde tamamıyla aktif hale gelir; böylece karbonhidratları ve yağları tamamıyla metabolize ettiği için göreceli olarak büyük miktarlarda ATP üretir. Bununla birlikte oksidatif metabolizma, çok miktarda reaksiyon ister (bakınız Bölüm 9) ve mitokondrilerde gerçekleşir; onun için oksijen ve substrat, mitokondrinin içerisine difüze olmalı ve oluşan ATP de mitokondrilerden kas içerisindeki miyozin filamentlere difüze olmalıdır. Bu süreçler, bir anlık değildir; onun için oksidatif metabolizmanın iş yapmada kullanılan ATP'yi yapabilme hızı, diğer iki sistemin ATP sağlayabilme hızından daha yavaştır.

Kaslara kullanılabilir yakıtın sağlanması, bir kişinin ne kadar süre yüksek düzeyde aerobik egzersiz sürdürebileceğini etkiler. Dolaşımdaki kandan glukozu ve serbest yağ asitlerini alan kas, ATP üretimi için bu maddeleri metabolize edebilir. Bununla birlikte, aerobik egzersizin yüksek düzeylerinde, kaslar tarafından ATP üretimi için kullanılan yakıtın çoğu, kasın kendisinde depolanmış olan glikojen rezervlerinden gelir. Kas glikojeninin tükenmesi, yorulmayla sonuçlanır.

Kas glikojeninin yerine konma hızı, diyete bağlıdır: bu yerine koyma hızı, fazla miktarlarda karbonhidrat içeren diyetlerle yüksek, yüksek oranda yağ içeren diyetlerle düşük ve karışık diyetlerle orta düzeydedir. Bu gerçek, "karbonhidrat-yükleme" olarak bilinen uygulamanın temelini oluşturur. Atletler, yüksek düzeyde egzersizle 3-5 günde kas glikojenini tüketirler. Ondan sonra, yarışmadan 2 ya da 3 gün önce, antrenmanlarının düzeyini gittikçe azaltırlar ve kompleks karbonhidratlar bakımından zengin bir diyet yerler. Sonuç, glikojenin yüksek düzeyde tazmin edilebilmesidir; bu durumda kas glikojen depolarının restorasyonu, normal durumu "aşar" ve normalüstü düzeylere ulaşır.

### Böcek kası en hızlı kasılıp gevşeme döngüsüne sahiptir

Böceklerin uçuş kasları, saniyede 1.000 kez kanat çırpma sıklığı yaratabilir. Nöral aksiyon potansiyelleri, 1-3 milisaniye içerisinde sonlandığından, çizgili kasın kasılma/gevşeme döngü mekanizması şöyle dursun, saniye başına düşen bu döngü sayısı, motor nöronların kapasitesini zorlayacaktır. Kolibrinin kanat çırpma frekansı, saniyede 50 döngüden az olmasına karşın bize hızlı görünmektedir. Böcek bunu nasıl yapmaktadır?

Uyarılma/kasılma bağlantısının mekanizması, böcek uçuş kaslarında farklıdır. Omurgalı çizgili kasları ve omurgasızların çizgili kaslarının çoğu, "senkronizedir" (eşzamanlı); çünkü kasılma mekanizmasını döngüselliği, motor nöronların impuls çıkartmasıyla bağlantılıdır. Bu durum, böcek uçuş kası için doğru değildir; onun için bu kas "asekronize" kas olarak isimlendirilir. Böcekte uçuşta işlev gören motor nöronlardaki aksiyon potansiyellerin çıkarılması, özellikle hızlı değildir; fakat o, kas hücresi zarının depolarizasyonuna, aksiyon potansiyelinin zar boyunca yayılmasına ve sarkoplazmik retikulumdan $Ca^{2+}$ iyonların salınmasına neden olur. Bununla birlikte, asenkron kas lifi uyarıldığında, onun kasılma/gevşemeyle ilgili döngüsü, troponine bağlanmak üzere $Ca^{2+}$ iyonları mevcut oldukça kendi karakteristik frekansında ilerler. Kas lifinin kasılması, aktin-miyozin bağlanmasını etkisizleştirir; bu da kasın gerilmesine izin verir; gerilme ise aktin-miyozin bağlanmasını aktive eder. Böylece kasılma döngüsü ve meydana gelen kanat çırpma frekansı, uçuş motor nöronlarının impuls çıkarma hızına bağlı değildir.

## 48.2 ÖZET

**Bir kasın hizmet verdiği işleve bağlı olarak, bu kasın hızlı bir şekilde maksimum kuvvet yaratması gerekebilir, uzunca bir süre aktivitesini sürdürebilir ya da çok hızlı oranda kasılıp gevşeyebilir. Kasların özellikleri, bu tip faaliyetleri kolaylaştırabilir.**

- Yavaş-kasılan ve hızlı-kasılan lifler arasındaki farklılıkları tanımlayınız. **Bakınız s. 1015 ve Şekil 48.11**
- Egzersiz, kasın gücünü ve dayanıklılığını nasıl etkiler? **Bakınız s. 1017**
- ATP'nin farklı kaynakları, farklı tip egzersizlerdeki performansı nasıl etkiler ? **Bakınız ss. 1017-1018 ve Şekil 48.13**
- Böceklerin kolibrilerden nasıl 10 kez daha hızlı kanat çırpabildiğini açıklayınız. **Bakınız s. 1018**

Bir kas ne kadar kuvvet üretebileceğine, ne kadar süre bir iş yükünü sürdürebileceğine ya da ne kadar hızlı kasılıp gevşeyeceğine bakmaksızın bir şeyleri çekmeye gereksinim duyar; diğer türlü, titreyen ya da çarpan bir doku kitlesi olacaktır. Şimdi, iskelet kasının hareket üretmeye nasıl yardım ettiğine göz atalım.

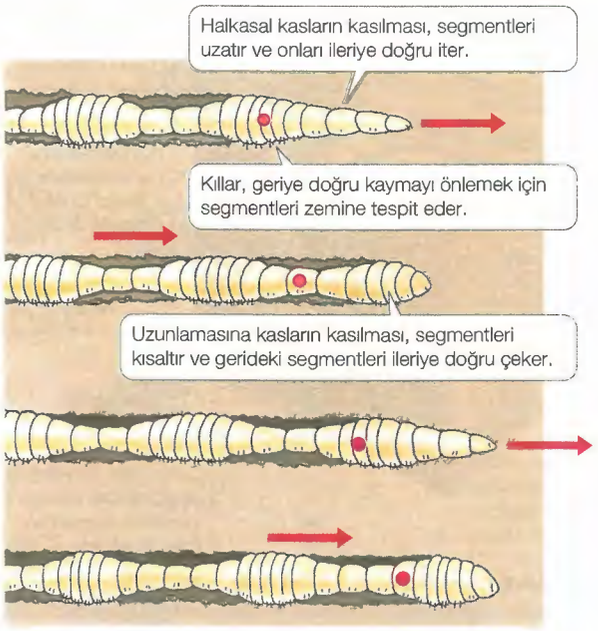
## 48.3 İskelet Sistemleri ve Kaslar Birlikte Nasıl Çalışırlar?

Kaslar kasılabilirler ve güç yaratırlar, ya da gevşeyebilirler. Kaslar, kayda değer bir hareket meydana getirmek için, çekecekleri bazı şeylere sahip olmalıdırlar; kasları geren bazı şeyler ise, onları geriye daha uzun konumlarına döndürür. Bir filin hortumu ya da bir ahtapotun kolları gibi bazı örneklerde ise, kaslar birbirlerini çeker. Bununla birlikte çoğu örnekte, **iskelet sistemleri,** kasların, yönelik hareketi oluşturmak için tutunup çektikleri sert desteklerdir. Bu bölümde, üç iskelet çeşidini inceleyeceğiz: hidrostatik iskelet, dış iskelet ve iç iskelet.

### Hidrostatik iskelet, kasla çevrelenmiş bir boşluk içerisindeki sıvıdan oluşur

Cnidaria üyeleri, halkalı solucanlar ve yumuşak vücutlu diğer omurgasızlar **hidrostatik iskelete** sahiptir; bu iskelet, çevresi kaslarla sarılı vücut boşluğunda hapsedilmiş olan sıvıdan oluşmuştur (bakınız Kısım 31.2). Bir yönde dizilmiş olan kaslar kasıldığında, sıvı dolu vücut boşluğu, zıt yöne doğru şişkinleşir.

Toprak solucanı, yerde sürünme hareketi yaparken hidrostatik iskeletini kullanır. Toprak solucanının vücut boşluğu, çok sayıda ayrı segmente bölünmüştür; bu segmentlerin her biri, hücre dışı sıvıyla dolu olan bir kompartıman içerir. Her segmenti çevreleyen vücut duvarı, iki kas tabakasına sahiptir: halka kas tabakası ve uzunlamasına kas tabakası. Eğer segmentteki halka kaslar kasılırsa, segmentteki kompartıman daralır ve uzar. Eğer segmentteki uzunlamasına kaslar kasılırsa, kompartıman kısalır ve dışarıya doğru şişkinleşir. Toprak solucanının halkasal ve uzunlamasına kaslarının ardışık olarak kasılmaları, vücut boyunca ilerleyen daralma ve genişleme, uzanma ve kısalma dalgaları yaratır. Kısalan ve şişkinleşen




**48.14 Hidrostatik İskelet** Kas kasılmasının birbirini izleyen dalgaları, toprak solucanını toprak içerisinde hareket ettirir. Kırmızı nokta, toprak solucanı ileriye doğru hareket ettiğinde bir segmentteki değişikliği izlemenize imkan verir.

segmentler kendilerini zemine tutturduklarında, daralan segmentler ileriye doğru uzatılıp uzunlamasına kasılmalar diğer segmentleri öne doğru çekerken dayanak olarak hizmet ederler. Kıllar, vücudun en geniş kısımlarını zemine sağlam bir şekilde tutturmaya yardım eder (**Şekil 48.14**).

## Dış iskeletler dışta yer alan sert yapılardır

*Dış iskelet*, kasların tutunabildiği dışta yer alan sert yapılardır. Kasların kasılmaları, dış iskeletin eklem oluşturmuş segmentlerinin birbirlerine göre hareket etmesine neden olur. Bir dış iskeletin en basit örneği, bir yumuşakçanın kabuğudur. Midye gibi bazı denizel yumuşakçalar, kalsiyum karbonat kristallerle (kaya gibi sert bir malzeme) dayanıklı hale getirilmiş proteinden oluşmuş kabuklara sahiptirler. Bu kabuklar, masif olabilirler ve avcılara karşı önemli bir koruma sağlarlar. Karasal yumuşakçaların (salyangozlar) kabukları, genellikle sert mineral elemanlardan yoksundur ve çok daha hafiftirler (bakınız Şekil 32.15B,D).

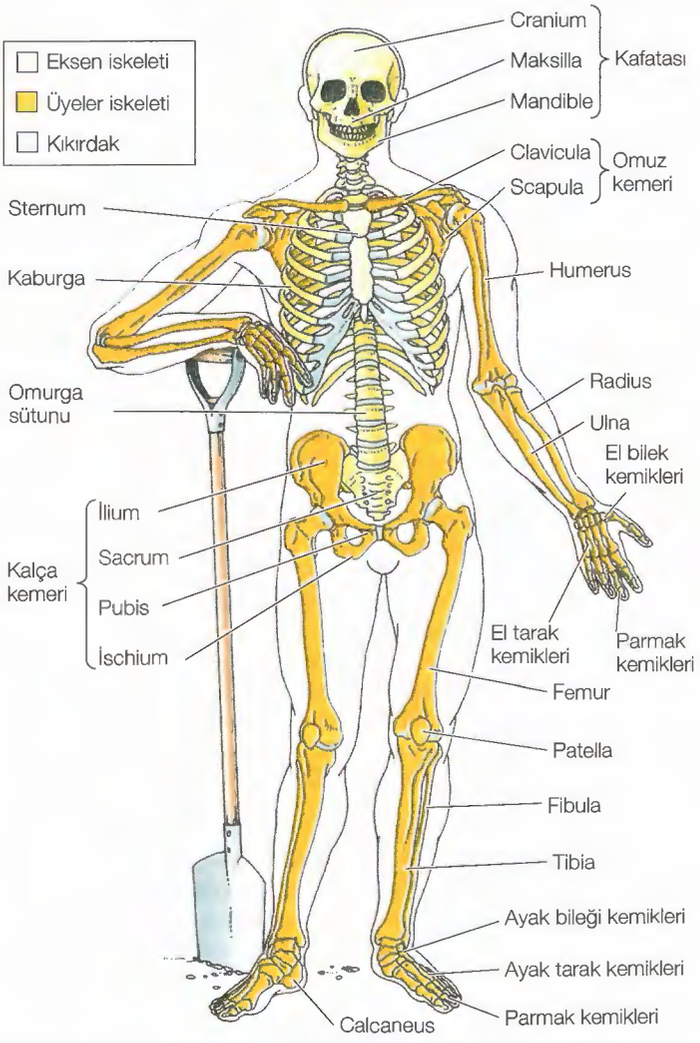
En kompleks dış iskeletler, eklembacaklılarda bulunur. Dış iskelet ya da *kütiküla*, eklembacaklı vücudunun tüm dış yüzeyini ve tüm üyelerinin yüzeyini kaplar. Bu iskelet, dış iskeletin hemen altında yer alan hücre tabakası tarafından salgılanmış olan plakalardan oluşur. Kütikül, esnekliğinin korunması gereken eklemler dışındaki hemen her yerde dayanıklılığı artıran materyal içerir. Eklembacaklı dış iskeletinin iç yüzeylerine tutunmuş olan kaslar, iskeletin eklemler etrafındaki kısımlarını hareket ettirir (bakınız Şekil 32.4).

Eklembacaklılardaki sert dış iskeletin sakıncası, genişleyememesidir. Onun için, eğer hayvan büyüyecekse *deri değiştirmesi* gerekir; deri değiştirme, dış iskeletin atılıp daha büyük olan yeni bir tanesinin sentezlenmesidir. Derisini değiştiren hayvan, yeni dış iskeletin sertleşmesi zaman aldığından dolayı, çevresel koşullara karşı savunmasızdır. Hayvanın vücudu, geçici olarak korunmasızdır; hayvanın kaslarının maksimum gerilim yaratabilmesi için gerekli olan dayanıklı dış iskelet olmadan, hızlı hareket edemez. Çok lezzetli olan yumuşak kabuklu yengeçler, deri değiştirdiklerinde yakalanırlar.

## Omurgalıların iç iskeletleri kıkırdak ve kemikten oluşur

Omurgalıların **endoiskeleti**, vücut içerisinde yer alan iç iskelettir. Kaslar, bu iskelete tutunur ve onu çekerler. İç iskeletler, çubuk şeklinde, plaka şeklindeki ve tüp şeklindeki kemiklerden oluşmuştur; çeşitli eklemlerde birbirlerine bağlanan bu kemikler, çok çeşitli hareketlerin yapılmasına izin verirler. İç iskeletlerin, eklembacaklıların dış iskeletlerine karşı üstün yanı, hayvan iskeletini atmaksızın vücuttaki kemiklerinin büyüyebilmesidir.

İnsan iskeleti 206 kemikten oluşmuştur; bunların bazıları **Şekil 48.15**'de gösterilmiştir. İnsan iskeleti, kafatasını, omurgayı, göğüs kemiğini ve kaburgaları içeren *eksen* (*aksiyal*) *iskeletine*; ve omuz kemerini, kalça kemerini ve kolların, bacakların, ellerin ve ayakların kemiklerini içeren *üyeler* (*appendikular*) *iskeletine* bölünebilir.




**48.15 İnsan İç İskeleti** Kıkırdak ve kemik, insanın iç iskeletini yapar.

Omurgalı endoiskeleti, *kıkırdak* ve *kemik* olmak üzere iki çeşit bağ dokudan meydana gelir; kemik ve kıkırdak, bağ dokusu hücrelerinin iki çeşidi tarafından üretilir. *Kıkırdak hücreleri*, polisakkarit ve proteinden (büyük ölçüde lifli kollajen) oluşan dayanıklı ve lastiksi bir karışım olan hücre dışı matriks üretirler. Kollajen lifler, jel-benzeri matriks içerisinde takviye ipleri gibi her yöne uzanırlar ve kıkırdağa çok iyi bilinen dayanıklılığı ve esnekliği kazandırırlar. **Kıkırdak** adı verilen bu matriks, iç iskelettin hem dayanıklılık ve hem de esneklik isteyen kısımlarında; örneğin, kemiklerin birbirine karşı hareket ettiği yerlerdeki eklem yüzeylerinde bulunur. Kıkırdak, aynı zamanda, larinks (ses kutusu), burun ve kulakkepçesi gibi katı fakat esnek olan yapılardaki destekleyici yapıdır. Köpekbalıkları ve vatozlar, tamamıyla kıkırdaktan oluşmuş iskeletlerinden dolayı *kıkırdaklı balıklar* olarak isimlendirilirler. Kıkırdak, diğer çoğu omurgalıda embriyonik iskeletin genel elemanıdır; fakat gelişim boyunca kıkırdağın çoğunun yerini, kademeli olarak kemik alır.

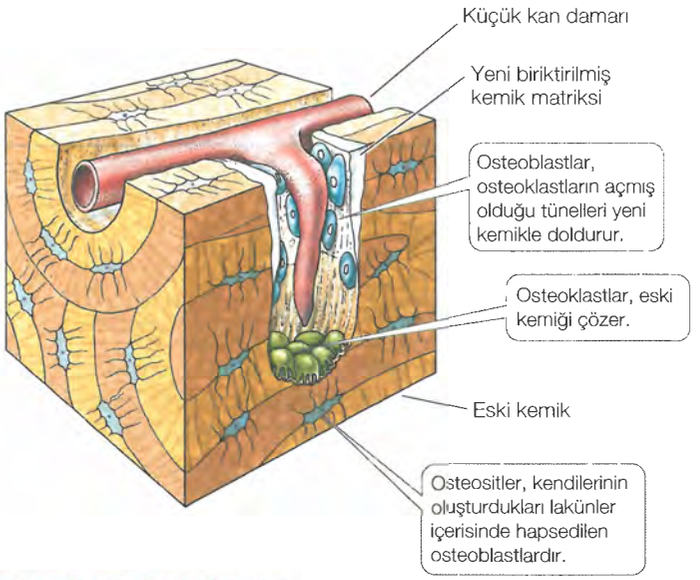
**Kemik** de kollajen lifler içerir; fakat kemik, hücre dışı matrikste çözünmez durumda bulunan kalsiyum fosfat kristaller sayesinde sertlik ve dayanıklılık kazanmıştır. Kemik, vücudun arta kalan kısımları için kalsiyum deposu olarak hizmet eder, ve bu kalsiyum, vücudun hücre dışı sıvılarındaki çözünmüş durumdaki kalsiyum ile dinamik dengededir. Bu denge, kalsitonin ve paratiroit hormonunun kontrolü altındadır (bakınız Şekil 41.11). Eğer iskeletten çok fazla miktarda kalsiyum alınırsa, kemikler ciddi şekilde zayıflar.

Kemiğin *osteoblast*, *osteosit* ve *osteoklast* adı verilen canlı hücreleri, kemiğin sürekli olarak dinamik yeniden şekillenmesinden sorumludurlar (**Şekil 48.16**). **Osteoblaslar**, kemik yüzeylerde yeni matriks materyalde uzanırlar. Bu hücreler kademeli olarak matriks tarafından sarılırlar ve sonunda kemik içerisine hapsedilirler; onlar bu noktada, matriks içerisinde uzanmayı sonlandırırlar fakat, varlıklarını kemik içerisindeki küçük lakünler (boşluklar) içerisinde sürdürürler. Bu durumda onlara, **osteosit** adı verilir. Osteositler, aralarındaki büyük miktarlardaki matrikse rağmen, kemik içerisindeki ince kanallar boyunca uzanan uzun hücresel uzantılar sayesinde birbirleriyle temaslarını sürdürürler. Osteositlerin arasındaki iletişim, kemik oluşturan ya da ortadan kaldıran hücrelerin faaliyetlerini kontrol etmede önemlidir.

**Osteoklastlar**, kemiği çözen hücrelerdir. Osteoklastlar, beyaz kan hücrelerini üreten aynı hücre soy hattından köken alırlar. Osteoklastlar, kemiği aşındırarak küçük boşluklar ve tüneller oluştururlar. Osteoklastları izleyen osteoblastlar, yeni kemik biriktirirler. Böylece osteoblastlar ve osteoklastların etkileşimi, kemiği sürekli olarak değiştirir ve yeniden şekillendirir; bu aynı zamanda kemikteki hasarların iyileşmesine ve kemiğin kendi üzerine yerleşen kuvvetleri ayarlamasına izin verir.

Kemik hücrelerinin faaliyetlerinin nasıl koordine edildiği, anlaşılmamıştır; fakat kemikler üzerine yerleşen kuvvet, her nasılsa onlara bilgi sağlamaktadır. Uzunca bir süre yerçekimsiz ortamda yaşayan astronotlarla yapılan çalışmalardan elde edilen dikkate değer bir bulgu, onların kemiklerinin kalsiyum kaybetmesidir. Bunun aksine, atletlerde antrenman süresinde bazı kemikler kalınlaşır. Bacağı uzunca bir süre alçıda kalan birisi, bu süre içerisinde kemiklerin hem kalınlaştığını ve hem de inceldiğini tecrübe etmiştir: incinmemiş bacağın kemikleri kişinin ağırlığını taşıyıp kalınlaşırken alçıya alınmış hareketsiz bacağın kemikleri incelmektedir.

Kemik biriktirilmesi üzerine fiziksel stresin pozitif etkilerinden dolayı, ağırlık taşıma egzersizi, *osteoporoz* olarak bilinen kemik yoğunluğunun (ve dolayısıyla dayanıklılığının) kaybını önlemede ve tedavi etmede etkilidir. Birleşik Eyaletlerde 25 milyondan fazla insan, bu kemik zayıflaması durumundan muzdariptir. Osteoporoz, bayanlarda menopoz sonrası dönemde en yaygın sorunlardan biri olmasına karşın, kötü beslenme sonucu olarak genç bireylerde de görülebilir. Örneğin, *bayan atlet triadı* olarak bilinen durum, yeme bozuklukları, menstrüal döngünün kesintiye uğraması ve osteoporozu kapsar. Bunlar, karşılıklı olarak birbirini etkileyen koşullar olup bu koşullarda yer alan yeme bozuklukları ve aşırı antrenmanın yol açtığı yetersiz beslenme, endokrin bozuklukla ve osteoporozla sonuçlanabilir. Aşırı antrenman ve yetersiz beslenme, keza erkeklerde de kemik kaybına yol açabilir.



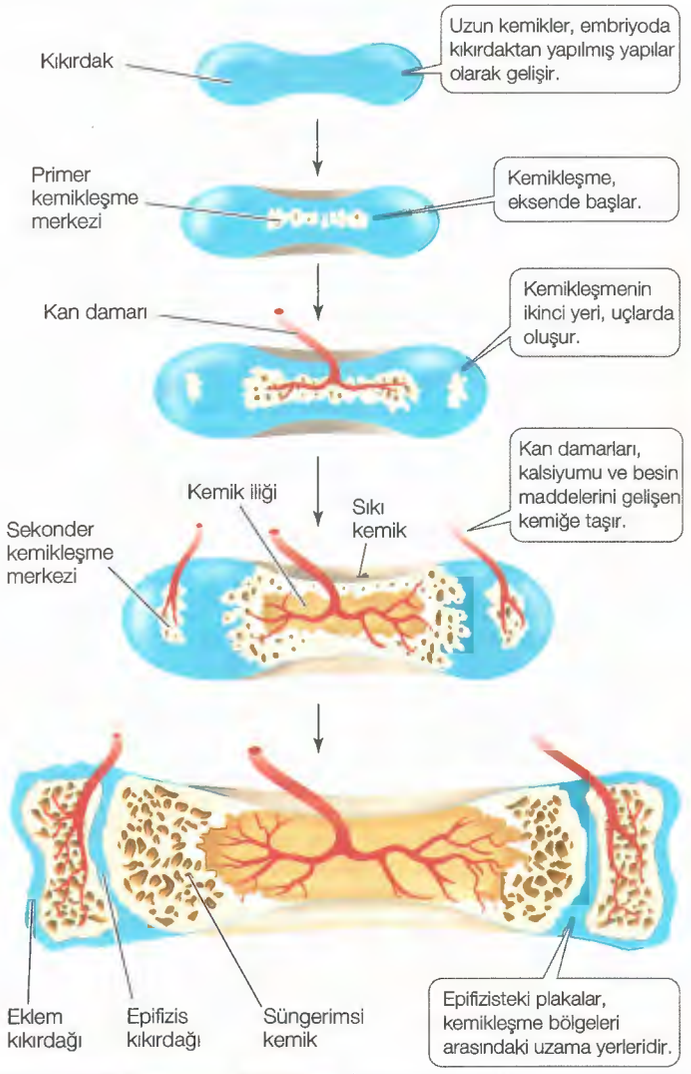

**48.16 Kemik Canlı Dokudur** Kemikler osteoblastlar tarafından sürekli olarak yeniden şekillendirilirler; osteoblastlar kemik oluştururken osteoklastlar kemik dokusunu çözerler.

## Kemikler bağ dokusundan gelişir

Kemikler, nasıl geliştikleri esas alındığında iki tipe ayrılırlar. **Zarsı kemik**, bir bağ dokusu zarından oluşur. **Kıkırdak kökenli kemik**, ilk olarak, gelecekteki olgun kemiğe benzerlik gösteren bir kıkırdak yapı olarak oluşur ve daha sonra, gittikçe sertleşerek ya da *ossifiye olarak* (*kemikleşme*) kemik halini alır. Kafatasının dış kemikleri, zarsı kemiklerdir; üyelerin kemikleri, kıkırdak kökenli kemiklerdir.

Kıkırdak kökenli kemikler, kemikleşme süreci boyunca büyüyebilirler. Örneğin, bacakların ve kolların uzun kemikleri, ilk olarak merkezi kısımda ve daha sonra da her iki uçta kemikleşirler (**Şekil 48.17**). Büyüme, bu kemikleşme alanlarının birbiriyle birleşmesine kadar devam edebilir. Kafatasını oluşturan zarsı kemikler, kenarları birbiriyle karşılaşıncaya kadar büyürler. Bebeklerin başlarının tepesindeki yumuşak yapılı bıngıldak (fontanel), kafatası kemiklerinin henüz birbirleriyle birleşmediği yerdir.

Kemiğin yapısı, **sıkı** (katı ya da sert) ya da **süngerimsi** (bu kemikler sert olmasına karşın, içlerindeki çok sayıda boşluk nedeniyle süngerimsi görünüme sahiptirler) olabilir. Belirli bir kemiğin mimarisi, onun konumuna ve işlevine bağlıdır; fakat çoğu kemik, hem sıkı ve hem de süngerimsi bölgelere sahiptir. Örneğin, üyelerin uzun kemiklerinin eksenleri, kemik iliğini içeren merkezi boşluğu çevreleyen sıkı kemikten oluşmuş silindirlerdir; kemik iliğinde kanın hücresel elemanları yapılır. Uzun kemiklerin uçları, süngerimsi kemiktir (bakınız Şekil 48.17). Süngerimsi kemik, içindeki çok sayıda boşluktan dolayı hafiftir; fakat kendi iç ağ örgüsü, destekleyici sistem oluşturdu-



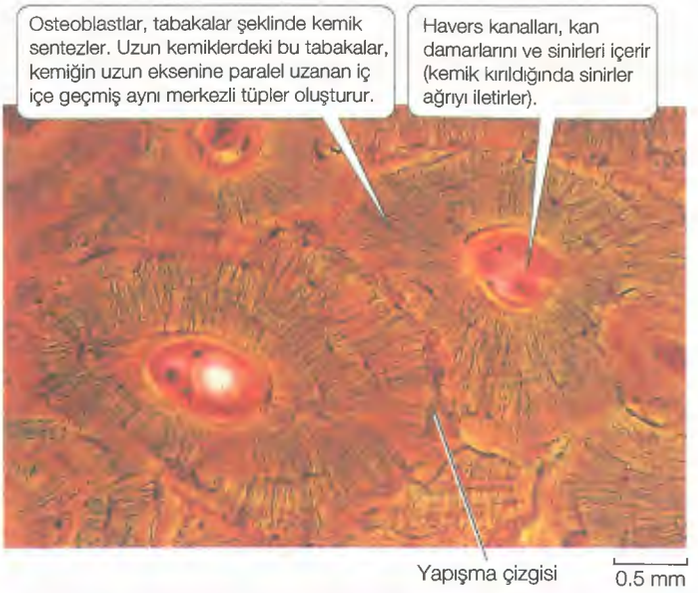

**48.17 Uzun Kemiklerin Büyümesi** İnsan üyelerinin uzun kemiklerindeki kemikleşme, ilk olarak merkezde başlar ve daha sonra her bir uçta ortaya çıkar.

ğundan aynı zamanda dayanıklıdır. Süngerimsi kemik, oldukça büyük baskıya dayanabilir. Sıkı kemiğin sert yapılı boru şeklindeki ekseni, baskıya ve bükülme kuvvetlerine dayanabilir. Mimari ve doğa, birbirine benzer şekilde, içi boş olan boruları hafif olan yapısal elemanlar olarak kullanmaktadır.

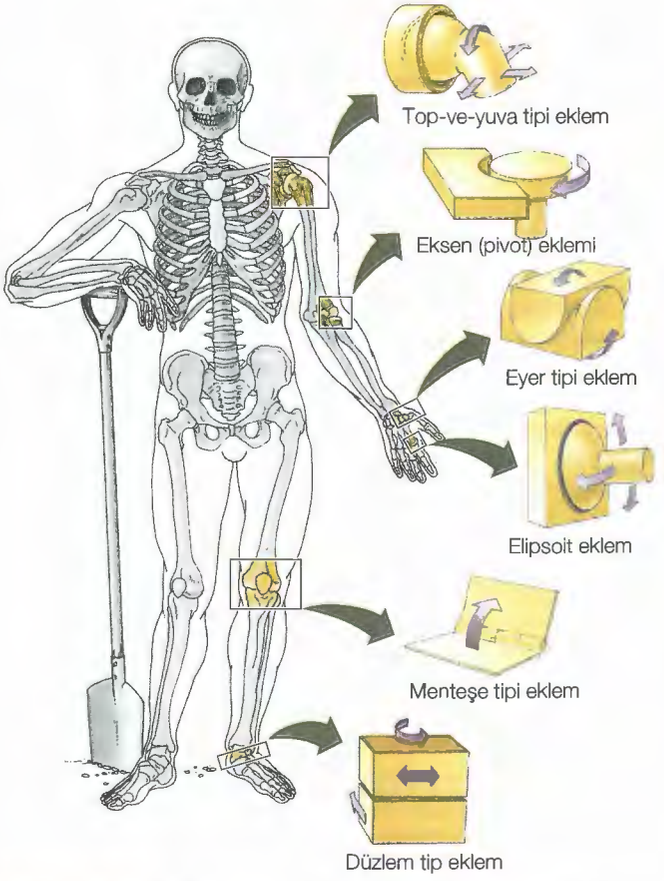
Memelilerdeki sıkı kemiklerin çoğu, *Havers kemikleri* olarak isimlendirilir; çünkü bu kemikler, **Havers sistemi** adı verilen çok sayıda yapısal birimden oluşmuştur (**Şekil 48.18**). Her Havers sistemi, aynı merkezli (konsentrik) ince kemik silindirler setidir; bu silindirler arasındaki lakünler içerisinde osteositler yer alır. Her bir Havers sisteminin merkezi boyunca uzanan dar bir kanal, kan damarlarını ve sinirleri içerir. Komşu olan Havers sistemleri, *yapışma hattı* adı verilen sınırlarla birbirlerinden ayrılırlar. Havers kemikleri, kırılmaya karşı dayanıklıdır; çünkü çatlaklar, yapışma hatlarında duraklama eğilimindedir.

## Ortak bir ekleme sahip olan kemikler bir kaldıraç gibi çalışabilir

Kaslar ve kemikler, **eklemlerin** etrafında birlikte çalışırlar; eklemler, iki ya da daha fazla kemiğin bir araya geldikleri yerdir. Farklı tipte eklemler, farklı yönlerde harekete izin verir (**Şekil 48.19**); fakat, kaslar sadece tek bir yönde kuvvet uygulayabi-

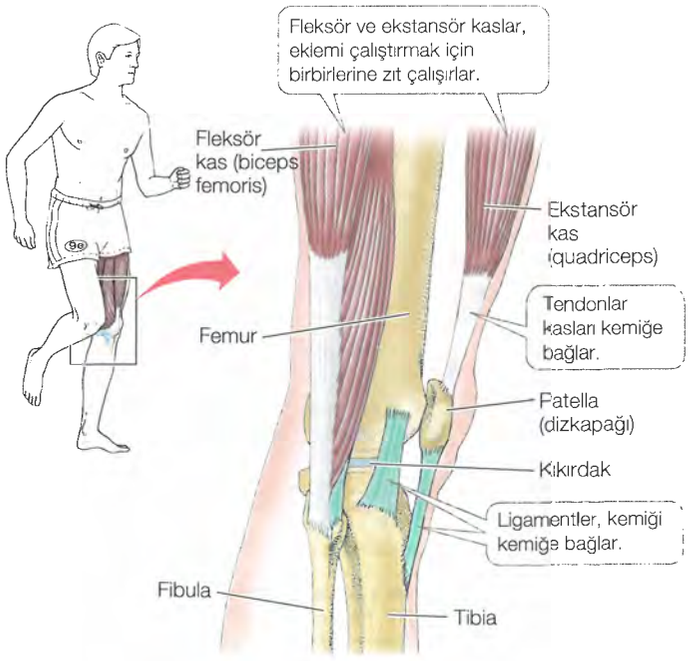



**48.18 Çoğu Sıkı Kemik Havers Sistemlerinden Oluşmuştur** Uzun kemiğin kesitine ait bu mikrograf, merkezi kanallarıyla birlikte Havers sistemlerini göstermektedir. Yapışma çizgileri, Havers sistemlerini birbirinden ayırır.




**48.19 Eklem Tipleri** Eklemlerin dizaynı, çeşitli hareketleri yapmayı olası kılan mekanik karşılıklarına benzerlik gösterir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 48.3 • Eklemler**

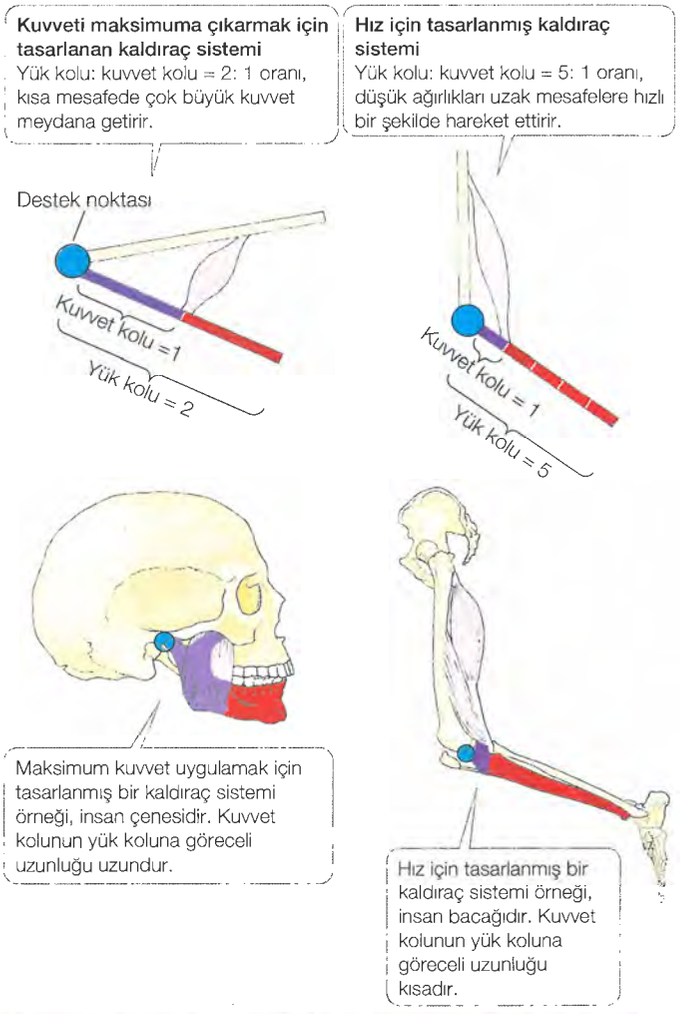



**48.20 Eklemler, Ligamentler ve Tendonlar** Diz ekleminin yandan görünüşü, insanın bu önemli ve hassas eklemindeki kasları, kemikleri, kıkırdakları, ligamentleri ve tendonları göstermektedir.

lir. Onun için kaslar, birbirine zıt olan çiftler şeklinde çalışarak eklemler etrafında hareket meydana getirirler; bu durumda bir kas kasılırken diğeri gevşemektedir. Her ikisi de kasıldığı zaman, eklem katılaşır (örneğin bu, postur adı verilen vücut duruşunu korumada önemlidir).

Diz eklemi gibi belirli bir eklemle ilgili olarak, biz, eklemi eğen ya da büken kasları **fleksör** olarak; eklemi düzleştiren ya da uzatan kasları **ekstansör** olarak tanımlarız. Eklemde karşılaşan kemikler, **ligamentler** sayesinde bir arada tutulur; ligamentler, bağ dokusunun esnek bantlarıdır. **Tendon** adı verilen diğer bağ dokusu şeritleri, kasları kemiklere bağlar (**Şekil 48.20**). Birçok çeşit eklemde, eklem oluşturan kemikleri birbirine sadece tendon bağlar; bazen bu tendonlar, bir makara üzerindeki ip gibi kemiklerin yüzeyleri üzerinde hareket ederler. Diz eklemi üzerinde hareket eden kuadriseps kasının tendonu, diz-refleksi tepkisinin ortaya çıkmasından sorumludur (bakınız Şekil 47.3).

Kemikler, kaslar sayesinde eklemler etrafında hareket ettirilen bir kaldıraç sistemi oluştururlar. Kaldıraç, bir *dayanak noktası* etrafında çalışan bir *kuvvet koluna* ve bir *yük koluna* sahiptir. İki kolun uzunluk oranı, belirli bir kaldıracın kısa mesafede çok fazla kuvvet uygulayıp uygulayamayacağını; ya da gücü, büyük veya hızlı hareketlere dönüştürmede daha iyi olup olmayacağını belirler. Örneğin, çene ve diz eklemlerini karşılaştırınız (**Şekil 48.21**). Çenenin kuvvet kolunun yük koluna göre oransal uzunluğu, çenenin kısa mesafede büyük bir kuvvet uygulamasına izin vermektedir. Kemikleri kolayca kırabilen karnivorların güçlü çenelerini düşünün. Buna zıt olarak, alt bacağın kuvvet kolu yük koluna göre çok kısadır; onun için hızlı koşabilir, yüksek atlama yapabilir ve hızlı tekme atabilirsiniz.




**48.21 Kemikler ve Eklemler Kaldıraç Sistemleri Gibi Çalışırlar** Bir kaldıraç sistemi, ya kuvveti ya da hızı maksimuma çıkarmak için tasarlanır.

## 48.3 ÖZET

**Kaslar sadece kasılabilir ve gevşeyebilir; kaslar, organize bir hareketi başarabilmek için sert yapılara dayanıp –diğer kaslar, hidrostatik iskeletler, dış iskeletler ya da iç iskeletler- çekme işlemini gerçekleştirmelidirler.**

Bir toprak solucanının kasları ve içerisi sıvı dolu vücut boşluğu, hayvanın sürünerek hareket edebilmesi için nasıl etkileşmektedirler? **Bakınız ss. 1018-1019 ve Şekil 48.14**

Zarsı kemik ve kıkırdak kökenli kemik arasındaki farklılıklar ile sıkı ve süngerimsi kemik arasındaki farklılıkları tanımlayınız? **Bakınız s. 1020 ve Şekil 48.17**

Kaldıraçlar açısından, özgül eklemlerin maksimum güce karşı maksimum hızı nasıl üretebildiklerini açıklayınız. **Bakınız ss. 1021-1022 ve Şekil 48.21**

# BÖLÜM ÖZETİ

## 48.1 Kaslar Nasıl Kasılır?

- **İskelet kası**, kas lifi demetlerinden oluşmuştur. Her iskelet kası lifi, çok sayıda çekirdek içeren büyük bir hücredir.
- İskelet kasları çok sayıda **miyofibril** içerir; miyofibriller, **aktin** ve **miyozin** filamentlerinden oluşan demetlerdir. Aktin ve miyozin filamentler **sarkomeri** oluştururken düzenli olarak üst üste binecek şekilde dizilmeleri, iskelet kasına çizgili görünüm verir. **İnceleyiniz Şekil 48.1, WEB AKTİVİTESİ 48.1**
- Sarkomerlerin bantlaşma şeklindeki değişiklikler, kas kasılmasının **kayan filamentler modeline** yol açar. **İnceleyiniz Şekil 48.2, ANİMASYONLA ÖĞRENME 48.1**
- Kas kasılmasının moleküler mekanizması, miyozin moleküllerinin küresel başlarının aktine bağlanmasını gerektirir. Bağlanma üzerine, miyozin başın konformasyonunu değiştirmesi, iki filamentin birbiri üzerinde hareket etmesine neden olur (kayan filament mekanizması). Miyozin başların aktinden ayrılıp eski durumlarına geri dönmesi, ATP gerektirir. **İnceleyiniz Şekil 48.3 ve 48.6**
- Tek bir motor nöron tarafından aktive edilen tüm lifler, **motor birimi** oluşturur. Motor nöronun her bir sinir ucu, kas hücresi zarı ile sinaps yapar. Sinapsta nörotransmitter salındığı zaman kas hücresi zarı, depolarize olur ve aksiyon potansiyelleri meydana getirilir. Aksiyon potansiyelleri, plazma zarını kat ederek **T tübülleri** boyunca yayılır ve **sarkoplazmik retikulumdan** $Ca^{2+}$ salınmasına neden olur. **İnceleyiniz Şekil 48.5, WEB AKTİVİTESİ 48.2**
- $Ca^{2+}$ iyonları, **troponine** bağlanarak onun konformasyonunu değiştirir ve **tropomiyozin** iplikçiği, aktin filament üzerindeki miyozin-bağlanma yerinden uzaklaştırır. Kas lifi, $Ca^{2+}$ iyonları sarkoplazmik retikulum içerisine geri döndürülmesine kadar kasılmasını sürdürür. **İnceleyiniz Şekil 48.6**
- **Kalp kası** hücreleri, çizgilidir, tek çekirdeklidir, dallanmışlardır ve aksiyon potansiyelleri hızlıca kalp kası tabakalarına yayılarak koordineli bir kasılma olsun diye tüplü bağlantılarla (gap junction) birbirlerine elektriksel olarak bağlanmıştır. Kalp kasının pacemaker hücreleri adı verilen bazı hücreleri, elektriksel sinyalleri üretir ve iletir.
- **Düz kaslar**, iç organlar için kasılma kuvveti sağlar. Düz kas hücreleri, gerilmeye ve otonom sinir sisteminden gelen nörotransmitterlere cevap verir. **İnceleyiniz Şekil 48.8, ANİMASYONLA ÖĞRENME 48.2**
- İskelet kasında tek bir aksiyon potansiyelinin neden olduğu kasılmanın minimum birimine **seğirme** adı verilir. Hızlı bir şekilde art arda gelen seğirmeler, birbirine eklenebilir ve böylece kasılmanın gücü artar. Sürdürülebilen maksimum gerilim, **tetanos** olarak bilinir. **İnceleyiniz Şekil 48.10**

## 48.2 Kasların Performansını Ne Belirler?

- **Yavaş-kasılan lifler**, uzun, aerobik çalışmayı kolaylaştırır; **hızlı-kasılan lifler**, kısa zaman periyotları için maksimum güç üretirler. Bir bireyin kaslarındaki yavaş-kasılan liflerin hızlı-kasılan liflerine oranı, büyük ölçüde genetik olarak belirlenir. **İnceleyiniz Şekil 48.11**
- Bir kas lifinin üretebildiği kuvvet, onun başlangıçtaki uzamış olma ya da kasılma durumuna bağlıdır. **İnceleyiniz Şekil 48.12**
- Anaerobik egzersiz, yeni mikrofilamentlerin üretilmesi yoluyla kas liflerinin büyümesini uyarır. Aerobik egzersiz, kas liflerinin oksidatif kapasitesinin artmasını uyarır.
- Kas performansı, ATP'nin sağlanmasına bağlıdır. Mevcut ATP ve kreatin fosfat maksimum gerilim için anında yakıt sağlayabilir; fakat saniyeler içerisinde tükenir. Glikoliz, ATP'yi hızlı bir şekilde yenileyebilir; fakat bu süreç, laktik asit birikimiyle inhibe edilir. Oksidatif metabolizma, ATP'yi daha yavaş temin eder, fakat bu nedenle, uzun bir süre yapmaya devam edebilir. **İnceleyiniz Şekil 48.13**

## 48.3 İskelet Sistemleri ve Kaslar Birlikte Nasıl Çalışırlar?

- **İskelet sistemleri**, kaslar kasılırken dayanabilecekleri destekleri sağlarlar.
- **Hidrostatik iskeletler**, kaslar tarafından sıkıştırılabilen içerisi sıvı dolu boşluklardır. **İnceleyiniz Şekil 48.14**
- Dış iskeletler, içte yer alan kasların bağlandıkları sertleştirilmiş dış yüzeylerdir.
- **İç iskeletler**, çubuk şeklinde, plaka şeklinde ya da tüp şeklinde olan destekleyici yapılardan oluşmuş içsel sistemlerdir; **kemik** ve **kıkırdaktan** oluşmuş olan bu yapılara kaslar bağlanır. **İnceleyiniz Şekil 48.15**
- Kemik, **osteoblastların** yeni kemik oluşturmasıyla ve **osteoklastların** kemiği yıkmasıyla sürekli olarak yeniden şekillendirilir. **İnceleyiniz Şekil 48.16**
- Kemikler, bağ dokusu zarlarının kemikleşmesiyle (**zarsı kemik**) ya da kıkırdağın kemikleşmesiyle (**kıkırdak kökenli kemik**) gelişirler. Kıkırdak kökenli kemik, kemikleşme merkezleri birbiriyle karşılaşıncaya kadar büyüyebilir. **İnceleyiniz Şekil 48.17**
- Kemik, **sıkı** (katı ve sert) ya da **süngerimsi** (çok sayıda iç boşluk içeriri) olabilir. Memelilerin sıkı kemiklerinin çoğu, **Havers sistemlerinden** meydan gelmiştir. **İnceleyiniz Şekil 48.18**
- **Eklemler**, kaslara, farklı yönlerdeki hareketlere güç sağlama yeteneği verir. Kaslar ve kemikler, kaldıraç sistemleri olarak eklemlerin etrafında birlikte çalışırlar. **İnceleyiniz Şekil 48.19, 48.21, WEB AKTİVİTESİ 48.3**
- **Tendonlar**, kasları kemiklere bağlarlar; **ligamentler**, kemikleri birbirine bağlar. **İnceleyiniz Şekil 48.20**

# DENEME TESTİ

1. Düz kas, kalp kasından ve iskelet kasından aşağıdakilerin hangisi bakımından farklılık gösterir?
   *a.* Ritmik kasılmalar için bir pacemaker gibi davranabilir.
   *b.* Düz kasın kasılmaları, komşu mikrofilamentler arasındaki etkileşimlere göre gerçekleşmez.
   *c.* Komşu hücreler, aralıklı bağlantılar (gap junction) sayesinde elektriksel olarak bağlantılıdır.
   *d.* Komşu hücreler, interkalar diskler sayesinde sıkıca eş oluşturmuştur.
   *e.* Düz kas hücrelerinin zarları, gerilmeyle depolarize olur.

2. Hızlı kasılan lifler, yavaş kasılan liflerden hangi açıdan farklılık gösterir?
   *a.* Şampiyon sprinterlerin bacak kaslarında hızlı kasılan lifler, maraton koşucularındakine göre daha fazladır.
   *b.* Hızlı kasılan lifler, daha fazla mitokondri içerir.
   *c.* Hızlı kasılan lifler, daha yavaş yorulurlar.
   *d.* Bu kasların yoğun olarak bulunması, genetikten ziyade uygulanan egzersiz nedeniyledir
   *e.* Bu kaslar, parmak kaslarındakine göre postural kaslarda daha çok bulunur.

3. Kas kasılmasında $Ca^{2+}$ iyonlarının rolü, aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* T tübül sisteminin depolarizasyonuna neden olur.
   *b.* Troponinin konformasyonunu değiştirerek miyozin-bağlanma bölgelerinin açığa çıkmasına yol açar.
   *c.* Miyozin başların konformasyonunu değiştirerek mikrofilamentlerin birbirinin üstünde kaymasına neden olur.
   *d.* Tropomiyozine bağlanır ve aktin-miyozin enine köprülerini kırar.
   *e.* Miyozin başlar üzerindeki ATP bağlanma bölgelerini tıkayarak kasların gevşemesine yol açar.
4. On kilometrelik bir koşunun on beş dakikalık kısmında bacak kaslarının ana enerji kaynağı aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Hazır durumda bulunan ATP
   *b.* Glikoliz
   *c.* Oksidatif metabolizma
   *d.* Pirüvat ve laktat
   *e.* Yarışma başlamadan hemen önce içilmiş olan yüksek protein içerikli yiyecek.
5. İskelet kasının kasılmasıyla ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Nöron-kas bağlantısında tek bir aksiyon potansiyeli, bir kasın seğirmesine yol açmak için yeterlidir.
   *b.* Maksimum kas gerilimi başarıldığında, gerilim düzeyini korumak için ATP'ye gereksinim duyulmaz.
   *c.* Kas hücresindeki bir aksiyon potansiyeli, $Ca^{2+}$ iyonlarını sarkoplazma içerisine salmak suretiyle kasılmayı aktive eder.
   *d.* Seğirmelerin birbirine eklenmesi, tek bir kas lifi tarafından meydana getirilebilen gerilimde kademeli artışa yol açar.
   *e.* Bir kas tarafından meydana getirilen gerilim, kasın ne kadar motor biriminin aktif olduğunun kontrol edilmesiyle değiştirilebilir.
6. İskelet kasının yapısıyla ilgili olan aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Sarkomerin açık renkli bantları, aktin ve miyozin filamentlerin üst üste bindiği bölgelerdir.
   *b.* Kas kasıldığı zaman, sarkomerin I bantları uzar.
   *c.* Miyozin filamentler, Z çizgilerinde bağlanmışlardır.
   *d.* Kas kasıldığı zaman, sarkomerin H zonu kısalır.
   *e.* Kas hücresinin sarkoplazması, sarkoplazmik retikulum içerisinde yer alır.
7. Böceklerin kanatlarını istisna sayılacak derecede yüksek sıklıkta çırpabilmelerinin nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Onların kanat kaslarının, çoğunlukla hızlı-kas liflerine sahip olmaları.
   *b.* Onların motor nöronlarının, çok yüksek frekanslarda aksiyon potansiyeli çıkarabilmeleri.
   *c.* Onların kanatlarını, dış iskeletin desteklemesi.
   *d.* Onların kanat kaslarının kapsamlı şekilde sarkoplazmik retikuluma sahip olması ve $Ca^{2+}$ döngüsünün çok hızlı olması.
   *e.* Onların kanat kasları, motor nöronun aksiyon potansiyeli çıkarmasıyla asenkron olan hızlı kasılma titreşimi meydana getirebilir.
8. Bizim kollarımızın ve bacaklarımızın uzun kemikleri kuvvetlidir ve hem baskı ve hem de bükülme kuvvetlerine karşı direnç gösterebilir. Bunun nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Bu kemikler, sıkı kemikten oluşmuş katı çubuklardır.
   *b.* Bu kemiklerin hücre dışı matriksleri, kalsiyum karbonat kristaller içerir.
   *c.* Bu kemiklerin hücre dışı matriksleri, büyük ölçüde kollajen ve polisakkarit içerir
   *d.* Bu kemikler, çok fazla miktarda osteoklastlara sahiptirler.
   *e.* Bu kemikler, destekleyici elemanların oluşturmuş olduğu iç ağa sahip olan ağırlığı az süngerimsi kemiklerden oluşmuştur.
9. Eğer çene ve diz eklemimizi, kaldıraç sistemleri bakımından karşılaştıracak olursak,
   *a.* çene eklemi, daha büyük baskı kuvveti uygulayabilir.
   *b.* kuvvet kollarının yük kollarına oranları her iki eklemde de aynıdır.
   *c.* diz ekleminin dönme kabiliyeti daha fazladır.
   *d.* diz ekleminde, kuvvet kolunun yük koluna oranı daha büyüktür.
   *e.* sadece çene eklemi, menteşe tipi eklemdir.
10. İskeletlerle ilgili olan aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
    *a.* İskeletler, büyük ölçüde kıkırdaktan meydana gelmiştir.
    *b.* Hidrostatik iskeletler, harekette kullanılamazlar.
    *c.* Dış iskeletlerin avantajı, hayvanın yaşamı boyunca hayvanla birlikte büyümesini sürdürebilmesidir.
    *d.* Dış iskeletler, esnekliklerini sürdürmelidirler; onun için onlar hiçbir zaman kemiklerdeki gibi kalsiyum karbonat kristaller içermezler.
    *e.* İç iskeletler, dört farklı kemik çeşidinden oluşurlar: sıkı kemik, süngerimsi kemik, zarsı kemik ve Havers kemikleri.

## TARTIŞMA

1. Bir sarkomerin yapısını incelediğinizde, sarkomerin dinlenme evresindeki uzunluğunun sadece belirli bir yüzdesinin kısaldığını görebilirsiniz. Kaslar, çok çeşitli hareketlere neden olabilir- bir ayak parmağının ve bacağın hareket aralığını karşılaştırınız. Kasların ve iskeletlerin, bir üyenin büyük hareket çeşitliliğine neden olan kasın yeteneğini maksimum yapabilen, adaptif iki özelliği nedir?
2. Eğer atletler, yarışmadan bir gün öncesine kadar antrenman yaparlar ve ondan sonra bir gün dinlenirlerse ve dinlenme günündeki beslendikleri şeylerden, hangi tip olaylardaki performans en fazla etkilenecektir.
3. Vombatlar, güçlü kazıcı hayvanlardır; kangurular ise güçlü zıplayan hayvanlardır. Onların bacak dizaynını kaldıraç sistemi açısından karşılaştıracak olursanız, bacak yapıları hakkında ne düşünürsüz?
4. Ördekler tavuklarla karşılaştırınca, uzak mesafelere uçmada niçin ördekler daha iyidir?
5. Eğer bir genç, ayak bileği eklemine yakın bir yerden bacağını kırarsa, kırık daha sonra iyileşir; o bacak, diğer bacak olduğu sürece büyümeyebilir. Niçin?

## EK ARAŞTIRMA

Aerobik egzersiz dayanıklılığı için en önemli sınırlayıcı faktör, kas glikojen rezervidir, fakat kaslar, aynı zamanda, kandan aldıkları glukozu kullanırlar. Egzersiz boyunca karbonhidrat alımının dayanıklılığı geliştirip geliştirmediğini test etmek üzere bir deney nasıl tasarlarsınız; ve eğer bunu yaparsanız, kas glikojeninin tutumlu kullanımı üzerine bunun etkisi nedir?

# 49 Hayvanlarda Gaz Değişimi

## Filler Niçin Uzun Buruna Sahiptirler?

Filler hortumlarını çeşitli şekillerde kullanırlar. Ağaçlardan yaprakları toplarlar ve zeminden bitkileri koparıp alırlar; boyutları ağaçlardan tohumlara kadar değişen çeşitli cisimleri toplarlar; suyu hortumlarının içerisine çekip ağızlarına püskürtürler; vücutları üzerine su ve toz serpiştirirler; dokundurmak suretiyle iletişim kurarlar; ve yavrular yanlış davranış sergilediklerinde analar yavrularına sertçe vurabilir.

Filler, elbette ki hortumlarını solunumda da kullanırlar. Bu işlev, filler derin bir suya daldıkları zaman –örneğin, bir nehri karşıya geçerken- özellikle önemli olur. Filler yüzebilir ya da suyun dibinde yürüyebilir. Her iki durumda da hortumlarını şnorkel gibi kullanabilir. Hortumun ucu sudan yukarıda olduğu sürece, fil nefes alıp verebilir.

Yaklaşık otuz santim uzunlukta bir şnorkel kullanmak suretiyle dalış yapmaya alışık olabilirsiniz. Daha derinlere dalmak istediğinizde, nefesinizi tutarsınız. Su ağırdır, ve yüzerek daha derinlere daldığınızda su basıncı artar ve sizin vücudunuz üzerine baskı yapar. Akciğerlerinizdeki hava, sıkıştırılabilir; fakat vücut dokularınız sıkıştırılamaz. Siz daha derinlere yüzdüğünüzde, akciğerlerinizin hacmi küçülür.

Derin bir suda eğer uzun bir şnorkel ile nefes alıp verirseniz ne olacağını düşünün. Uzun olan bu şnorkel, yukarıdaki havaya açık olacağından, sizin akciğerlerinizdeki basınç su yüzeyindeki basınç düzeyinde olacaktır; fakat çevrenizdeki su, sizin vücudunuz üzerine baskı uygulayacaktır. Akciğerlerinizi genişletmek için, çevredeki suyun basıncına karşı koyarak onu itemeye yetecek kadar kuvvet uygulamanız gerekecektir. Çok kolay değil! Fillerin aksine, biz bu problemi, dalış ekipmanlarıyla çözeriz; solunum için havayı, bir regülatör valfı olan basınç tankından alırız; böylece akciğerlerimizdeki havanın basıncını çevremizdeki suyla aynı basınçta tutarız.

Hortumunu şnorkel gibi kullanan bir filin göğsü, su yüzeyinden 3 metre aşağıda olabilir –ve her 3 metre için su basıncı, 0.3 atmosfer artar. Filin solunum kasları bu basınca karşı çalışacak yeterli güce sahip olsa bile, akciğerlerin askıda bulunduğu boşluğu astarlayan kan damarları için ciddi bir problem olacaktır. Bu kan damarlarının duvarlarının iki tarafı arasındaki basınç farklılığı, damarlar içerisindeki basınç (kan basıncı artı su basıncı) ve yüzeydeki hava basıncı (hortum havaya açık olduğu zaman) arasındaki farklılıktır. Eğer kan damarları bu basınç farklılığına dayanamazlarsa, yırtılacaklar ve göğüs boşluğu kanla dolacaktır.



**Şnorkel gibi Hortum** Filler, derin suları yüzerek ya da suyun dibinde yürüyerek karşıdan karşıya geçebilirler –her iki durumda hortumlarını su yüzeyden yukarıda tutarlar.



**Su Altında Solunum** Fotoğrafta görülen köpekbalığı gibi sucul yaşama uyum sağlamış olan balıklar, solunum gazlarını sudan alan solungaçlara sahiptirler. İnsan, suyu kullanarak "nefes alıp veremez"; onun için böyle bir ortama girdiğinde, dalış tankındaki solunum gazlarını kullanmak zorundadır.

Hortumunu şnorkel gibi kullanan bir fil, böyle zarardan nasıl sakınmaktadır? Filler dışında kalan tüm memelilerde, akciğerlerin yüzeyleri ve göğüs boşluğu birbirine karşı kolayca hareket eder. Akciğerler şiştikçe ve söndükçe, onların yüzeyleri göğüs boşluğunun yüzeyine sürçer ve kayar. Ancak fillerde, sıkı bağ doku akciğerlerin yüzeyini göğüs boşluğunun yüzeyine bağlar. Bu bağ doku, göğüs boşluğunun yüzeyinde yer alan hassas kan damarları için güçlendirici olarak davranır, onların yırtılmasını önleyerek göğüs boşluğunun kanla dolmasının önüne geçer; göğüs boşluğunun kanla dolması, akciğerin fonksiyonunu -yani oksijen ve karbon dioksit değişimini- bozacaktır.

**BU BÖLÜMDE** Su ve havayla solunum yapan hayvanların solunum sistemlerinin ortamdan oksijen ve karbon dioksit değişimini gerçekleştirmek için adaptasyonlarını inceleyeceğiz. İlk olarak, bu gaz değişim sistemlerini sınırlayan faktörleri tartışacağız ve doğal seçmenin en uygun hale getirdiği bu faktörleri tanımlayacağız. Daha sonra, böceklerin, kuşların ve insanların gaz değişim sistemlerini gözden geçireceğiz ve solunum gazlarının taşınması için kanın adaptasyonlarını tanımlayacağız. Son olarak, solunum gazı alışveriş sistemlerinin nasıl kontrol edildiği ve düzenlendiğini göreceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


**49.1** Hangi Fiziksel Faktörler Gaz Değişimini Kontrol Eder?

**49.2** Hangi Adaptasyonlar Solunum Gazlarının Değişimini En Üst Düzeye Çıkarır?

**49.3** İnsan Akciğerleri Nasıl Çalışır?

**49.4** Kan Solunum Gazlarını Nasıl Taşır?

**49.5** Nefes Alıp-Verme Nasıl Düzenlenir?


# 49.1 Hangi Fiziksel Faktörler Gaz Değişimini Kontrol Eder?

Gaz alışveriş sistemleri, gaz değişim yüzeylerinden ve bu yüzeyleri *havalandıran* ve *üzerinden sıvı akışını sağlayan* mekanizmalardan meydana gelmiştir. Organizmaların değiştirmek zorunda olduğu **solunum gazları**, oksijen ($O_2$) ve karbon dioksittir ($CO_2$). Hücreler, hücre solunumuyla yeterince ATP üretimini gerçekleştirebilmek için ortamdan oksijen elde etmek zorundadırlar (bakınız Bölüm 9). $CO_2$, hücre solunumunun son ürünüdür ve toksik etkilerini önlemek için vücuttan atılması gerekir.

Bir hayvanın iç vücut sıvıları ile dış ortam (hava ya da su) arasında solunum gazlarının değiştirilmesi, sadece difüzyonla gerçekleşir. Solunum gazlarının biyolojik zarlardan içeri-dışarı hareket ettirilmesini sağlayan herhangi bir aktif taşıma mekanizması mevcut değildir. Difüzyon fiziksel bir süreç olduğundan, difüzyonun hızını etkilediği bilinen fiziksel faktörler, bizim gaz alışveriş sistemlerinin çeşitli adaptasyonlarını anlamamıza yardım eder. (Kısım 6.3'de verilmiş olan difüzyonun fiziksel özellikleri hakkındaki tartışmayı tekrar gözden geçirmeniz yararlı olacaktır.)

### Difüzyon konsantrasyon farklılıkları tarafından yürütülür

Difüzyon, moleküllerin rastgele hareketinden kaynaklanır; ve bir molekülün net hareketi, kendi konsantrasyon gradiyentinin aşağısına doğrudur. Çözeltilerdeki konsantrasyonları göz önünde canlandırmak kolaydır; çünkü konsantrasyon, basit olarak, belirli bir hacimdeki çözelti içerisinde çözünmüş olan madde miktarıdır. Gazların konsantrasyonları biraz daha karmaşıktır; çünkü belirli bir hacimdeki gaz moleküllerinin toplam sayısı, basınca bağlıdır; 2 atmosfer basınç altındaki 1 litre gaz içerisinde bulunan gaz molekülü sayısı, 1 atmosfer basınç altında 1 litre gaz içerisinde bulunan gaz molekülü sayısının iki katı kadardır. Biyologlar, bir karışım içerisinde bulunan farklı gazların konsantrasyonlarını, bu gazların *kısmi basınçları* olarak ifade ederler.

İlk olarak, toplam basıncın ne olduğunu bilmemiz gerekir; ve toplam basıncı barometre adı verilen bir alet ile ölçeriz. Barometrenin çeşitli tipleri vardır; fakat klasik olanı, bir ucu kapalı ve içerisi cıva dolu olan bir cam tüptür. Bu alet, içerisi cıva dolu olan bir kap (cıva havuzu) içerisine, açık ucu kaptaki cıvanın yüzeyine gelmek üzere tersine çevrilir. Deniz seviyesinde, cıva üzerine atmosferin uyguladığı basınç, cam boru içerisinde cıvanın 760 mm yükselmesini (hava durumuna bağlı olarak) sağlar. Onun için deniz seviyesindeki **barometrik basınç** (atmosferik basınç), 760 mm cıvadır (mm Hg). Kuru hava, yüzde 20.9 oranında oksijen içerdiğinden deniz seviyesinde **oksijenin kısmi basıncı** ($P_{O_2}$), 760 mm Hg'nin yüzde 20.9'udur, ya da 159 mm Hg'dir. Eğer iki gaz karışımı oksijene geçirgen olan bir zar ile birbirinden ayrılacak olursa, oksijen, kısmi basıncı yüksek olduğu yerden kısmı basıncı düşük olduğu yerdeki karışım içerisine difüzyonla geçecektir.

Su gibi bir sıvı içerisindeki solunum gazlarının konsantrasyonunu tanımlamak, bir başka faktör nedeniyle daha da karmaşıktır; bu faktör, gazın sıvı içerisindeki çözünürlüğüdür. Böylece, bir sıvı içerisindeki gazın gerçek miktarı, gazın sıvıyla temas eden gaz fazındaki kısmi basıncına bağlı olduğu kadar gazın sıvı içerisindeki çözünürlüğüne de bağlıdır. Bununla birlikte, gazın gaz fazı ve sıvı arasındaki difüzyonu, halen daha, iki fazdaki gazın kısmi basıncına bağlıdır. Bir maddenin difüzyon hızı, hava ya da su içerisinde olup olmadığına bakılmaksızın, onun konsantrasyon gradiyentine ve *Fick'in difüzyon yasasında* ifade edilen diğer faktörlere bağlıdır.

### Fick yasası, gaz değişimi ile ilgili tüm sistemlere uygulanır

Difüzyon, **Fick'in difüzyon yasası** adı verilen basit bir eşitlikle sayısal olarak tanımlanabilir. Solunum gazlarının değişimini sınırlayan tüm çevresel değişkenler ve solunum gazlarının değişimini en yükseğe çıkaran tüm adaptasyonlar, bu eşitliğin bir ya da daha fazla elemanında yansıtılmıştır. Fick yasası eşitliği, aşağıdaki gibi yazılır:

$$Q = DA\frac{P_1 - P_2}{L}$$

Formülde,

- $Q$, $O_2$ gazı gibi bir gazın iki yer arasında difüzyonla geçme hızıdır.
- $D$, *difüzyon* katsayısıdır; bu katsayı, difüze olan maddenin, ortamın ve sıcaklığın özelliğidir. Örneğin, parfüm motor yağı buharından daha yüksek katsayıya sahiptir; ve tüm maddeler, yüksek sıcaklıkta daha hızlı difüze olur ve hava içerisinde sudakinden daha hızlı difüze olurlar. Sıcaklık, Fick yasasında açık olarak ifade edilmemiştir; çünkü difüzyon katsayısı, ekseriyetle oda sıcaklığında (yaklaşık 20 °C saptanır) saptanır.
- $P_1$ ve $P_2$, gazın iki yerdeki kısmi basınçlarıdır.
- $L$, iki yer arasında kat edilen uzunluk ya da uzaklıktır.

Onun için, $(P_1 - P_2)/L$, *kısmi basınç gradiyentidir.*

Hayvanlar, gaz değişim ortamları olarak her ne zaman su yerine havayı kullanmaları mümkün olursa solunum gazları için $D$ katsayısını maksimuma çıkarabilirler. Solunum gazlarının değişimini maksimuma çıkaran diğer tüm adaptasyonlar, gaz değişimi yüzey alanını ($A$) ya da yüzey alanının iki tarafı arasındaki kısmi basınç gradiyentini etkilemesi gerekir.

### Hava sudan daha iyi solunum ortamıdır

$O_2$ moleküllerinin su içerisindeki yavaş difüzyonu, havayla-ve suyla solunum yapan hayvanların her ikisini de etkiler. Ökaryotik hücreler, sıvı bir ortam olan sitoplazma içerisine yerleşmiş mitokondrilerinde hücre solunumu gerçekleştirirler. Hücreler de sıvı bir ortam olan hücre dışı sıvı içerisinde yer alırlar. Ayrıca, tüm solunum yüzeyleri, içerisinden oksijenin difüzyonla geçtiği ince bir sıvı tabakasıyla kaplanarak kurumaktan korunmaları gerekir. Havayla solunum yapan hayvanlarda bile oksijenin su içerisindeki yavaş difüzyonu, oksijenin gaz değişim yüzeylerinden hücre solunumunun yapıldığı yerlere yayılma etkinliğini sınırlar.

Oksijenin su içerisindeki difüzyonu, öylesine düşüktür ki düşük metabolik hıza sahip hayvan hücreleri bile, çevredeki iyi oksijen kaynağından birkaç milimetreden daha fazla uzakta olamazlar. Onun için, oksijen dağıtımıyla ilgili iç sistemlerden yoksun olan birçok omurgasız türü için vücut büyüklüğü ve biçiminde ciddi sınırlamalar vardır. Bu türlerin çoğu, çok küçüktür; fakat, bazıları yassı ve oldukça geniş dış yüzey alanına sahip olan ince vücutlarını geliştirerek çok iri vücutlu olabilirler (**Şekil 49.1A**). Diğerleri, içerisinde suyun dolaştırılabildiği merkezi bir boşluk etrafında yapılandırılmış çok ince vücuda sahiptir (**Şekil 49.1B**). Daha büyük ve daha kompleks hayvan vücutlarının olabilmesine imkan veren önemli bir faktör, gaz değişimini artırmak için, büyük yüzey alanlarına sahip olan özelleşmiş solunum sistemlerinin evrimleşmiş olmasıdır (**Şekil 49.1C**).

Oksijen, birkaç nedenden dolayı suya göre havadan daha kolay elde edilebilir:

- Havanın oksijen içeriği, eşit hacme sahip suyun oksijen içeriğinden çok daha fazladır. Hava ile dengede olan köpürmüş bir akarsuyun maksimum $O_2$ içeriği, bir litre suda 10 ml'den daha düşüktür. Bu akarsuyun üzerindeki havanın $O_2$ içeriği ise, bir litre havada yaklaşık 200 ml'dir.

(A) *Pseudobiceros* sp.






(B) *Callyspongia plicifera*




(C) *Ambystoma mexicanum*

**49.1 Ortamla Teması Sürdürmek** (A) Bu denizel yassı solucanın yaprak şeklindeki vücudunda yer alan hiçbir hücre, deniz suyundan bir milimetreden daha uzakta değildir. (B) Süngerler, çok sayıda kanallarla delinmiş vücut duvarlarına sahiptir; bu kanallar, dış ortamla merkezi boşluk arasında su akışına izin verir. Süngerdeki hiçbir hücre, deniz suyundan bir milimetreden daha uzak mesafede değildir. (C) Bu sucul semender larvasında yer alan solungaçların tüylü saçakları, gaz alışverişi için geniş yüzey sağlar. Solungaçlarda dolaşan kan, solunum ortamıyla çok yakın temas kurar.

- Oksijen, havada sudakine göre yaklaşık olarak 8.000 kat daha hızlı yayılır. Bu şekilde, durgun bir su birikintisinin oksijen içeriği, yüzeyin sadece birkaç milimetre altında sıfır olabilir.
- Bir hayvan, gaz değişim yüzeyinden suyu ya da havayı hareket ettirmek zorundadır. Su, havadan 800 kez daha yoğun ve yaklaşık 50 kat daha viskoz olduğundan dolayı, suyu hareket ettirmek daha fazla enerji ister. Karasal ortama canlıların geçmesi için bu gerçeklerin ne kadar önemli olduğunu takdir edebilirsiniz – yüksek metabolik hızın evrimsel gelişimi üzerinde bazı kısıtlamalar vardır.

### Yüksek sıcaklıklar sucul hayvanlar için solunum problemleri yaratır

Solunumları için alışveriş ortamı olarak suyu kullanan hayvanlar, çevre sıcaklığı yükseldiğinde iki yönden sınırlanırlar. Suyla solunum yapan hayvanların çoğu, *ektotermdir* –onların vücut sıcaklıkları, çevrelerindeki suyun sıcaklığına sıkı sıkıya bağlıdır. Su sıcaklığı yükseldiğinde, ektotermin vücut sıcaklığı ve metabolik hızı yükselir (bakınız Şekil 40.8). Böylece suyla solunumunu gerçekleştiren hayvan, su ısındıkça, daha fazla oksijene gereksinim duyar. Fakat sıcak su, soğuk suya göre daha az çözünmüş gaz tutar (sıcak bir soda şişesini açtığınızda, çıkan gazı göz önünüze getirin). Ayrıca, eğer hayvan gaz değişim yüzeyinden daha fazla suyu hareket ettirecek olursa (balıkların yaptığı gibi), su sıcaklığı yükseldiğinde solunum için daha fazla enerji harcaması gerekecektir. Böylece, su sıcaklığı arttıkça suyla solunum yapan hayvan, $O_2$ miktarı gittikçe azalan ortamdan gittikçe daha fazla $O_2$ elde etme zorunda olacaktır ve bu oksijenin düşük bir yüzdesi, solunum dışındaki diğer aktiviteleri desteklemek için mevcut olacaktır.

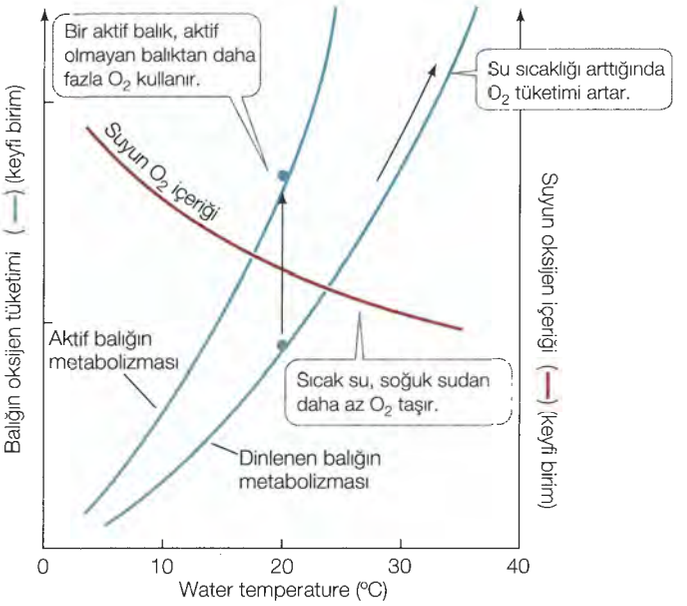
### Mevcut $O_2$ miktarı yüksekliğe bağlı olarak azalır

Su sıcaklığındaki artışın suyla solunum yapan hayvanların kullanımına sunulan $O_2$ miktarının azalmasına yol açtığı gibi, yükseltideki artış da havayla solunum yapan hayvanların kullanımına sunulan $O_2$ miktarının azalmasına neden olur. Oksijen, tüm yükseltilerde kuru havanın yüzde 20.9'unu oluşturur, ancak yükseklere doğru çıkıldıkça, barometrik basınçta da görüleceği gibi, birim hacim başına düşen toplam gaz miktarı azalır. Örneğin, 5.800 metredeki barometrik basınç, deniz seviyesindeki değerinin sadece yarısı kadardır; böylece bu yükseklikteki $P_{O_2}$ yaklaşık olarak 80 mm Hg kadardır. Everest Dağının zirvesinde (8.850 m), $P_{O_2}$ sadece 50 mm Hg kadardır –bu, deniz seviyesindeki değerin kabaca üçte biridir.

Oksijenin solunum gaz değiştirme yüzeylerinden geçmesi ve vücut içerisine hareketi, difüzyona bağlı olduğundan, bu hareketin hızı, hava ve vücut sıvıları arasındaki $P_{O_2}$ farklılığına bağlıdır. Onun için, yüksek yükseltilerdeki hava içerisinde şiddetli bir şekilde düşmüş olan $P_{O_2}$, $O_2$ alınmasını kısıtlar. Bundan dolayı, en yüksek zirvelere tırmanmaya girişen dağcılar, ekseriyetle, basınçlı şişelerden $O_2$ solurlar.

### $CO_2$ difüzyonla kaybedilir

Solunum gazlarının değişimi, iki yönlü bir süreçtir: $CO_2$ difüzyonla vücuttan dışarıya atılır, $O_2$ difüzyonla içeriye alınır. Solunum gazlarının alışveriş yüzeylerinden difüzyonlarının yönü ve hızı, gazların kısmi basınç gradiyentlerine bağlıdır. Bu gaz alışveriş yüzeylerinden geçen $O_2$ ve $CO_2$ gazlarının




**49.2 Suyla Solunum Yapanlara Çifte Sınırlama** Su ısındığı zaman balıklar daha fazla $O_2$ isterler; fakat sıcak su, soğuk sudan daha az $O_2$ taşır.

kısmi basınç gradiyentleri, oldukça farklıdır. Atmosferdeki $CO_2$ miktarı son derece düşüktür (%0.03); böylece havayla solunum yapan hayvanlar için, vücuttan çevreye $CO_2$ difüzyonunu sağlayan, daima, büyük bir konsantrasyon gradiyenti vardır. Halbuki $O_2$ için kısmi basınç gradiyenti, yükseklere çıkıldıkça azalmakta; karbon dioksiti vücuttan dışarıya sevk eden gradiyent ise hemen hemen hiç değişmemektedir. Atmosferdeki karbon dioksitin kısmi basıncı, hem deniz seviyesinde ve hem de Everest Dağının tepesinde sıfıra yakındır.

$CO_2$ su içerisinde oksijene göre çok daha fazla çözünür olduğundan dolayı, suyla solunum yapan hayvanlar için karbon dioksitin vücuttan uzaklaştırılması, genel olarak, bir problem değildir. Hatta durgun sularda, $P_{CO_2}$'nin akarsulardakinden daha yüksek olduğu yerlerde, karbon dioksit alışverişi güçlükleri ortaya çıkmadan uzun süre önce, oksijenin yokluğu hayvan için problem olur.

## 49.1 ÖZET

**Solunum gazlarının alışverişi, sadece difüzyonla gerçekleşir. Belirli bir hacimdeki hava, aynı hacimdeki suya göre çok daha fazla miktarda $O_2$ içerdiğinden, hava daha iyi bir solunum ortamıdır. $O_2$ havada sudakine göre difüzyonla daha hızlı yayılır; ve havayı, gaz alışveriş yüzeyinden hareket ettirmek için daha az enerji ister.**

- Fick'in difüzyon yasasındaki değişkenlerin, solunum sistemleriyle nasıl ilişkili olduklarını tanımlayınız. **Bakınız s. 1027**
- Su sıcaklığındaki yükselme, suyla solunum yapan hayvanlar için niçin iki açıdan sınırlama getirmektedir? **Bakınız s. 1028 ve Şekil 49.2**
- Gazların kısmi basınç kavramını ve farklı yükseltilerde $O_2$ ve $CO_2$ difüzyon hızlarıyla onların nasıl ilişkili olduklarını açıklayınız. **Bakınız s. 1028**

Artık, hayvanlar ve onların çevreleri arasında solunum gazlarının difüzyon hızlarını etkileyen fiziksel faktörleri tartışmış durumdayız, şimdi, solunum gazlarının alışverişini maksimuma çıkarmak için geliştirilmiş olan bazı adaptasyonlara göz atalım.

## 49.2 Hangi Adaptasyonlar Solunum Gazlarının Değişimini En Üst Düzeye Çıkarır?

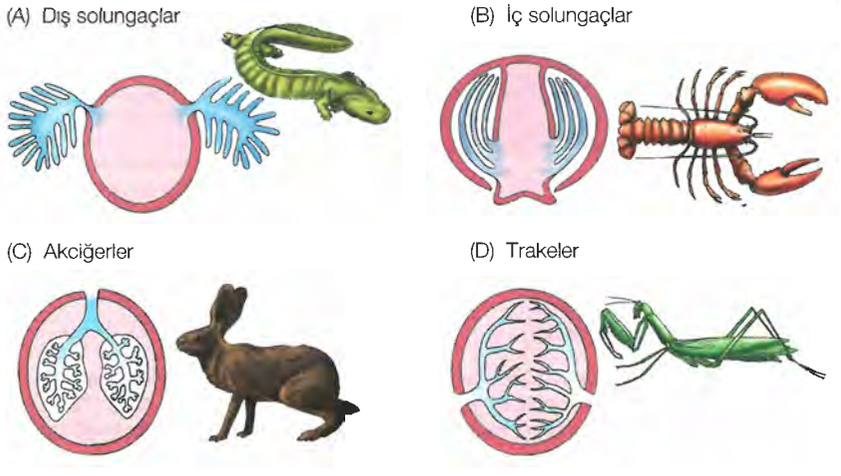
Difüzyonla ilgili Fick yasasının elemanlarından tahmin edeceğiniz gibi, solunum gazlarının değişimini maksimuma çıkarmaya ilişkin adaptasyonlar, aşağıdaki şekilde gruplandırılabilir:

- Gaz alışveriş yüzey alanının artırılması
- Difüzyonu sürdüren kısmi basınç farklarının maksimum düzeyde tutulması
- Difüzyon yapılacak mesafenin en aza indirilmesi
- Sucul ortamda gerçekleşecek olan difüzyonu en aza indirilmesi

### Solunum organları, geniş yüzey alanlarına sahiptir

Anatomik adaptasyonların bir çeşidi, üzerinden solunum gazlarının difüzyonla geçebildiği özelleşmiş vücut yüzey alanlarını ($A$) maksimuma çıkarmaktır. Suyla solunum yapan hayvanlar, genellikle *solungaçlara*, havayla solunum yapan hayvanlar ise *trakelere* ya da *akciğerlere* sahiptir. **Dış solungaçlar**, su ile gaz değişimi için büyük bir yüzey alanı sağlayan, vücudun çok fazla dallanmış ve katlanmış uzantılarıdır (**Şekil 49.3A**; bakınız Şekil 49.1C). Dış solungaçlar, bazı larval amfibilerde ve birçok böceğin larvasında bulunur. Dış solungaçlar oldukça ince ve zarif dokulardan oluşmuş olduklarından dolayı, difüzyon yapacak olan $O_2$ ve $CO_2$ moleküllerinin karşıdan karşıya geçecekleri mesafe ($L$) en aza inmiştir. Bununla birlikte, dış solungaçlar, hasarlara karşı hassastır ve avcılar için cazip lokmalardır; onun için, birçok hayvanda, solungaçları koruyan vücut boşlukları ortaya çıkmıştır. Böyle **iç solungaçlar**, birçok yumuşakçada, eklembacaklılarda ve tüm balıklarda bulunur (**Şekil 49.3B**).

**Akciğerler**, hava ile solunum gerçekleştirilirken gazlarının değişiminin yapıldığı iç boşluklardır (**Şekil 49.3C**). Akciğerlerin yapısı, solungaçlarınkinden oldukça farklıdır. Akciğerler çok fazla bölünmelerinden dolayı geniş yüzey alanlarına sahiptirler; ve elastik olmaları nedeniyle havayla şişebilir ve sönebilirler.




**49.3 Gaz Alışveriş Sistemleri** Solunum gazlarının difüzyonu için geniş yüzey alanları (bu diyagramlardaki mavi alanlar), hayvanların ortak özellikleridir. Dış (A) ve iç (B) solungaçlar, suyla gaz alışverişi için adaptasyonlardır. Akciğerler (C) ve trakeler (D), havayla gaz alışverişi sağlayan organlardır.

Böcekler, vücutlarının tüm dokularına dallanmış olan **trake** adı verilen, içerisi hava dolu borucukların oluşturduğu bir ağdan mey dana gelmiş gaz alış veriş sistemine sahiptirler (**Şekil 49.3D**). Bu borucukların terminal dalları, öylesine çoktur ki bunlar, bir böceğin gövdesinin dış yüzey alanı ile karşılaştırıldığında çok büyük yüzey alanına sahiptirler.

### Alışveriş yüzeylerine ve yüzeylerinden gazların taşınması, kısmi basınç gradiyentlerini en uygun hale getirirler

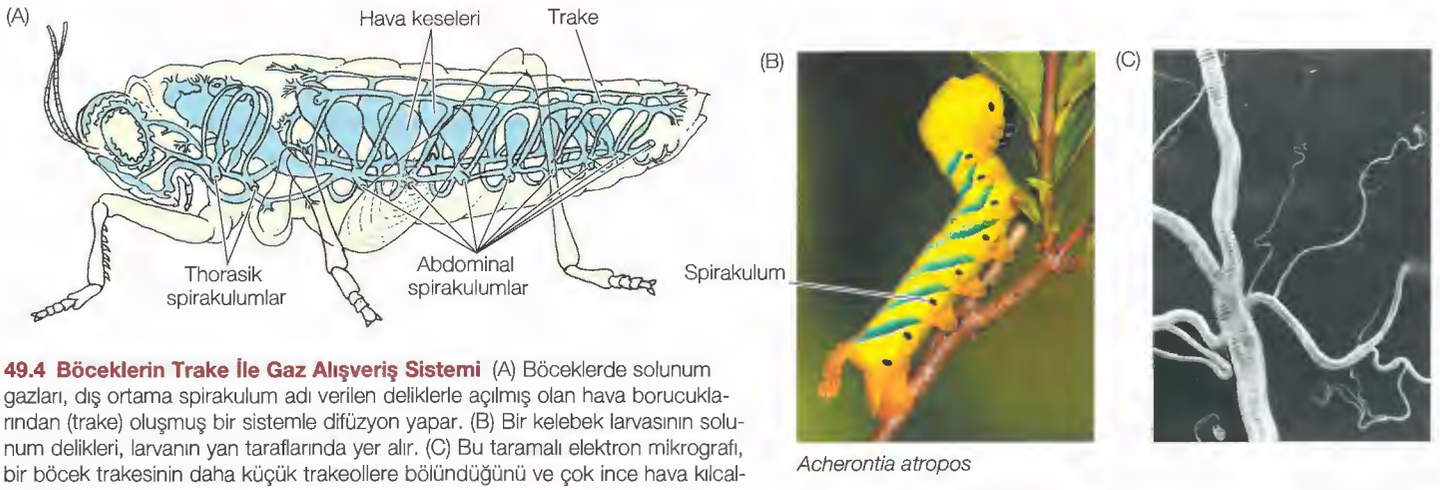
Kısmi basınç gradiyentleri $[(P_1 - P_2)/L]$, gaz değişim yüzeylerinden difüzyonu sürdürür; daha büyük gradiyent daha büyük gaz değişim hızı demektir. Bu gradiyentler, birkaç şekilde maksimuma çıkartılabilir:

- *Difüzyon mesafesinin minimuma indirilmesi*: Solungaçlarda ve akciğerlerdeki çok ince dokular, difüzyonun gerçekleştiği yolun uzunluğunu kısaltır ($L$).
- *Havalandırma* (*Ventilasyon*): Dış ortamın aktif olarak gaz değişim yüzeyleri üzerinden hareket ettirilmesi (yani, solunum yapma), bu yüzeyleri, maksimum $O_2$ ve minimum $CO_2$ içeren taze solunum ortamlarına düzenli olarak maruz bırakır. Bu olay, konsantrasyon gradiyentini maksimuma çıkartır.
- *Perfüzyon*: İç ortamın (örneğin, kan), gaz değişim yüzeylerinin iç tarafından aktif olarak hareket ettirilmesi, karbon dioksiti bu yüzeylere taşırken oksijeni bu yüzeylerden alır; böylece difüzyonu idare eden konsantrasyon gradiyentlerini maksimuma çıkartır.

Bu bölüm, dört tane gaz alışveriş sistemini tanımlamaktadır. İlk olarak, böceklerin özgün gaz değişim sistemlerine göz atacağız. Daha sonra, gaz değişiminde etkinlikleri oldukça yüksek olan balık solungaçları ve kuş akciğerlerini inceleyeceğiz. Son olarak da insan akciğerlerinin yapısını ve işlevini inceleyeceğiz.

### Böcekler vücutlarında bir baştan bir başa yayılan hava yollarına sahiptirler

Trake sistemleri, böceklerin vücutlarındaki tüm dokularda solunum gazlarının alış verişinin yapılmasını olası kılar. Böylece, solunum gazları her hücreye ulaşan hava yolları sayesinde hücreye difüzyonla girer ya da çıkar. Böceklerin solunum sistemi, abdomenin yan taraflarında yer alan *spirakulum* adı verilen kapılı açıklıklarla dış ortamla bağlantı kurar (**Şekil 49.4A,B**). Spirakulumlar gaz değişimine izin vermek için açılır ve daha sonra, su kaybını azaltmak için kapanır. Spirakulumlar, *trake* adı verilen borular içerisine açılır; trakeler ise gittikçe daha ince borucuklara, yani *trakeollere*, dallanırlar. Trakeoller, asıl gaz alışverişinin gerçekleştiği yüzeyler olan çok ince *hava*

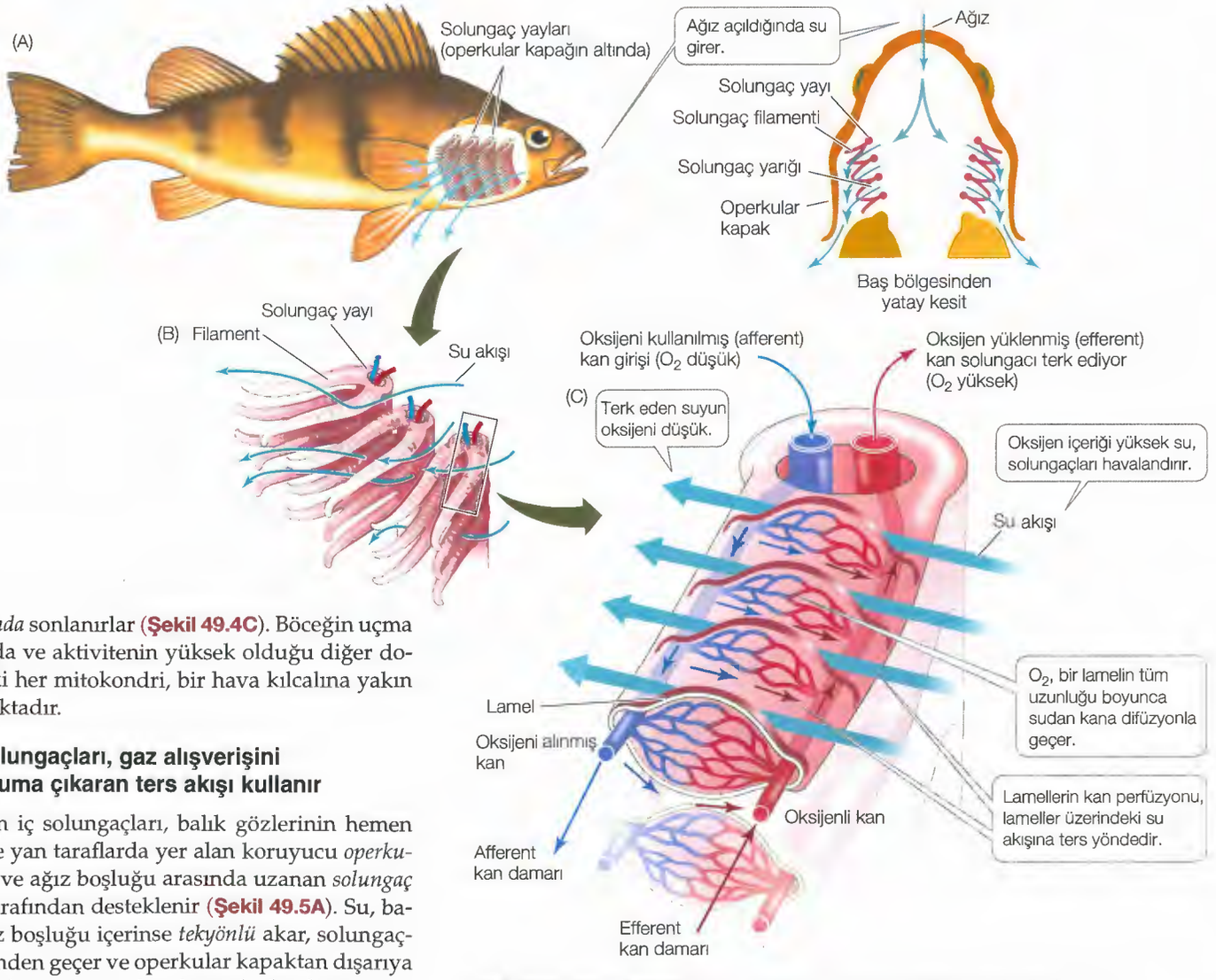



**49.4 Böceklerin Trake İle Gaz Alışveriş Sistemi** (A) Böceklerde solunum gazları, dış ortama spirakulum adı verilen deliklerle açılmış olan hava borucuklarından (trake) oluşmuş bir sistemle difüzyon yapar. (B) Bir kelebek larvasının solunum delikleri, larvanın yan taraflarında yer alır. (C) Bu taramalı elektron mikrografı, bir böcek trakesinin daha küçük trakeollere bölündüğünü ve çok ince hava kılcallarına dallandığını göstermektedir.

*kılcallarında* sonlanırlar (**Şekil 49.4C**). Böceğin uçma kaslarında ve aktivitenin yüksek olduğu diğer dokulardaki her mitokondri, bir hava kılcalına yakın yer almaktadır.

### Balık solungaçları, gaz alışverişini maksimuma çıkaran ters akışı kullanır

Balıkların iç solungaçları, balık gözlerinin hemen gerisinde yan taraflarda yer alan koruyucu *operkular kapak* ve ağız boşluğu arasında uzanan *solungaç yayları* tarafından desteklenir (**Şekil 49.5A**). Su, balığın ağız boşluğu içerinse *tekyönlü* akar, solungaçlar üzerinden geçer ve operkular kapaktan dışarıya çıkar. Böylece solungaçlar, devamlı olarak taze suyla temas eder. Solungaçlar üzerinden suyun sürekli olarak tek yönde akması, dış solungaç yüzeylerindeki $P_{O_2}$'yi maksimuma çıkarır. Solungaç zarlarının




**49.5 Balık Solungaçları** (A) Su, balık solungacının üzerinden tek yönde akar. (B) Solungaç filamentleri, geniş bir yüzey alanına ve ince bir dokuya sahiptir. (C) Lamellerdeki kan akış yönü (bu resimde soldan sağa akıyor), solungaç lamelleri üzerinden akan suyun akış yönüne (sağdan sola akıyor; büyük mavi oklar) zıttır.

iç tarafları üzerinde dolaşan kan, oksijen dışarıdan difüzyonla geçtikçe $O_2$'yi alıp götürerek, $P_{O_2}$'yi minimize eder.

Solungaçlar çok fazla dallandıklarından dolayı, gaz alışverişi için çok büyük yüzey alanına sahiptir. Her solungaç, şerit şeklinde yüzlerce *solungaç filamentinden* meydana gelmiştir (**Şekil 49.5B**). Her bir solungaç filamentinin üstünde ve altında yer alan yassı yüzeyler, eşit aralıklı kıvrım sıralarıyla dizilerle kaplanmıştır; bu kıvrımlara *lamel* adı verilir. Lameller, asıl gaz değişiminin yapıldığı yüzeylerdir. Lameller son derece ince olduklarından, kan ve su arasında gazların difüzyon yapacakları mesafe ($L$), en aza indirgenmiştir. Lamellerin yüzeyleri, oldukça yassılaşmış olan epitel hücrelerinden oluşmuştur; böylece su ve balığın kırmızı kan hücreleri, 1 ya da 2 mikrometreden daha küçük bir mesafeyle birbirinden ayrılmıştır.

Lamellerin iç yüzeylerinde perfüzyon yapan kanın akışı, solungaçların üzerindeki su akışı gibi, tek yönlüdür. *Afferent* kan damarları oksijeni azalmış kanı solungaçlara getirirken, *efferent* kan damarları oksijence zenginleştirilmiş kanı solungaçlardan götürür (**Şekil 49.5C**). Kanın lameller içerisindeki akışı, lamellerin üzerinden akan suyun akışına zıt yöndedir. Bu birbirine **ters akış sistemi**, su ve kan arasındaki $P_{O_2}$ gradiyentini en uygun hale getirir ve aynı yönde akışı (paralel) kullanan bir sistemde olabilecekten daha verimli bir gaz alışverişi sağlar (**Şekil 49.6**).

Aralarında hamsilerin, tonbalıklarının ve bazı köpekbalıklarının yer aldığı bazı balıklar, ağızları açık olarak hemen hemen sürekli yüzmek suretiyle solungaçlarının ventilasyonunu sağlarlar. Bununla birlikte çoğu balık, iki pompa mekanizması vasıtasıyla solungaçlarının ventilasyonunu gerçekleştirirler. Ağız boşluğunun kapatılması ve daraltılması, suyu solungaçlar üzerine iter; ve operkular boşluğun operkular kapak açılmadan önce genişletilmesi, suyu solungaçlar üzerine çeker.

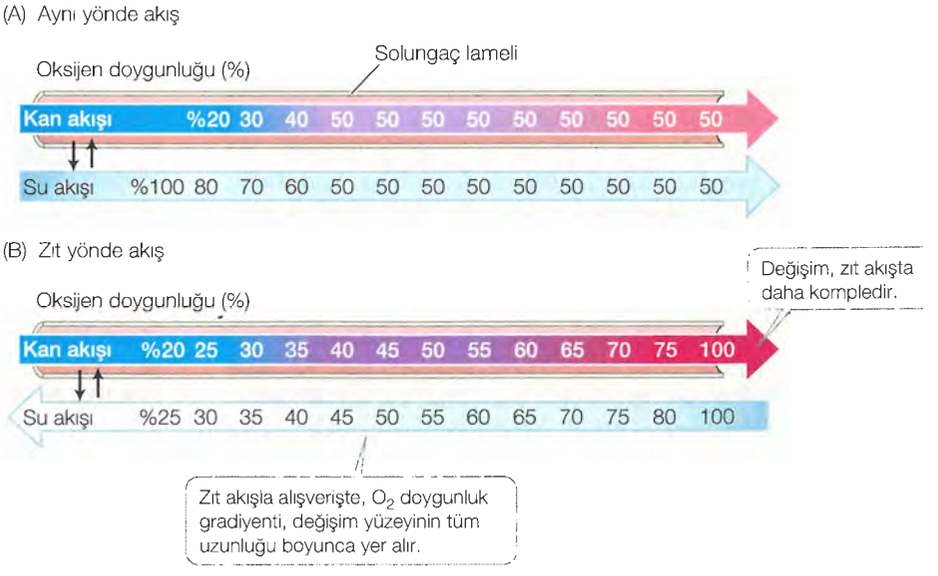
Difüzyon için yüzey alanını ($A$) maksimuma çıkaran, difüzyon için kat edilecek mesafeyi ($L$) minimuma indiren ve $P_{O_2}$ gradiyentini maksimuma çıkaran bu adaptasyonlar, balıkların yetersiz çevresel kaynaklardan yeterli miktarda $O_2$ alabilmesine izin verir.

### Kuşlar, gaz alışverişini maksimuma çıkarmada tek yönlü ventilasyonu kullanır

Kuşların, uzun mesafeli uçuşlarda ve memelilerin yaşayamayacağı yüksek rakımlarda bile aktivitelerini uzun süre yüksek düzeyde sürdürebilme yetenekleri dikkate şayandır. Everest Dağına tırmanan ilk ekip, oksijen takviyesi olmaksızın hemen hemen hiç hareket edemezlerken dağın zirvesinin üzerinde uçan kuşları görmeleri kendileri için sürpriz olmuştur. Kuşların yüksekte uçuşuyla ilgili kaydedilmiş en yüksek rekor, 11.278 metre yükseklikte uçan bir yolcu uçağına çarpan akbabaya aittir; insan, böyle bir yükseklikte $O_2$ takviyesi olmadan varlığını sürdüremez. Üstelik kuşların akciğerleri, benzer büyüklüğe sahip memelilerinkinden daha küçüktür ve kuş akciğerleri nefes alıp-verme döngülerinde memelilerin akciğerlerindekine göre daha az genişler ve daralır. Ayrıca, kuşların akciğerleri, nefes alma sırasında *sıkıştırılır* ve nefes verme sırasında ise *genişletilir.*

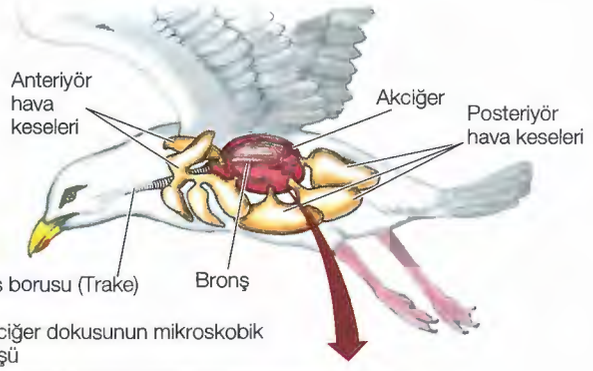
Kuş akciğerlerinin yapısı, memelilerde olduğu gibi akciğerdeki aynı solunum yolları boyunca havanın iki yönlü olarak akışından ziyade, tek yönde akışına izin verir. Memeli akciğerlerindeki hava, nefes verme sırasında hiçbir zaman tamamıyla boşaltılmadığından, taze hava ile havalandırılmamış bir akciğer volümü daima vardır. Nefes verdikten sonra akciğerde ve hava yollarında kalan hava, **ölü aralık** olarak isimlendirilir. Bu duruma zıt olarak kuş akciğerleri, çok küçük ölü aralığa sahiptir ve içeriye alınan taze hava, eski havayla karışmaz. Böylece, yüksek $P_{O_2}$ gradiyenti korunur. Kuşlar, akciğerlere ilave olarak, vücutlarının çeşitli kısımlarında yer alan **hava keselerine** sahiptir (**Şekil 49.7A**). Bu hava keseleri, birbirleriyle, akciğerlerle ve bazı kemiklerin içerisindeki hava boşluklarıyla bağlantılıdır. Hava keseleri, solunan havayı kabul eder; fakat bunlar, gaz alışveriş yüzeyleri değildir. Havayla solunum yapan diğer omurgalılarda olduğu gibi, hava **trake** (yaygın olarak *nefes borusu* olarak bilinir; böceklerin hava ileten trakeleriyle karıştırmayınız) ile vücuda girer ve kuşun gaz alışveriş sistemini trake ile terk eder; trake, **bronş** (*bronchus*) adı verilen daha küçük borucuklara bölünür.

Bronşlar, akciğerler içerisinde birbirine paralel uzanan boru şeklindeki **parabronşlara** bölünmüştür (**Şekil 49.7B**). Parabronşlar, çok sayıda ve oldukça küçük olan *hava kılcallarına* dallanır. Hava, parabronşlar boyunca akar ve gaz değişimi yüzeyleri olan hava kılcalları içerisine difüze olur. Hava kılcalları öylesine fazla sayıdadırlar ki, gaz değişimi için çok büyük yüzey alanı sağlarlar. Parabronşlar, havayı akciğerden dışarıya doğru taşıyan ve trakeye geri götüren daha büyük bronşlarla birleşirler. Böylece, kuş hava yollarının anatomisi, havanın akciğer içerisinde sürekli olarak tek yönlü akmasına izin verir.

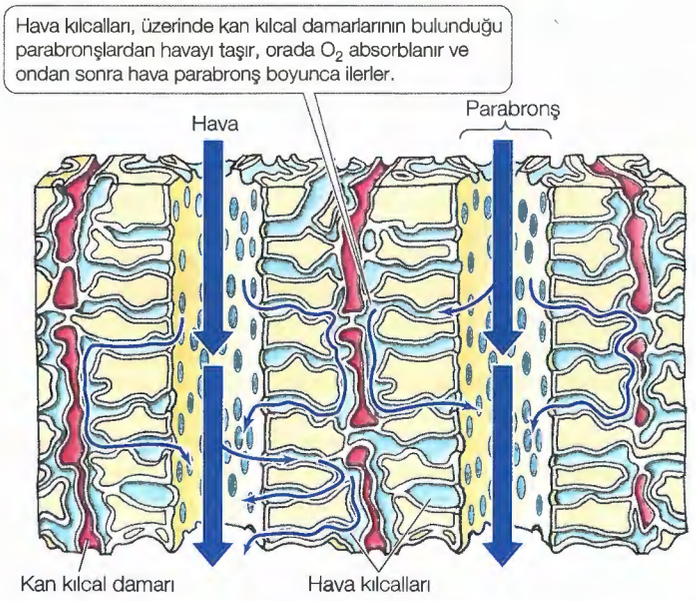



**49.6 Zıt Yönde Akışla Alışveriş Daha Verimlidir** Aynı yönde ve zıt yönde akışla gaz alışverişinin bu modellerindeki rakamlar, kan ve suyun $O_2$ doygunluk yüzdelerini göstermektedir. (A) Aynı yönde akışla gaz değişiminde, kanın ve suyun doygunluk yüzdeleri, değişim yüzeyinin yarısında dengeye ulaşır. (B) Zıt yönde akış, daha komple gaz alışverişine imkan verir; çünkü su, $O_2$ ile her zaman kana göre daha doygundur ve böylece, $O_2$ duygunluk gradienti korunmaktadır.

(A) Kuş hava keseleri ve akciğerler




(B) Kuş akciğer dokusunun mikroskobik görünüşü



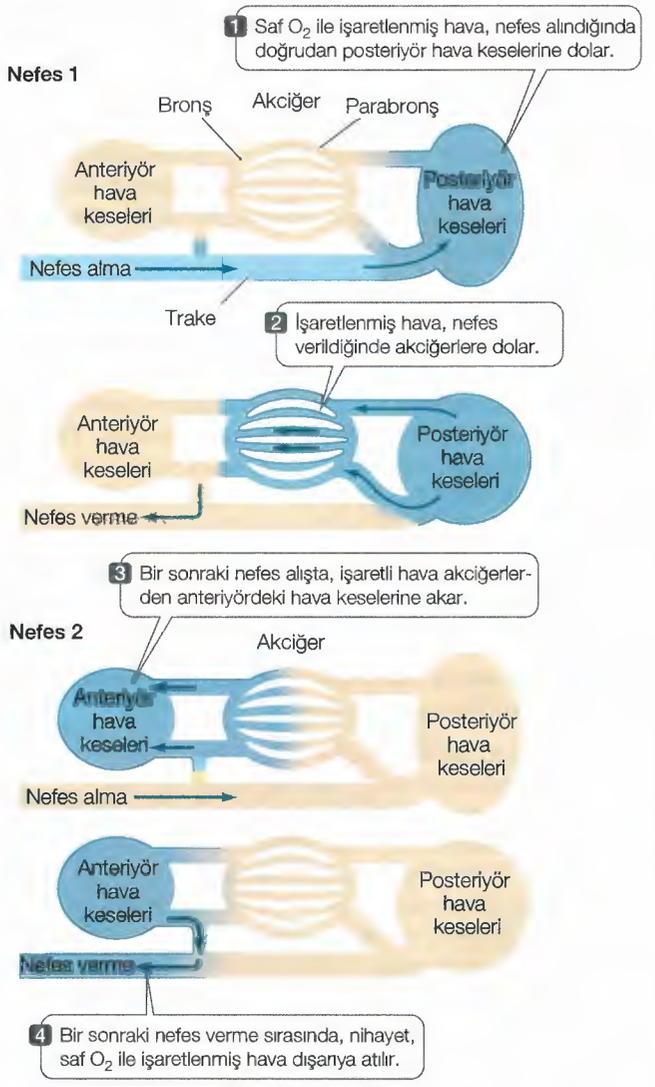

**49.7 Bir Kuşun Solunum Sistemi** (A) Hava keseleri ve kemiklerdeki hava boşlukları, kuşlara özgüdür. (B) Hava, kuş akciğerindeki parabronşlar boyunca tek yönde akar. Gaz alışveriş yerleri olan hava kılcalları, parabronşlardan dallanır.

Kuşların nasıl nefes alıp-verdiğine ilişkin bilmece, kuşların hava keselerine ve hava yollarına oksijene duyarlı küçük elektronik sensorların yerleştirilmesiyle çözülmüştür. Kuşları sadece bir kez nefes almaları için saf oksijene maruz bıraktıktan sonra, bu alınmış havanın izlenmesini mümkün olmuştur. Deneyler, tek bir soluğun, nefes alma ve nefes vermenin iki döngüsü için kuş gaz alışveriş sisteminde varlığını koruduğu; hava keselerinin körükler gibi çalıştıklarını; nefes alma sırasında keselerin genişlediğini ve nefes verme sırasında keselerin sıkıştırılarak taze havanın sürekli ve tek yönlü olarak akciğerler içerisinde akmasını sağladığını göstermiştir (**Şekil 49.8**).

Kuş gaz alışveriş sisteminin avantajları, balıkların solungaçlarınkine benzerlik gösterir. Hava keseleri, taze havanın gaz değişim yüzeyleri üzerinden tek yönlü akmasını sağlar. Böylece kuşların, gaz değişim yüzeyleri için sürekli olarak sağlamış oldukları taze havanın $P_{O_2}$ değeri, çevredeki havanınkine oldukça yakındır. Hatta çevredeki havanın kısmi oksijen basıncı, kandakinin azıcık yukarısında olduğunda, $O_2$ difüzyonla havadan kana geçebilir.

### Tidal ventilasyon, gaz alışverişinin etkinliğini sınırlayan ölü aralık meydana getirir

Akciğerler, ilk olarak "hava yutan" omurgalılarda, sindirim kanalının dışarıya uzanan bir cebi olarak ortaya çıkmıştır. Akciğerlerin yapıları önemli ölçüde evrilmiş olmasına karşın, onlar, kuşlar dışında kalan havayla solunum yapan tüm omurgalılarda ölü-uçlu keseler olarak varlıklarını korumuştur. Bundan dolayı, ventilasyon sürekli ve tek yönlü olamaz; fakat **tidal** olmalıdır; yani, içeriye alınan hava ve dışarıya verilen gazlar aynı yolu izler. Akciğerler ve hava yollarının havası, hiçbir zaman tamamıyla boşaltılamaz; onlar daima ölü aralık içerirler. Biz, solunum sırasında değiştirilen hava hacimlerini kolayca ölçebiliriz; fakat akciğerlerde ve hava yollarında bulunan ölü aralığı ölçmek için dolaylı bir yöntemi kullanmamız gerekir.




**49.8 Kuş Akciğerlerinde Hava Akış Yolu** Bir kuş tarafından nefes almayla alınan hava (mavi), posteriyör hava keselerinden anteriyör hava keselerine iletilirken akciğer boyunca tek bir yönde ilerler. Her nefes alışta alınan hava, iki solunum döngüsü boyunca sistemde kalır.

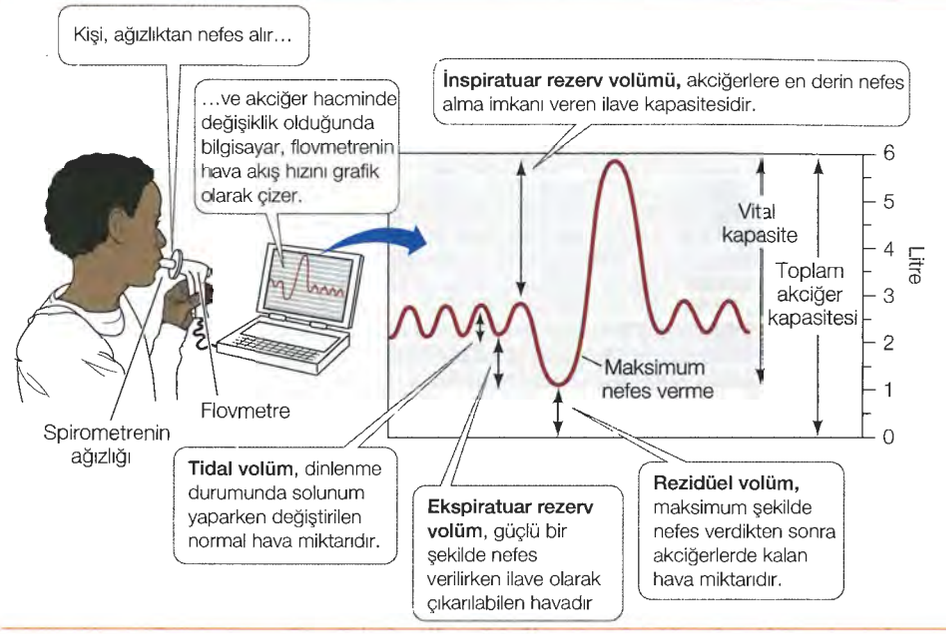
**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme **49.1 • Kuşlarda Hava Akışı.**

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK İÇİN ALETLER

### 49.9 Akciğer Ventilasyonu Ölçümü

Spirometre, aletin ağızlığından hava soluyan bir kişinin hava volümünü ölçen bir alettir. Tidal volüm, inspiratuar rezerv volüm ve ekspiratuar rezerv volüm birlikte akciğer vital kapasitesini oluştururlar.




*Spirometre*, solunumla içeriye alınan ve dışarıya verilen hava hacmini ölçen bir alettir (**Şekil 49.9**). Örnek olarak bir insanı kullanarak, dinlenme durumunda her soluk-ta içeriye alınan ve dışarıya verilen hava miktarına **tidal volüm** (**TV**) adı verilir (ortalama yetişkin bir insan için yaklaşık 500 ml). Normal nefes aldıktan sonra kendimizi zorlayarak almış olduğumuz ilave hava hacmi, **enspiratuar rezerv volümdür** (**IRV**). Bunun tersine, mümkün olduğu kadar güçlü bir nefes vermeyle dışarıya atılan ilave hava miktarı, **ekspiratuar rezerv volümdür** (**ERV**). Tek bir solukta değiştirilen maksimum hava kapasitesi ya da **vital kapasite** (**VC**), TV+IRV+ERV'nin toplamıdır. Bir sporcunun vital kapasitesi, genellikle sporcu olmayan kişilerinkinden daha büyüktür; vital kapasite, akciğer dokusunun sertleşmesi nedeniyle yaşlanmayla birlikte azalır.

Vital kapasite, yukarıda bahsedilen ölü aralığın var olması nedeniyle tüm akciğer kapasitesi değildir; ölü aralığa aynı zamanda **rezidüel volüm** (**RV**) de denir. Biz rezidüel volümü spirometre ile doğrudan ölçemeyiz; fakat *helyum seyreltme yöntemini* kullanarak dolaylı olarak ölçebiliriz. Kısaca, birey, içerdiği helyum (He)miktarı bilinen belirli bir miktar hava bulunun rezervuardan hava solur. Helyum akciğerler tarafından absorblanmaz; onun için, kişi nefes alıp verirken akciğerler ve rezervuar arasında düzgün bir şekilde yayılış gösterir. Tespit edilmiş olan He miktarı, daha büyük hava hacmine yayıldığından, helyumun konsantrasyonu azalır. Helyum konsantrasyonundaki bu azalma, kişinin **fonksiyonel rezidüel volümünü** (**FRV**) hesaplamamıza imkan verir; bu volüm, ERV+RV'ye eşittir. Biz, spirometre ile ERV değerini *ölçebildiğimizden*, onu FRV'den çıkartıp RV'yi elde edebiliriz.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Verilerle Çalışma • Fonksiyonel Rezidüel Volümün Hesaplanması**

RV, niçin önemlidir? Şekil 49.9'a baktığınızda normal bir kişinin ERV değerinin yaklaşık olarak 1.000 ml ve RV değerinin 1.000 ml olduğunu göreceksiniz. Böylece FRV, 2.000 ml'dir; fakat tidal volüm sadece 500 ml'dir. Yani, her nefes alışta alveollere ulaşan 500 ml'lik taze hava, 2.000 ml'lik eski hava ile seyreltilmektedir. Bu karışık havadaki maksimum $P_{O_2}$ değeri, dışarıdaki havadaki $P_{O_2}$ değerinin çok altındadır; tidal ventilasyon tarzından dolayı, alveollerdeki $P_{O_2}$, nefes alıp-verme döngüleri boyunca istikrarlı bir şekilde düşer. RV, önemlidir; çünkü solunan hava içerisindeki oksijenin seyreltilmesine ve FCR'ye katkı yapar. RV değerini artıran herhangi bir hastalık ya da durum (amfizem ya da pulmonar fibrozis gibi), hastaların solunum yeteneklerini tehlike altına sokar. Benzer şekilde, FRV ile taze havanın karıştığını düşünerek, tidal volümdeki azalmanın niçin problem olabileceğini ve bu nedenle, ameliyattan sonra kendine gelen hastaların, kendilerine ağrı veriyor olsa bile niçin derinden nefes almaya teşvik edildiklerini anlayabilirsiniz.

Tidal solunumun verimsizliğini dengelemek için, memelilerin akciğerleri, gaz değişim hızını maksimuma çıkaran bazı tasarım özelliklerine sahiptir: çok büyük gaz değişim yüzey alanlarına sahiptirler ve difüzyon yapılan mesafe çok kısadır.

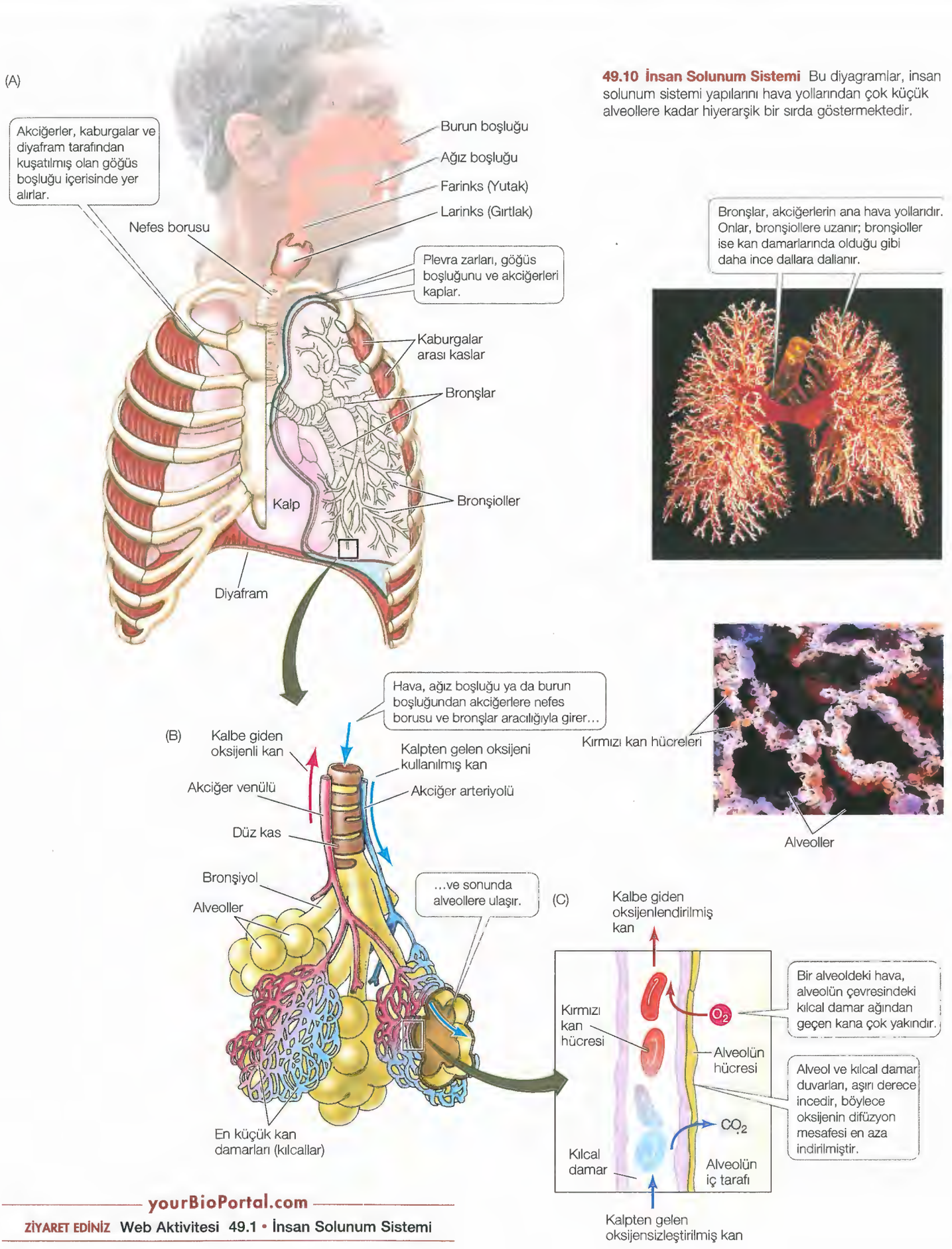
## 49.2 ÖZET

**Hayvanların solunum gazlarının değişiminin etkinliğini artıran belli başlı adaptasyonlar, gaz alışverişi için büyük yüzey alanının olması ve değişim yüzeyinin iki tarafı arasındaki konsantrasyon gradientini maksimuma çıkarmaktır.**

- Balık solungaçlarında gaz alışverişi için konsantrasyon gradientini maksimuma çıkarmanın üç farklı yolunu tanımlayınız. **Bakınız ss. 1030-1031 ve Şekil 49.5 ve 49.6**
- Solunumla ilgili hangi adaptasyonlar, kuşlara aşırı yüksekliklerde uçabilme yeteneği verir? **Bakınız ss. 1031-1032 ve Şekil 49.7 ve 49.8**
- Rezidüel volümün tidal solunumun verimliliğini niçin sınırladığını açıklayınız. **Bakınız ss. 1032-1033 ve Şekil 49.9**

Sınırlamalarına rağmen, memeli akciğerleri memelilerin solunum ihtiyaçlarına çok iyi bir şekilde hizmet etmektedir. Örnek olarak insan solunum sistemini inceleyelim.

**49.10 İnsan Solunum Sistemi** Bu diyagramlar, insan solunum sistemi yapılarını hava yollarından çok küçük alveollere kadar hiyerarşik bir sırda göstermektedir.




yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 49.1 • İnsan Solunum Sistemi

# 49.3 İnsan Akciğerleri Nasıl Çalışır?

İnsanda hava, *farinkste* (*yutakta*) birleşen ağız boşluğu ya da burun boşluğu yoluyla akciğerlere giriş yapar (Şekil 49.10A). Yutağın aşağısında, yemek borusu (özofagus) besinleri mideye iletir ve trake (nefes borusu) akciğerlere uzanır. Bu hava yolunun başlangıç kısmında *larinks* ya da ses kutusu yer alır; larinks, ses tellerine ev sahipliği yapar. Larinks, boynunuzun önünde görebileceğiniz ya da hissedebileceğiniz "Adem elmasıdır". Nefes borusu, 2 cm çapındadır. Nefes alıp-verme döngüsü sırasında hava basıncı değişiklikleri olduğunda nefes borusunun ince duvarlarının büzülmesi, C-biçimindeki kıkırdak bantlar tarafından önlenir. Eğer parmaklarınızı, boynunuzun ön tarafında larinksinizden aşağıya doğru gezdirecek olursanız bu kıkırdak bantların birkaç tanesini hissedebilirsiniz.

Nefes borusu, her biri bir akciğere giden iki bronşa bölünür. Bronşlar, art arda dallanarak ağaç benzeri bir yapı meydana getirir; bronşlar, bu yapı meydana gelirken, gittikçe daha küçük hava yollarına dallanmak suretiyle akciğerlerin tüm bölgelerine uzanır. Dört dallanmanın ardından kıkırdak destekler gözden kaybolur; bu durum, **bronşiollere** geçildiğine işaret eder. Yaklaşık 16 dallanmadan sonra, bronşiollerin çapı bir milimetreden daha küçüktür, bu evreden sonra, çok ufak ve ince duvarlı hava keseleri olan **alveoller** görülmeye başlar. Alveoller görülmeye başladıktan sonra, hava yolları yaklaşık altı kez daha dallanma geçirerek uç kısımda alveol kümeleri meydana gelir (Şekil 49.10B). Hava yolları, sadece alveollere hava iletip alveollerden hava aldıkları için, onlar gaz alışverişine iştirak etmezler; onların volümü, ölü aralıktır.

İnsan akciğerleri, yaklaşık 300 milyon alveole sahiptir. Her bir alveol çok küçük olmasına karşın, solunum gazlarının difüzyonu için onların toplam yüzey alanı yaklaşık 70 metre karedir – bir basketbol sahasının yaklaşık dörtte biri kadar. Her bir alveol, çok ince hücrelerden yapılmıştır. Alveollerin arasında ve çevresinde ağ oluşturmuş olan kılcal damarların duvarları da son derece ince hücrelerden yapılmıştır (Şekil 49.10C); onun için hava ve kan arasındaki difüzyon mesafesi, 2 mikrometreden daha kısadır. Alveollerin duvarlarına zarar veren ve sonunda onların yıkılmasına yol açan *amfizem* olarak bilinen iltihabi durum, Birleşik Devletlerde ölüme neden olma bakımından dördüncü sırada yer almaktadır. Akciğerler, bu hastalık nedeniyle, daha az sayıda fakat daha büyük alveollere sahip olmakta ve elastikliklerini kaybetmektedir, RV ise artmaktadır. Amfizeme genetik faktörler katkı yapabilmesine karşın, hastalığın temel nedeni sigara içmektir.

### Solunum yolu salgıları ventilasyona yardım eder

Memeli akciğerleri, mukus ve sürfektan olmak üzere iki salgı üretir; bu salgılar akciğerlerin gaz alışverişini doğrudan etkilemez fakat ventilasyon sürecini etkilerler.

Hava yollarını astarlayan birçok hücre, solunan havada bulunan mikroorganizmaları ve toz parçacıklarını yakalayan yapışkan mukusu üretir. Hava yollarını astarlayan diğer hücreler, sillere sahiptir; bu siller, sürekli olarak çırpılmak suretiyle, mukusu yakalamış olduğu partiküllerle birlikte farinkse doğru süpürür; farinkste bu maddeler yutulabilir ya da dışarıya tükürülür. *Mukus yürüyen merdiveni* olarak isimlendirilen bu olay, solunan havadaki kirleticilerden olumsuz yönde etkilenebilir. Bir tane sigara içmek, hava yollarındaki silleri saatlerce hareketsiz kılabilir. Sigara öksürüğü, mukus yürüyen merdiveni devre dışı kaldığı zaman hava yollarında tıkanıklık yapan mukusu temizleme ihtiyacından kaynaklanır. Kalıtsal bir hastalık olan *kistik fibrozis*, solunum yollarındaki mukusu etkileyerek solunum problemlerine neden olur (bakınız Şekil 17.3B).

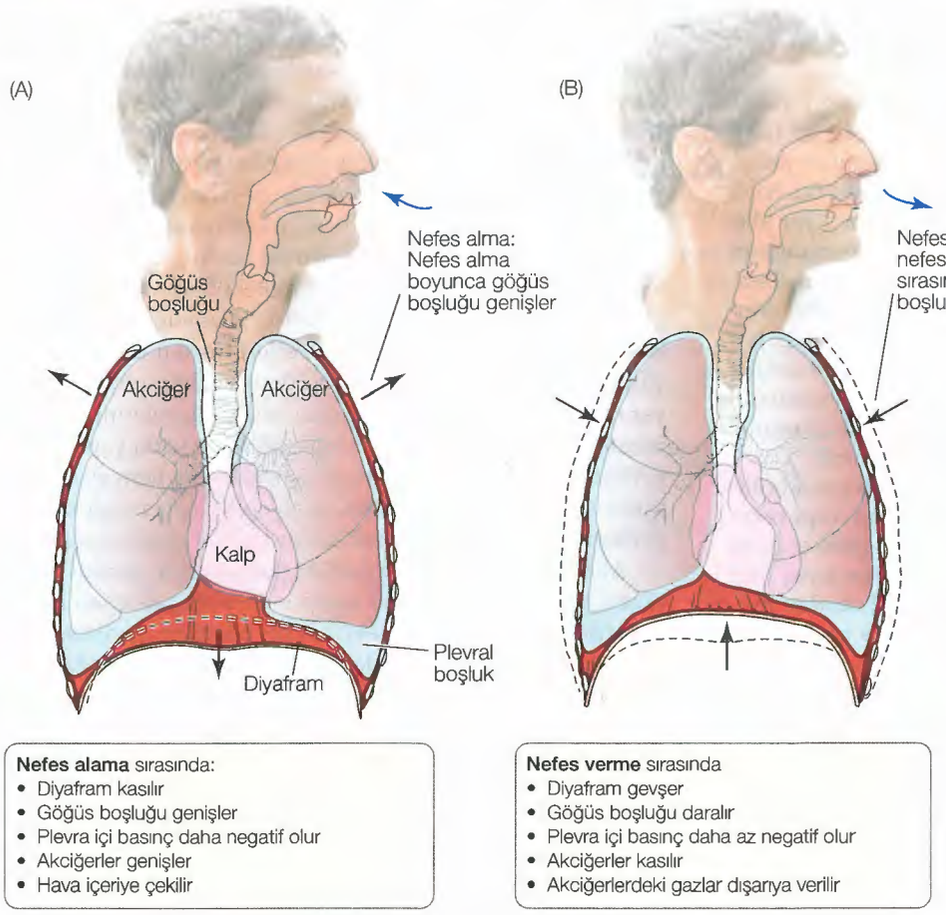
**Sürfaktan**, bir sıvının yüzey gerilimini azaltan maddedir. **Yüzey gerilimi**, su gibi bir sıvının yüzeyine elastik zar özelliği verir; Gerridae familyası üyeleri gibi bazı sucul böceklerin su üzerinde yürüyebilmelerinin nedeni budur. Kısım 2.4'de tartışıldığı gibi, yüzey gerilimi, su molekülleri arasındaki kimyasal çekim kuvvetinin sonucudur. Yüzeydeki su molekülleri üzerinde çalışan çekim kuvvetleri, üstten değil alttan ve yanlardan çeker. Kuvvetlerin bu dengesizliği, yüzey gerilimi yaratır. Alveollerin havayla temas eden yüzeylerini kaplayan ince sıvı tabakası, akciğerlerin elastikliğine katkı yapan yüzey gerilimine sahiptir. Akciğerleri şişirmek için, hem akciğer dokusunun elastikliğini ve hem de alveollerin içersindeki yüzey gerilimini yenemeye yetecek kadar kuvvet üretilmesi gerekir.

Akciğer sürfaktanı, akciğerleri şişirmek için gerekli olan işi azaltmak için ciddi öneme sahip olan yağsı, deterjan benzeri bir maddedir. Alveollerdeki belirli hücreler, gerildiklerinde sürfaktan moleküller salarlar. Eğer bir bebek bir aydan daha önce prematüre doğacak olursa, bu hücreler, sürfaktan üretme yeteneklerini henüz geliştirmemiş olabilir. *Respiratuar distres sendromu* olarak bilinen bu duruma sahip olan bir bebek, nefes alıp-vermede çok büyük zorlukla karşılaşır ve oksijenin tükenmesi ve yokluğundan dolayı ölebilir. Prematüre bebekler için uygulanan yaygın tedaviler, onları, solunumlarına yardımcı olan suni solunum cihazlarına bağlamak ve onlara akciğer gelişimini hızlandıran hormonlar vermektir. Yeni bir yaklaşım, bir sprey yardımıyla akciğerlere sürfaktan uygulamaktır.

### Akciğerler, göğüs boşluğundaki basınç değişiklikleriyle havalandırılır

İnsan akciğerleri, **göğüs boşluğu** içerisinde askıya alınmıştır; göğüs boşluğu, **diyafram** adı verilen kastan yapılmış bir kılıfla altta çevrelenmiş olan kapalı bir odacıktır (bakınız Şekil 49.10A). Her bir akciğer, **plevra zarı** adı verilen devamlı bir doku kılıfıyla kaplıdır; plevra zarı, aynı zamanda o akciğere komşu olan göğüs boşluğunu astarlar. Akciğerin plevra zarları ve göğüs boşluğu arasında gerçek bir boşluk yoktur, bu kısımda ince bir sıvı tabakası vardır. Bu sıvı, plevra zarlarının iç yüzeylerini yağlar ve böylece bu zarlar, nefes alıp-verme hareketleri sırasında birbirlerine karşı kayarak hareket edebilir. Az önce yukarıda yüzey gerilimi açıklamasında bahsettiğimiz gibi, plevra zarları içerisindeki sıvı molekülleri arasında çekim kuvvetleri vardır. Sonuç olarak, plevra zarlarını çekerek birbirinden ayırmak zordur. Islak iki cam levhayı ya da iki ıslak mikroskop lamını göz önüne getirin; bunların birisini diğerinin üzerinde kaydırabilirsiniz; fakat onları birbirlerinden ayırmak zordur. Plevra zarlarının iç yüzeyleri, yüzey gerilimi sayesinde birbirine "yapıştırılır"; dış yüzeyleri ise göğüs boşluğunun duvarına ve akciğerin yüzeyine tutunur.

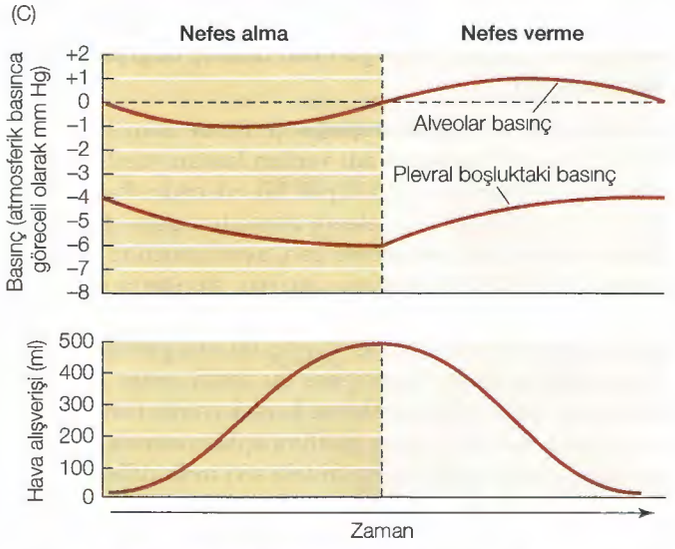
Nefes alma ve nefes verme, göğüs boşluğunun hacminde değişiklerin olmasını gerektirir (Şekil 49.11). Plevra zarları, göğüs boşluğunun duvarlarına tutunduğundan dolayı ve boşluk duvarını kaplayan plevra zarları ve akciğer yüzeyi, yüzey gerilimi tarafından birbirine yapıştırıldığından dolayı göğüs boşluğunun hacmini artıran herhangi bir girişim, plevra zarla-




**49.11 Akciğerlere Hava Giriş ve Çıkışı** (A) Nefes alma, diyaframın kasılmasıyla gerçekleştirilen bir aktif süreçtir. (B) Nefes verme, genellikle, diyafram gevşediğinde gerçekleşen pasif bir süreçtir. (C) Plevra zarları arasında yer alan plevral boşlukta her zaman negatif basınç vardır. Negatif basınçtaki varyasyonlar, solunum döngüsü sırasında akciğerlerin şişmesine ve inmesine yol açar.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 49.2 • Memelilerde Hava Akışı




rı arasındaki gerilimi artırır. Nefes alma arasında bile, kaburga kafesi dışarıya doğru çekildiğinden ve akciğer dokusunu içeriye doğru çeken elastikliğinden dolayı, plevra zarları arasında gerilim vardır. Bu hafif negatif basınç, nefes vermenin sonunda bile alveollerin kısmen şişkin kalmasını sağlar. Eğer göğüs boşluğu delinecek olursa –örneğin bıçakla yaralanmada olduğu gibi- plevra zarları arasındaki alana hava dolabilir ve akciğerin sönmesine yol açabilir. Eğer yara kapatılmazsa, solunum hareketleri, havayı akciğerlerin içerisine çekmekten ziyade plevra zarları arasına çeker (bir "emme göğüs yarası") ve akciğer içerisindeki alveollerin havalandırılması gerçekleşmez – bu duruma,"sönmüş akciğer" adı verilir.

Dinlenme sırasında nefes alınması, kas yapılı diyaframın kasılmasıyla başlatılır (bakınız Şekil 49.11A). Kubbemsi diyafram kasıldığında, aşağıya doğru hareket eder ve göğüs boşluğu genişleyerek plevra zarlarını üzerine doğru çeker. Plevra zarları arasında yer alan ince sıvı tabakasının yüzey geriliminden dolayı bu zarlar birbirinden ayrılamadığından onları akciğerler çeker. Akciğerler, kapalı bir boşluk değildir; atmosfere açılan hava yoluna sahiptirler ve genişleyebilirler. Diyafram kasıldığında, hava nefes borusundan akciğerlerin içerisine dolar ve akciğerler genişler. Diyaframın kasılması sonlandığı zaman, nefes verme başlar. Diyafram gevşediğinde, akciğer dokusunun elastik özelliği nedeniyle eski haline dönmesi, diyaframı yukarıya doğru çeker ve akciğer içerisindeki havayı hava yolları boyunca dışarıya doğru iter (bakınız Şekil 49.11B). Bir kişi dinlenme durumunda olduğu zaman, nefes alma aktif bir süreç; nefes verme ise pasif bir süreçtir.

Diyafram, göğüs boşluğunun hacmini değiştirebilen yegâne kas değildir. Kaburgaların arasında, iki takım halinde **interkostal kaslar** vardır. *Eksternal interkostal kaslar*, kaburgaları yukarıya ve öne doğru kaldırmak suretiyle göğüs boşluğunu genişletirler. *İnternal interkostal kaslar* ise kaburgaları aşağıya ve içeriye doğru çekmek suretiyle göğüs boşluğunu küçültürler. Ağır egzersiz sırasında, eksternal interkostal kaslar, inspiratuar rezerv volümü kullanarak içeriye alınan havanın hacmini artırır; internal interkostal kaslar ise ekspiratuar rezerv volümü kullanarak dışarıya verilen havanın hacmini artırır. Karın kasları da nefes alıp vermeye yardım edebilir. Bu kaslar kasıldıkları zaman, karın boşluğundaki içeriğin diyaframa doğru iter ve dolayısıyla ekspiratuar rezerv volüme katkı yapar.

Ventilasyon ve perfüzyon olaylarının birlikte gerçekleşerek, gaz değişimi yüzeylerinin iki tarafı arasındaki kısmi basınç gradientlerini maksimuma çıkardığını hatırlayınız. Ventilasyon, difüzyonun gerçekleştiği yer olan alışveriş yüzeyinin ortam tarafına $O_2$ götürür ve oksijen oradan perfüze kan tarafından alınarak kendisine ihtiyacı olan dokulara taşınır. $CO_2$ değişimi için bunun tersi doğrudur. Perfüzyon, karbon dioksiti alışveriş yüzeyine getirir; orada dışarıya difüze olur ve ventilasyon tarafından alıp götürülür.

## 49.3 ÖZET

**Memeli solunum sistemi, oldukça dallanmış olan hava yolları sisteminden oluşmuştur; bu dallar, gaz alışveriş yüzeyleri olan alveol adı verilen ucu kör keseciklerde sonlanır. Solunum kasları, akciğerler ve dışarıdaki hava arasında basınç farklılıkları yaratmak suretiyle alveolleri havalandırır. $CO_2$ ve $O_2$, ince kılcal damarlar ve alveollerin duvarlarından difüzyonla geçerek değiştirilir.**

- Burundan bir solukta alınan havanın gaz değişim yüzeyine ulaşıncaya kadar izlediği yolu tanımlayınız **Bakınız s. 1035 ve Şekil 49.10**
- Memeli solunum sisteminin fonksiyonunu korumada, mukus ve sürfaktan hangi rolleri oynar? **Bakınız s. 1035**
- Göğüs boşluğu, plevra zarları ve akciğerler arasındaki anatomik ve işlevsel ilişkileri açıklayınız. **Bakınız ss. 1035-1036 ve Şekil 49.11**

Artık, solunum gazlarının ventilasyonla gaz alışveriş zarlarının dış ortama bakan yüzüne nasıl getirildiğini ve oradan nasıl götürüldüğünü öğrenmiş durumdayız; bu gazların, gaz alışveriş zarlarının iç tarafından perfüzyonla nasıl götürüldüğü ve oraya nasıl getirildiğine bakabiliriz.

# 49.4 Kan Solunum Gazlarını Nasıl Taşır?

Akciğerlerin perfüzyonu, dolaşım sisteminin işlevlerinden bir tanesidir. Dolaşım sistemi, bir pompa (kalp) ve kanı tüm vücuda taşıyan kan damarları ağını kullanır. Dolaşım sistemleri, Bölüm 50'nin konusudur; biz burada perfüzyonun sadece bir yönünü, yani kanın solumun gazlarını nasıl taşıdığını, tartışacağız.

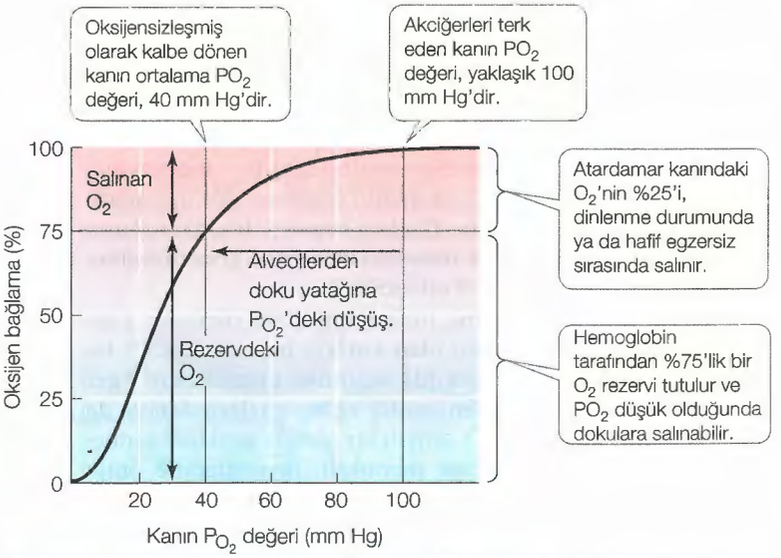
Kanın sıvı kısmı olan *kan plazması*, çözelti içerisinde bir miktar $O_2$ taşır; fakat, onun bu polar olmayan molekülü taşıma yeteneği sınırlıdır. Bir insanın kan plazması, 100 ml plazma başına yaklaşık 0.3 ml $O_2$ içerebilir; bu içerik, bazal metabolizmayı bile desteklemeye yeterli değildir. Bununla birlikte omurgalı ve omurgasız çoğu hayvanın kanı, dönüşümlü olarak $O_2$ bağlayan molekülleri içerir; böylece bu moleküller, kanın taşıma kapasitesini artırır. Bu moleküller, $P_{O_2}$'nin yüksek olduğu yerlerde oksijeni bağlar; $P_{O_2}$'nin düşük olduğu yerlerde ise oksijeni serbest bırakır. Hayvanlar aleminde çok sayıda $O_2$ taşıma molekülü vardır; fakat omurgalılardaki bu rol, kırmızı kan hücreleri içerisinde bulunan bir protein olan hemoglobin tarafından yerine getirilir. Hemoglobin, kanın oksijen taşıma kapasitesini yaklaşık 60-kat artırarak metabolizmayı mümkün olduğu kadar yüksek kılar.

### Hemoglobin tersinir olarak $O_2$ ile birleşir

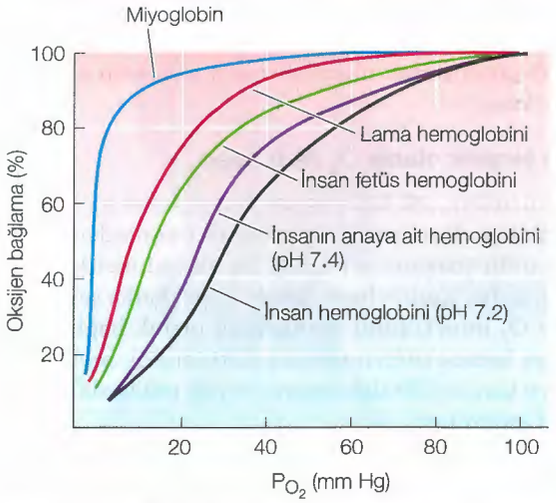
Kırmızı kan hücreleri, çok fazla sayıda hemoglobin molekülü içerir. **Hemoglobin**, dört tane polipeptid alt biriminden oluşmuş bir proteindir (bakınız Şekil 3.9); bu alt birimlerden her biri, bir *hem grubunu* içerir – hem, demir içeren halka şeklinde bir yapı olup $O_2$ molekülünü dönüşümlü olarak bağlayabilir. Böylece, her hemoglobin molekülü dört tane $O_2$ molekülü bağlayabilir ve kana vücut dokularına büyük miktarda $O_2$ taşıma yeteneği kazandırır.

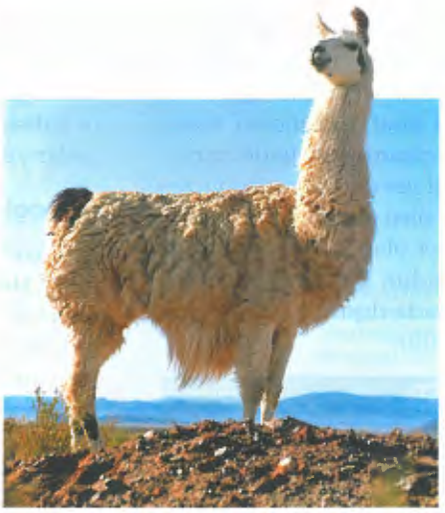
Hemoglobinin $O_2$ bağlama ya da serbest bırakma yeteneği, onun ortamındaki $P_{O_2}$'ye bağlıdır. Kan plazmasının $P_{O_2}$'si yüksek olduğu zaman, ekseriyetle akciğer kılcal damarlarının içerisinde olduğu gibi, her hemoglobin molekülü en fazla dört tane $O_2$ molekülü taşıyabilir. Kan, vücudun arta kalan diğer kısımlarında dolaştığı zaman, düşük $P_{O_2}$ değeriyle karşılaştığında, hemoglobin molekülü taşıdığı oksijen moleküllerinin bir kısmını serbest bırakır (**Şekil 49.12**).

$P_{O_2}$ ve hemoglobine bağlı $O_2$ miktarı arasındaki ilişki, doğrusal değil S-biçimindedir (sigmoidal). Şekil 49.12'deki hemoglobin-oksijen bağlama eğrisi, hemoglobin molekülünün dört alt birimi arasındaki ilişkileri yansıtır. Düşük $P_{O_2}$ değerlerinde, sadece bir tane alt birim bir $O_2$ molekülü bağlayacaktır. Bu gerçekleştiği zaman, o alt birimin biçimi değişir ve tüm hemoglobin molekülünün dördüncül yapısını değiştirir. Bu yapısal değişiklik, diğer alt birimlerin $O_2$ molekülü bağlamasını kolaylaştırır; yani, onların oksijen bağlamaya olan *ilgisi* artırılır. Bu nedenle, hemoglobin moleküllerinin ikinci bir $O_2$ molekülünü bağlaması için (yani %50 doygunluğa ulaşması için) $P_{O_2}$'de küçük bir artışın (%25 doygun durumdakinden daha fazla) olması ve bir tane oksijen molekülü bağlaması gereklidir . Bir alt bi-




**49.12 Hemoglobine $O_2$ Bağlanması $PO_2$'ye Bağlıdır** Akciğerleri terk eden kandaki hemoglobin %100 doygun durumdadır (her bir hemoglobin molekülüne dört tane $O_2$ molekülü bağlanmıştır). Çoğu hemoglobin molekülü, vücutta dolaşırken dört tane $O_2$ molekülünden sadece bir tanesini bırakır ve kan akciğerlere döndüğünde halen daha %75 doygun durumdadır. Bu $O_2$-bağlama eğrisinin dik kısmı, doku PO2 değeri normal 40 mmHg değerinin altına düştüğünde devreye girer; o noktadaki hemoglobin kendi rezerv oksijeniyle "yüklü" değildir.



*Lama glama*

**49.13 Oksijen Bağlama Adaptasyonları** Miyoglobin ve farklı hemoglobinler, farklı koşullara uyum sağlamış faklı $O_2$-bağlama özelliklerine sahiptir. Örneğin, Güney Amerika'da yayılış gösteren Camelidae familyası üyelerinin hemoglobinleri, $PO_2$'nin düşük olduğu yüksek irtifalarda $O_2$ bağlamaya uyum sağlamıştır. Fetal hemoglobinin oksijen bağlamaya olan ilgisi anneye ait hemoglobininkinden daha fazla olup plasentadan $O_2$ transferini kolaylaştırmaktadır. Yüksek metabolizma, kanın pH değerini düşürdüğünde, hemoglobin oksijenlerini daha fazla salar.

rim tarafından bağlanan oksijenin, diğer alt birimlerin $O_2$ ilgisi üzerindeki bu etkisine, **pozitif işbirliği** adı verilir.

Üçüncü $O_2$ molekülü bağlanır bağlanmaz bu ilişkiyi değiştirir gibi görünmektedir; hemoglobinin yüzde 100 doygunluğa erişmesi için $P_{O_2}$'de büyük bir artışın olması gereklidir. Sigmoid eğrinin bu üst kıvrımı, muhtemelen bu olaydan dolayı ortaya çıkmaktadır. Mevcut olan tüm alt birimler oksijen tarafında işgal edilmeye daha yaklaşıldıkça, herhangi bir $O_2$ molekülünün bağlanmak için yer bulma olasılığı azalacaktır. Onun için yüzde yüz doygunluğu, nispeten daha büyük $P_{O_2}$ başarır.

Hemoglobinin $O_2$-bağlama/ayrışma özellikleri, ihtiyacı en çok olan dokulara $O_2$ getirmeye yardım eder. $P_{O_2}$ değerinin yaklaşık 100 mm Hg olduğu akciğerlerde, hemoglobin yüzde yüz doygun durumdadır. Vücuttan kalbe dönen kandaki $P_{O_2}$, ekseriyetle 40 mm Hg civarındadır. Şekil 49.12'de bu $P_{O_2}$ değerinde, hemoglobinin halen %75 doygun olduğunu görebilirsiniz. Bu demektir ki kan vücutta dolaştığında taşıdığı oksijen moleküllerinden 4 tanesinden sadece bir tanesini serbest bırakmaktadır. Bu sistem yetersiz görünebilir, fakat, aslında oldukça uyumsaldır; çünkü hemoglobin, oksijenin yüzde yetmiş beşini, yüksek aktif dokuların uç isteklerini karşılamak için rezerv olarak saklamaktadır.

Bir doku oksijensizlik çekmeye başladığı zaman, onun lokal $P_{O_2}$ değeri 40 mm Hg'nin altına düşer, dokulara doğru akan hemoglobin, oksijen bağlama/ayrışma eğrisinin dik kısmı üzerindedir. Bu, 40 mm Hg'nin altındaki $P_{O_2}$ değerindeki nispeten küçük düşüşlerin, oksijenin çoğunun dokuya salınmasına yol açacağı demektir. Böylece hemoglobin, tam olarak nerede ve ne zaman en çok ihtiyacın olduğuna göre dokulara $O_2$ sağlama bakımından çok etkilidir.

Hemoglobinin $O_2$ taşıma fonksiyonu, tam olmayan yanmanın ortak bir yan ürünü olan karbon monoksit (CO) tarafından hızlı ve feci bir şekilde kesintiye uğratılabilir. Eğer hatalı bir ısıtma sisteminden, motor egzoz gazlarından ya da yanan kömürden gelen CO, kapalı bir alanda birikirse sonuçlar ölümcül olabilir. Karbon monoksit, hemoglobine onun oksijenle bağlanmaya olan ilgisinden 240-kat daha yüksek bir ilgiyle bağlandığından, hemoglobinin $O_2$ taşımasını önler. Birleşik Devletlerde her yıl 5.000'den daha fazla kişi CO zehirlenmesinden ölmektedir.

### Miyoglobin bir $O_2$ rezervi oluşturur

Kas hücreleri, kendi oksijen bağlama molekülleri olan *miyoglobine* sahiptir. Miyoglobin, sadece tek bir polipeptid zincirine sahip-

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 49.2 • Oksijen Bağlama Eğrileri

tir ve bu polipeptid zinciri, demir içeren ve bir tane $O_2$ molekülü bağlayabilen halka şeklinde bir yapıyla bağlantılıdır. Miyoglobinin oksijene olan ilgisi, hemoglobininkinden daha yüksektir; onun için hemoglobinin kendisine bağlı oksijenleri saldığı $P_{O_2}$ değerlerinde $O_2$ moleküllerini alır ve tutar (**Şekil 49.13**).

Miyoglobin, kas hücrelerindeki oksijenin difüzyonunu kolaylaştırır; ve metabolik isteklerin yüksek ve kan akışının kesilmiş olduğu zamanlarda bir $O_2$ rezervi sağlar. Kasılan kaslar damarları sıkıştırdığından dolayı, kaslarda kan akışının kesilmesi yaygındır. Doku $P_{O_2}$ değerleri düşük olduğunda ve hemoglobinin artık $O_2$ sağlayamadığı zaman, miyoglobin bağlamış olduğu oksijen moleküllerini salar. Foklar gibi derinlere dalan memeliler, kaslarında yüksek konsantrasyonlarda miyoglobine sahiptir; onların uzun süre su altında kalabilmelerinin nedeni budur. (Su altına dalış ile ilgili diğer adaptasyonları, Bölüm 50'de tartışacağız.) Hatta dalış yapmayan memelilerde de, sıklıkla uzun süreli çalışmalar için gerekli olan kaslar, kısa aralıklı dönemlerde kullanılan kaslara göre, Kısım 48.2'de not edildiği gibi, daha fazla miyoglobine sahiptir.

### Hemoglobinin oksijene olan ilgisi değişebilir

Çeşitli faktörler, hemoglobinin $O_2$ bağlama/serbest bırakma özelliklerini, dolayısıyla dokulara $O_2$ sağlanmasını etkiler. Bu faktörlerden üçü, hemoglobinin kimyasal bileşimi, kanın pH'sı ve kırmızı kan hücrelerindeki 2,3-bisfosfogliserik asidin (BCG) varlığıdır.

**HEMOGLOBİN BİLEŞİMİ** Hemoglobin molekülünü oluşturan polipeptid zincirinin kimyasal bileşimi değiştiğinden, birden daha fazla tipte hemoglobin molekülü vardır. Yetişkin insanların normal hemoglobini, iki çeşit polipeptid zincirinin her birinden iki tane –iki α-globin zinciri ve iki β-globin zinciripolipeptid zincirine sahiptir ve $O_2$–bağlama özellikleri Şekil 49.13'de gösterilmiştir.

İnsan fetüsü, doğumdan önce, iki α-globin ve iki γ-globin zincirlerinden oluşmuş farklı bir hemoglobin formuna sahiptir. Fetal ve ergin hemoglobini arasındaki işlevsel farklılık, fetüs hemoglobininin oksijene olan ilgisinin daha yüksek olmasıdır. Bu nedenle, fetal hemoglobin-oksijen bağlama/disosiyasyon eğrisi, ergininkiyle karşılaştırıldığında sola doğru kaymıştır (bakınız Şekil 49.13). Bu eğrilerden, eğer hemoglobinin her iki tipi aynı $P_{O_2}$'ye maruz kaldıklarında (plasentada

oldukları gibi), fetal hemoglobinin anne hemoglobini tarafından salınan oksijeni alabileceğini görebilirsiniz. Oksijene olan ilgideki bu farklılık, anne kanından fetüs kanına yeterli düzeyde $O_2$ transferini olası kılar.

Güney Amerika Camelidae familyası üyeleri –lama, alpaka, guanaco ve vikunya- And Dağlarına özgü hayvanlardır. Bu memelilerin doğal habitatları, deniz seviyesinden 5.000 metreden daha yükseklerde yer almaktadır; onların yayılış alanlarındaki $P_{O_2}$, 85 mm Hg'nin altındadır, akciğerlerindeki $P_{O_2}$ ise 50 mm Hg civarındadır. Onların düşük oksijen düzeyine sahip ortamında yaşamlarını sürdürme şansını artırmak için, bu hayvanların hemoglobinlerinin $O_2$ bağlama/disosiyasyon eğrileri, çoğu diğer memeli hayvanların eğrilerinin solunda kalmaktadır –başka bir değişle, bu hayvanların hemoglobini, diğer memelilerdekinden daha düşük $P_{O_2}$ değerlerinde $O_2$ ile doygun hale gelebilmektedir.

**HEMOGLOBİN VE pH** Hemoglobinin $O_2$-bağlama özellikleri, fizyolojik koşullardan da etkilenir. Hemoglobinin işlevi üzerine pH'nın etkisi, **Bohr etkisi** olarak bilinir. Kan, egzersiz yapan kaslar gibi metabolik olarak aktif olan dokulardan geçtiğinde, laktik asit, yağ asitleri ve $CO_2$ gibi asidik metabolitleri toplar. Sonuç olarak, kanın pH'sı düşer. Fazla olan $H^+$ iyonları, tercihen, oksijenini bırakmış hemoglobin moleküllerine bağlanır ve onun $O_2$ bağlamaya olan ilgisini azaltır, böylece hemoglobinin $O_2$-bağlama/disosiyasyon eğrisi sağ tarafa doğru kayar (bakınız Şekil 49.13). Bu kayma, pH'nın düşük olduğu dokularda, hemoglobinin daha fazla $O_2$ salacağı anlamına gelmektedir – oksijene en çok ihtiyacın duyulduğu yerde ve zamanda $O_2$ sağlamanın bir başka yolu.

**2,3-BİSFOSFOGLİSERİK ASİT** BPG, glikolizin bir ara ürünüdür (bakınız Şekil 7.5). Memelilerin kırmızı kan hücreleri, düşük $P_{O_2}$ değerine glikoliz hızını artırarak cevap verirler ve böylece, daha fazla BPG üretirler; BPG, hemoglobin fonksiyonunun bir önemli düzenleyicisidir. BPG, aşırı $H^+$ iyonu gibi, oksijenini kaybetmiş hemoglobinle dönüşümlü olarak birleşir ve onun oksijene olan ilgisini azaltır. Sonuç, herhangi $P_{O_2}$ değerinde, hemoglobin kendisine bağlanmış olan oksijeni, diğer durumlardakine kıyasla, daha fazla salmasıdır. Başka bir değişle, BPG, memeli hemoglobininin $O_2$-bağlama/disosiyasyon eğrisini sağa kaydırır.

İnsanlar yüksek irtifalara çıktığı zaman, ya da hareketsizliğe son verip egzersize başladıklarında, kırmızı kan hücreleri daha düşük $P_{O_2}$ değerine maruz kalır ve onların BPG düzeyi yükselir; bu, hemoglobinin dokulara daha fazla $O_2$ vermesini kolaylaştırır. Fetal hemoglobinin sola doğru kaymış $O_2$-bağlama/disosiyasyon eğrisine sahip olmasının nedeni, onun γ-globin zincirlerinin BPG'ye olan ilgisinin erişkin hemoglobininin β-globin zincirlerininkinden daha düşük olmasıdır.

## $CO_2$, kanda bikarbonat iyonları olarak taşınır

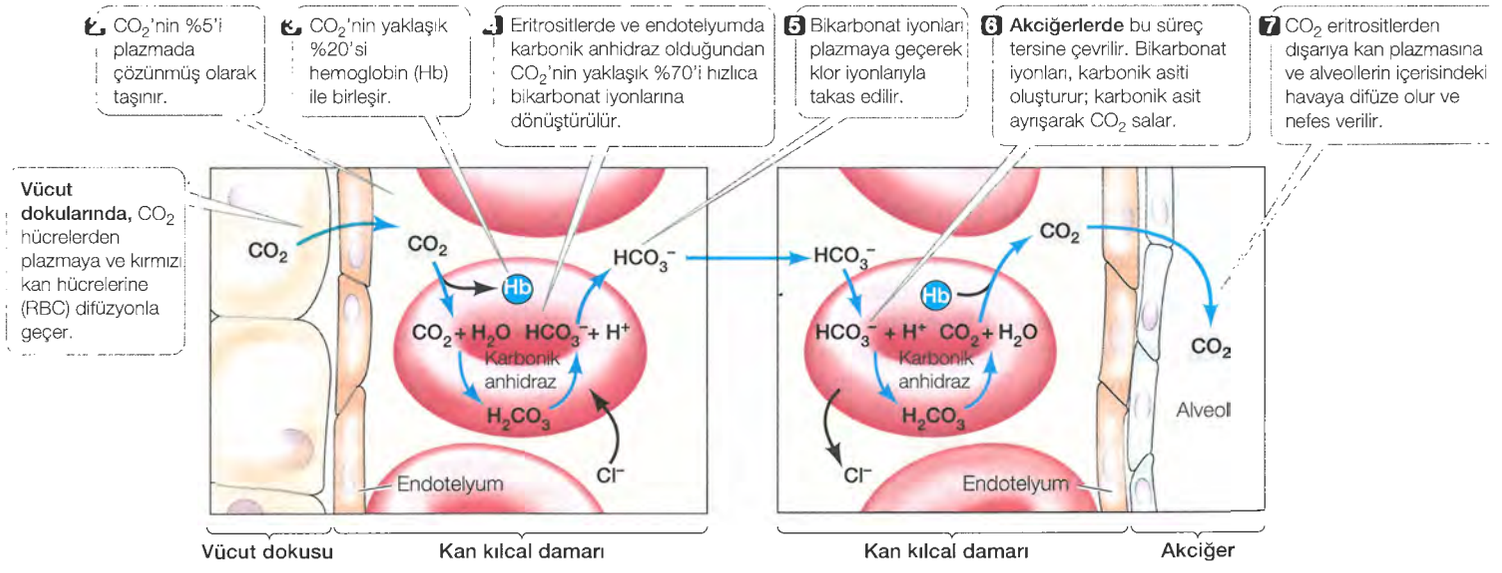
Oksijenin dokulara verilmesi, kanın solunumla ilgili işlevinin sadece yarısıdır. Kan, aynı zamanda, metabolik atık ürün olan karbon dioksiti dokulardan almalıdır (**Şekil 49.14**). $CO_2$, çözünürlüğü oldukça yüksek olan bir madde olup hücre zarından difüzyonla kolayca geçebilir; onun için $CO_2$, dokulardaki üretildiği yerden kendi kısmi basıncının ($P_{CO_2}$) daha düşük olduğu kana geçebilir. Bununla birlikte, çok az miktarda çözünmüş $CO_2$, kan tarafından taşınmaktadır. Dokular tarafından üretilmiş olan karbon dioksitin çoğu, akciğerlere **bikarbonat iyonları** ($HCO_3^-$) şeklinde taşınır. Karbon dioksit, $HCO_3^-$ iyonlarına dönüştürülerek akciğerlere taşındıktan sonra birkaç basamakta tekrar karbon dioksite dönüştürülür.

$CO_2$ suda çözündüğü zaman, onun bir kısmı karbonik asiti ($H_2CO_3$) oluşturmak üzere yavaş yavaş reaksiyona girer; karbonik asidin bir kısmı, proton ($H^+$) ve bikarbonat iyonuna ($HCO_3^-$) ayrışır. Dönüşümlü olan bu reaksiyon, aşağıdaki gibi ifade edilebilir:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

$CO_2$ ve $H_2O$ arasındaki reaksiyon, hücre dışı sıvıda yavaş ilerler. Fakat bu reaksiyonun kılcal damarların endotel hücreleri ve kırmızı kan hücreleri içerisindeki öyküsü, farklıdır; bu hücrelerde bulunan *karbonik anhidraz* enzimi, karbon dioksitin karbonik aside dönüşümünü hızlandırır. Yeni oluşmuş olan $H_2CO_3$,

**49.14 Karbon Dioksit Bikarbonat İyonları Olarak Taşınır** Kılcal damar endotel hücrelerinde ve kırmızı kan hücrelerinde bulunan karbonik anhidraz, dokularda üretilen $CO_2$'nin bikarbonat iyonlarına dönüştürülerek plazma tarafından taşınmasını kolaylaştırır. Bu süreç, akciğerlerde $CO_2$ dışarıya verilirken tersine çevrilir.



ayrışır ve meydana gelen bikarbonat iyonları plazmaya verilirken $Cl^-$ iyonlarıyla değiş tokuş yapılır (bakınız Şekil 49.14). Karbonik anhidraz, karbon dioksiti $H_2CO_3$'e dönüştürerek bu hücrelerdeki ve plazmadaki $P_{CO_2}$ değerini azaltır ve doku hücrelerinden endotel hücrelerine, plazmaya ve kırmızı kan hücrelerine $CO_2$ difüzyonunu kolaylaştırır. Bir miktar karbon dioksit de hemoglobine kimyasal olarak bağlanmış durumda taşınır.

Akciğerlerde, $CO_2$ ve bikarbonat iyonlarının yer aldığı reaksiyon tersine çevrilir. Karbonik anhidraz enziminin, tersinir reaksiyonu hızlandırdığını hatırlayınız; bu enzim, bu reaksiyonun yönünü belirlemez. Reaksiyonun yönü, reaksiyona giren maddelerin ve ürünlerin konsantrasyonları tarafından belirlenir (bakınız Kısım 6.1). Ventilasyon, alveollerdeki $CO_2$ konsantrasyonlarını düşük tutar; onun için $CO_2$, kan plazmasından alveollerin içerisine difüzyonla geçerek kandaki $CO_2$ konsantrasyonunu düşürür; böylece, bikarbonat iyonlarının karbon dioksite dönüşmesini destekler.

## 49.4 ÖZET

**$O_2$, akciğerlerden vücuttaki dokulara taşınırken, hemoglobinle tersinir olarak birleşmiştir. Her hemoglobin molekülü, tersinir olarak dört $O_2$ molekülüyle birleşebilir; bağlanma yerlerinin doygun duruma gelmesi, hemoglobinin çevresindeki $P_{O_2}$'nin fonksiyonudur.**

- Karışık venöz kanın olağan $P_{O_2}$'sinde hemoglobin molekülünün üç tane $O_2$ molekülü tutuyor olmasının avantajını açıklayınız. **Bakınız ss. 1037-1038 ve Şekil 49.12**
- Hemoglobinin $O_2$-bağlama/disosiyasyon eğrisi, pH tarafından, BPG tarafından ve fetüsün yeni doğmuş bebeğe gelişimi tarafından nasıl etkilenir? **Bakınız s. 1039 ve Şekil 49.13**
- $CO_2$, kanda nasıl taşınır? **Bakınız ss. 1039-1040 ve Şekil 49.14**

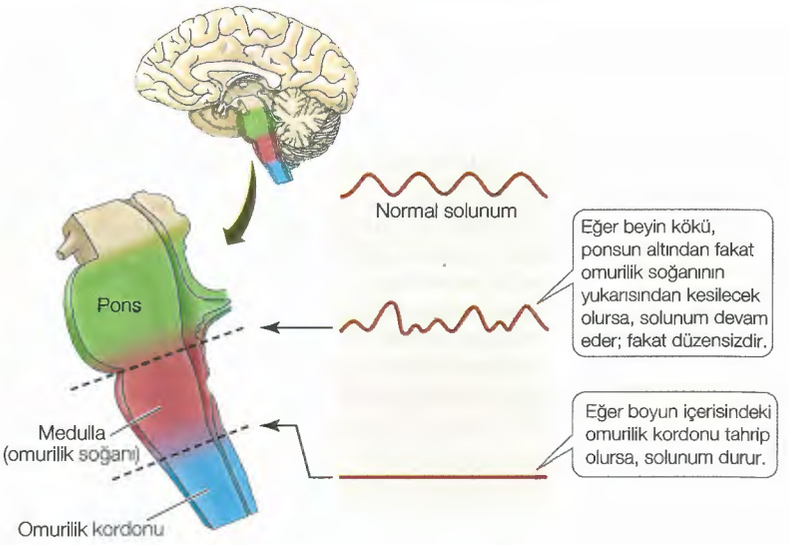
Yaşamımızı sürdürmek için her dakika nefes alıp vermek zorundayız; fakat, bu konuda genellikle endişelenmeyiz ve hatta bunu çoğunlukla düşünmeden gerçekleştiririz. Gelecek kısımda, düzenli nefes alıp-verme döngülerinin nasıl meydana getirildiği ve merkezi sinir sistemi tarafından nasıl kontrol edildiğini inceleyeceğiz.

# 49.5 Nefes Alıp-Verme Nasıl Düzenlenir?

Nefes alıp-verme, merkezi sinir sisteminin istemsiz bir fonksiyonudur. Nefes alıp-verme şekli, diğer aktivitelere bağlı olarak kendisi tarafından kolayca ayarlanır (konuşma gibi ve yeme gibi); nefes alıp-verme hızı, vücudumuzun metabolik istekleriyle uyum sağlamak için değişir. Bu, nasıl başarılır?

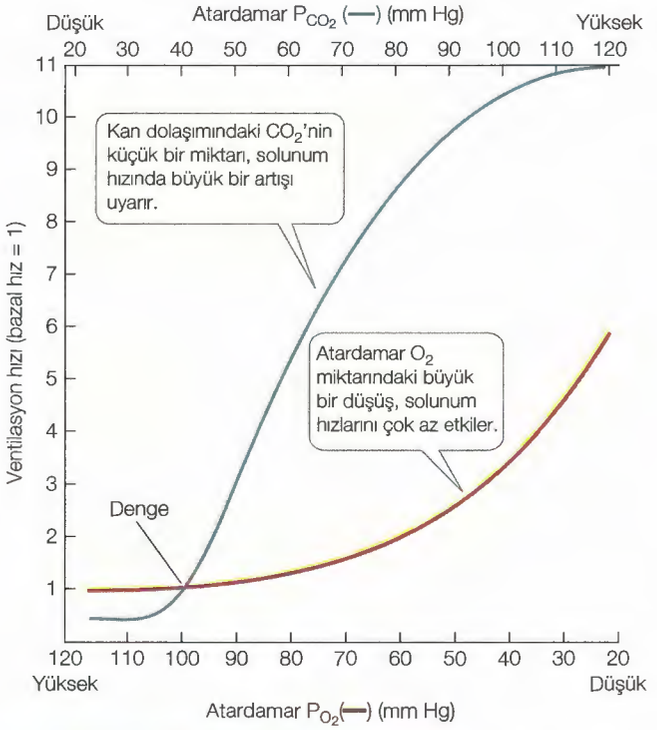
### Nefes alıp-verme beyin kökünde kontrol edilir

Otonom sinir sistemi, vücudun ihtiyaçlarını karşılamak üzere $O_2$ alınmasını ve $CO_2$ atılmasını gerçekleştirmek için hem nefes alıp verme işini sürdürür ve hem de nefes alıp vermenin




**49.15 Solunum Beyin Kökünde Kontrol Edilir** Temel solunum ritmi, omurilikte meydana getirilir ve varol köprüsünde (pons) bulunan ya da daha yukarıda yer alan nöronlar tarafından değişikliğe uğratılır.

derinliğini ve sıklığını değiştirir. Omurilik kordonu boyun bölgesinde zedelendiğinde solunumun durması, nefes alıp verme olayının beyinde meydana getirildiğini göstermektedir. Eğer beyin kökü, omurilik soğanının (omurilik kordonunun hemen yukarısındaki beyin kökü segmenti) hemen yukarısından kesilecek olursa, nefes alıp-verme olayı düzensiz olarak devam eder **(Şekil 49.15)**.




**49.16 Karbon Dioksit Solunum Hızını Etkiler** Omurilik soğanına geribildirimle kontrol edilen nefes alıp verme mekanizması, $O_2$ miktarındaki azalmadan ziyade atardamar kanındaki $CO_2$ düzeyindeki artışa daha fazla duyarlıdır. Kesişme noktası, normal (dengede) ventilasyon hızında ve kan gazı düzeylerinde meydana gelir.

Omurilik soğanındaki solunumla ilgili motor nöronlardan oluşmuş olan grup, nefes alma olayı başlamadan hemen önce impuls çıkarma hızını artırır. Bu nöronların impuls çıkarmaları gittikçe arttığında –impuls çıkarma olayı gittikçe hızlandıkça– diyafram kasılır. Nöronların tümü impuls çıkarmayı durdurduğunda, diyafram gevşer ve nefes verme başlar. Nefes verme, genellikle, pasif olarak gerçekleşen bir süreçtir ve akciğer dokusunun elastik olarak büzülme özelliğine dayanır. Ağır egzersiz sırasında olduğu gibi, nefes alıp-verme ihtiyacı fazla olduğu zaman, kaburgalar arası kasların motor nöronları, tidal solunum sırasındakinden daha büyük ölçüde çalıştırılarak nefes alma ve nefes verme hacimlerinin her ikisi de artırılır. Omurilik soğanının yukarısındaki beyin alanları, konuşmaya, yiyeceklerin yenmesine, öksürmeye ve duygusal durumlara uyum sağlamak için nefes alıp vermeyi değişikliğe uğratır.

### Nefes alıp vermenin düzenlenmesi, geribildirim bilgilerine gereksinim duyar

Nefes alıp verme ya da metabolizma değiştiğinde, kandaki $P_{O_2}$ ve $P_{CO_2}$ değerlerini değiştirir. Onun için biz, bu gazların bir tanesinin ya da her ikisinin de, omurilik soğanında nefes alıp verme ritminin oluşturulmasına bilgi sağladığını beklemeliyiz. Farklı $P_{O_2}$ ve $CO_2$ konsantrasyonlarına sahip havayı soluyan denekler ile yapılan deneyler, bizi, insanların (ve diğer memelilerin) atardamar kanındaki $O_2$ düzeyinin düşmesine karşı oldukça duyarsız; fakat $CO_2$ düzeyindeki artışa son derece duyarlı olduğu sonucuna götürmüştür. Yani, atardamardaki $P_{O_2}$ düzeyinin normal durumdan önemli ölçüde sapması, ventilasyon hızında fazla bir artışa yol açmaz; fakat atardamar kanındaki $P_{CO_2}$ düzeyindeki küçük bir yükselme bile, ventilasyon hızında büyük bir artışa neden olur (**Şekil 49.16**). Bu ilişki, su solunumu yapan hayvanlarda tersinedir; onlarda solungaçların ventilasyonu için birincil geribildirim uyarısı, oksijenden gelir.

Biz, egzersiz yaptığımızda artmış olan nefes alıp verme hızını, kanın $P_{CO_2}$ düzeyindeki bir artışın uyarıp uyarmadığını sorabiliriz. C.R. Bainton, bu soruya cevap vermek için, koşu bandı üzerinde farklı hızlarda koşan köpekleri gözlemledi. Koşu bandının hız arttığında köpeğin gaz alışveriş hızı da artmakta fakat, onların kanındaki $P_{CO_2}$ değeri sabit kalmaktadır. Kan $P_{CO_2}$ değerinin nefes alıp verme hızını kontrol etmediği şeklinde bir yargıya varmadan önce Bainton, deneyi değiştirdi. O, koşu bandının hızını artırmak yerine, köpekler aynı hızda koşsunlar fakat yokuş yukarı koşup daha fazla zorlanmaları için koşu bandının eğimini gittikçe artırdı (**Şekil 49.17**).

Bu ikinci deneyde kanın $P_{CO_2}$ değeri, koşu bandının eğimi arttıkça arttı ve solunum gazlarının alışveriş hızı da arttı. Bainton, kanın $P_{CO_2}$ düzeyinin, nefes alıp verme için esas metabolik geribildirim bilgisi sağladığı sonucuna vardı. Bununla birlikte, bir hayvan koşmaya başladığında ya da koşma sırasında hızını değiştirdiğinde, kaslardaki ve eklemelerdeki reseptörlerden gelen ilave geribildirim bilgileri, karbon dioksite karşı duyarlılığı değiştirir – ileriyi besleme bilgisinin bir örneği. Kısım 40.1'de not edildiği gibi, ileri besleme bilgisi, düzenleyici bir sistemin duyarlılığını ya da ayar noktasını değiştirebilir.

Kandaki gazların kısmi basınçları, nerede hissedilir? $P_{CO_2}$ duyarlılığının ana yeri, omurilik soğanının ventral yüzeyindeki bir alandır; bu alan, solunum ritmini sağlayan nöron gruplarından fazla uzakta değildir. Ancak, kimyasal olarak duyarlı olan bu hücrelerin birincil duyarlılıkları $CO_2$'ye değildir. Onlar, daha ziyade, $H^+$ iyonlarıyla uyarılırlar. Bu hüc-

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

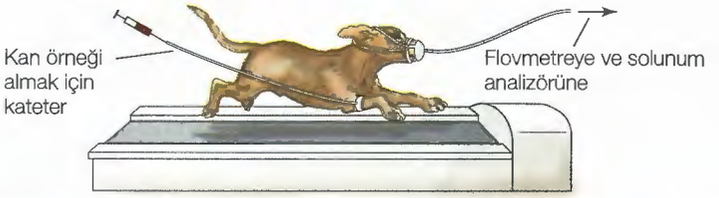
**49.17 Solunumla İlgili Kontrol Sistemlerinin Duyarlılığı Egzersizle Değişir**

Koşu bandı üzerinde koşan köpeklerle yapılan deneyler, koşu hızı değiştiğinde meydana gelen $CO_2$ değişikliğine karşı solunum sisteminin duyarlılığının değiştiğini; fakat, iş yükünde değişiklik olmadığı zaman hızda bir değişiklik olmadığını göstermiştir.

**HİPOTEZ** **Egzersiz süresince kan $CO_2$ düzeyinin yükselmesi, solunum hızında bir artışı uyaran geribildirim sinyalidir.**

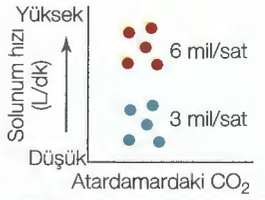
**YÖNTEM**

1. Köpekler, koşu bandı üzerinde koşmaları için eğitilir.
2. Eğitilmiş köpekler, onların solunum hızını ölçen aletlerle ve $CO_2$ düzeylerini ölçmek için kan örneği alınmasını sağlayan bir kateter ile donatılır.
3. Köpek, önce, koşu bandı üzerinde farklı hızlarda koşturulur; ve daha sonra koşu bandının eğimi yükseltilerek (iş yükü artırılıyor) koşturulur.
4. Solunum hızı, atardamar $CO_2$ konsantrasyonunun bir fonksiyonu olarak çizdirilir.

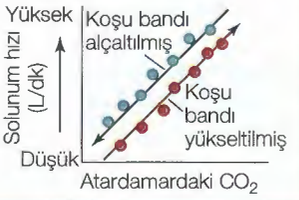



**BULGULAR**

**HIZDAKİ DEĞİŞİKLİKLER**
Solunum hızı, koşu hızıyla birlikte değişir; fakat $CO_2$ düzeyi değişmez. Hipotez, desteklenmez.



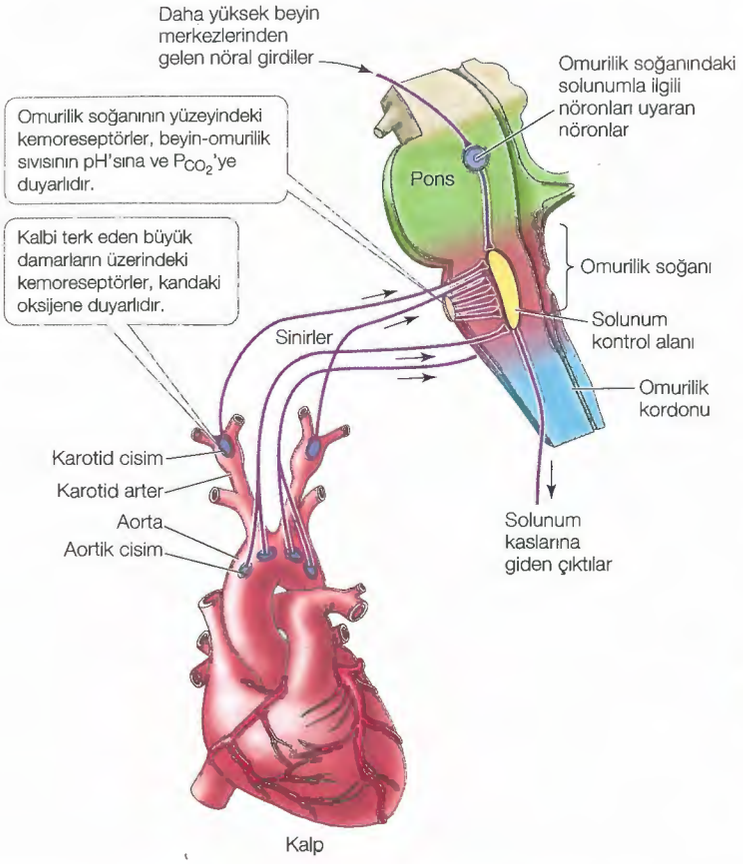

**EĞİMDEKİ DEĞİŞİKLİKLER**
İş yükü arttığında hem solunum hızı ve hem de $CO_2$ düzeyi yükselir. Hipotez, desteklenir.




**SONUÇ** **Atardamar $CO_2$ düzeyi, iş yüküne cevap olarak solunumu düzenleyen metabolik geribildirim sinyalidir.**

**İLAVE ARAŞTIRMA:** Soğuğa maruz kalma, solunum hızını artıran bir başka değişkendir. Soğukla indüklenen solunumun, kanda yükselmiş olan $CO_2$ düzeyleri tarafından yönetilip yönetilmediğini nasıl test edersiniz?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.




**49.18 Geribildirim Bilgisi, Solunumu Kontrol Eder** Vücut, solunum hızını metabolik isteklerle eşleştirmek için kalpte ve beyinde yer alan kemoreseptörlerden gelen geribildirim bilgilerini kullanır.

relerin bulunduğu ortamdaki $H^+$ iyonu konsantrasyonu ya da pH, kanın $P_{CO_2}$ düzeyini doğrudan yansıtır. Kanın $P_{CO_2}$ değeri, bu alandaki hücre dışı sıvınınkinden daha yüksek olduğu zaman, $CO_2$ kandan dışarıya difüze olur. Bu $CO_2$, su ile reaksiyona girerek karbonik asidi oluşturur ($H_2CO_3$); karbonik asit, Şekil 49.14'de gösterildiği gibi $H^+$ iyonlarına ve $HCO_3^-$ iyonlarına ayrışır. Üretilen $H^+$ iyonları, solunum gaz alışverişini artıran kimyasal değişikliklere duyarlı hücreleri uyarır. Böylece, biz uyarıcı olarak $P_{CO_2}$'yi ölçsek bile, nefes alıp vermeyi gerçek uyaran pH'dır.

Kanın $P_{O_2}$'sine duyarlılık, kalpten ayrılan aort ve karotid atardamarı gibi büyük kan damarlarının üzerinde yer alan nöral doku düğümlerinin içerisinde bulunmaktadır (**Şekil 49.18**). Bu **karotid** ve **aortik cisimler**, kimyasal algılayıcılardır. Eğer bu yapılara sağlanan kan azalırsa, ya da kanın $P_{O_2}$ düzeyi çarpıcı bir şekilde düşerse, bu algılayıcılar aktive edilir ve solunum kontrol merkezine sinirsel impulslar gönderilir. Kanın $P_{O_2}$ düzeyindeki değişikliklere çok duyarlı olmamamıza karşın, karotid ve aortik cisimler, çok yüksek irtifalara maruz kalınması boyunca ya da kan hacmi veya basıncı çok düşük olduğu zaman solunumda artışı uyarabilir. Aynı zamanda, $CO_2$ ve $O_2$ algılama arasında bir sinerjizm (birbirini güçlendirme) vardır. Kan $P_{CO_2}$ düzeyi arttığı zaman, düşük $O_2$'ye karşı duyarlılıkta artış olur ve bunun tersi de doğrudur.

## 49.5 ÖZET

**Solunumu idare eden solunum kaslarının ritmik kasılmaları, beyin kökündeki nöronlar tarafından meydana getirilir.**

- Solunum hızını kontrol eden asıl kimyasal uyarı nedir ve nerede hissedilir? **Bakınız s. 1040 ve Şekiller 49.16 ve 49.18**
- İleri besleme bilgisinin ne olduğunu açıklayınız. Solunum kontrol sisteminde ileri besleme bilgisinin bir örneğini verebilir misiniz? **Bakınız Şekil 49.17**
- Karotid ve aortik cisimlerin işlevleri nelerdir? **Bakınız s. 1042 ve Şekil 49.18**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 49.1 Hangi Fiziksel Faktörler Gaz Değişimini Kontrol Eder?

- Çoğu hücre sürekli olarak $O_2$ sağlanmasını ve $CO_2$'nin uzaklaştırılmasını ister. Bu **solunum gazları**, hayvanın vücut sıvıları ve çevresi arasında difüzyonla değiştirilir.
- **Fick'in difüzyon yasası**, çeşitli fiziksel faktörlerin gazların difüzyon hızını etkiler. Solunum gazlarının alışverişini maksimuma çıkaran adaptasyonlar, Fick yasasının bir ya da daha fazla değişkenini etkiler.
- Su ile solunum yapan hayvanlarda gaz alış verişi, sudaki düşük $O_2$ miktarı ve düşük difüzyon hızı tarafından sınırlanır. Eğer su sıcaklığı yükselirse, suyla solunum yapan hayvanlar, sudaki $O_2$ miktarının azaldığı fakat metabolizmalarının arttığı ve gaz değişim yüzeyinden suyu hareket ettirmek için gerekli olan iş miktarının artış gösterdiği iki sorunla yüz yüze gelirler. **İnceleyiniz Şekil 49.2**
- Havadaki **oksijenin kısmi basıncı ($P_{O_2}$)**, yüksek arttıkça azalır.

### 49.2 Hangi Adaptasyonlar Solunum Gazlarının Değişimini En Üst Düzeye Çıkarır?

- Gaz alışverişini en üst düzeye çıkarmak için adaptasyonlar, gaz değişim yüzey alanını artırmak, değişim yüzeyinin karşı tarafları arasındaki kısmi basınç gradientlerini maksimuma çıkarmak, solunum ortamı ile dış yüzeyin ventilasyonunu sağlamak ve kan ile iç yüzeyin perfüzyonunu gerçekleştirmektir.
- Böcekler, **trakeler, trakeoller** ve hava kılcallarından meydana gelen bir sistemle vücutlarına havayı yayarlar. **İnceleyiniz Şekil 49.4**
- Balıkların **solungaçları**, büyük gaz değişim yüzey alanlarına sahiptir; su, bu alanların üzerinden tek yönde akarak sürekli olarak ventilasyon sağlar. **Kanın ters yönde akışı**, gaz alışverişinin etkinliğinin artırılmasına yardım eder. **İnceleyiniz Şekil 49.5 ve 49.6**

- Kuşların gaz alışveriş sistemi, akciğerlerle bağlantı kuran **hava keselerine** sahiptir; fakat, hava keseleri gaz alışverişinde kullanılmaz. Kuşların akciğerlerindeki hava akışı tek yöndedir; gazlar, **parabronşlar** arasında uzanan hava kılcallarında değiştirilir. **İnceleyiniz Şekil 49.7**
- Her nefeste alınan hava, iki nefes alıp verme döngüsü için kuşun solunum sisteminde kalır. Hava keseleri, hava kılcallarına sürekli ve tek yönde akan taze hava sağlayan körükler gibi çalışırlar. **İnceleyiniz Şekil 49.8, ANİMASYONLA ÖĞRENME 49.1**
- Kuşlar dışında havayla solunum yapan tüm omurgalılarda nefes alıp verme **tidal**dır. Bu, balıkların ve kuşlarınkine göre etkinliği daha düşük olan bir gaz alışveriş sistemidir. Her nefes alışta alışveriş yapılan havanın hacmi, tidal solunumda önemli ölçüde değişebilmesine karşın, solunan hava daima eski hava ile karıştırılır. **İnceleyiniz Şekil 49.9**

## 49.3 İnsan Akciğerleri Nasıl Çalışır?

- Memeli akciğerlerindeki milyonlarca **alveol** tarafından oluşturulmuş olan gaz alışveriş yüzey alanı, son derece büyüktür; hava ile perfüzyonu gerçekleştiren kan arasındaki difüzyon mesafesi kısadır. Alveollerdeki **yüzey gerilimi**, eğer alveoller **sürfaktan** üretmeyecek olursa akciğerlerin şişirilmesini güçleştirir. **İnceleyiniz Şekil 49.10, WEB AKTİVİTESİ 49.1**
- Diyafram kasıldığında, plevra zarları çekilir ve **göğüs boşluğundaki** basınç azalır ve nefes alma gerçekleşir. Diyaframın gevşemesi, göğüs boşluğundaki basıncı artırır ve nefes verme gerçekleşir. **İnceleyiniz Şekil 49.11, ANİMASYONLA ÖĞRENME 49.2**
- Ağır egzersiz gibi metabolik ihtiyaçların aşırı olduğu periyotlar boyunca, kaburgalar arasında yer alan **interkostal kaslar**, solunan ve dışarıya verilen havanın hacmini artırır.

## 49.4 Kan Solunum Gazlarını Nasıl Taşır?

- $O_2$, kırmızı kan hücrelerinin içerisindeki **hemoglobine** tersinir olarak bağlanır. Her hemoglobin molekülü, en fazla dört tane $O_2$ molekülü taşıyabilir. **Pozitif işbirliğinden** dolayı, hemoglobinin oksijene olan ilgisi, hemoglobinin maruz kaldığı $P_{O_2}$'ye bağlıdır. Onun için hemoglobin, solunum sisteminin gaz değiştirme yüzeylerinden geçerken $O_2$ toplar ve metabolik olarak aktif olan dokulara $O_2$ verir. **İnceleyiniz Şekil 49.12**
- Miyoglobin, kaslarda $O_2$ rezervi olarak hizmet eder.
- Birden fazla tipte hemoglobin molekülü vardır. Fetal hemoglobinin oksijene olan ilgisi, anaya ait hemoglobinden daha fazladır; bu özellik, fetal kanın plasentadaki anne kanından $O_2$ almasına izin verir. **İnceleyiniz Şekil 49.13, WEB AKTİVİTESİ 49.2**
- $CO_2$, kanda, esas olarak **bikarbonat iyonları** ($HCO_3^-$) şeklinde taşınır. **İnceleyiniz Şekil 49.14**

## 49.5 Nefes Alıp-Verme Nasıl Düzenlenir?

- Nefes alıp-verme ritmi, omurilik soğanındaki ve daha yüksek beyin merkezlerindeki nöronlar tarafından meydana getirilen bir otonom işlevdir. Solunum için en önemli geribildirim uyarısı, kandaki $CO_2$ düzeyidir. **İnceleyiniz Şekil 49.16 ve 49.17**
- Nefes alıp-verme ritmi, omurilik soğanının ventral yüzeyindeki kemoreseptörlerden ve kalpten ayrılan büyük damarların üzerinde yer alan **karotid** ve **aortik cisimlerden** gelen geribildirimlere duyarlıdır. **İnceleyiniz Şekil 49.18**

**Bu bölümün kapsamlı özeti için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 49.3**

# DENEME TESTİ

1. Aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* solunum gazları, sadece difüzyonla değiştirilir.
   *b.* Oksijenin sudaki difüzyon hızı havadakinden daha düşüktür.
   *c.* Suyun $O_2$ içeriği, su sıcaklığı yükseldikçe düşer.
   *d.* Atmosferdeki $O_2$ miktarı, yükseklik arttıkça azalır.
   *e.* Kuşlar, solunum gazlarının değişimini artırmak için aktif taşıma mekanizmalarını kullanır.
2. Kuşların gaz alışveriş sistemi ile ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Solunum gazları, hava keselerinde değiştirilmez.
   *b.* Kuşlar, havadan kana $O_2$ geçişini insanların yapabildiğinden daha etkin gerçekleştirebilir.
   *c.* Kuşların akciğerlerinde hava akışı, sadece tek bir yönde olur.
   *d.* Kuş akciğerinde gaz değişim yüzeyleri, alveollerdir.
   *e.* Solunumda alınan hava, sistemde iki nefes alıp-verme döngüsü boyunca kalır.
3. Balıklardaki gaz değişimiyle ilgili aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Gaz değişim yüzeylerindeki kanın akışı, suyun akışına zıt yöndedir.
   *b.* Gazlar, solungaç yayalarında değiştirilir.
   *c.* Hızlı yüzen balıklarda, solungaçların ventilasyonu tidaldır.
   *d.* Solungaçların sıcak sularda ventilasyonunu sağlamak için gerekli iş gücü, soğuk sudakinden daha azdır.
   *e.* Solunum gazlarının difüzyon için kat ettiği mesafe, solungaç filamentlerinin uzunluğuyla belirlenir.
4. İnsan gaz alışveriş sisteminde,
   *a.* akciğerler ve hava yolları, kuvvetli bir nefes vermeden sonra tamamıyla söner.
   *b.* akciğerler içerisindeki havanın ortalama $P_{O_2}$ konsantrasyonu, her zaman akciğerlerin dışındaki havadakinden daha düşüktür.
   *c.* akciğerleri terk eden kanın $P_{O_2}$ konsantrasyonu, içeriye alınan havadakinden daha büyüktür.
   *d.* dinlenme durumundaki normal solunum sırasında her nefes alış verişte hareket ettirilen hava toplam akciğer kapasitesi olarak ifade edilir.
   *e.* $O_2$ ve $CO_2$, alveol ve kılcal damar zarlarından aktif olarak taşınırlar.
5. İnsan gaz alışveriş sistemi hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Nefes alma sırasında, akciğer ve göğüs boşluğunun duvarı arasındaki alanda negatif basınç mevcuttur.
   *b.* Tek bir tane sigara içmek, hava yollarının astarlayan hücrelerin sillerini saatler boyunca hareketsiz kılabilir.
   *c.* Omurilik soğanında yer alan solunumu kontrol eden merkez, $O_2$ konsantrasyonundaki değişikliklere atardamarlardaki $CO_2$ konsantrasyonu değişiklere olandan daha kuvvetli cevap verir.
   *d.* Sürfaktan madde olmaksızın solunumu gerçekleştirmek, oldukça güç bir iştir.
   *e.* Diyafram, nefes alma sırasında kasılır, nefes verme sırasında ise gevşer.

6. İnsan fetüsünün hemoglobini,
   *a.* ergin bireylerinkiyle aynıdır.
   *b.* oksijen için, ergin hemoglobininkinden daha fazla ilgiye sahiptir.
   *c.* dört yerine sadece iki protein alt birime sahiptir.
   *d.* annenin kırmızı kan hücreleri tarafından sağlanır.
   *e.* BPG için, ergin hemoglobininkinden daha fazla ilgiye sahiptir.
7. Hemoglobin tarafından taşınan $O_2$ miktarı, kandaki $P_{O_2}$ düzeyine bağlıdır. Aktif olan kaslardaki hemoglobin,
   *a.* $O_2$ ile doymuş durumdadır.
   *b.* sadece az miktarda $O_2$ kabul eder.
   *c.* oksijeni kolayca bırakır.
   *d.* kas dokusundaki $P_{O_2}$ değerini azaltma eğilimindedir.
   *e.* denatüre olmuş durumdadır.
8. Kandaki karbon dioksitin çoğu, nasıl taşınır?
   *a.* Kırmızı kan hücrelerinin sitoplazmasında taşınır.
   *b.* Plazmada çözünmüş $CO_2$ olarak taşınır.
   *c.* Plazmada bikarbonat iyonları şeklinde taşınır.
   *d.* Plazma proteinlerine bağlanmış olarak taşınır.
   *e.* Kırmızı kan hücrelerindeki hemoglobine bağlanmış olarak taşınır.
9. Miyoglobin,
   *a.* hemoglobinin bağlı oksijenini saldığı $P_{O_2}$ değerinde, $O_2$ bağlar.
   *b.* oksijene olan ilgisi, hemoglobinin sahip olduğundan daha düşüktür.
   *c.* hemoglobindeki gibi dört polipeptid zincirinden oluşmuştur.
   *d.* aktivite başladığında kas hücreleri için acil $O_2$ kaynağı sağlar.
   *e.* bir defasında dört $O_2$ molekülü bağlayabilir.
10. Kandaki $CO_2$ düzeyi artmaya başladığı zaman,
    *a.* Solunum hızı azalır.
    *b.* Kanın pH değeri yükselir.
    *c.* Solunum merkezleri etkisizleşir.
    *d.* Solunumun hızı artar.
    *e.* Kan, daha alkali olmaya başlar.

## TARTIŞMA

1. Antarktika'da yaşayan belirli bir balık türünün kanında hemoglobin yoktur. Bu balık türünde hangi anatomik ve davranışsal özellikleri bulmayı beklersiniz ve niçin bu balığın yayılışı, Antarktika sularıyla sınırlıdır?
2. Kan bankaları, tam kanı çok kısa süreler için depolar ve bu bankalar kan plazmasını depolarlar. Çünkü, çok uzun süre depolanmış kan hastalara verildiği zaman, hastanın dokularına sağlanan $O_2$ miktarını aslında azaltabilir. Bu, niçin böyle olmaktadır? BPG'nin farklı fizyolojik fonksiyonları bakımından bunu açıklayınız.
3. Üç Fransız fizyolog, 1875 yılında, Zenith adı verilen bir uçan balon ile gökyüzüne yükselerek azalan hava basıncının solunum üzerindeki etkilerini görmek istedi. Onlar gitgide yükseldikçe, yazdıkları daha okunamaz ve anlamsız olmaya başladı; fakat tehlike hakkında hiçbir şey kaydetmediler. Onlar tüm bilinçlerini yitirinceye kadar denge sağlamayı bir tarafa bıraktılar. Balon yeryüzüne indiğinde, bu bilim insanlarından sadece bir tanesi kurtarıldı; diğer ikisi öldü. Solunum gazlarının değişimi ve solunumun düzenlenmesi konularındaki bilgilerinizden, bu trajik olayı nasıl açıklarsınız? Bu üç adam yukarıya doğru yükseldikçe niçin denge sağlamayı görmezden gelmiştir; onlar, farkında olmadan oksijensizlikten boğulma nedeniyle ölüm sınırında mıydılar?
4. Amfizeme sahip olan hastalarda, alveollerin ince yapıları parçalanır ve akciğerler içerisinde daha büyük hava boşlukları ortaya çıkar. Aynı zamanda, akciğer dokusunun elastikliği azalır. Böyle insanların egzersize karşı toleransının niçin az olduğuna ilişkin en az iki gerekçe söyleyiniz.
5. "Vurgun" adı verilen olay, tüplü dalış yapan dalgıçların uzunca bir süre derin sularda kalıp bu derin bölgelerde dalış tüpündeki sıkıştırılmış havayı kullandıktan sonra, çok hızlı bir şekilde su yüzüne çıkan kişilerde ortaya çıkar. Vurgunların nedeni, kan plazmasındaki çözünmüş durumda olan azotun oluşturduğu küçük baloncuklardır. Foklar, zamanlarının çoğunu su altında geçirir ve tüplü dalgıçlara göre daha derinlere dalarlar; ancak foklar vurgun yemezler. Niçin?

## EK ARAŞTIRMA

Aniden, yüksek irtifalı bir yer seyahat ettiğiniz zaman, dinlenme durumundayken alışık olduğunuz nefes alıp-verme tarzını değiştirdiğinizi fark edersiniz. Bir süre nefesinizi tamamıyla durdurunuz; ondan sonra aniden, çok kısa bir süreliğine hızlı nefes alıp-vermeye başlarsınız; daha sonra nefes alıp vermeyi tekrar durdurursunuz. Bu olay, döngüsel tarzda devam eder ve Cheyne-Stokes solunumu adını alır. Bu yükseltide birkaç gün kalındıktan sonra, bu durum genellikle ortadan kalkar. Cheyne-Stokes solunumunun ortaya çıkmasına neyin yol açtığını ileri sürebilirsiniz ve bu öngörünüzü test etmek için nasıl bir deney tasarlarsınız?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com SİTESİNİ ZİYARET EDİNİZ)

**Kuş Akciğerlerindeki Hava Akışının Tanımlanması** Şekil 49.8'de tanımlanmış olan kuş akciğerlerindeki hava akışı, Duke Üniversitesinden Bretz ve Schmidt-Nielsen tarafından yapılan deneylerle belirlenmiştir. Bu egzersiz, onların yöntemlerini ve verilerini, onların bulgularının ışığı altında düşünülen sorularla birlikte sunmaktadır.

**Fonksiyonel Rezidüel Volümün Hesaplanması** Nefes alıp verme sırasında değiştirilen hava hacmini ölçmede bir spirometre kullanılır (bakınız Şekil 49.9); fakat spirometre, akciğerlerdeki "ölü aralığı" ya da rezidüel volümü doğrudan ölçemez. Rezidüel volüm, akciğerlerden nefes verme sırasında atılamayan eski hava tarafından akciğerlere alınan taze havanın seyreltilme derecesini etkiler. *Helyum seyreltme yöntemi* adı verilen bir teknik, *rezidüel volümü* ölçmede kullanılır. Bu egzersizde, kişinin fonksiyonel rezidüel volümünü (FRV) hesaplamak için helyum seyreltme deneyinden gelen verileri kullanacaksınız. Siz, aynı zamanda, FRV'deki bir artışın alveollerdeki maksimum $P_{O_2}$ üzerine etkisini de belirleyeceksiniz.

# 50 Dolaşım Sistemleri

## Sizde kalp olmalı

Boston Celtics, 29 Nisan 1993'de Boston Garden'da, Ulusal Basketbol Ligi (NBA) eleme maçında Charlotte Hornets ile karşılaştı. Celtics'in kaptanı ve yıldızı olan 27 yaşındaki Reggie Lewis, 3 dakikada 10 sayı kaydettikten sonra aniden ileriye doğru yığıldı ve yere düştü. Reggie Lewis, takımın doktoru tarafından muayene edildikten sonra maça dönmesine izin verildi. Fakat Lewis'in bacakları "titriyordu"; ve O, sadece kısa bir süre oynadı.

Lewis, eleme maçı olayından yaklaşık bir ay önce, baş dönmesi olayı yaşamıştı. Kardiyologlar tarafından ona sıkı testler yapıldıktan sonra, kardiyomiyopatinin (hastalıklı kalp kası) neden olduğu tehlikeli bir aritmiye (düzensiz kalp atışı) sahip olduğu teşhisi kondu. Bu hastalığı kabul etmek, onun profesyonel sporculuk kariyerinin sonu demekti ve Lewis, ikinci bir seçeneği araştırdı.

İkinci bir sağlık ekibi, uygulanan diğer bir takım testlerden sonra, Lewis'in normal sporcu stresine bağlı olarak geçici düzensiz kalp atışları yaşadığı sonucuna vardı. Bu durumun, Lewis'deki kalp büyümesine uygun olarak geliştiği – yüksek performans gösteren sporcularda yaygın olarak rastlanan durum- düşünüldü. Reggie Lewis, Temmuz 1993'de bir antrenmanda, bir saatlik şut çalışmasının ardından yere yığıldı ve kalp rahatsızlığından öldü.

Kalbiniz kastan yapılmış bir pompa olup dinlenme sırasında dakikada ortalama olarak 60-70 kez atar. Kalp, her atışta, vücuda yaklaşık 70 mililitre kan gönderir. Egzersiz ya da çalışma olmadığını varsayıp hesaplama yaptığımızda, saatte 300 litre, günde 7.200 litre ve yılda 2.6 milyon litre kan, hiç mola verilmeksizin, pompalanıyor demektir.

Kalp yetmezliği, Birleşik Devletlerdeki her yıl gerçekleşen ölüm vakalarının dörtte birinden (yaklaşık 600.000) sorumludur. Kalp yetmezliğine yol açan en yaygın neden, kalp kasına kan sağlayan damarların tıkanmasıdır; ve bu risk, yaşla birlikte artar. Fakat kalp yetmezliği, aynı zamanda, genç sporcular arasında önde gelen ölüm nedenidir.

Sporculardaki kalp yetmezliği, ekseriyetle, damarların tıkanmasından değil kalpteki ya da kan damarlarındaki bozukluklar nedeniyle ortaya çıkmaktadır. En yaygın bozukluk, kalp kasının kasılgan proteinlerini etkileyen bir mutasyonun yol açtığı hipertrofik kardiyomiyopatidir (HCM). Kalp, bu mutant proteinleri telafi etmede iyidir. Toplumun yaklaşık yüzde 0.5'i, hipertrofik kardiyomiyopatiye sahiptir ve onların çoğu, bu olayın farkında değildir; bu insanlar, hiçbir belirti göstermek-




**Bir Sporcunun Kalbi** Basketbol yıldızı olan Reggie Lewis, 27 yaşındayken kalp yetmezliğinden öldü. Onun kalp sorunu altında yatan kesin tıbbi durumun üzerindeki sis perdesi kaldırılmış değil.



**Açık!** Hastane acil odaları, günlük olarak kalp krizleriyle uğraşır. Kalp cerrahisindeki ve hayata döndürme tekniklerindeki ilerlemeler, birçok yaşamı kurtarmıştır; fakat, dolaşım sistemi kusurları, Avrupa, Kanada ve Birleşik Devletlerdeki ölümlerin bir numaralı nedeni olmaya devam etmektedir.

sizin yaşamlarını sürdürebilirler. Ancak, ağır egzersiz devam ettiğinde, kalp, gittikçe büyüyerek telafi yapar. Sonunda, büyüklükteki bu artış, kalp kasının kasılmalarını koordine eden elektriksel impulsları bozabilir. Ağır istek, büyümüş böyle bir kalp üzerine yüklendiği zaman, kas lifi kasılmaları, aniden koordinasyonsuzlaşabilir ve kalp, kan pompalama yeteneğini kaybeder. Durumun teşhis edilmeden ilerlemesinin nedeni, öncül belirtilerin olmayışıdır.

Teşhis, gittikçe daha iyileşmektedir. Aralık 2008'de, henüz New York Knick takımına transfer olmuş olan 33 yaşındaki Cuttino Mobley, kariyerinin kendisinin ölümüne yol açabileceğini öğrenmesinin ardından, basketbolu bıraktığını duyurdu. Reggie Lewis gibi Mobley'de de kalp büyümesi vardı. Fiziksel muayene aritminin olduğunu gösterdiği zaman, Mobley'in doktoru, bir MRG istedi; bu MRG, hipertrofik kardiyomiyopatinin tipik özelliği olan kalp duvarı kalınlaşmasının olduğunu ortaya koydu. Mobley, "MRG çektirmek, benim hayatımı kurtardı" dedi.

**BU BÖLÜMDE** Biz, dolaşım sistemlerindeki adaptasyonların, çeşitli hayvan türlerine istekleriyle uyuşacak şekilde onlara nasıl kan sağlama yeteneği verdiğini göreceğiz. Model olarak insan dolaşım sistemini alarak, kalp atışlarının mekaniğini ve atardamar, kılcal damar ve toplardamarlardan oluşan damar sisteminin özelliklerini inceleyeceğiz. Memeli dolaşım sisteminin hormonal ve nöral düzenlenmesiyle ilgili konuyu bitirmeden önce kanın özelliklerini tanımlayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


**50.1** Hayvanlar Niçin Dolaşım Sistemine İhtiyaç Duyarlar?

**50.2** Omurgalı Dolaşım Sistemleri Nasıl Ortaya Çıkmıştır?

**50.3** Memeli Kalbi Nasıl Çalışır?

**50.4** Kanın ve Kan Damarlarının Özellikleri Nelerdir?

**50.5** Dolaşım Sistemi Nasıl Kontrol Edilir ve Düzenlenir?


# 50.1 Hayvanlar Niçin Dolaşım Sistemine İhtiyaç Duyarlar?

**Dolaşım sistemi**, kastan yapılmış bir pompa (kalp), sıvı (kan) ve içerisinden vücuda sıvının pompalanabildiği bir seri borudan (kan damarları) meydana gelir. Kalp, kan ve damarlar, birlikte **kardiyovasküler sistem** (Yunancada *kardia*, "kalp" ve Latincede *vasculum*, "damar" demek) olarak bilinirler. Bir dolaşım sisteminin işlevi, vücutta maddeleri taşımaktır. Önceki bölümler dolaşım sistemlerinin ısıyı, hormonları, solunum gazlarını, kan hücrelerini, trombositleri, bağışıklık sisteminin hücrelerini ve moleküllerini nasıl taşıdığından bahsetmişti. İzleyen bölümler, o listeye besin maddelerini ve atık ürünleri ilave etmektedir. Bu kısımda, hayvanlarda bulunan dolaşım sistemlerinin genel tiplerini tanımlayacağız.

### Bazı hayvanlar, bir dolaşım sistemine sahip değildir

Birhücreli organizmalar, gereksinim duydukları şeylerin tümünü çevreden doğrudan alışverişle sağlarlar. Böyle organizmalar, çoğunlukla sucul ortamlarda ya da çok nemli karasal ortamlarda bulunurlar. Benzer şekilde, çok hücreli birçok sucul organizma, tüm hücrelerinin dış ortama yakın olmasını sağlayacak kadar, yeterince küçük ve incedir. Besin maddeleri, solunum gazları ve atıklar bu organizmaların vücudundaki hücreler ile dış çevre arasında doğrudan difüze olabildiğinden, böyle türler, bir dolaşım sistemine sahip olmayabilir.

İri vücuda sahip, dolaşım sistemi olmayan bazı çok hücreli sucul hayvanların hücrelerine, *gastrovasküler sistem* adı verilen çok fazla dallanmış merkezi boşluklar hizmet eder; bu sistem, aslında dış ortamı hayvanın içerisine getirir. Örneğin, bir süngerin tüm hücreleri, hayvanın çevresindeki suyla ya da onun merkezi boşluğunda dolaştırılan suyla temastadır ya da çok yakındır (bakınız Şekil 49.1B). Dolaşım sistemi olmayan çok küçük hayvanlar, yüksek metabolizma düzeyini ve aktivitesini koruyabilir; fakat süngerler, denizanaları ve yassı solucanlar gibi dolaşım sistemleri olmayan iri hayvanlar, inaktif, yavaş ya da hareketsiz olma eğilimindedirler. İri vücutlu aktif hayvanlar, dolaşım sistemine gereksinim duyar.

### Dolaşım sistemleri açık ya da kapalı olabilir

Hareketli olan iri vücutlu hayvanların hücreleri, hücre dışı sıvısı tarafından desteklenir. Tüm besin maddeleri –oksijen, yakıt, esansiyel moleküller- o sıvıdan sağlanır ve hücre metabolizmasının atık ürünleri o sıvının içerisine verilir. Dolaşım sistemleri, hücre dışı sıvıyı vücutta hareket ettiren kastan yapılmış odacıklara ya da *kalplere* sahiptir. *Açık dolaşım sistemlerindeki* hücre dışı sıvı, dolaşım sistemindeki sıvıyla aynıdır

ve *hemolenf* adını alır. Bu sıvı, dolaşım sisteminin damarlarını terk eder, hücreler arasından süzülür ve dokulardan geçerek daha sonra, dolaşım sistemindeki damarlara ya da kalbe geri döner ve tekrar pompalanır. Buna zıt olarak *kapalı dolaşım sistemleri*, damarlardan oluşmuş devamlılık gösteren bir sistemde tamamıyla dolaşımdaki sıvıyı (*kan*) içermektedir. Kan hücreleri ve büyük moleküller, sistem içerisinde kalır; fakat su ve düşük moleküler ağırlığa sahip çözünmüş maddeler, geçirgenlikleri fazla olan en küçük damarlardan (*kılcal damarlar*) dışarıya sızar.

Kapalı dolaşım sistemine sahip olan hayvanlardaki *hücre dışı sıvı*, hem dolaşım sistemi içerisindeki sıvıya ve hem de dışındaki sıvıya işaret etmektedir. Dolaşım sistemi içerisindeki sıvı, *kan plazmasıdır*; hücrelerin etrafındaki sıvı ise *dokular arası* (*interstitial*) sıvıdır (bakınız Şekil 40.1). 70-kilogramlık bir kişinin toplam hücre dışı sıvı miktarı yaklaşık olarak 14 litredir. Bunun dörtte birinden daha az bir kısmı –yaklaşık 3 litre- kan plazmasıdır.

Dolaşım sistemleri, resiprokal ve birbirini tamamlayıcı iki işlevle kanın vücuttaki dokulara ve organlara dağıtılmasını kontrol eder: besin maddelerini alıp atıkları elemine etmek suretiyle kanın bileşimini korumak; ve vücuttaki dokulara besin maddelerini sağlayıp onlardan atıkları uzaklaştırmak.

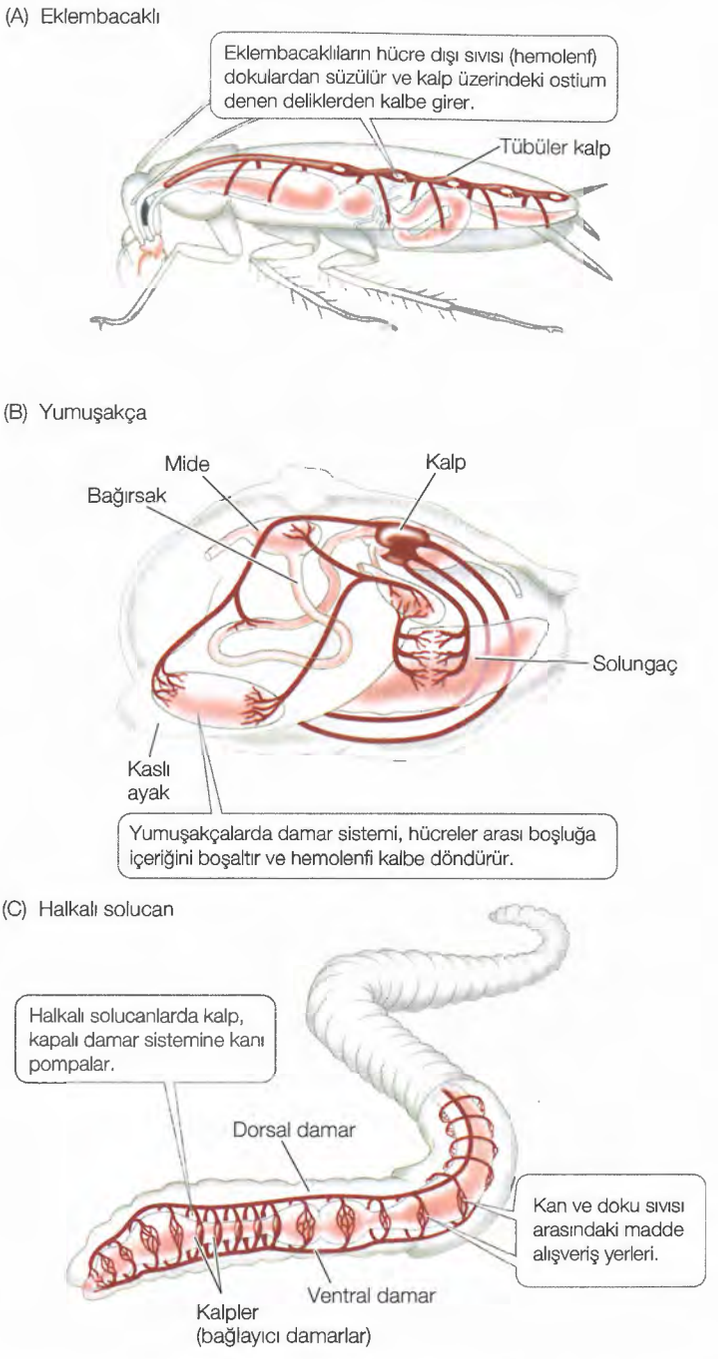
### Açık dolaşım sistemleri hücre dışı sıvıyı hareket ettirir

**Açık dolaşım sistemleri,** eklembacaklılarda, yumuşakçalarda ve diğer bazı omurgasız hayvan gruplarında bulunur. Bu sistemlerde bulunan kastan yapılmış bir pompa ya da kalp, hemolenfi damarlar aracılığıyla vücudun farklı bölgelerine götürmeye yardım eder. Bu sıvı, kalbe dönmeden önce, damarlardan çıkarak dokulara yayılır. Bu sıvı **Şekil 50.1A**'da gösterilmiş olan genelleştirilmiş eklembacaklıda, kalp üzerindeki *ostium* adı verilen deliklerden doğrudan kalbe döner. Ostiyumlar, hemolenfin gevşemiş durumdaki kalbe girmesine izin veren, fakat kalp kasıldığı zaman bu sıvının ters yönde akışını önleyen kapakçıklara sahiptir. Yumuşakçalardaki açık damarlar (**Şekil 50.1B**), hemolenfi vücudun farklı bölgelerinden toplayarak kalbe döndürür.

### Kapalı dolaşım sistemleri, kanı, kan damarlarından oluşmuş bir sistem boyunca dolaştırır

**Kapalı dolaşım sistemlerinde** yer alan damarlardan oluşmuş bir sistem, dolaşımdaki kanı dokular arası sıvıdan ayrı tutar. Kan, bir yada daha fazla sayıda kalp tarafından bu *damar sistemine* pompalanır ve kanın bazı elemanları, kanı hiçbir zaman terk etmez. Kapalı dolaşım sistemleri, omurgalılara ve halkalı solucanların yer aldığı bazı omurgasız hayvan gruplarına özgüdür.

Kapalı dolaşım sisteminin basit bir örneği, toprak solucanınkidir (**Şekil 50.1C**). Bir büyük ventral kan damarı, hayvanın anteriyör ucundan posteriyör ucuna kanı taşır. Ondan dallanan damarlar kanı, her vücut segmentindeki dokulara kan götüren daha küçük damarlara taşır. En küçük damarlarda, solunum gazları, besin maddeleri ve metabolik atıklar kan ile dokular arası sıvı arasında difüzyon yapar. Kan, daha sonra, bu damarlardan daha büyük damarlara akar; bu damarlar ise vücudun sırt kısmında yer alan ve vücudun posteriyör ucundan anteriyör ucuna kanı taşıyan büyük bir damarla birleşirler. Kas yapısında beş çift damar, vücudun anteriyör ucunda, büyük dorsal ve ventral damarları birbirine bağlar; böylece devre tamamlanır. Dorsal damar ve damarları birbirine bağlayan beş çift damar, toprak solucanının kalbi olarak işlev yapar; onların kasılmaları, kan dolaşımının sürdürülmesini sağlar. Dolaşımın yönü, dorsal damarda ve bağlayıcı damarlarda bulunan tek yönlü kapakçıklarla belirlenir.




**50.1 Dolaşım Sistemleri** Burada bir böcek (A) tarafından resmedilmiş olan eklembacaklılar ve midye (B) gibi yumuşakçalar, açık dolaşım sistemine sahiptir. Hemolenf, tübüler kalp tarafından pompalanır ve hücreler arası boşluğa açılan damarlarla farklı vücut bölgelerine yönlendirilir. (C) Toprak solucanları gibi halkalı solucanlar, kapalı dolaşım sistemine sahiptir; kapalı dolaşım sisteminde kanın hücresel ve makromoleküler elemanları damar sistemi içerisinde kalır ve kan, kastan yapılmış bir ya da daha fazla sayıda kalp tarafından bu damarlara pompalanır.

Kapalı dolaşım sistemleri, açık sistemler üzerinde bazı avantajlara sahiptir:

- Sıvı, hücreler arası boşluklardakine göre damarlar içerisinde daha hızlı akabilir ve bu nedenle, dokulara besin maddelerinin taşınması ve dokulardan atık maddelerin uzaklaştırılması daha hızlı gerçekleştirilebilir.
- Kapalı sistemler, belirli damarların çaplarını (böylece sıvı akışına direncini) değiştirmek suretiyle, seçilmiş dokuların ve organların ihtiyaçlarını karşılamak üzere kan akışını kontrol edebilir.
- Hormonların ve besin maddelerinin taşınmasına yardım eden büyük moleküller ve özelleşmiş hücreler, damarlar içerisinde tutulabilir; fakat onlar taşıdıkları maddeleri onlara ihtiyacın duyulduğu dokularda bırakabilirler.

Hayvanların tümünde, fakat özellikle çok küçük vücutlu olanlarda, kapalı dolaşım sisteminin, açık dolaşım sisteminin destekleyebileceğinden daha yüksek düzeylerdeki metabolik aktiviteleri destekleyebileceğini kabul etmek mantıklı görünmektedir. Fakat bundan sonra şunu sormamız gerekir: açık dolaşım sistemine sahip olup oldukça aktif olan böcek türleri, bu yüksek metabolik aktiviteyi nasıl sağlıyorlar? Bunun nedeni böceklerin, solunum gazlarının taşınması ve alışveriş işleminin, dolaşım sistemlerine bağlı olmamasıdır. Bölüm 49'da değinildiği gibi, böceklerde solunum gazlarının gaz alışveriş işlemi, içerisi hava dolu olan borucuklardan oluşmuş ayrı bir sistem tarafından gerçekleştirilmektedir (bakınız Şekil 49.4).

## 50.1 ÖZET

**Dolaşım sistemleri bir pompa ve açık ya da kapalı olan damar gruplarından oluşur; bu damarların içerisindeki sıvı, oksijeni, besin maddelerini, atıkları ve çeşitli diğer maddeleri içerir.**

- Açık dolaşım sistemine sahip olan çoğu hayvan niçin inaktiftir ve bu kural neden böceklere uygulanmaz? **Bakınız s. 1047 ve Şekil 50.1**

Kapalı dolaşım sisteminin bazı avantajları nelerdir? **Bakınız s. 1048**

Omurgasızların açık ve kapalı dolaşım sistemlerine ilişkin bu genel bakışta, dolaşım sistemleri hakkında bazı temel kavramları verilmiştir. Şimdi, omurgalıların daha kompleks dolaşım sistemlerini tanımlamaya çalışalım.

## 50.2 Omurgalı Dolaşım Sistemleri: Nasıl Ortaya Çıkmıştır?

Omurgalılar, kapalı dolaşım sistemlerine sahiptirler ve iki ya da daha fazla odacıklı kalpleri vardır. Kalp odacıkları kasıldığı zaman, kanı sıkıştırır ve ona basınç uygular. Daha sonra kan, kalpten dışarıya çıkarak basıncın daha düşük olduğu damarların içerisine akar. Kapakçıklar, kalbin kasılma ve gevşeme döngüleri arasında kanın geri akışını önler.

Omurgalıların farklı sınıflarının kapalı dolaşım sistemlerinin özelliklerini incelediğimizde, genel bir evrimsel tema ortaya çıkacaktır: dolaşım sistemleri daha kompleks olmaya başladığında, gaz alışveriş organlarına (solungaçlar ya da akciğerler; bakınız Bölüm 49) akan kan, vücudun diğer kısımlarına akan kandan daha tamamıyla ayrılmaktadır.

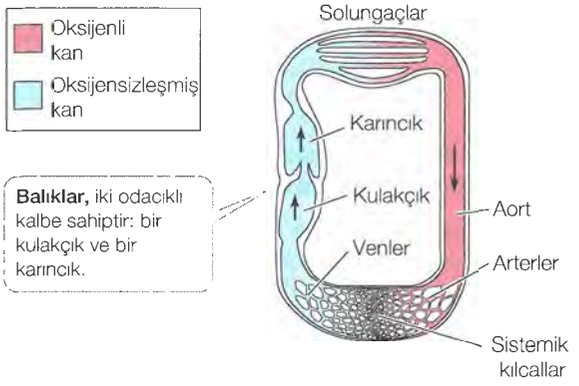
Filogenetik olarak en eski omurgalılar olan balıklarda kan, kalpten solungaçlara pompalanmakta ve daha sonra oradan vücudun dokularına giden kan kalbe dönmektedir –tek bir devre. Kuşlarda ve memelilerde, kalpten akciğerlere pompalanan kan, **pulmoner dolaşımla** akciğerlerden kalbe dönmekte ve ondan sonra kalpten vücudun diğer kısımlarına gönderilen kan **sistemik dolaşımla** kalbe dönmektedir. Tüm diğer omurgalılarda, pulmoner ve sistemik dolaşımlara kan akışını birbirinden ayıran çeşitli adaptasyonları göreceğiz.

Pulmoner ve sistemik dolaşımların her ikisi de kanı kalpten götüren **atardamar** (**arter**) adı verilen damarlar ile başlar. Atardamarlar, *kılcal damar yataklarına* kan götüren daha küçük damarlar olan **arteriyollere** dallanır. **Kılcal damarlar**, kan ve doku sıvısı arasında madde alışverişinin gerçekleştiği çok küçük, ince duvarlı damarlardır. **Venül** adı verilen küçük damarlar, kılcal damar yataklarından kanı alır. Venüller birleşerek, daha büyük damarlar olan **toplardamarları** (**venler**) oluştururlar; venler kanı kalbe geri getiren damarlardır.

Balıkların, amfibilerin, ektotermik sürüngenlerin, kuşların ve memelilerin dolaşım sistemlerini karşılaştırarak omurgalı dolaşım sistemlerinin evrimsel geçmişini izleyebiliriz.

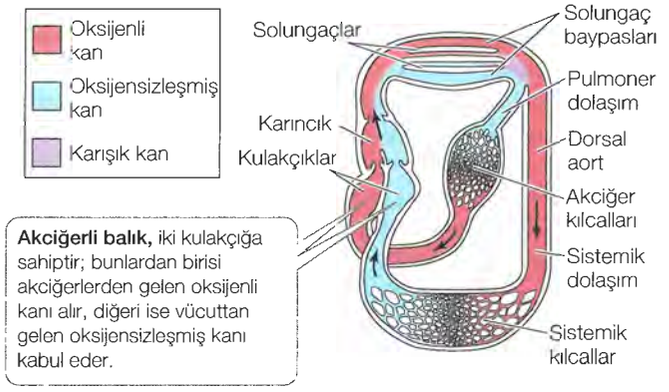
### Balıklar iki odacıklı kalbe sahiptir

Balık kalbi, iki odacıklıdır. **Kulakçık** (**atrium**, çoğulu *atria*), vücuttan gelen kanı kabul eder ve daha kaslı bir odacık olan **karıncığa** (**ventriculus**) pompalar. Karıncık, kanı, gaz değişiminin yapılacağı yer olan solungaçlara pompalar. Solungaçlardan ayrılan kan **aort** adı verilen büyük bir dorsal atardamarda toplanır; aort, kanı daha küçük arterlere ve vücudun tüm organlarına ve dokularına kan götüren arteriyollere dağıtır. Dokulardaki küçük kılcal damarların oluşturduğu kılcal damar yataklarından geçen kan, venüllerde ve venlerde toplanarak sonunda kalbin kulakçığına döner.




Karıncığın kasılmasıyla kana uygulanmış olan basıncın çoğu, kanın solungaç lamellerindeki çok sayıda daracık aralıklara girmesi nedeniyle kaybedilir. Onun için, solungaçları terk ederek aorta giren kan, düşük basınç altındadır; bu durum, balık dolaşım sisteminin dokulara oksijen ve besin maddesi sağlamaya ilişkin maksimum kapasitesini sınırlar. Atardamar kan basıncı üzerindeki bu sınırlamanın, henüz, orkinos ve Atlantik kılıçbalığı gibi çok hızlı yüzen birçok balığın performansını engelleyecek düzeyde olmadığı görülmektedir.

Su ile solunum yapma olayından havayla solunum yapmaya evrimsel geçişin, omurgalı dolaşım sistemi için önemli sonuçları oldu. Sistemin ilkel bir akciğer olarak hizmet etmeye nasıl değiştiğinin bir örneği, Afrika akciğerli balığında görülebilir.




Akciğerli balık, periyodik olarak, oksijen düzeyi düşük olan suya ya da yaşadıkları sucul ortamın kurumasıyla gelişen durumlara maruz kalır. Bu koşulların üstesinden gelmeye yönelik adaptasyon, sindirim kanalından dışarıya doğru oluşan bir cebin akciğer olarak hizmet etmesidir. Akciğer, çok sayıda ince duvarlı kan damarı içermektedir; böylece bu damarlardaki kan akışıyla, akciğerlere yutularak alınan havadan oksijen alınabilir.

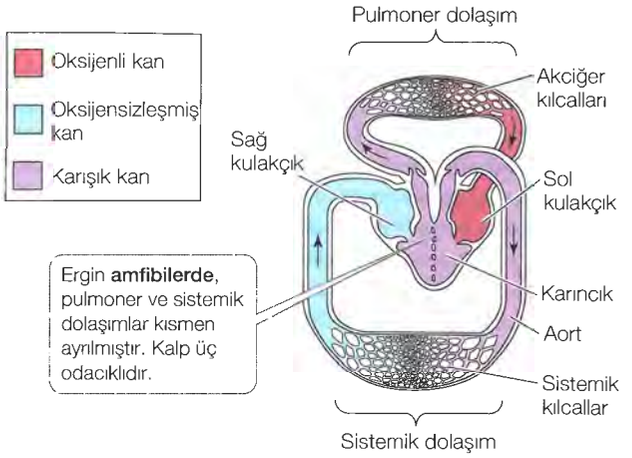
Akciğerli balığın dolaşım sistemi, bu yeni organ ile nasıl bir avantaj kazanmıştır? Balıklardaki solungaçlar, destekleyici solungaç yayları üzerinde dizilmişlerdir (bakınız Şekil 49.5). Kan, solungaç yayına bir afferent arteriyolle gider ve bir efferent arteriyolle terk eder. Akciğerli balıkların, posteriyör solungaç yayı çiftlerindeki solungaç atardamarları, kanı akciğere iletmek için düşük dirençli bir boru şeklinde değişime uğramıştır; ve bir yeni damar, oksijenlenmiş kanı akciğerden kalbe taşımaktadır. Ayrıca, anteriyördeki iki solungaç yayı, solungaçlarını kaybetmiştir ve onların kan damarları, kalpten gelen kanı doğrudan dorsal aorta vermektedir. Az sayıda solungaç yayı solungaçlarını koruduğundan, akciğerli balıklar havayla ya da suyla solunum yapabilir.

Akciğerli balıkların kalbi, pulmoner ve sistemik dolaşıma olan kan akışını kısmen birbirinden ayırır; kalp, kısmen bölünmüş bir kulakçığa sahiptir. Sol taraf, akciğerden gelen oksijenli kabul eder, sağ taraf ise diğer dokulardan gelen oksijen içeriği azalmış kanı alır. Bu iki kan akışı, kanlar karıncığa ve solungaç yayalarına giden büyük damara geçinceye kadar büyük ölçüde birbirinden ayrı kalırlar. Sonuç olarak oksijenlenmiş kan, büyük ölçüde, doğrudan dorsal aorta giden anteriyör solungaç arterlerine; oksijen içeriği azalmış olan kan ise, büyük ölçüde, işlevsel solungaçlara sahip olan solungaç yaylarındaki arterlere ve akciğerlere kan götüren solungaç arterlerine gönderilir.

Akciğerli balıklardaki akciğerin, solungaçlardan oksijen alınmasını takviye etmek amacıyla ortaya çıkmış olduğu sonucuna varabiliriz. Su, tamamıyla oksijenlendirilmiş olduğu zaman, akciğerli balık solungaçlarına güvenebilir; fakat su içerindeki oksijen tükendiğinde, balık hava yutarak oksijen alımını artırabilir. Akciğerli balıkların damar sistemindeki ilişkili değişiklikler, daha yüksek organizasyonlu omurgalıların pulmoner ve sistemik dolaşımlarının evrimi için bir aşama hazırlamıştır.

### Amfibiler üç odacıklı kalbe sahiptir

Ergin amfibilerdeki pulmoner ve sistemik dolaşımlar, kısmen birbirinden ayrılmıştır. Tek bir karıncık, kanı akciğerlere ve diğer vücut kısımlarına pompalar. İki kulakçık, kalbe dönen kanı kabul eder: bir tanesi, akciğerlerden gelen oksijenlenmiş kanı alırken diğeri vücuttan gelen oksijeni kullanılmış kanı




kabul eder. Her iki kulakçık da içerisindeki kanı aynı karıncığa boşalttığından oksijenli kan ile oksijen içeriği düşük kan birbiriyle karışabilir; böylece, dokulara gönderilen kan, oksijenle tam yüklü olmayacaktır. Bununla birlikte, karışma durumu sınırlıdır; çünkü, karıncığın anatomik özellikleri, sağ kulakçıktan gelen oksijen içeriği düşük kanını akışını pulmoner dolaşıma, ve sol kulakçıktan gelen oksijenli kanın akışını aorta yönlendirir. Pulmoner ve sistemik dolaşımın kısmen ayrılması, gaz değişim organlarında ortaya çıkan büyük basınç düşmesinden kaçınarak dokulara kan gönderme avantajına sahiptir. Dokulara gitmek üzere amfibi kalbini terk eden kan, doğrudan aorta gider; ve bunun için vücuda gönderilen kanın basıncı, ilk önce akciğere gönderilip oradan vücuda gönderilmesi durumundaki basınçtan daha yüksek olmaktadır.

Amfibiler, kanlarını oksijenlendirmek için başka bir adaptasyona sahiptir: bu hayvanlar, derilerindeki küçük kan damarlarında dolaşan kana, dış ortamdan önemli miktarda oksijen alabilir.

### Sürüngenler, pulmoner ve sistemik dolaşımı hassas bir şekilde kontrol eder

Sürüngenler, kaplumbağaları, yılanları, kertenkeleleri, timsahları ve kuşları kapsar (bakınız Şekil 33.18). Timsahlar ve kuşlar, karıncıkları tamamıyla iki odacığa bölünmüş, dört odacıklı kalbi olan bir kardiyovasküler sisteme sahiptir. Diğer sürüngenlerin hepsi, üç odacıklı kalbe sahiptir; çünkü onların karıncıkları, sol ve sağ odacıklara tamamıyla bölünmemiştir.

*Ektotermik* sürüngenlerin davranışını, ekolojisini ve fizyolojisini düşünün. Çoğunluğu, aktif, güçlü ve hızlı hayvanlardır. Fakat onların etkinliği, uzun süren bir etkin olmayan dönemlerin arasına serpiştirilmiş olarak patlarcasına ortaya çıkar, bu hayvanların metabolik hızları, *endotermik* olan kuşların ve memelilerin dinlenme evresindeki metabolik hızlardan çok daha düşüktür. Ektotermik sürüngenlerdeki metabolik ihtiyaçların aralığı öylesine büyüktür ki, onların sürekli nefes alıp vermesi gerekmez. Bazı türler, başarılı dalgıçlardır ve nefes alamadıkları halde uzunca bir periyodu su altında geçirebilirler.

Bu hayvanlar nefes alıp vermedikleri zaman, kanı akciğerlerine pompalamak için harcayacakları enerji boşuna harcanmış olacaktır. Böylece onlarda, nefes alıp verdikleri zaman kanı hem akciğerlere ve hem de diğer vücut kısımlarına gönderme; fakat nefes almadıkları zaman, pulmoner dolaşımı pas

(A)



(B)




**54.10 *Nothofagus* Goduvana Dağılımına Sahiptir** Güney kayın ağaçlarının modern dağılımı en iyi şekilde Kretase Devri'nde Gonduvana'daki kökenleri ile açıklanır. Kıtasal kayma Nothofagus'un Güney Amerika, Yeni Zelanda ve Güney Pasifik Adalarında dağılmasıyla sonuçlanır.

Ancak, ayrılmadan sonra onların soyundan gelenler bağımsız olarak evrim geçirdiler ve böylece gruplar daha farklı dağılımlar gösterinceye kadar ortaya çıkmadı. Bundan dolayı, kıtasal kayma Şekil 54.8'de gösterilen yedi bölgenin oluşumundan kısmen sorumlu olmaktadır.

Kıtasal kayma, başka türlü anlaşılması zor olacak belli biyocoğrafik dağılımları da açıklamaktadır. Örneğin, *Nothofagus* cinsi kayın ağaçları, hem Neotropikal hem de Avustralasya biyocoğrafik bölgelerinde bulunmaktadır. Bunların dağılımı cinsin Kretase dönemi sırasında kara kütlesinin ayrılması ile Gondwana'da oluştuğunu göstermektedir (**Şekil 54.10**).

*Nothofagus*'un bir biyocoğrafik bölgeden diğerine basit bir şekilde atlamadığına dair elimizde hangi delil var? 55-34 milyon yıl önceye ait Avustralya, Yeni Zelanda, Batı Antarktika ve Güney Amerika'da bulunan fosilleşmiş *Nothofagus* poleni *Nothofagus*'un bir zamanlar sürekli olarak tek bir kara kütlesine dağılmış olduğunu göstermektedir. Ayrıca, *Nothofagus* üzerinde yaygın olarak beslenen yaprak biti türlerinin dağılımı ağaçların dağılımı ile paralellik gösterir. Şili ve Yeni Zelanda arasında yaprak bitlerini barındıran bitkilerin ortak bir kara kütlesinde büyüdüğü zamanda, burada bulunan böcekleri muhtemelen dağıtan hiçbir hava ya da su akıntısı yoktur.

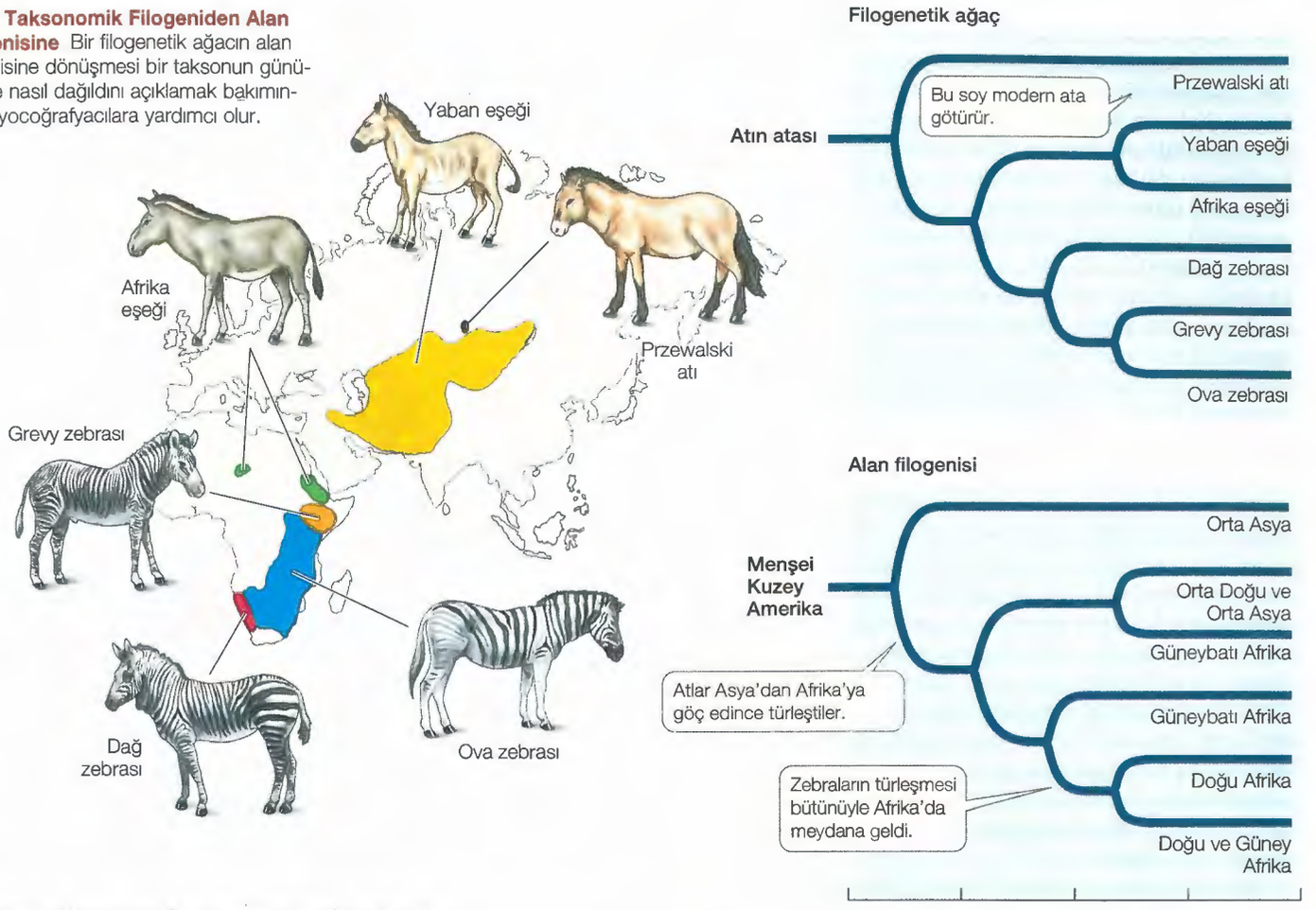
**FİLOGENETİK TAKSONOMİ** Bölüm 22'de gördüğümüz gibi, taksonomistler organizmalar arasında filogenetik ilişkileri tekrar yapılandırmak için güçlü metodlar geliştirmişlerdir. Biyocoğrafyacılar, biyocoğrafik sorulara cevap bulmak için bu metodları uyarlamıştır. Biyocoğrafyacılar ağaç üzerindeki taksonların isimlerini daha önce ve şimdi yaşamış taksonların yerlerinin yer isimleri ile değiştirerek filogenetik ağaçları **alan filogenisine** dönüştürebilirler.

Örneğin, varsayalım ki, at familyasının (Equidae) üyesi olan zebralar fosil kayıtları Equidae'nin Kuzey Amerika'da evrimleştiğini gösterdiği halde niçin Afrika'da yaşadıklarını merak ediyoruz. Yaşayan türlerin bir alan filogenisi günümüz atlarının atalarının Kuzey Amerika'dan Asya'ya ve sonra Asya'dan Afrika'ya dağıldığını ve takiben zebra türleşmesinin bütünüyle Afrika'da meydana geldiğini göstermektedir (**Şekil 54.11**).

## Kara kütlelerinin birleşmesini biyotik değişim takip eder

Coğrafik olaylar sadece kara kütlelerini ayırmakla kalmaz, aynı zamanda onları bir araya getirir. Daha önce ayrılmış kara kütleleri deniz seviyesi değişikliği ya da kıtasal kayma nedeniyle birleştiğinde iki farklı biyotanın türleri daha önce yaşamamış oldukları bir bölgeye dağılabilir. Bu doğal olaya **biyotik değişim** adı verilir.

Büyük bir memeli biyotik değişimi, ilk defa, yaklaşık 65 milyon yılda bir olan ve Kuzey ve Güney Amerika'yı bağlayan yaklaşık 4 milyon yıl önce oluşan Orta Amerika kara köprüsü oluştuğunda gerçekleşti. İki kıta ayrı iken memeli faunaları büyük ölçüde birbirinden farklıydı. Bu uzak türlerin çoğu yeni kurulan kara köprüsü ile dağıldı. Sadece kirpi, dokuz kemerli armadillo ve Virginia keseli sıçanı gibi çok az Güney Amerika türü Meksika'nın tropikal ormanlarının kuzeyinde yerleşik hale geldi. Bununla birlikte, tavşan, fare, tilki, ayı, rakun, sansar, kedi, tapir, pekari, deve ve geyik gibi birçok Kuzey Amerikan memelisi başarılı bir şekilde Güney Amerika'da kolonileşti (**Şekil 54.12**).




**54.11 Taksonomik Filogeniden Alan Filogenisine** Bir filogenetik ağacın alan filogenisine dönüşmesi bir taksonun günümüzde nasıl dağıldını açıklamak bakımından biyocoğrafyacılara yardımcı olur.

## Vikariant olaylar dağılım modellerini etkiler

Türlerin alanını ayıran, dağılıma engel olan fiziksel bir bariyerin varlığına **vikariant olay** adı verilir. Bir vikariant olay, bireylerin hiçbiri yeni alanlara dağılmamış olsa bile türleri iki ya da daha fazla ayrılmış populasyona bölebilir. Bununla birlikte, eğer bir türün üyeleri varolan bir bariyeri geçer ve yeni bir populasyon oluşturursa kesintili tür aralığının, dağılımın sonucu olarak meydana geldiği kabul edilir.

Vikariant ve dağılımdan oluşan bu iki ana sürecin her ikisinin dağılım modellerini etkilediğini kabul edersek biyocoğrafyacılar belirli bir dağılımın evrimsel geçmişini yeniden

**54.12 Biyotik Değişiminin Sonuçları** (A) Dokuz kemerli armadilo (*Dasypus novemcinictus*) Orta Amerika kara köprüsü oluştuğunda Güney Amerika'dan Kuzey Amerika'ya koloni kuran sadece bir avuç memeli türü arasındadır. (B) bugün sadece Güney Amerika'da varolan bazı türler *Catagonus wagneri* ve *Lama guanicoe* (vahşi lama-deve ailesinin bir üyesi) dahil Kuzey Amerika'dan kara köprüsü ile gelip dağılmış olan atalarının soyundan gelenlerdir.

(A) *Dasypus novemcinctus*



(B) *Catagonus wagneri*



*Lama guanicoe*



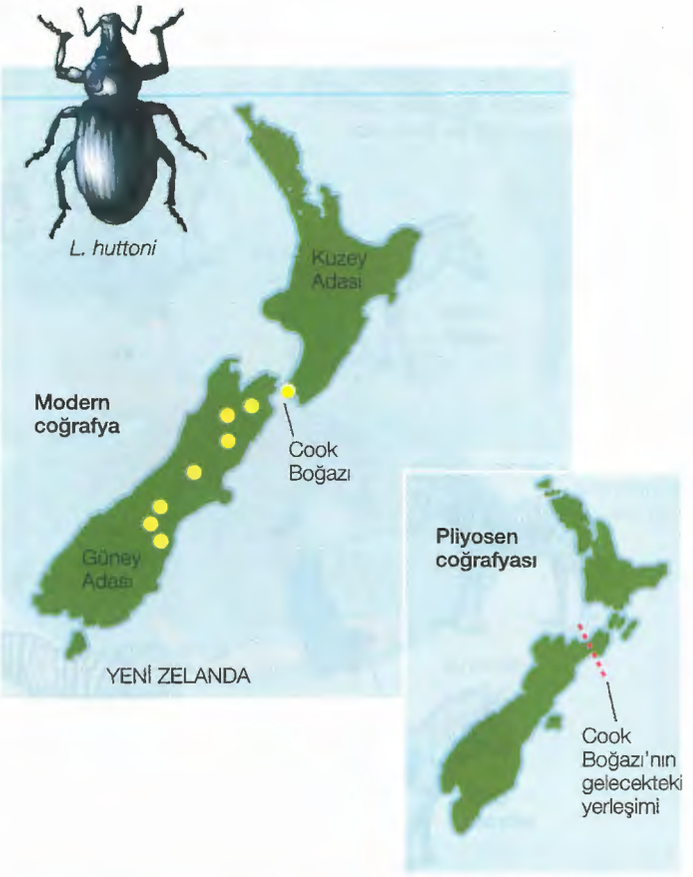
yapılandırırken her bir sürecin rolünü nasıl belirleyebilir? Bir biyocoğrafyacı alan filogenilerini araştırıken bir ata türün dağılımının kıtasal kayma ya da deniz seviyesinde bir değişiklik gibi vikariant bir olaydan etkilendiğini gösteren kanıt keşfedebilir (bakınız Şekil 23.3). Eğer bu müdahale doğru ise diğer soylardaki ata türlerin aynı olaydan etkilendiğini ve aynı dağılım modellerinin diğer taksonomik gruplarda da görülmesi gerektiğini varsaymak mantıklıdır. Taksonomik gruplar arasındaki dağılım modellerindeki farklılıklar aynı vikariant olaylar değişik zamanlarda birbirlerinden farklılaşmak ya da farklı dağılma tarihleri şeklinde farklı tepkiler vermiş olduklarını gösterebilir. Biyocoğrafyacılar bu gibi farklılık ve benzerlikleri inceleyerek vikariant olayların ilgili rollerini ve günümüz dağılım modellerinin belirlenmesindeki dağılmayı araştırmaktadır.

Filogenilerin yeniden yapılandırılmasında büyük etkisi olan parsimoni prensibi (bakınız Kısım 22.2) biyocoğrafik araştırmalarda da yardımcı olabilir. Örneğin, Yeni Zelanda uçmayan buğday biti (*Lyperobius huttoni*) Güney Adası dağlarında ve Kuzey Adası'nın köşesinde en uçtaki sarp kayalıklarda bulunur (**Şekil 54.13**). İlk bakışta bunun dağılımı, buğday biti uçmasa bile, bazı bireylerin uzak geçmişte iki adayı ayıran 25 km'lik su üzerinden Cook Boğazı'nı geçmeyi başarmış olabileceğini göstermektedir. Ancak, diğer uçamayan böcekler de dahil olmak üzere 60'dan daha fazla diğer hayvan ve bitki türleri Cook Boğazının her iki yakasında da bulunmaktadır. Bunların uçma, suda yürüme ya da yüzme yeteneklerini hesaba katmadan bu 60 türün hepsinin de evrimsel tarihleri boyunca farklı zamanlarda bağımsız olarak aynı okyanusu geçmiş olmaları olası değildir.

Aslında, jeolojik olaylar Kuzey Adası'nın günümüzdeki güneybatı ucunun bir zamanlar Güney Adası ile birleşik olduğunu göstermektedir. Böylece, tek bir vikariant olay, yani Güney Adası'nın kuzey ucunun yeni oluşan Cook Boğazı ile adanın kalan kısmından ayrılması bugün 60 türün hepsi tarafından paylaşılan dağılım modelini geliştirmiş olabilir.

Kıtasal kaymaya (kıtasal hareketlerin biyolojik modellerle ilişkilendirilebilmesi kolaylığı nedeniyle) atfedilebilen durumlara kolayca uygulanan vikarians görüşü durumlarında dağın yukarı çıkması ya da buzul tabakası hareketi gibi altta yatan jeolojik olayların kıtasal hareketlerden daha az etkileyici olabilmesi nedeniyle daha küçük ölçekli vikarians modelleri üzerinde kesin bir tanımlama yapmak zordur. Diğer durumlarda basit bir şekilde kesintisiz populasyonların ayrılması hiçbir zaman meydana gelmediği için vikarians yaklaşımı uygun değildir. Örneğin, Havai Adaları'na endemik 135 türden fazla uzun boynuzlu gübre böceği vardır. Adalar hiçbir zaman herhangi bir kıtaya bağlı kalmamıştır (derin okyanus zemininden volkanik hareketle yükselmişlerdir), bundan dolayı, bu dağılım uzun mesafeli dağılmanın sonucu ortaya çıkmış olmalıdır. En yakın olarak Kuzey ve Orta Amerika'da bulunan cinsle ilişkilendirilen gübre böcekleri muhtemelen adalarda koloni kurdular ve devamında değişik adalardaki farklı konakçı bitkiler üzerinde özelleşme neticesinde evrim geçirdiler (Bakınız Bölüm 23). Kurucu olaylar sık olmuş olabilir, çünkü gübre böcekleri kısa ömürlü ve kurumaya karşı hassastırlar.

Aslında, bazı memeli gruplarının şu andaki dağılımı evrimsel orjinlerine küçük bir ipucu sağlar. Örneğin, Kuzey




**54.13 Bir Vikaryant Dağılımının Açıklaması** Sarı noktalar uçmayan buğday bitinin (*Lyperobius huttoni*) mevcut dağılımını gösteriyor. Yeni Zelanda'nın günümüz coğrafyası ile bugünkü Kuzey Adası'nın Güney Adası'nın bir parçası olduğu pliyosen devrinde bir vikaryant olayın, yani popülasyonların fiziksel olarak ayrılması, bu dağılımı açıklar.

Amerika menşeli canidler (köpek ailesi üyeleri) Güney Amerika'ya göç ettikten sonra daha büyük evrimsel başarı yakalamışlardır; bugün Kuzey Amerika'da sadece dört canid cinsi bulunuyor, fakat Güney Amerika'da bu sayı altı olup başka herhangi bir kıtadakinden daha fazladır.

### İnsanların biyocoğrafik modeller üzerinde güçlü bir etkisi vardır

Olağandışı dağılım modellerini ortaya çıkarabilme kabiliyetine sahip bir başka güç ise insan faaliyetidir. Avrupa ve Kuzey Amerika'nın her ikisinde de bulunan böceklerin yarıdan fazlasının insanlar tarafından kıtalar arasında taşınmış olduğu tahmin edilmektedir. Gübre böceklerinin Avustralya'ya taşınması gibi bazı türlerin taşınması bilerek yapılmıştır. Bu taşıma yararlı olmakla birlikte diğer birçoğu yararlı olmamıştır. Kazara yeni bölgelerle tanıştırılan türler hastalık vektörleri (sarıhummayı yayan sivrisinek gibi), ev haşaratı (en az dört hamamböceğini içeren) ve ekonomik felakete yolaçabilen ürün zararlılarını içerir. İnsan eliyle bu gibi girişlerin etkileri önemli bir konu olup Bölüm 59'da daha geniş tartışılacaktır.

## 54.4 ÖZET

**Biyocoğrafyacılar Yeryüzünü her biri kendine özgü türler içeren yedi bölgeye ayırırlar. Vikariant olaylar tür aralıklarını ayırarak dağılım modelleri ortaya çıkarabilir; dağılım modelleri türler engelleri aşarak dağıldığında da değişebilir.**

- Dünyanın başlıca biyocoğrafik bölgelerinin sınırlarını ne belirler? Bu sınırlar Kısım 54.3'te tanımlanan biyomlardan ne şekilde farklıdır? **Bakınız s. 1146, s. 1158 ve Şekiller 54.5 ve 54.8**
- Kıtasal kayma ve filogenetik taksonomi kavramlarının biyocoğrafya alanına nasıl dönüştüğünü açıklayınız. **Bakınız s. 1159–1160**
- Vikarians ve dağılma başlıca biyocoğrafik modeller ile nasıl etkileşimde bulunmaktadır? **Bakınız ss. 1161–1162**

Bölüm 25'de belirtildiği üzere, yaşam okyanuslardan doğmuştur. Günümüzde dünya yüzeyinin dörtte üçü su ile kaplı ve yüzeyinde bol miktarda yaşam devam etmektedir.

# 54.5 Sucul Çevrelerde Yaşam Nasıl Dağıldı?

Dünyanın sucul çevrelerinin çoğu okyanuslardır. Ancak, bu ortamların tatlısu gölleri ve akıntıları içeren küçük bir yüzdesi Dünyanın önemli oranda sucul organizmalarına ev sahipliği yapar.

### Okyanuslar çeşitli yaşam bölgelerine bölünebilir

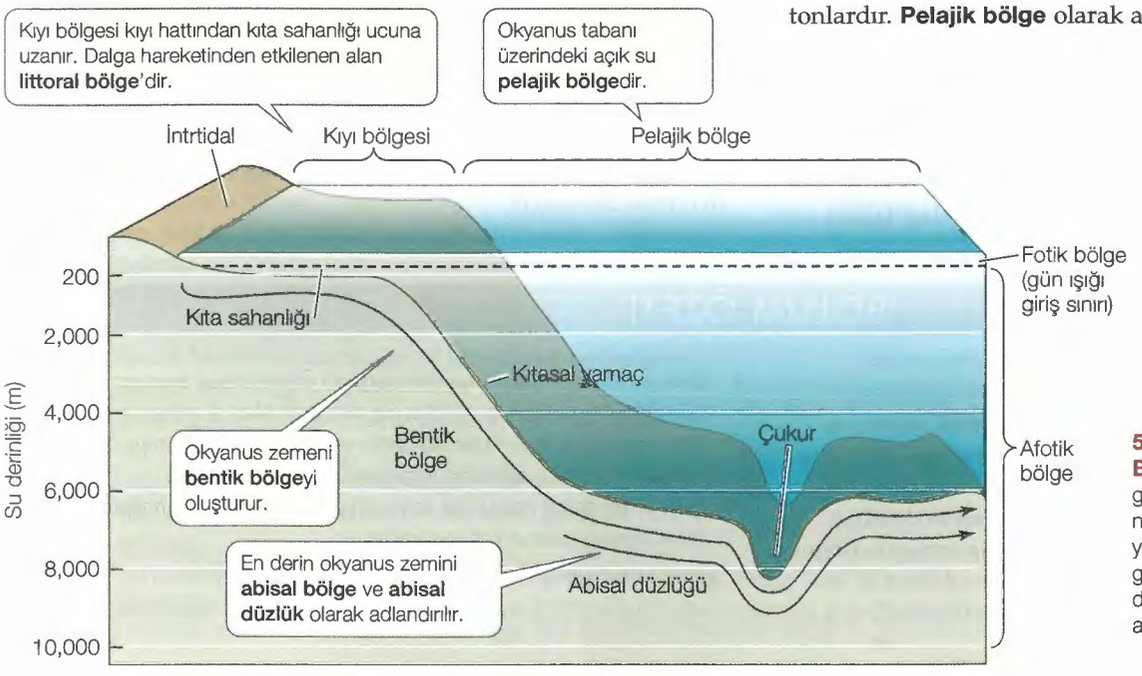
Dünya okyanusları, bazı yerlerde kıtalar tarafından kesilen, birbiri ile bağlantılı geniş bir su kütlesi oluştururlar. Sınırlı yüzme kabiliyeti olan organizmalar bile Şekil 54.3'te belirtilen büyük akıntılarla basitçe su yüzünde kalarak uzun mesafeler katedebilir. Okyanuslar dağılma için hiçbir fiziksel engel oluşturmamasına rağmen, çoğu deniz organizmasının sınırlı aralığı vardır. Su sıcaklığı, tuzluluk ve besin miktarı ortamsal olarak değişiklik gösterir. Örneğin, su sıcaklığındaki değişiklikler birçok deniz organizması sadece dar bir sıcaklık aralığında yaşamını devam ettirdiği için dağılmaya karşı engel olabilir.

Okyanuslar içerisindeki çarpıcı fiziksel ve biyolojik kesintiler onları birbirinden farklı birkaç "yaşam bölgeleri"ne ayırır. Bu bölgeler temel olarak yüzeyden uzaklıklarına göre tanımlanır, çünkü derinlik tüketici organizmalar için kimyasal enerjiyi mümkün kılan fotosentetik organizmaların varlıklarını sürdürebilmesi için gerekli olan ışığı belirler. Hem deniz hem de tatlısu ortamlarında fotosentezin devamı için yeterli güneş ışığının ulaştığı derinliğe **fotik bölge** adı verilir (**Şekil 54.14**). Toplam sucul yaşamın yaklaşık yüzde 90'ı fotik bölgede bulunur.

Kıyı hattından kıta sahanlığına uzanan **kıyı bölgesi** kısmen sığ, bol oksijenli su ve sabit sıcaklık ve tuzlulukla karakterize edilir. Bu şartlar, karşılığında dünyanın en önemli balık yataklarını barındıran yüksek yoğunluktaki fitoplanktonları destekler. Kıyı bölgesi topluluklarındaki yapı bir dizi organizma tarafından sağlanabilir. Daha sıcak kıyı sularında mercanlar çeşitlilik bakımından yağmur ormanına rakip olan ekosistemleri destekleyen karmaşık resif yapıları üretir ve çok hücreli alg türleri (deniz yosunu ve dev kelpler) "ormanı" birçok kıyı boyunca oluşur.

Sahil hattı yakınında dalga hareketinden etkilenen kıyı bölgesi alanına **littoral bölge** adı verilir. Bu bölgedeki başlıca ototroflar olan deniz çayırları ve algler küçük balıkları olduğu kadar çeşitli omurgasızları da destekler. Yüksek ve alçak gelgit seviyeleri arasında kalan kıyı bölgesi bölümü gelgit hareketlerinin yüksek oranda değişken sıcaklık ve tuzluluk şartları oluşturduğu **intertidal** (gelgit arası) alanıdır. İstiridye, midye, kopepod ve çukur açan solucanlar dönüşümlü olarak düzenli bir şekilde havaya çıkar ya da denize dalar.

Okyanusların büyük çoğunluğunda baskın ototroflar (yüzen fotosentetik protistler; bakınız Bölüm 27) fitoplanktonlardır. **Pelajik bölge** olarak adlandırılan açık okyanusta fi-




**54.14 Okyanusun Yaşam Bölgeleri** Okyanustaki yaşam bölgelerinin büyük kısmı gün ışığı girişine göre belirlenir. Okyanusta yaşayan türlerin yüzde 90'ından fazlası günışığı alan fotik bölgede yaşar. bu da açık denizin yüzde 2'sinden daha azını kapsar.

toplanktonların başlıca tüketicileri çoğunlukla kabuklular ve deniz hayvanlarının larva evreleri olup karşılığında serbest yüzen daha büyük birçok omurgalı ve omurgasız türünü barındırırlar.

Okyanus tabanına **bentik bölge** denir. Birçok bentik organizma deniz tabanında yaşama uyum sağlamıştır. Bunlar süngerler, bryozonlar, şerit solucanları ve kolsu ayaklılar gibi sesil hayvanlar (bakınız Bölüm 31 ve 32), yengeç ve deniz salyangozu gibi hareketli taban besleyicilerini içerir (bakınız Şekil 32.15C).

Işığın girmesi için çok derin olan sularda çok az fotosentez olabilir ve hem bitki hem de hayvan çeşitliliği düşüktür. Ulaşan güneş ışığının yüzde 1'den daha az olduğu derinlikler **afotik bölgeyi** (derin okyanus tabanının **abisal düzlüğü**nü içeren) oluşturur. Bu bölgelerde yaşayan organizmaların çoğu fotik bölgeden çöken çürüyen maddelerle varlığını sürdürür. Bazıları biyolüminesens organları ile kendi ışıklarını üretir (bakınız Şekil 33.13D). Derin okyanus çukurları ve vadi yarıkları bile çoğu zaman deniz suyunda güneş ışığının yardımı olmadan besinleri metabolize edebilen kemosentetik mikroplarca sürdürülen ekosistemlere destek olur (bakınız Kısım 26.2).

### Tatlısu ortamları türce zengin olabilir

Geniş okyanusların aksine, dünyanın tatlısu ortamları Dünya yüzeyinin yüzde 3'ünden daha azını kaplar. Ancak bunlar bütün sucul türlerin yaklaşık yüzde 10'una evsahipliği yapar. Tatlısu ortamları akarsularda (akıntılar ve nehirler) ya da durgun sularda (göller ve gölcükler) bulunabilir. Okyanuslar gibi durgun sular da derinlik ve ışık girişine bağlı olarak bölgelere ayrılabilir; kıyıya yakın littoral bölgede sıcaklık ve tür çeşitliliği yüksek, fitoplanktonla kaplanmış üst pelajik bölge ve çok az ışığın girdiği, oksijen seviyesinin düşük olduğu alttaki daha derin sular ise düşük çeşitlilikle karakterize edilir.

Sucul organizmaların dağılımında kesiklikler görülür, çünkü okyanuslarda yaşayan hayvanların çoğu tatlısuda yaşayamazlar, bunun tersi de geçerlidir. Örneğin, tatlısu balık gruplarının çoğu tuzlu suyu tolere edemez ve bundan dolayı tek bir kıta ile sınırlıdırlar. Sadece bağlantılı nehirler ve bir drenaj havzasının göllerinde ya da hafif tuzlu kıyı sularında dağılabilirler.

### Nehir ağızları hem tatlısu hem de deniz ortamlarının özelliklerini taşır

*Nehir ağızları* nehirlerde tuzlu su ile tatlısuyun karıştığı, okyanusla buluştukları su kütleleridir. Nehir ağızları tatlısu ve deniz sistemlerinin her ikisinin de özeliklerine sahip olup, birçok eşsiz türe ev sahipliği yapar ve diğer türler için deniz ile tatlısu ortamları arasında aracılık yaparak önemli bir rol oynarlar. Örneğin, nehirlerde yumurtadan çıkan bazı somonbalığı türleri yetişkinliğe adım atmak üzere denizlere yüzmek için yola çıkmadan önce daha yüksek tuzluluğa alışmak için akarsu ağızlarında aylarca zaman geçirirler. Nehir ağızlarındaki çeşitlilik çok yüksek olmaya meyillidir. Nehir ağızları en azından yeraltı suyunun arıtılmasında rol almak üzere insan kaynakları bakımından önemli bir kaynak teşkil etmiştir. Bununla birlikte, dünyanın birçok yerinde aşırı balıkçılık ve kirlilik nehir ağızlarındaki canlılığı tehdit etmektedir.

## 54.5 ÖZET

**Birbirleri ile bağlantılı olmalarına rağmen, okyanuslar şaşırtıcı fiziksel ve biyolojik kesintiler ortaya çıkaran farklı bölgelere ayrılır. Okyanusdaki yaşam bölgeleri fotosentezi devam ettirebilmek için ışık miktarını etkileyen yüzeyden uzaklığa göre belirlenir. Nehir havzaları ve kısmen izole edilmiş göllerin binlercesini barındıran tatlısular da derinlik ve ışık girişine göre yaşam bölgelerine ayrılır. Nehir ağızları tatlısuyun tuzlu su ile karıştığı ve birçok eşsiz türü barındırdığı su kütleleridir.**

Işık girişi okyanusların değişik yaşam bölgelerindeki çeşitliliği nasıl etkilemektedir? Bakınız s. 1163 ve Şekil 54.14

Nehir ağızları tatlısu ile deniz sistemlerini nasıl bağlar ve bu ekosistemler niçin o kadar önemlidir? Bakınız s. 1164

Fiziki çevre yeryüzünde organizmaların dağılımı üzerinde büyük bir etki yapmaktadır, fakat yaşamın Dünyada nasıl ve nerede geliştiğini anlamak için organizmaların birbirleri üzerindeki etkilerini anlamak da önemlidir. Bölüm 55'de populasyonların dinamiklerini ele alacağız. 56. ve 57. Bölümlerde populasyonların birbirlerini nasıl etkilediğini, ekolojik toplulukları nasıl oluşturduğunu göstereceğiz. Kitaptaki son iki bölüm küresel ekolojik modelleri açıklamakta ve ekolojinin hem insan hem de bir bütün olarak gezegenimiz için önemi üzerinde duracağız.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 54.1 Ekoloji nedir?

- **Ekoloji** organizmalar ve organizmalar arasındaki ilişkileri ve bunların fiziksel çevresi arasındaki karşılıklı etkileşimlerini araştıran bilimdir.
- Bir organizmanın ortamı hem abiyotik (fiziksel ve kimyasal) bileşenlerini hem de biyotik (diğer canlı organizmaların bileşenlerini) kapsar.
- Ekoloji bilimi, doğal dünyadaki karşılıklı etkileşimleri araştırır.
- Görülebilir fenomen gözlemlerine ek olarak ekoloji matematiksel modeller, moleküler teknikler ve uydu görüntülemeyi de kapsayan çeşitli araçlardan yararlanır.
- **Çevrecilik** doğal kaynaklar ve ekosistemlerin yönetimi hakkında kararlarımıza ışık tutmak için kullanılır.

## 54.2 İklimler Coğrafik Olarak Niçin Değişiklik Gösterir?

- Hava durumu özel bir yer ve zamandaki atmosferik koşulları gösterir. İklim, ortalama atmosferik koşulları ve bunların özel bir yer ve zamanda daha uzun sürede değişimini gösterir.
- Yeryüzüne ulaşan, verilen bir birim güneş enerjisi miktarı esas olarak güneş ışınlarının açısına bağlıdır ki, bu da enlemin bir fonksiyonudur. Hava sıcaklığındaki enlemsel değişim atmosferik yağış döngüsü modellerini harekete geçirir. **Bakınız Şekil 54.1 ve 54.2**
- Küresel atmosferik döngü modelleri Dünyanın dönmesi ile de harekete geçer; bu rüzgar modelleri bunun sonucunda okyanus yüzey akıntılarını harekete geçirir. Şekil 54.3'ü gözden geçiriniz.
- Organizmalar fizyolojik, morfolojik ve davranışsal adaptasyonlarla iklimsel zorluklara tepki verirler.

## 54.3 Biyom nedir?

- **Biyom** iklimsel ve coğrafik özellikleri ile tanımlanan ve özellikle baskın bitki örtüsü gibi ekolojik benzer organizmalarla karakterize edilen bir çevredir. İnceleyiniz **Şekil 54.5, ANİMASYONLA ÖĞRENME 54.1**
- Biyomların dağılımı büyük ölçüde iklim tarafından belirlenir, fakat toprak özellikleri ve yangın gibi diğer faktörler de bitki örtüsünü etkiler. Karasal biyomlar arktik ve alpin tundrası, boreal ormanı, yaprak dökmeyen ve ılıman yaprak döken orman, ılıman otlak, sıcak ve soğuk çöl, şaparal, dikenli orman ve savan, tropikal yaprak döken orman ve tropikal yaprak dökmeyen ormanları içine alır. **BAKINIZ ANİMASYONLA ÖĞRENME 54.2**

## 54.4 Biyocoğrafik Bölge Nedir?

- **Biyocoğrafya**, populasyon, tür ve ekolojik komunitelerin dağılım modellerinin bilimsel olarak araştırılmasıdır.
- **Biyocoğrafik bölgelerin** sınırları kısa mesafeler içinde tür topluluklarının çarpıcı bir şekilde değiştiği yerlerde çizilir. Bu sınırlar, dağılım için genellikle şimdiki ve geçmişteki engellere karşılık gelir. İnceleyiniz **Şekil 54.7 ve 54.8, WEB AKTİVİTESİ 54.1.**
- Sadece belirli bir bölgede bulunan türe o bölgeye **endemik** denir.
- Kıtasal kayma teorisi, birçok biyocoğrafik bölgeleri içine alan bazı kesintili dağılımları açıklar. **İnceleyiniz Şekil 54.10.**
- Biyocoğrafyacılar filogenetik ağaçları daha önce ve şimdi yaşadıkları yerleri göstererek **alan filogenilerine** dönüştürebilir. **İnceleyiniz Şekil 54.11.**
- Daha önce ayrılmış kara kütleleri bir araya gelerek **biyotik etkileşim** olarak bilinen her iki biyotadan türler diğer bölgeye dağılabilir.
- **Vikariant olaylar** ve sınırlar arasındaki dağılımın her ikisi de farklı model ve tür dağılımlarına yol açar. **İnceleyiniz Şekil 54.13.**

## 54.5 Sucul Ortamlarda Yaşam Nasıl Dağılır?

- Okyanus **yaşam bölgeleri** fotosentetik organizmaların varlığını devam ettirebilmesi için ışık miktarını etkileyen yüzeyden uzaklığa göre belirlenir. **İnceleyiniz Şekil 54.14.**
- Nehir havzaları ve göllerde bulunan tatlısular da derinlik ve ışık girişine göre yaşam bölgelerine ayrılır.
- Nehir ağızları tuzlu ve tatlısuyun karıştığı kısımlardır. Bu küresel olarak küçük fakat önemli yaşam bölgeleri birçok eşsiz türü destekler.

# DENEME TESTİ

1. Ekoloji ve çevrecilik
   *a.* eşanlamlıdır; terimler birbirinin yerine kullanılabilir.
   *b.* ekoloji, abiyotik dünyadan çok biyotik dünyada üzerinde durulan yerle birbirinden ayrılır.
   *c.* ekolojinin yararının dünya sorunlarını çözmede yetersiz kalışı ile birbirinden ayrılır.
   *d.* çevreciliğin özünde olan insani konulara odaklanması ile birbirinden ayrılır.
   *e.* her ikisi de doğal dünya hakkında bilgi üreten bilimsel çalışma alanlarıdır, fakat farklı araçlar kullanırlar.
2. Bir biyom
   *a.* iklimsel ve coğrafik özellikleri ile belirlenen ve ekolojik olarak benzer organizmalar ile karakterize edilen geniş bir birimdir.
   *b.* hakim hayvanları ile belirlenen geniş bir ekolojik birimdir.
   *c.* iklim özellikleri ile belirlenen geniş bir ekolojik birimdir.
   *d.* fotosentetik türlerin sayısı ile belirlenen geniş bir ekolojik birimdir.
   *e.* biyojeokimyasal döngüler ile belirlenen geniş bir ekolojik birimdir.
3. Dünya yüzeyinin belli birimine ulaşan güneş enerjisinin başlıca bağlı olduğu etkenler
   *a.* güneş ışınlarının açısı.
   *b.* havanın nem içeriği.
   *c.* bulut örtüsünün miktarı.
   *d.* rüzgarların kuvveti.
   *e.* gün uzunluğu.
4. Güneşten gelen enerji aşağıdakilerdenhangisini belirler?
   *a.* Hava sıcaklığını.
   *b.* Hava ve rüzgar döngü modellerini.
   *c.* Okyanus yüzey akıntılarını.
   *d.* Yukarıdakilerin hepsini
   *e.* Yukarıdakilerin hiçbirini
5. Biyocoğrafya bir bilim olarak ne zaman başladı?
   *a.* Avrupalı doğabilimciler dünyayı gezip organizma dağılımlarındaki modelleri bildirdiklerinde.
   *b.* Avrupalıların Haçlı Seferleri sırasında Ortadoğuya seyahat ettiklerinde.
   *c.* Filogenetik metodlar geliştirildiğinde.
   *d.* Kıtasal kayma teorisi kabul edildiğinde.
   *e.* Charles Darwin doğal seleksiyon teorisini ileri sürdüğünde.

6. Vikariant olaylar
   *a.* bir engeli aşan organizmaların dağılmasıyla ortaya çıkar.
   *b.* geçmişte yaygındı fakat bugün seyrektir.
   *c.* bir türü iki ya da daha çok kesintili populasyona böler.
   *d.* geçmişte seyrekti fakat bugün yaygındır.
   *e.* günümüzde kesintili tür aralıklarının çoğuna neden olmuştur.
7. Okyanuslar birbiri ile bağlantılı olduğu halde yaşam bölgelerine ayrılabilir, çünkü
   *a.* fotosenez oranı okyanuslarda düşüktür.
   *b.* okyanus akıntıları organizmaları doğdukları yere yakın tutar.
   *c.* ışık girişi, dolayısıyla fotosentez derinliğe bağlı olarak değişir ve organizmaların yaşadığı yeri belirler.
   *d.* alize rüzgarları sıcak ve soğuk suları ayrı tutar.
   *e.* kıtalar planktonik yaşam formlarının hareketine engel teşkil eder.
8. Bir dağılım modelinin çok dar anlamda bir yorumu
   *a.* en az sayıda kayda alınmamış vikariant olay gerektirir.
   *b.* en az sayıda kayda alınmamış dağılma olayı gerektirir.
   *c.* toplam en az sayıda kayda alınmamış vikariant olay ve dağılma olayı gerektirir.
   *d.* bir soyun filogenisi ile uyumludur.
   *e.* endemizmin merkezlerini açıklar.
9. Günümüzde su ile diğer bölgelerden tamamen ayrılmış tek biyocoğrafik bölge
   *a.* Madagaskar bölgesidir.
   *b.* Etiyopya bölgesidir.
   *c.* Neotropikal bölgesidir.
   *d.* Avustralasya bölgesidir.
   *e.* Nearktik bölgesidir.
10. Aşağıdaki özelliklerin hangisi Arktik tundraya özgüdür?
    *a.* Kışlar uzun ve soğuktur
    *b.* Toprak donmuş bir tabaka ile kaplıdır.
    *c.* Birçok küçük memeli kış uykusuna yatar.
    *d.* Bitkilerin çoğu çokyıllıktır.
    *e.* Bu özelliklerin hiçbiri Arktik tundraya uymaz.

## TARTIŞMA

1. Diğer gezegenlerde yaşam olasılığı hakkındaki tartışmalar çoğu zaman güneşe benzer bir yıldıza yakın olmaları üzerinde yoğunlaşır. Dünya üzerindeki yaşam gezegen güneşten önemli bir ölçüde daha uzak olsaydı nasıl olurdu?
2. Bugün şu ana kadar en çok sayıda meyve sineği (genus *Drosophila*) Hawai Adalarında bulunmuştur. Cinsin kökeni olarak Hawai'de evrim geçirdiği ve diğer bölgelere dağıldığı sonucunu çıkarır mısınız? Hangi koşullar altında bir grup organizmanın türün bugün sayıca en çok sayıda yaşadığı yerde evrime uğradığı sonucunu çıkaranın güvenli olduğunu düşünürsünüz? (*İpucu:* Equid filogeni tartışmasını ve Şekil 54.11'i inceleyiniz.)
3. Bin yıldır en önemli tarımsal zararlı olan Sudan çekirgesi (*Schistocerca gregaria*) Ortadoğu, Batı Asya ve Afrika'da bulunmaktadır. *Schistocerca* cinsi içindeki diğer türlerin hepsi Batı Yarıkürede bulunur. Mevcut tür dağılımının doğuya doğru mu (Kuzey Amerika'dan Afrika'ya) yoksa batıya doğru mu (Afrika'dan Amerika'ya) olduğuna nasıl karar verirsiniz?
4. Doğadaki süreçler her zaman parsimoni prensibine uymaz. Öyleyse neden biyocoğrafyacılar türlerin tarihi ve soylarını çıkarmak için çoğu zaman parsimoni prensibi kullanır?
5. İyi bilinen bir efsaneye göre Saint Patrick yılanları İrlanda'nın dışına çıkarmıştır. Biyocoğrafik ilkelere dayanarak bu ülkede yerli yılanların bulunmayışına bazı alternatif açıklamalar yapınız.
6. Dünyanın uçmayan kuşlarının çoğu ya (Yeni Zelanda'nın kivisi gibi) nokturnal ve gizemli ya da (Afrika devekuşu gibi) iri, süratli ve güçlüdür. İstisnalar daha çok adalarda bulunur ve bu ada türlerinin birçoğunun insanlar (ve onların evcilleştirilmiş hayvanları) ulaştığında nesli tükenmiştir. Adalardaki uçamayan kuşların hayatta kalabilmesi için koşullar ne olabilir? İnsan kolonizasyonu niçin bu kadar sık bir şekilde bu gibi kuşların neslinin tükenmesine yol açmaktadır? Uçma gücü birçok kuş ve böcek grubunun temsilcisinde ikincil olarak kaybedilmiştir; uçamamanın bariz dezavantajlarının yerine geçebilecek bazı olası evrimsel avantajları nelerdir?

## EK ARAŞTIRMA

Alfred Russel Wallace, onları ayıran boğaz sadece 15 mil genişliğinde olmasına rağmen, Bali ve Lombok'ta yaşayan kuşların çarpıcı bir biçimde farklı olduğunu gözlemledi. Fakat kuşların çoğu kolayca 15 mil uçabilir ve muhtemelen suyun karşı tarafındaki diğer adayı görebilir.

Kuşların niçin boğazdan karşıya geçmediğini tespit etmek için ya da eğer suyun karşı tarafına geçmişlerse diğer taraftaki adada koloni kurmak konusunda niçin başarısız olduklarına dair Wallace'ın topladıklarına ek olarak hangi veriler elde edilebilir?

# 55 Populasyon Ekolojisi

## Ren geyiği av sporları

İkinci Dünya Savaşı'nın ortasında, 1944 yılında, Amerika Sahil Güvenliği Alaska'da St. Matthew'in küçük adası üzerinde en yakın köyden 300 km'den daha fazla uzakta izole edilmiş ve ayrıca tundranın işgal edilmemiş kısmında bir LORAN (Uzun menzilli yer tespit sistemi) izleme istasyonu kurdu. Adaya atanan 19 adam için acil gıda kaynağı olarak, Sahil Güvenlik 29 ren geyiği (*Rangifer tarandus*) büyük teknelerle getirdi ve onları serbest bıraktı.

Ren Geyikleri 128 kilometrekarelik adayı kaplayan yeşil kalın hasır gibi likenlerin üzerinde büyüdü. Adamların dışında, adada hiçbir geyik avcısı yoktu; o bölgeyi işgal eden diğer hayvanlar sadece kutup tilkileri, tarla faresinin bir türü ve toprakta yuva yapan birkaç kuş türüydü. Savaşta yaralanan adamlar adayı terk etti, doğal predatörleri olmayan ren geyikleri bol yiyecekli bir ortamda geride bırakıldı.

Amerika Balık ve Yaban Hayatı biyoloğu olan David Klein, bir asistanıyla birlikte St Matthew Adasını 1957 yılında ziyaret etti; onlar birlikte, çoğu kilolu ve sağlıklı gibi gözüken 1.350'den daha fazla sayıda ren geyiği saydı. Fakat aynı zamanda ciddi şekilde aşırı otlatılmış liken alanlarını fark ettiler. Klein ve üç meslektaşı, Sahil Koruma botu ile gittiğinde 1963'e kadar adaya geri dönmedi. O zamana kadar mil kare başına 47 adet olacak şekilde tıka basa dolu 6.000'den daha fazla ren geyiği vardı. Ada, geyik izleri ve gübreleriyle kaplıydı ve hayvanlar belirgin şekilde 6 yıl önceki görünüşüne göre daha küçüktü.

1963-1964 kışında St. Matthew Adasında şiddetli fırtınalar olmuş, düşük hava sıcaklıkları kaydedilmiş ve muazzam kar yağışı olmuştu. Sahil Güvenlik personeli, 1965 yılı Ağustos ayında, toplu geyik ölümleri olduğunu bildirdi. Klein ve iki meslektaşı ren geyiği iskeletleri ile çevrili bulunan adayı 1966 yazında yeniden ziyaret etmiştir. Bilim insanları, bu ziyarette sadece 42 canlı rengeyiği tespit etti, bunların 41'i yetişkin dişiydi; tek olan erkeğin boynuzları ise deforme olmuş gözüküyordu. Olağanüstü kısa bir sürede geyiklerin nüfusu % 99'un üzerinde azalmıştır. Likenler aslında adadan yok olmuş, sazlıklar ve otlarla tamamen yer değiştirmiştir ve bu yüzden ren geyikleri varlığını sürdürememiştir. Ren geyikleri 1980 yılında adadan tamamen kaybolmuştur.

Küçük adalara büyük toynaklı memelilerin sokulması, St. Matthew grafiksel gösterimi üzerindeki tecrübeye göre, doğal olarak riskli bir girişimdir. Fakat böylesi girişimler her zaman felaketle



**Ren Geyiği Molası** Özellikle ağır kışta izole olan populasyonun çoğu ortadan kalkmadan kısa bir süre önce St Matthew geyik sürüsünün bir kısmı 1963 yılında çekilen bu fotoğrafta görülüyor. Sürü, II. Dünya Savaşı sırasında askerler için besin kaynağı olarak adaya getirildiğinden beri neredeyse 40 yıldır artarak büyümüştü.



**Predatörler ve Populasyon Döngüleri** Kurtlar, ren geyiği, Kanada geyiği ve kuzey ormanları ve tundrada otlayan diğer büyük memelilerin insan dışındaki başlıca predatörleridir. St Matthew Adası'nda hiç kurtların olmaması ren geyiği populasyonunun katlanarak artma yeteneğinden büyük ölçüde sorumlu olduğu bir gerçektir.

sonlanmaz. Rengeyiği populasyonları Güney Georgia'nın alt Antarktik adasına yaklaşık olarak bir yüzyıl önce özellikle getirildi ve varlıklarını dengeli bir şekilde sürdürdükleri görüldü.

Belirli bir türün populasyonları, niçin bir yerde patlama yapar, fakat başka bir yerde zaman içersinde görünüşte sabit kalır? Populasyonların büyüklüğündeki değişimin nasıl ve niçin olduğunu anlamak, bir akademik uğraştan daha fazlasıdır. Ekologlar bazı yerlerde zararlı olan ve diğer yerlerde zararlı olmayan türleri anlamak, ekonomik öneme sahip türlerin sürdürülebilirliğini yönetmek ve koruma altındaki türlerle ilgili planlar tasarlamak için önemli bilgi kaynağı olduğundan dolayı populasyonların zamanla nasıl değiştiğini çalışırlar.

**BU BÖLÜMDE** ekologların populasyonları nasıl çalıştığı, üreme kapasitesi ve populasyonun büyüme dinamiklerini etkileyen çevresel kaynakları nasıl araştırdığını inceleyeceğiz. Populasyon yoğunluklarını sınırlayan faktörleri ve populasyon dinamikleri üzerindeki etkilerini belirleyeceğiz. Son olarak populasyon dinamiklerinin anlaşılması için insanlara önemli populasyonları yönetmenin nasıl uygulanacağını göstereceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


55.1 Ekologlar Populasyonları Nasıl Çalışır?
55.2 Çevresel Koşullar Yaşam Öykülerini Nasıl Etkiler?
55.3 Populasyon Yoğunluğunu Sınırlayan Faktörler Nelerdir?
55.4 Habitat Çeşitliliği Populasyon Dinamiklerini Nasıl Etkiler?
55.5 Populasyonlar Bilimsel Bir Şekilde Nasıl Yönetilir?


# 55.1 Ekologlar Populasyonları Nasıl Çalışır?

Ekoloji, ayrı bir biyolojik disiplin olmadan önce insanlar populasyon yönetimiyle meşguldü. Biz bitki yetiştiriciliği ya da hayvancılığı her ne zaman artıracak olursak, evcil bitki ve hayvan populasyonları da açıkça artmıştır. Haşere kontrol stratejileri, bizim var olmalarını istemediğimiz organizma populasyonlarının azaltılmasını amaçlamaktadır. Av bekçileri, park yöneticileri ve koruma biyologları balıklar, yaban hayatı ve tehdit veya tehlike altındaki türlerin dengeli populasyonlarını devam ettirmeyi amaçlamaktadır. Bütün bu aktiviteler **populasyon dinamiklerini** (yani populasyondaki değişiklik süreçleri ve modelleri) anlamayı gerektirir. Populasyon dinamiklerini çalışmak aynı zamanda diğer insan aktivitelerinin gidişatındaki yanlışlıkla yaptığımız populasyon değişimlerini anlamamıza izin verir - Sahil Güvenliğin St. Matthew'e ren geyiklerini getirmesi gibi.

Bir **populasyon** belirli bir zamanda belirli bir alanda birbirleriyle etkileşim kuran türlerin bireylerinden oluşur. Populasyonlar, zaman ve mekan içerisinde birbirleriyle etkileşim içinde olan bireylerden meydana gelmiş gruplar olduğundan ve bireylerin sahip olmadığı ekolojik özelliklere sahip olduklarından dolayı çalışmak için önemli birimlerdir. Herhangi bir anda, belirli bir yaşta ve büyüklükteki bir organizma, alan içinde sadece tek bir noktada bulunur. Ancak bir alan üzerinde dağılmış bir populasyon üyeleri değişik yaş ve büyüklükte olabilir.

**Populasyon yoğunluğu,** alan ya da birim hacim başına bireylerin sayısıdır. Yoğunluk, bütün populasyonların özelliği olup populasyona bireylerin eklenmesini (doğum ve göç, ya da populasyon içine bireylerin göçü gibi) ve populasyondaki bireylerin sayısının azalmasını (ölüm ve göç ya da populasyon dışına bireylerin göçü gibi) sağlayan süreçlerin bir fonksiyonudur.

Populasyonlar ayrıca karakteristik bir *yaş yapısına*, ya da yaş kategorileri arasında bireylerin dağılımına ve karakteristik bir *dağılım* modeline veya ortamdaki bireylerin mekansal dağılımına sahiptir. Doğumlar, ölümler ve göçlere uygun olarak sürekli değişen bu özellikler, populasyonların kararlılığını etkiler; ve bir türün populasyonlarının diğer türlerin populasyonları ile etkileşim yollarını sürekli etkiler. Bu yüzden populasyon çalışmak için ekologların belirli bir alandaki bireyleri sayması, yaşlarını belirlemesi ve bireylerin populasyona giriş ve çıkış oranlarını hesaplaması gerekir. Bu süreçlerin çalışılması **demografi** olarak bilinir.

### Ekologlar bireyleri saymak ve izlemek için çeşitli yaklaşımlar kullanırlar

Bireyler, çalışılan organizmanın doğasına bağlı kalınarak nasıl sayılabilir? Örneğin, hayvan populasyonları, ağaç populas-




**55.1 Bireylerin tanınması** (A) Kıvrımlar ve çentikler, bir filin kulakları üzerindeki desen özgün ve farklı bir parmak izi gibidir ve bir populasyondaki bireylerin tanınması için bunlar kullanılır. (B) Bir kovan içinde işçi arıları ekologlar gelip ustaca işaretleme yöntemleriyle tek tek ayırt edebilirler. Sırtında bilgisayar çipi taşıyan bu dişi bal arısı, sadece kendisini tanıtmakla kalmayıp ayrıca onun kovanla çiçekler arasındaki hareketlerini günlüğe kaydeder.

yonlarını saymaktan daha zor olabilir. Çoğu hayvan hareket edebilir, bu yüzden çifte sayımdan kaçınmak için bireyler tespit edilmelidir. Yine de, ağaçlar hareketsiz olmasına rağmen, ormandaki her ağacı saymak zor olabilir.

Bazı türlerde, bireyler büyük, yeterince farklı ve populasyonlar yeterince küçük olduğundan araştırmacılar tüm bireyleri tanımlayabilir ve onları sayabilir. Biyologlar *tam sayım* denilen bu tip sayımları, Kenya'nın Samburu ve Buffalo Kaynak rezervlerinde yaşayan fil populasyonları üzerinde uyguladı. Onlar 21 ay boyunca populasyonları izleyerek, 760 filin, öncelikle özgün ve ayırt edici kulak işaretlerine göre tanınmasını öğrendiler (**Şekil 55.1A**). Bireysel olarak tanıma çoğu tür için imkansız ya da pratik değildir, fakat böyle bireysel organizmaları tanımak için onlar bazı yapay yollarla işaretlenmelidir (**Şekil 55.1B**).

Çoğu türde, tam bir sayımı gerçekleştirmek için, populasyonlar çok büyük, bireyler oldukça küçük, onların görünüşlerindeki benzerlikler oldukça fazla ve bireyler çok hareketlidir. Böylece populasyon büyüklükleri, genellikle, istatistiksel metotlar kullanılarak temsili örnekler üzerinden hesaplanır.

### Populasyon yoğunlukları örneklemler üzerinden hesaplanabilir

Ekologlar, karasal organizmaların yoğunluğunu, genellikle birim alan başına düşen birey sayısı olarak ölçer; toprakta, havada ya da su içinde yaşayan organizmalar için birim hacim başına sayı ya da kütle hacim kullanılabilir. Ekologlar, bu ölçümleri örnek birimlerinden elde eder, sonra toplam populasyon yoğunluğunu tahmin etmek için bu örneklerden sonuca ulaşır.

Tahmini populasyon yoğunlukları, hareketsiz organizmalar için en kolay yoldur. Araştırmacılar sadece temsilcisi olduğu yerlerden örnekler almaya ihtiyaç duyarlar ve tüm coğrafi populasyon aralığını tahmin ederler. Bireyler, *kuadrad* denilen ölçülmüş ve işaretlenmiş alanlar içinde sayılabilir. Bitkiler genellikle populasyonun aralığı boyunca doğrusal çizilen bir çizgi olan *transekt* boyunca sayılır (genellikle düzenli aralıklarla işaretlenmiş bir ip vasıtasıyla hazırlanır). Bu çizgiye dokunan herhangi bir birey de sayılır. Bu yöntemlerden herhangi biri ile tekrarlanan sayımları yaparak, araştırmacılar bir populasyonun büyüklüğünü oldukça iyi tahmin edebilirler.

Hareketli organizmaların sayımı daha zordur; çünkü bireyler örnekleme alanlarının içine ve dışına hareket ederler. Böyle durumlarda, araştırmacılar **işaretleme-yeniden yakalama yöntemini** kullanabilirler. Onlar işe, bir takım bireyi yakalayıp işaretlemeyle başlar ve ondan sonra serbest bırakırlar. Daha sonra, işaretli bireylerin populasyon içerisindeki işaretlenmemiş bireylerle karışması için yeterli süre verildikten sonra, örnekleme yoluyla yeniden bireyler yakalanır. Yeni örneklenmiş örnek içerisindeki işaretli bireylerin oranı, tanımlanan alandaki populasyonun toplam büyüklüğünü tahmin etmede, aşağıdaki gibi kullanılabilir:

$$\text{Tahmini populasyon büyüklüğü } N = \frac{n_1 \times n_2}{n_{1\cap 2}}$$

Burada;

$n_1$ = ilk örnekteki bireylerin toplam sayısı (yakalanan, işaretlenen ve serbest bırakılan)

$n_2$ = ikinci örnek bireylerin toplam sayısı

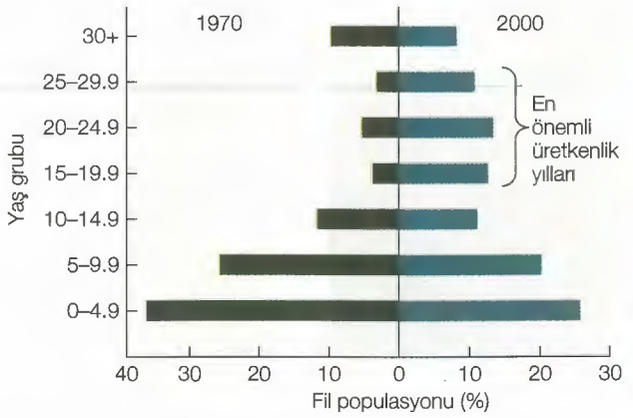
$n_{1\cap 2}$ = ikinci örnek de tekrar yakalanan işaretli bireylerin sayısı (1 ve 2 örneklerin "kesişimi kümesi")

Başka bir deyişle, ilk örnekte yakalanmış ve işaretlenmiş olup ikinci örnekte bulunan bireylerin oranının, ilk örneklerin yakalandığı örnekleme alanındaki bireylerin oranıyla yaklaşık olarak aynı olduğu varsayılır.

Populasyon yoğunluğunun belirlenmesi ve büyüklüğünün ölçülmesi önemlidir, fakat bu sayılar sadece populasyon dinamiklerini anlamak için bir başlangıç noktasıdır, çünkü bireylerin tümü populasyon büyümesine eşit katkı yapmaz.

### Populasyonlar yaş yapısına ve dağılım modellerine sahiptir

Populasyonun **yaş yapısı,** tüm yaş grupları boyunca bireylerin dağılımı, üreme kapasitesi yaşla birlikte değiştiğinden dolayı populasyon büyüklüğü üzerinde derin bir etkiye sahiptir.




**55.2 Populasyon Büyümesini Etkileyen Yaş Yapısında Değişiklikler** Uganda, Kidepo Valley National Park'ında fil populasyonu 1970 ve 2000 yılları arasında izlendi. Bu süre zarfında, ilk üreme yaş aralığına (15-30 yaş) ulaşan populasyonun oranı önemli ölçüde büyüdü. Bir populasyonda bu tür bir yaş yapısının büyüme hızı artışıyla sonuçlanması olasıdır.



Genç bireylerin büyük oranda olduğu populasyonlar, üremelerinin zirvede olduğu yılların ötesinde kalan bireylerin baskın olduğu populasyonlara göre büyümek için daha büyük bir potansiyele sahiptir.

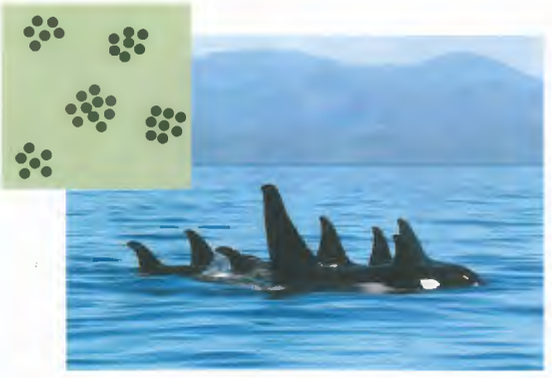
Bazı türler için üreme, yaşam döngüsü boyunca sadece kısa bir süre için tüm populasyonun sadece küçük bir kısmında etkili olabilir. Ufak bir böcek olan *Clunio maritimus* türünün yetişkinleri ("bir saatlik tatarcık"), çiftleşirler, yumurtlarlar ve larval gelişimi tamamladıktan sonra yaklaşık bir saat içinde ölürler. Bunun aksine, bazı omurgalılar yıllarca üreme yeteneğine sahiptirler. **Şekil 55.2**, Uganda Kidepo Vadisi Milli Park'ında fil populasyonunun yaş yapısının uzun dönemli çalışmasının sonuçlarını göstermektedir. 1970'e göre kıyaslandığında 2000 yılı populasyonu özellikle 25 yaş üzerindeki dişilere doğru önemli ölçüde eğilmiştir. Bu iki farklı yaş yapıları kuraklık ve fildişi avcılarından dolayı erkek ölüm oranlarının artması, genç filler arasındaki farklı ölüm yıllarının sonucudur. 2000 yılı itibariyle yaş yapısı populasyonun büyüme oranında artışa işaret etmektedir. Dişi Afrika filleri 10-15 yaş civarında verimli olur ve ellili yıllar boyunca yavru üretimini sürdürebilirler.

**Dağılım** (**Dispersiyon**) bir populasyon içinde bölgedeki bireylerin dağılımını ifade eder. Dağılım bireyler arasında etkileşim modellerini belirler ve dolayısıyla populasyon artışı üzerinde önemli etkilere sahip olabilir. Ek olarak, ekologlar populasyon büyüklüklerini tahmin etmek için, uygun örnekleme alanları ve yöntemleri seçmek için bir türün dağılım modellerini anlaması gerekir.

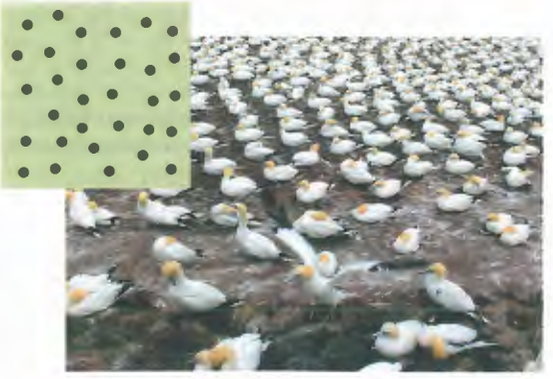
Ekologlar üç temel dağılım modeli tanımlar (**Şekil 55.3**):

- *Kümeli* dağılım modeli, bölgede yer alan herhangi bir noktadaki bir bireyin varlığı bu noktaya yakın olan diğerlerinin olasılığını artırdığı zaman oluşur.
- *Düzenli* dağılım modeli, bölgede yer alan herhangi bir noktadaki bir bireyin varlığı bu noktaya yakın olan diğerlerinin olasılığını azalttığı zaman oluşur.
- *Rastgele* dağılım modeli, bir bireyin bölgedeki herhangi bir noktayı işgal etme olasılığının eşit olduğu durumda oluşur.

(A) Kümeli dağılım



(B) Düzenli dağılım



(C) Rastgele dağılım



**55.3 Dağılım Modelleri** (A) Katil balinaların sürü halinde avlanması kümeli dağılım modeli gösterir. (B) Yuvalanan deniz kuşları, sıklıkla, kanat açıklıklarının yarıçapıyla savunağın sınırını belirlerler – bu alan, yuvadan ayrılmadan savunulabilen alandır. Bu olay, düzenli dağılımla sonuçlanır. (C) Karahindiba tohumları rastgele biçimde rüzgar tarafından dağıtılır.

Çevre koşullarında mekansal değişim, dağılım modellerini son derece etkiler. Sıcaklık, nem, ya da rüzgar hızındaki küçük çaplı farklılıklar, bazı organizmalar için az çok uygun belirli yerler oluşturabilir. Örneğin; yaprak bitleri rüzgar korunaklı yaprakların çıkıntılı damarları boyunca kümelenir. Bireyler arasındaki etkileşimler aynı zamanda karakteristik dağılım modellerini beraberinde getirebilir. Sosyal yaşam, içerdiği işbirliği ile Şekil 55.3A'da görüldüğü gibi kümeli dağılım modelleri oluşturma eğilimindedir. Öte yandan, besin, alan ya da çiftleşme konusunda tür içi rekabetin olması nedeniyle, bireyler alanda düzenli dağılım modelleri sergileme eğilimindedir (Şekil 55.3B).

### Populasyon büyüklüğündeki değişiklikler tekrarlanan yoğunluk ölçümlerinden tahmin edilebilir

Ekologlar bir populasyonun zaman içinde artma ya da azalma oranını tahmin etmek için populasyon yoğunluklarının çoklu tahminlerini kullanabilir. Herhangi bir zaman aralığında populasyondaki birey sayısı, doğum ve içgöç ile populasyona eklenen birey sayısıyla artarken ölüm ve dışgöç nedeniyle populasyondan ayrılan bireylerin sayısıyla azalır. Bu ilişki matematiksel olarak aşağıdaki eşitlikle ifade edilir

$$N_1 = N_2 + (B - D) + (I - E)$$

Burada

$N_1$ = 1 zamanındaki bireylerin sayısı
$N_0$ = 0 zamanındaki bireylerin sayısı
$B$ = 0 ve 1 zamanı arasında doğan bireylerin sayısı
$D$ = 0 ve 1 zamanı arasında ölenlerin sayısı
$I$ = 0 ve 1 zamanı arasında içeriye göç edenlerin sayısı
$E$ = 0 ve 1 zamanı arasında dışarıya göç edenlerin sayısı

Birden fazla zaman aralığı boyunca $N_1$'i tahmin etmek için bu eşitlik kullanılması, araştırmacıların populasyon yoğunluğundaki değişiklikleri tahmin etmesine yardımcı olur.

### Hayat tabloları demografik olayları takip eder

Populasyon dinamiklerini çalışma, populasyonlarda *demografik olayları* (doğum, ölüm, içgöç ve dışgöç) takip etmek ve onların ortaya çıkma *oranlarını* (birim zamandaki sayısı) belirlemeyi gerektirmektedir. **Hayat tablosu** ekologların bu amaçlar için kullandıkları bir araçtır. Hayat sigorta şirketleri, sigorta poliçeleri için farklı yaştan insanların ne kadar masraf yaptığını belirlemek üzere benzer tabloları ("aktüeriyal tablolar" adı verilen) kullanır. Hayat tablosu verileri, belirli yaşam evrelerinde, belli başlı *ölüm faktörleri* ya da ölüm nedenlerini belirlemek için, gelecek populasyon gidişatını tahmin etmek ve ticari ya da ekolojik değeri olan türlerin populasyonlarını yönetebilmek için stratejiler geliştirmede kullanılabilir.

**KOHORT HAYAT TABLOLARI** Hayat tabloları birkaç yöntem ile oluşturulabilir. Bir *kohort hayat tablosu* oluşturmak için, araştırmacılar bir **kohort** -aynı zaman dilimi içinde doğmuş kişilerden oluşan bireylerin bir grubu veya *yaş sınıfı*- ile başlar ve kohorttan canlı hiçbir birey kalmayıncaya kadar onların ölümlerini kaydeder. Hayat tablolarının bu tipi, ömür boyunca toplanan verilere dayalı olduğundan bazen *yatay hayat tablosu* olarak isimlendirilir.

**TABLO 55.1**

**Daphne Adası üzerindeki Kaktüs Yer İspinozunun (*G. scandes*) 1978 Kohortu için Yaşam Tablosu**

| YAŞ SINIFI (YIL) | YAŞAYAN SAYISI | HAYATTA KALANLAR[a] ($l_x$) | ÖLÜM[b] |
|---|---|---|---|
| 0–1 | 210 | — | 0.57 |
| 1–2 | 91 | 0.43 | 0.14 |
| 2–3 | 78 | 0.37 | 0.10 |
| 3–4 | 70 | 0.33 | 0.07 |
| 4–5 | 65 | 0.31 | 0.05 |
| 5–6 | 62 | 0.30 | 0.32 |
| 6–7 | 42 | 0.20 | 0.45 |
| 7–8 | 23 | 0.11 | 0.35 |
| 8–9 | 15 | 0.07 | 0.07 |
| 9–10 | 14 | 0.07 | 0.21 |
| 10–11 | 11 | 0.05 | 0.09 |
| 11–12 | 10 | 0.05 | 0.60 |
| 12–13 | 4 | 0.02 | 0.25 |
| 13 | 3 | 0.01 | — |

[a]Hayatta kalanlar = $x$ yaşına kadar hayatta kalanlar orijinal kohort (burada, 210 bireyin) oranı

[b] Ölüm ("Ölüm oranı") = yaşı $x$ + 1'e ulaşamadan ölen yaşı $x$ olan bireylerin oranı.

Kohort hayat tablosunda kullanılan yaş kategorileri, ilgili organizmanın yaşam döngüsüne bağlıdır. *Yaşa bağımlı hayat tabloları* takvim yaşının bir fonksiyonu olarak demografik olayları takip eder. *Evreye-bağımlı hayat tabloları* yaşam döngüsünün çeşitli aşamalarındaki (örneğin, böceklerde yumurta, larva, pupa ve yetişkin) demografik olayları takip eder. Üreme ve hayatta kalma takvim yaşından ziyade gelişimsel aşamaya daha fazla bağımlı olduğunda, örneğin böcekler ve metamorfoz geçiren diğer hayvanlarda olduğu gibi, yaygın olarak onlar kullanılır.

Araştırmacılar, bir kohort hayat tablosunda yer alan verileri kullanılarak, **ölüm oranını** hesaplayabilir. Ölüm oranı, her yaş sınıfından sonraki yaş sınıfına ulaşamadan önce hayatlarını kaybeden bireylerin oranıdır. Onlar aynı zamanda, **hayatta kalmayı** ($l_x$ terimi ile ifade edilir) da hesaplayabilirler; yani, $x$ yaşına ulaşmak için kohorttaki bir bireyin yaşam sürdürme olasılığını hesaplayabilirler (Tablo 55.1).

**ÜREME KAPASİTESİNİN TAHMİNİ** Bir kohort hayat tablosu, aynı zamanda, üremeye (ve dolayısıyla nüfus artışına) katkıda bulunan farklı yaş kategorilerindeki bireylerin katkı derecelerini izlemek için de kullanılabilir. Yalnızca dişiler yavru ürettiklerinden dolayı, hayat tabloları genellikle her bir zaman periyodu sırasında her bir dişi tarafından üretilen yavruların sayısını takip eder ve bu faktör **verimlilik** (hayat tablosunda $m_x$ terimi ile gösterilir) olarak adlandırılır. Üretkenliğin izlendiği hayat tablosu kısmı, *verimlilik programı* olarak adlandırılır (Tablo 55.2). Bu tür veriler, koruma biologları ve diğer bilim insanlarının büyüme için bir populasyonun potansiyelini tahmin etmesine izin verir (bakınız Bölüm 59).

Tablo 55.1 ve 55.2'de gösterilen veriler, Galapagos takım adalarındaki Daphne Adasında yaşayan kaktüs yer ispinozu (*Ge-*

## TABLO 55.2

### Kaktüs Yer İspinozunun 1978 Kohortunun 90 Dişisi için Verimlilik Programı (Tablo 55.1)

| YAŞ SINIFI (YIL) | DOĞURGANLIK[a] ($m_x$) | |
|---|---|---|
| 0–1 | 0.00 | |
| 1–2 | 0.05 | |
| 2–3 | 0.67 | |
| 3–4 | 1.50 | |
| 4–5 | 0.66 | El Niño olayı yağış miktarını artırmıştır. |
| 5–6 | 5.50 | |
| 6–7 | 0.69 | Kuraklık |
| 7–8 | 0.00 | Kuraklık |
| 8–9 | 0.00 | |
| 9–10 | 2.20 | |
| 10–11 | 0.00 | |
| 1§1–12 | 0.00 | |

[a] Verimlilik = üreme mevsiminde ortalama dişi başına düşen yavru sayısı

*ospiza scandens*) kohortunun sırasıyla hayatta kalanlarını ($l_x$) ve verimliliklerini ($m_x$) izlemektedir. Peter ve Rosemary Grant, 210 kuştan oluşmuş bir kohortu 1978'den 1991 yılına kadar izledi; ve 1991 yılına gelindiğinde hayatta sadece 3 erkek birey yaşamını sürdürmekteydi. Grants, kuşları birey birey olarak tanıyabilsin diye adadaki kaktüs yer ispinozlarının tümünü markaladı.

*G. scandens* hayat tabloları, yaşamın ilk yılı boyunca ölümlerin yüksek olduğunu göstermektedir; daha sonraki yıllarda görülen artıştan birkaç yıl öncesinde önemli ölçüde düşüş olmuştur. Üretkenlik verileri, her yaşta üreyen dişilerin ve üreme başarısının sadece yaşla ilişkili olmadığını göstermektedir. Daphne Adasındaki koşullarla ilgili diğer gözlemler, Galapagos'da yıldan yıla gözlenen çarpıcı değişikliklerin düşen yağış miktarı ile bağlantılı olduğunu ortaya koydu (bakınız Tablo 55.2). Bu hayat tabloları ve birlikte alınan diğer ekolojik veriler, erişkin kuşların hayatta kalması, yavru sayısı ve onların tüylenebilmelerinin besin varlığına bağlı olduğunu, yani, kaktüs çiçeği ve meyve üretiminin güçlü bir şekilde yağış ile ilişkili olduğunu akla getirir. Kısacası, hayat tablosu verileri populasyon dinamiklerini etkileyebilecek birçok ekolojik faktörün ayrılmasında kullanışlı olabilir.

Üretkenlik programları, sadece organizmaların ürettikleri yavru sayısındaki farklılıktan dolayı değil aynı zamanda organizmaların üreme zamanlamasındaki değişiklikten dolayı da türler arasında oldukça farklıdır. Dişi kaktüs yer ispinozu 1 ya da 2 yaşlarında üremeye başlar ve uygun koşullarda, her üreme sezonu birden çok yavruları olabilir. Buna karşılık, dişi Afrika filleri, en az 15 yaşına kadar tek bir yavru üretemezler ve genellikle yaklaşık olarak her 5 yılda sadece bir yavru üretirler.

**DİKEY HAYAT TABLOLARI** Tüm türler zaman içinde kolayca izlenemediğinden dolayı, bazı hayat tabloları, tek seferde populasyon örnekleme yoluyla oluşturulabilir. Bu hayat tabloları tüm yaş kategorilerinden kesit alır ve bu nedenle *dikey hayat tabloları* olarak bilinir. Dikey hayat tablosu oluşturmanın bir yolu, bir *ölüm birliğinden* elde edilen bilgileri kaydetmektir; ölüm birliği, belirli bir yerde belirli bir zamanda birlikte yaşamış olan bireylerin fosilleri ya da gövdelerinden oluşmuş bir koleksiyondur. Örneğin, bir mezarlıkta mezar taşlarının üzerindeki doğum ve ölüm tarihleri, bir insan populasyonu için dikey hayat tablosu oluşturmada ve farklı yaşlara ulaşma olasılığını tahmin etmek için kullanılabilir. Mt. McKinley'deki (şimdiki Denali) Alaska Milli Parkındaki yaban koyunu (*Ovis dalli dalli*) ile ilgili 1944 yılında yapılan çalışma, parkın genelinde toplanan 608 koyun kafatasına dayanmaktadır. Ölüm yaşı, boynuzları üzerindeki büyüme halkalarının sayılması ile tahmin edilmiştir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Verilerle Çalışma Ölmüş Koyunlar • Bir Öykü Anlatır

**HAYATTA KALMA EĞRİLERİ:** Hayat tablolarının oluşturulması, ekologlara, muazzam bir çeşitlilik sergileyen organizmaların, ekolojik sorunlara karşı ortak çözümleri yansıtan ortak modeller üretmiş olduklarını gözlemlemesine izin vermiştir. Örneğin, bir hayat tablosundan elde edilen ölüm verileri, **hayatta kalma eğrisini** çizmek için kullanılabilir. Hayatta kalma eğrisi, yaşam öyküsü özelliklerinin genel örüntüleriyle bağıntılıdır; bu ise, populasyonun kendi çevresinde karşı karşıya kaldığı ölüm faktörlerini akla getirir. Ekologlar hayatta kalma eğrilerini üç tip şeklinde sınıflandırır (Şekil 55.4A):

- *Tip I*, ya da fizyolojik hayatta kalma eğrileri, ergin dönemde yüksek oranda hayatta kalan canlılar için (insan ve diğer birçok büyük memeliler gibi) tipiktir. Bu tip hayatta kalma eğrilerine sahip olan türler için ebeveyn bakımının ve düşük üretkenliğin olması tipiktir.
- *Tip II*, ya da ekolojik hayatta kalma eğrileri, her yaşta sabit bir ölüm riski ile karşı karşıya kalan organizmalar için (çoğu kuşlar gibi) tipiktir.
- *Tip III*, ya da olgunlaşmayla ilgili hayatta kalma eğrileri, gençlik döneminde hayatta kalmanın düşük olduğu organizmalar için (çoğu böcekler ve tek yıllık bitkiler gibi) tipiktir. Hayatta kalma eğrisinin bu tipine sahip olan türler, çok sayıda yavru üretme eğilimindedir; fakat ebeveyn bakımı ya çok az ya da hiç yoktur.

Hayatta kalma eğrilerinin bir taksonomik grup içerisindeki yakın akrabalar arasında bile farklılık gösterebildiğini not ediniz (Şekil 55.4B).

## 55.1 ÖZET

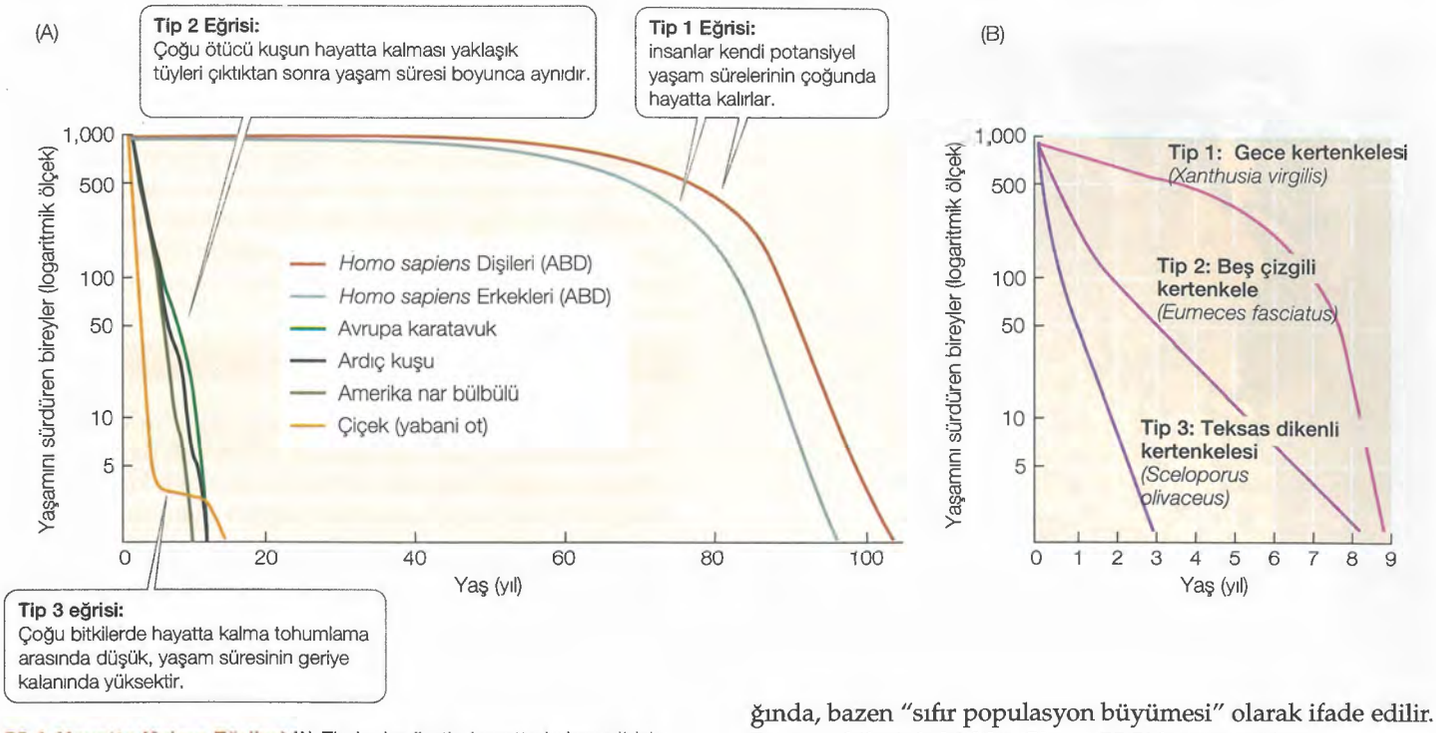
**Populasyon dinamiklerini anlamak için ekologlar populasyon yoğunluğu, yaş yapısı ve dağılım modellerine bakarlar. Yaşam tabloları, hem zaman içinde hem de dikey yaşam tablosunda ölüm yaş kayıtlarına göre bireylerin kohort takibi yapılarak oluşturulabilir.**

Populasyon yoğunluğunu ölçmede kullanılan yolların bazıları nelerdir? Bakınız s. 1169

Hayat tabloları ile ilgili çeşitli bilgiler bir populasyon hakkında ne sağlar? Bakınız ss. 1171-1172 ve Tablo 55.1, 55.2

Üç tip hayat eğrisi tanımlanmıştır. Bakınız s. 1171 ve Şekil 55.4

Hayatta kalma ve üretkenlik tüm populasyonlara ait özelliklerdir; fakat çevresel değişiklikler, tür içinde bile, türün hayatta




**55.4 Hayatta Kalma Eğrileri** (A) Ekologlar üç tip hayatta kalma eğrisi tanımlarlar. (B) Üç kertenkele türünün hayatta kalma eğrileriyle burada belirtildiği gibi, yakından akraba olan türler bile farklı hayatta kalma eğrilerine sahip olabilir.

kalma ve üretkenlik aralığını etkiler. Populasyonlar ve türler arasında yapılan karşılaştırmalar, yaşam öyküsü özelliklerinde farklı örüntülerin olduğunu ortaya koyar; bu özellikler, organizmaların farklı çevresel sorunlar ile mücadele etmesine izin verir.

## 55.2 Çevresel Koşullar Yaşam Öykülerini Nasıl Etkiler?

Bir organizmanın büyüme, bakım ve üreme arasındaki zaman ve enerji kısımlarının paylaşımı, onun **yaşam öyküsü stratejisi** olarak adlandırılır. Kaynaklar ve ölüm faktörleri çevreler arasında büyük değişkenlik gösterdiğinden dolayı, yaşam öyküsü stratejileri de önemli ölçüde değişebilir. Bu varyasyonlar ise, populasyonların nasıl hızlı büyüyebildiğini belirler.

### Hayatta kalma ve üretkenlik, bir populasyonun doğal artış hızını belirler

Ekologlar, bir populasyonun nasıl büyüdüğünü anlamak için, populasyondaki kişi başına büyüme oranını hesaplarken hayat tablosu verilerini kullanabilir; ***r*** olarak sembolize edilen bu değer aynı zamanda **doğal artış hızı** olarak bilinir. Populasyonun doğal artış hızı, *kişi başına* düşen doğum oranı ($b$) ve ölüm oranı ($d$) (bir an için iç göç ve dış göçü bir kenara bırakarak) arasındaki farktır. Bu eşitlik şu şekilde ifade edilir:

$$r = b - d$$

Eğer doğum oranı ölüm oranından büyükse, o zaman $r > 0$ olacak ve populasyon büyüyecektir. Eğer ölüm oranı doğum oranından büyükse, o zaman $r < 0$ olacak ve populasyon azalacaktır. Denge durumunda $r = 0$ olması, kararlı populasyona işaret edecektir; bu durumda populasyon ne büyüyecek ne de önemli ölçüde azalacaktır. İnsan populasyonuna uygulandığında, bazen "sıfır populasyon büyümesi" olarak ifade edilir. Bunu, etkileriyle birlikte Kısım 55.5'de göreceğiz.

### Yaşam öyküsü özellikleri çevre koşullarıyla değişir

Hem hayatta kalma ($l_x$) hem de üretkenlik ($m_x$) pratikte büyük ölçüde habitata bağımlıdır ve doğal artış hızı çevre koşulları ile değiştirilebilir. Yaşam öyküsü özelliklerinin en fazla etkileyen çevre koşulları arasında aşağıdakiler yer alır:

- İlk üremedeki yaş (jenerasyon süresi)
- Dişi başına düşen kuluçka sayısı (bir dişinin kaç kez yavru ürettiğinin sayısı)
- Kuluçka başına üretilen yavru sayısı (her seferinde bir dişinin ürettiği yavru sayısı)

Bu faktörler sadece türler arasında değil, fakat aynı zamanda türler içindeki populasyonlar arasında da değişir.

Bazı türler için üreme fırsatları, belirli yerlere ve yılın belirli zamanlarına sınırlıyken diğer türler ve populasyonlar ömürleri boyunca sürekli üreyebilir. Birçok yabani çöl çiçekleri, sadece baharda yağışlı mevsim süresince büyür ve çiçeklenir. Yağışın yetersiz olduğu yılların tümünde bu bitkilerin üremesi mümkün olmayabilir. Buna karşılık, bazı tropikal sarmaşıklar, sıcak ve nemli olan yağmur ormanında sürekli olarak çiçek açabilir.

Ergin yaşam evreleri boyunca birden çok kez üreyebilen türler **iteroparous** (*itero*, tekrarlamak; *pario*, üremek) türlerdir. **Semelparous** türler (*semel*, bir kere), diğer taraftan, yaşamları boyunca sadece bir kez ürerler (Şekil 55.5). Genellikle semelparous türler, iteroparous türlerin yaptığının aksine tek bir yavrulamada çok fazla sayıda yavru üretirler; semelpariti bu yüzden bazen "big bang" üreme olarak adlandırılır.

Semelparous türler, sadece bir kez ürerler ve maksimum sayıda yavru üretirken büyük miktarda enerji harcarlar. Dişi pas renkli tombul güve, uçamaz; fakat boş kozalarıyla kalır. Bu kozalar, tırtıl aşamasında besin kaynağı olarak bitkilere

*Orgyia antiqua*



**55.5 Big Bang Üreme** Semelparous türler, sadece bir kez ürerler ve maksimum sayıda yavru üretirken büyük miktarda enerji harcarlar. Dişi pas renkli tombul güve, uçamaz; fakat boş kozalarıyla kalır. Bu kozalar, tırtıl aşamasında besin kaynağı olarak bitkilere bağlıdır. Hareketsiz dişi, çok sayıda yumurta yumurtlar ve sonra ölür. Ertesi baharda larvalar yumurtadan çıktığında çevresindeki yaprakları yerler.

bağlıdır. Hareketsiz dişi, çok sayıda yumurta yumurtlar ve sonra ölür. Ertesi baharda larvalar yumurtadan çıktığında çevresindeki yaprakları yerler.

Semelpariti, bazı balıkları, çoğu böcekleri ve bütün tek yıllık bitkileri (örneğin tip III hayatta kalma eğrisine sahip olan organizmalar) içeren, erginliğe ulaşınca hayatta kalma avantajı olmayan organizmalara özgüdür. Buna karşın iteropariti, erginleştiklerinde hayatta kalma şansları artan organizmalara (tip I ya da II hayatta kalma eğrisine sahip olan organizmalar) özgüdür. Örneğin, sosyal böceklerin (bal arıları ve karıncalar gibi) yuvalarının içindeki çevre koşulları çoğunlukla değişmediğinden bazı kraliçe arılar 10 yıl ya da daha fazla süre yaşayabilir ve tüm ergin dönem boyunca yavrularlar (bu koşullarda iteroparity bir kuraldır).

### Yaşam öyküsü özellikleri türler arası etkileşimlerden etkilenir

Avlanma ve türler arası diğer etkileşimler, canlıların hayat stratejilerini birçok açıdan etkileyebilir. Örneğin, Trinidad'daki lepisteslerin (*Poecilia reticulata*) bazı populasyonları, büyük balıklar tarafından saldırıya uğradıkları ve yenildikleri nehirlerde yaşarlar. Fakat bazı nehirler, avcı balıkların geçmesini önleyen şelalelere sahiptir. Şelalelerde avcılardan uzaktaki bölgelerde yaşayan lepistesler, şelalelerin aşağısındaki lepisteslerden daha düşük ölüm oranına sahiptir. Bir avcı tarafından yenme riskinin lepisteslerin yaşam öyküsü stratejilerini etkileyip etkilemediğini görmek için David Reznick ve arkadaşları, yüksek ve düşük avlanmanın olduğu bölgelerden lepistesleri topladılar ve laboratuvara getirdiler. Her bir gruptan bazı lepisteslere bol miktarda yiyecek sağlandı ve diğerlerine balık varyasyonlarını taklit etmek için kendi nehir ortamlarında tipik olarak karşılaşacakları sınırlı miktarda yiyecek verildi. Avcıların yer almadığı laboratuvar ortamında, yüksek avlanma alanından gelen lepistesler daha önce erginleşti, daha sık çoğaldı ve aldıkları yiyecek ne kadar olursa olsun avlanmanın düşük olduğu alandan gelen lepisteslerden her bir yavrulama döneminde daha fazla yavru üretti. Araştırmacılar, predasyonun erken ve sık çoğalma için seçildiği sonucuna vardı.

## 55.2 ÖZET

**Doğum oranı ve ölüm oranı arasındaki fark artan populasyonun gerçek oranını ya da r'yi tahmin etmeyi sağlar. Bu oran sırasıyla ekolojik koşullara bağımlı olan populasyonun yaşam öyküsü stratejisiyle büyük ölçüde etkilenir.**

- Yaşam öyküsü özellikleri hangi çevre koşullarına göre değişir? Bakınız s. 1173
- İteropariti ve semelpariti arasındaki farkı açıklayın. Bakınız s. 1173
- Avlanma yaşam öyküsü stratejilerinin evrimini nasıl etkileyebilir? Bakınız s. 1174

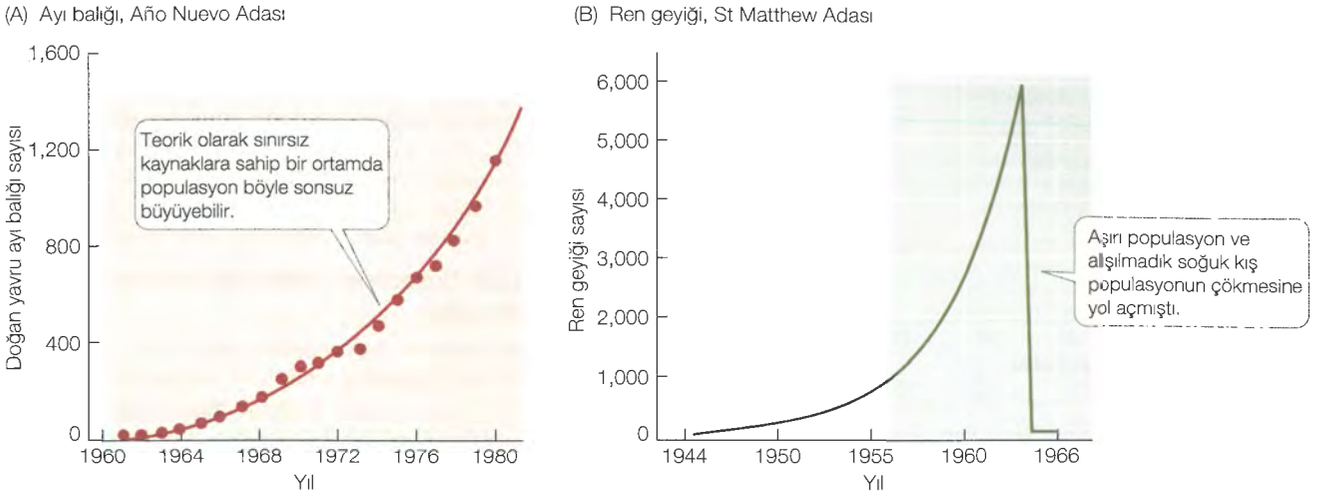
Bir tür bir bölgede nadir bulunabilir, fakat yayılış alanı içerisindeki başka bir yerde çok fazla bulunabilir. Bir yıl bir bölgede nadir bulunan tür, gelecek yıl çok fazla olabilir. Verilen herhangi bir tür için çevresel faktörler, farklı yerlerde ve farklı zamanlarda populasyonun büyümesini sınırlandırabilir. Populasyon ekologları, bu faktörleri belirlemek ve anlamak için çalışmaktadır.

## 55.3 Populasyon yoğunluğunu sınırlayan faktörler nelerdir?

Bir populasyon tarafından üretilen yavruların hepsi hayatta kalıp üremeye devam etselerdi ne olurdu? Beklentiler endişe vericidir. ABD Tarım Bölümü şefi entomolog L. O. Howard, 1911 yılında, Washington D.C.'de, 15 Nisan'da çoğalmaya başlayan bir çift sineğin tahminen 10 Eylülde 5.598.720.000.000 ergin bireyden oluşmuş bir populasyon meydana getirebileceğini hesapladı. Diğer entomologlar, Howard'ın hesaplamaları ile konuyu ele aldılar ve onlar sayıyı çok daha *yüksek* belirlediler. Verilen böylesine inanılmaz üreme kapasiteleri göz önüne alındığında, sinek populasyonlarının (ve tüm diğer organizmaların populasyonları) büyümesini sınırlama işinin zor olduğu açıktır.

### Bütün populasyonlar üstel büyüme potansiyeline sahiptir

Bir populasyonda bireylerin sayısı arttıkça, birim zamanda eklenen yeni bireylerin sayısı, artışın gerçek değeri sabit kalsa bile, artar. Eğer doğumlar ve ölümler sürekli ve sabit oranlarda oluşursa, populasyon büyüklüğü grafiği zaman içerisinde sürekli yukarıya doğru giden bir eğri oluşturur (**Şekil 55.6A**). **Üstel büyüme** olarak bilinen bu model, aşağıdaki gibi ifade edilebilir:




**55.6 Üstel Populasyon Büyümesi Bir Populasyonun Çökmesine Neden Olabilir** (A) Kaliforniya, Año Nuevo Ada'sındaki ayıbalığı populasyonunda olduğu gibi bol kaynak olduğunda populasyonun katlanarak büyümesine izin verir. (B) St Matthew Adası'na getirilen ren geyiği sürüsü, besin kaynağı azalmasına rağmen uzun yıllar boyunca üstel büyüdü. Felaket şeklindeki soğuk bir kış, tüm adadaki ren geyiği populasyonunun çöküşüne neden oldu.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 55.1 • Üstel Populasyon Büyümesi**

$$\frac{\text{bireylerin sayısındaki değişim}}{\text{zamanda değişim}} = b - d$$

Kısa zaman aralıkları için daha uygun olan diferansiyel notasyon kullanılarak, bu denklem aşağıdaki gibi ifade edilebilir:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = b - d$$

Doğal artış hızından dolayı, $r$, $b$–$d$'ye eşittir, **üstel büyüme eşitliği** aşağıdaki şekilde basitleştirilebilir:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N$$

$dN / dt$ terimi, zaman boyunca populasyon büyüklüğündeki değişme oranıdır; ve $rN$ ifadesi bazen populasyonun *biyotik potansiyeli* olarak adlandırılır.

Çok kısa bir süre için, bazı populasyonlar kendi biyotik potansiyeline yakın oranlarda büyüyebilir. Bu bölümün başlangıcında açıklandığı gibi geyikler St Matthew Adasına sokulduktan sonra 20 yıl boyunca onların populasyonu üstel büyüme şeklinde büyüdü. Geyik sürüsü adaya sokulduğunda, onlar için geniş yaşam alanı, bol yiyecek vardı ve hiçbir predatör yoktu. Bu yüzden populasyonun büyümesini sınırlandıran hiçbir şey yoktu. Uygun iklim koşulları da populasyonun katlanarak büyümesine izin verdi. Soğuk kış ayları süresince bu koşullardaki hızlı değişiklik -özellikle şiddetli kar yağışı- populasyonun azalmasına neden olan ana faktördü (Şekil 55.6B).

## Bir populasyon taşıma kapasitesine yaklaştığı zaman lojistik büyüme görülür

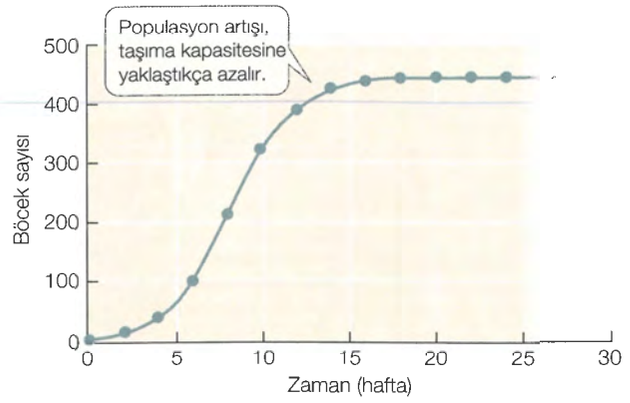
Hiçbir gerçek populasyon üstel büyümesini çok uzun süre devam ettiremez. Bir populasyonun yoğunluğu artıkça gereksinim duyduğu kaynaklar -yiyecek, yuva alanları ya da barınak gibi- tükenmeye başlar. Daha fazla bireyin yaşamını sürdürmesi için yeterli kaynağın yokluğunda doğum oranları düşer ve ölüm oranları artar.

Herhangi bir ortam, bir türün sadece sınırlı sayıda bireyini sürekli olarak desteklemek için yeterli kaynağa sahiptir. Bireylerin bu sayısı, ortamın **taşıma kapasitesi** (***K***) olarak ifade edilir ve onun kaynaklarının bir fonksiyonudur. Populasyonun yoğunluğu, çevresel taşıma kapasitesine yaklaştığında populasyonun büyümesi genellikle yavaşlar. Kaynaklar sınırlı olamaya başladığında populasyonun büyümesi azalır ve **lojistik büyüme** olarak adlandırılan bir büyüme modeli sergilenir; bu büyüme modelinde, populasyonun büyüme grafiği zamanla S-şeklinde bir eğri oluşturur. Şekil 55.7, sabit besin kaynağı sağlanan bir kınkanatlının laboratuvar populasyonundaki büyüme modelini göstermektedir.

Üstel büyüme (soldaki) için olan eşitliğe, taşıma kapasitesine yaklaşıldığında populasyon büyümesini yavaşlatan bir terim eklemek suretiyle bir S-biçimli eğri üretilebilir:

$$K - \frac{N}{K}$$

Yukarıdaki terim, *mevcut kaynakların azalmasının neden olduğu populasyon büyüklüğündeki azalmayı* temsil eder ve *çevresel direnç* olarak da adlandırılır. Populasyon büyüklüğü, taşıma kapasitesinden az olduğu sürece (yani, $N<K$), mevcut kaynakların sadece küçük bir kısmı kullanılmaktadır. Ancak, populasyon büyüklüğü taşıma kapasitesine yaklaştığında herhangi bir yeni birey için mevcut kaynaklardan ayrılan pay gittikçe küçülür. Anlatılmaya çalışılan şey populasyona eklenen her




**55.7 Lojistik Populasyon Büyümesinin Seviyeleri** Sınırlı kaynaklara sahip bir çevrede, populasyon genellikle çevresel taşıma kapasitesine (K) ulaşmadan önce üstel artışını durdurur. Bu veriler, sabit besin kaynağına sahip testere dişli tahıl kınkanatlısı populasyonunun bulunduğu bir laboratuarda kaydedilmiştir. Bu, tipik bir lojistik büyüme modeli olup S-biçiminde bir eğri oluşturmuştur.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 55.1 ve Animasyonla Öğrenme 55.2**
**• Lojistik Populasyon Büyümesi**

bireyin, populasyonun büyümesini eşit miktarda baskılamasıdır. Böylece,

populasyon büyüklüğünün zamanla değişim oranı = biyotik potansiyel × çevresel direnç

ya da, matematiksel olarak,

$$\frac{dN}{dt} = rN\frac{K-N}{K}$$

$N = K$ olduğunda populasyon büyümesi durur; çünkü bu noktada, $K-N=0$'dır, böylece $(K-N) / K=0$ olur, ve $dN / dt = 0$ olur.

### Populasyon büyümesi, yoğunluğa bağlı veya yoğunluğu bağlı olmayan faktörler tarafından sınırlandırılabilir

Kaynaklar sınırlı olduğu zaman, populasyona daha fazla bireyin eklenmesi herkes için her şeyin kötü gitmesi riskini ortaya çıkartır. Populasyon büyüklüğü üzerindeki etkisi populasyon yoğunluğundaki artışa göre artış gösteren faktörlere **yoğunluğa bağlı** düzenleme faktörleri denir. Bunlar;

- *Besin temini.* Populasyon arttığında, besin stokunun azalması populasyondaki her bireyin mevcut besin miktarının azalmasına yol açar. Ondan sonra ortaya çıkan yetersiz beslenme, ölüm oranını artırabilir ve/veya doğum oranını azaltabilir.
- Av yoğunluğunun yüksek olduğu alanlar, *predatörleri* cezp edebilir. Predatörlerin av olan populasyon büyük olduğunda avlarını yakalama oranı, av olan populasyon küçük olduğunda gerçekleşenden daha büyüktür; böylece av olan populasyonunun ölüm oranı yükselir.
- *Patojenlerin* yoğun olan populasyonlarda yayılması, birim alana daha az sayıda bireyin düştüğü populasyonlara göre daha kolaydır; bu durum, ölüm oranında artışla sonuçlanır.

Populasyon düzenleme faktörlerinin hepsi, yoğunluğa bağlı etki etmez. Aşırı soğuk bir dönem ya da yoluna çıkan ağaçların çoğunu deviren bir hortum, populasyonun yoğunluğuna bakmaksızın populasyondaki bireylerin büyük bir bölümünü öldürebilir; bunun **yoğunluğa bağlı olmadığı** söylenebilir. Abiyotik faktörler (örneğin aşırı sıcaklıklar gibi), yoğunluğa bağlı olmadan populasyonlar üzerinde etki gösterme eğilimindedir, oysa biyotik faktörler (örneğin, besin için rekabet gibi), yoğunluğa bağımlı olarak etki etme eğilimindedir.

### Farklı populasyon düzenleme faktörleri, farklı yaşam öykülerine neden olur

Türler üreme kapasiteleri bakımından değişiklik gösterirler, hem de belirli ölçüde yoğunluğa bağlı ve yoğunluğa bağlı olmayan ölüm faktörlerine maruz kalırlar. Yaşam öyküsü özelliklerindeki bu varyasyonların bazılarının, farklı habitat koşullarına uyum sağlama nedeniyle ortaya çıktığı görülür. Genellikle, öngörü yapılamayan habitatlar, yüksek verimlilikle ve buna karşılık gelen yüksek $r$ değeri ilişkilendirilir; burada organizmalar nadir fırsatların çoğunu üremek için kullanırlar; diğer taraftan organizmaların üreme başarısının yüksek olasılıklı olduğu öngörülen habitatlar, düşük verimlilikle ve düşük $r$ değeri ile ilişkilendirilir.

Yaşam öyküsü stratejileri, yüksek oranlarda artışa izin veren türler ***r*-stratejistler** olarak adlandırılır; yaşam öyküsü stratejileri onları, ortamlarının taşıma kapasitesinde ($K$) ya da ona yakın olarak sürdürmesine izin veren türler ***K*-stratejistler** olarak adlandırılır (Şekil 55.8). Çoğu tür her iki stratejinin özelliklerini de göstermektedir.

Hayat $r$-stratejistler için belirsizdir. Bireyler, sadece bir kez üreme eğilimindedir ve çok sayıda yavru üretirler. Bunlar genellikle kaynak koşullarının geniş bir kısmını tolere edebilir. $K$-stratejistler, tahmin edilir çevrelere uyum sağlarlar, uzun yaşarlar ve birkaç kez ürerler; onların daha az sayıdaki yavrularının erişkinlik döneminde yaşama şansı daha fazladır. $K$-stratejistler, kaynaklarını kullanma konusunda daha özelleşmiştirler ve kaynak kalitesindeki varyasyona daha az tolerans gösterirler. Bu yaşam öyküsü stratejilerinin evrilebilmesi, yaşam öyküsü özellikleri arasındaki genetik korelasyonların tarafından önerilir. Böyle genetik korelasyonlar, hem iki yaşam öyküsü özellikleri üzerindeki eş zamanlı seçimleri hem de bu özellikler için onların özelliklerini kodlayan genler arasındaki bağlantı anlamına gelir. Örneğin, *Drosophila melanogaster* soyları arasındaki çaprazlamalarda doğuştan gelen artış oranı, açlık koşulları altında üreme yeteneği ile ve laboratuvar ortamındaki çeşitlilikte gelişme yeteneği ile pozitif olarak ilişkilidir. Bunların her ikisi de geniş koşulların tolere edildiği $r$ stratejisi ile tutarlıdır.

### Bazı faktörler bazı türlerin diğerlerinden niçin daha yüksek populasyon yoğunluğuna ulaştığını açıklar

Yoğunluğa bağlı ve yoğunluğa bağlı olmayan faktörler, populasyon artışının ya da azalmasının nasıl olduğunu açıklayabilir; fakat bu faktörler, bazı türler nadirken bazı türlerin niçin yaygın olduğunu, yani türlerin karakteristik yoğunluk farkının nedenini açıklayamaz. Birçok faktör, tipik populasyon yoğunluklarının türler arasında niçin büyük ölçüde değiştiğini açıklayabilir, fakat bu faktörlerin dördü özellikle etkilidir:

- *Bol miktarda kaynak kullanan türler, sınırlı miktarda kaynak kullanan türlerden genellikle daha yüksek populasyon yoğunluklarına erişirler.* Böylece, ortalama olarak, maya ve

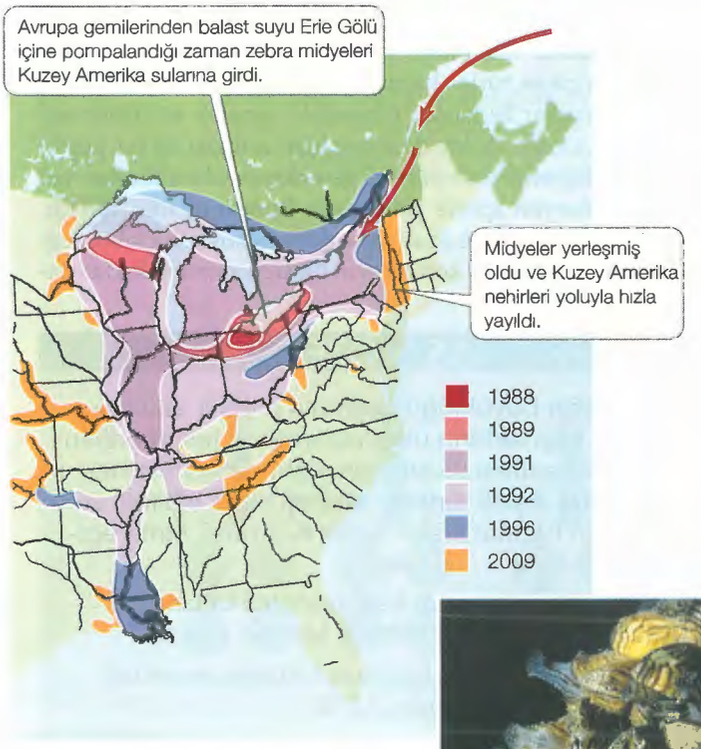
**55.8 İki Yaşam Öyküsü Stratejisi** Mümkün olan maksimum populasyon artışını sağlayabilmek için yaşam öyküleri ayarlanan türler r-stratejileri olarak ve populasyon dinamikleri taşıma kapasitesiyle sınırlanan türler K-stratejiler olarak adlandırılır. Birçok türün yaşam öyküleri bu iki tipin karışımı şeklindedir.

| | *r*-stratejistler | *K*-stratejistler |
|---|---|---|
| YAŞAM ALANI | Geniş kapsamlı yaşam alanlarında yaşayabilirler. Hem çevresel dengesizliğe hem de düşük kaliteli kaynaklara karşı yüksek tolerans sergilerler. | Çevresel istikrar ve özel yaşam alanı gereksinimleri vardır. Belirli ve özellikle yüksek kaliteli kaynakların verimli kullanıcılarıdır. |
| FİZYOLOJİ | Üreme çağına erişmek için hızlı embriyonik gelişime ve hızlı olgunlaşmaya, küçük vücut boyutlarına sahiptirler. | Üreme çağına erişmek için uzun süren embriyonik gelişime ve olgunlaşmak için uzun süreye, büyük vücut boyutuna sahiptirler. |
| ÜREME STRATEJİSİ | Çiftleşme gelişigüzeldir. Çok sayıda yavru ile sonuçlanan yaşam boyunca tek bir defa yavru meydana getirirler (semelpariti). Her bir yavru için hiç veya çok az ebeveyn ilgisi gereklidir. | Eş seçimi ve eşler arasında bağlılık söz konusudur. Birçok defa yavrularlar (iteopariti),her yavrulamada birkaç yavru dünyaya gelir. Her bir yavru için büyük ebeveyn ilgisi gerekir. |
| HAYATTA KALMA | Kısa ömürlüdürler, ölüm oranı yoğunluğundan bağımsızdır, tipik olarak Tip 3 hayatta kalma eğrisine sahiptirler (bakınız Şekil 55.4) | Uzun ömürlüdürler, ölüm oranı yoğunluğundan bağımsızdır, tipik olarak Tip 1 ve Tip 2 hayatta kalma eğrisine sahiptirler (bakınız Şekil 55.4) |
| POPULASYON DALGALANMASI | Kısa süreli üstel populasyon artışını (r) periyodik veya mevsimsel populasyon çöküşleri takip eder. | Yavaşça artarak dengeye ulaşan ve taşıma kapasitesinde sabit kalan bir populasyon artışına sahiptirler (K). |
| ÖRNEKLER | Siğilotu, karasinekler, tavşanlar. | Meşe ağacı, mavi kuşlar, kutup ayıları. |

çürümüş herhangi bir meyve üzerinde bulunan diğer mikroplarla beslenen meyve sineği (*Drosophila melanogaster*), belirli meyvelerde bulunan mikroplarla beslenen diğer meyve sineği türlerinden oldukça yüksek populasyon yoğunluğuna ulaşır.

- *Küçük vücut yapılı türler, büyük vücut yapılı türlerden genellikle daha yüksek populasyon yoğunluklarına ulaşırlar.* Genellikle, populasyon yoğunluğu vücut boyutu arttıkça azalır, çünkü birey başına düşünüldüğü zaman küçük bireyler hayatta kalmak için iri bireylerden daha az enerjiye ihtiyaç duyarlar.
- *Karışık sosyal organizasyonlar yüksek populasyon yoğunluğuna ulaşmayı kolaylaştırabilir.* Karıncaları, termitleri ve insanları kapsayan yüksek seviyede sosyal türler, önemli biçimde yüksek populasyon yoğunluğuna ulaşabilirler.
- *Bazı yeni türler yüksek populasyon yoğunluğuna ulaşabilir.* Avcılarının ve patojenlerinin olmadığı yeni bir bölgeye konulan türler, bazen normal yaşam alanlarındakine kıyasla çok daha yüksek populasyon yoğunluğuna ulaşabilir. Bazen bu yüksek populasyon yoğunluğu geçici olur ve bu yoğunluk yeni ölüm faktörlerinin biri etkili olduğu durumunda azalır. Ancak, birçok durumda bu tarz faktörlerin yokluğunda yeni kolonileşmiş yaşam alanlarındaki populasyonlar çok yoğun kalırlar. Bundan dolayı populasyona eklenen türler yerli türler için önemli bir sorun haline gelirler.

Kuzey Amerika'daki zebra midyelerinin (*Dreissena polymorpha*) populasyonu, ortama yeni sokulan türlerin büyüyebileceği hızı örnekler. Zebra midyeleri ilk olarak 1998'de Erie ve Huron gölleri arasında kalan St. Clair Gölü'nde görüldü. Bu midyeler muhtemelen doğal yaşam alanı olan Avrupa'dan okyanus aşırı kargo gemilerinde balast suyu içinde taşındılar. Hızlı şekilde yayıldılar ve bugün bazı alanlarda bir metrekareye 400.000 birey düşecek kadar yüksek yoğunluğa ulaşarak Büyük Göller (Great Lakes) ve Mississippi Nehri boşaltım sularının büyük bir kısmını işgal etmektedirler (**Şekil 55.9**). Herhangi bir durgun su altı




**55.9 Ortama Yeni Sokulan Populasyonlar Hızlıca Büyüyebilir** Kuzey Amerika'nın doğusundaki zebra midyelerinin sayısı 1989 ve 2005 yılları arasında üstel olarak arttı. İnsanlar farkında olmadan zebra midye larvalarını balıkçı botlarıyla ya da diğer deniz araçlarıyla taşıyabilirler. Zebra midyeleri son yıllarda Batı Amerika'nın göllerinde ve akarsularında istilacı zararlılar olarak görünmeye başladı.



*Dreissena polymorpha*

tabakasına bağlandıklarından dolayı, zebra midyeleri botların ve rıhtımların alt taraflarını kaplayabilir, şehrin su kaynağı ve elektrik santrali boru hattını doldurabilirler. Hatta bunlar diğer sucul organizmalar üzerine yerleşerek yerli midyeler için sorun oluşturdu. Böyle bir yüksek yoğunluk, onların Avrupa'da yaşadığı doğal ortamlarında hiçbir zaman görülmedi. Orada yüzden fazla avcı ve parazit tür, onların populasyon yoğunluklarını kontrol altında tutmaktadır.

### Evrimsel geçmiş türlerin bolluğunu açıklayabilir

Populasyon yoğunluğundaki çeşitliliği açıklayan dört temel faktör, türlerin zenginliğindeki tüm farklılıkları açıklayamamaktadır. Örneğin; Douglas köknarları ve dev sekoyalar aynı enerji kaynaklarını (güneş ışığı) ve besinleri kullanıyor olmalarına karşın, Douglas köknarı Kuzey Amerika'nın batısında yaygın ve bol miktardayken dev sekoyalar Kaliforniya'nın güneyindeki birkaç korulukta sınırlı kalmıştır. Benzer olarak, *Cyprinodon* cinsine ait türlerinin her biri Kaliforniya Death Valley'de tek bir kaynakta sınırlanmışken, küçük ağızlı levrek Kuzey Amerika'nın doğusundaki çoğu nehir ve göllerde yaşar. Bu farklılığı açıklamak için, bu organizmaların sadece geçici ekolojilerini bilmek yetmez, bunun yanında bu organizmaların uzun dönem evrimsel geçmişlerini bilmek önemlidir.

Kısım 23.2'de tanımlandığı gibi, yeni bir tür bir çok farklı yoldan oluşabilir. Poliploidi ya da kurucu etkisi olayları sonucu ortaya çıkan türler kaçınılmaz olarak çok küçük ve yerel populasyonlar ile başlar. *Cyprinodon* cinsine ait türler son 50.000 yılda Death Valley'de kuraklığın artması ile bir populasyondan diğerine olan sürekli gen akışının kesilmesine yol açan bir izolasyon içinde gelişmiştir. Bunun tersine, bir tür, soyu tükenecek şekilde azalıyorsa (dev sekoyada olabileceği gibi) onun yayılış alanı son bireyin öldüğü zamana kadar daralır.

## 55.3 ÖZET

**Populasyon büyüklüğü çevrenin biyotik etkileşim ve besin kaynakların ulaşılabilirliği ile tespit edilen taşıma kapasitesi ile sınırlanmıştır. Öngörülemeyen habitat ilişkili türler r- strateji olma eğilimli ve öngörülen habitat ilişkili türler K-strateji olma eğilimlidir.**

- Neden popülasyonlar kısa süreliğine katlanarak büyürler? Bakınız s. 1175 ve Şekil 55.6 ve 55.7
- Yoğunluğa bağlı ve bağımsız faktörler arasındaki farklılık nedir? Bakınız s. 1176
- R- stratejis ve K- stratejilerinin karakteristik özelliklerini tanımla. Bakınız s. 1176 ve Şekil 55.8

Bütün türler ne kadar bol bulunurlarsa bulunsunlar sadece uzun zaman yaşayabilmesine ve yeterince üreyebilmesine izin veren habitatlarda yaşamlarını sürdürebilirler. Oysa bir tür kendisi için uygun görünen habitatların hepsinde nadiren bulunur. Türlerin evrimsel geçmişleri bu gözlemin bir açıklamasını sağlamaktadır. Gelecek bölümde diğer bir açıklama incelenecektir: habitat uygunluğundaki uzamsal varyasyon.

## 55.4 Habitat Çeşitliliği Populasyon Dinamiklerini Nasıl Etkiler?

Birçok doğal tarihi alan rehberler, bir türün üzerinde bulunduğu coğrafi aralığı gösteren haritaları sergiler. Ancak türler çok bol olmasa bile işaretli alan içinde her yerde bulunur. Her tür, kendi aralığında bulunabileceği yeri belirleyen özel habitat gereksinimlerine sahiptir.

### Birçok populasyon ayrılmış habitat parçalarında yaşar

Çoğu organizmalar farklı **habitat parçalarında** yaşarlar: yama şeklinde olan ve belirli bir habitat tipine sahip olan bu alanlar, daha az uygun olan diğer alanlar tarafından çevrelenmiştir. Ayrılmış habitat parçalarında yaşayan bazı populasyonlar, etkin bir şekilde ayrı ve uzak *alt populasyonlara* bölünmüştür, fakat bu alt populasyonlar, parçalar arasında bireylerin düzenli olarak hareket etmesiyle birbirine bağlanır. Bu tür alt populasyonların ait olduğu daha büyük populasyon, **metapopulasyon** olarak bilinir.

Her bir alt populasyon "doğum" (habitat alanında kolonileşme) ve "ölüm" (yaşam alanında yok olma) olasılığına sahiptir. Her bir alt populasyon bizim tanımladığımız kendi yönünde gelişir. Fakat alt populasyonlar meta-populasyonlardan daha küçük olduğundan, birey sayısındaki yerel dağılım ve rastgele dalgalanma tüm meta-populasyondan ziyade bir alt populasyonun neslinin tükenmesinde daha etkili bir neden olarak görülmektedir. Fakat eğer bireyler alt populasyon arasında daha hızlı hareket ederse, göç giderek azalan alt populasyonların neslinin tükenmesini engelleyebilir; bu durum **kurtarma etkisi** olarak adlandırılır.




**55.10 *Euphydryas editha bayensis* Kelebeğinin Dama Tahtası** Bu kelebeğin metapopulasyonu, kendi beslendiği bitkileri içeren habitat parçalarıyla (serpantin kaya kütlesi) sınırlanmış olan birkaç alt populasyona bölünmüştür.

*Euphydryas editha bayensis* kelebeği, metapopulasyon dinamiğinin bir dramatik gösterimini sağlamaktadır. Bu kelebeğin tırtılları, tek yıllık bitkilerin sadece iki türüyle yani Kaliforniya'daki San Fransisco'nun güney tepelerindeki serpantin kayalarının yüzey kısımlarında görülen Kaliforniya sinir otu ve mor baykuş yoncasıyla beslenmektedir. Paul Ehrlich ve onun Stanford Üniversitesi'ndeki arkadaşları, 1960 yılında bu kelebeğin Stanford kampüsünün yakınlarındaki Jasper Tepesi Biyolojik Koruma Merkezinde bulunan bir *Euphydryas editha bayensis* populasyonunu çalışmaya başladılar. Jasper Tepesi populasyonun, aslında, çok parçaya bölünmüş daha geniş bir metapopulasyon içerisinde bir alt populasyon olduğunu belirlediler. Yıllar boyunca bu metapopulasyondaki üç alt populasyonun büyüklük açısından aşırı derecede ve eş zamansız olarak değiştiklerini buldular. Larvaların hayatta kalışı, iklimsel faktörlere, özellikle sıcaklığa, yağmur zamanlamasına ve konakçı bitkinin hayatta kalmasına bağlıdır. Kurak geçen yıllarda, çoğu konakçı bitki, ilkbaharın ilk zamanlarında ölür; bu dönemde tırtıllar, yazlık dinlenme evresine girmeye yetecek kadar henüz gelişmemiştir.

En azından üç kelebek alt populasyonu, 1975-1977 yılları arasındaki şiddetli kuraklık sırasında yok oldu. Boş alanlardan (yamalardan) birinde, Morgan Tepesi'nin yakınlarındaki daha büyük tek alt populasyondan gelen bireylerle birkaç yıl sonra yeniden bir populasyon oluşturuldu; bu populasyon 1989 yılına gelindiğinde birkaç yüz bin kelebek barındırıyordu (**Şekil 55.10**). Ancak, Morgan Tepesi alt populasyonu 1998'de yok oldu. Ehrlich ve meslektaşları bu bölge için 70 yıllık iklim verilerini incelediler ve artan iklimsel değişikliklerin kelebek alt populasyonlarının yok olma nedeni olduğu sonucuna vardılar. Yeniden kolonileşmek için göçmen sağlamaya yönelik istikrarlı bir alt populasyon kaynağı olmazsa muhtemelen diğer alt populasyonların hiçbiri insan müdahalesi olmaksızın varlığını sürdüremeyecektir.

### Koridorlar alt populasyonların varlığını sürdürmesine izin verir

Herhangi bir metapopulasyonda, **koridor** olarak bilinen alanlar arasındaki bağlantılar, alt populasyonların varlığını devam ettirmek için dağılmayı kolaylaştırmada kritik bir rol oynarlar. Alan arasında büyük mesafeler olabileceğinden dolayı koridorları deneysel olarak çalışmak göz korkutucudur; dahası özellikle uçabilen hayvanların hareketlerini takip etme açısından zor olabilir. Bu yüzden, koridorların önemini test etmek için ekologlar, Collembola'ya ait böcekleri (küçük kanatsız böcekler) ve akarları da içeren bir takım küçük eklembacaklı türlerine habitat sağlayan, kayalar üzerinde büyüyen yosunları kullanarak küçük ölçekli bir deney yürüttüler.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 55.3 • Habitat Parçalanması

Bir deneyde, araştırmacılar alanların etrafındaki yosunları temizleyerek habitat parçaları oluşturdular (**Şekil 55.11**). Küçük ve tamamen izole olmuş alanlarda bir yıl içerisinde küçük eklembacaklı türlerin sayısı yaklaşık yüzde 40 azaldı. Araştırmacılar ayrıca dar yosun koridorları ile birbirine bağlanan alanlar da oluşturdular. Bazı durumlarda, koridorlar el değmemiş şekilde kaldı; diğerlerinde ise "yalancı koridorlar" 10 mm genişliğindeki bir engel ile bölündü. 10 mm'lik bir engel küçük görünebilir, ancak bu 2 mm genişliğindeki eklembacaklılar için ürkütücü bir engeldir. Altı ay sonra, bozulmamış koridorlarla birbirine bağlanan alanlar, bozulmuş yalancı koridorlarla birbirine bağlanan alanlara oranla, daha fazla sayıda küçük eklembacaklı türü içermekteydi.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

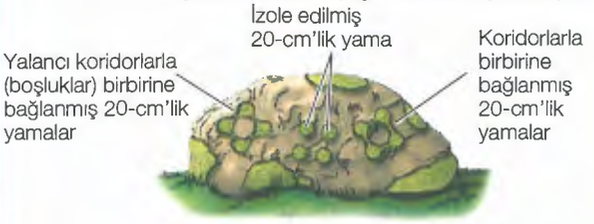
### 55.11 Koridorlar Metapopulasyonları Etkileyebilir

Burada özetlenmiş olan manipülatif deneyler, parçalanmış habitat yamaları arasındaki koridorların yeniden kolonileşme şansını ve böylece alt populasyonların varlığını sürdürme şansını artırdığını ileri sürmektedir.

**HİPOTEZ** **Bir parçalı metapopulasyonun alt populasyonların hayatta kalması, yeniden kolonileşmeye karşı herhangi bir engel yoksa daha olasıdır.**

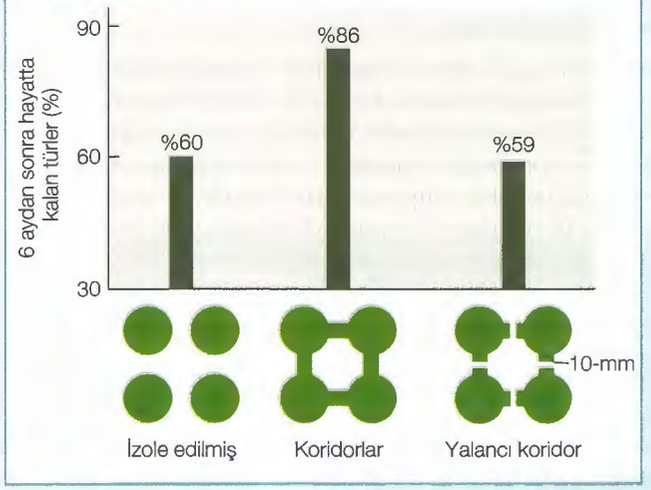
**YÖNTEM**

1. Büyük bir kaya üzerinde gelişen yosunların oluşturduğu habitatta yaşayan küçük organizma türlerinin (ağırlıklı olarak eklembacaklılar) sayısı saptanır.
2. Parçalı alanları çevreleyen kaya yüzeyi görünecek şekilde yosunlar farklı konfigürasyonlardaki parçalara bölünerek yaşam alanı parçalara ayrılır.




3. Altıncı aydan sonra, farklı konfigürasyonlardaki alanlarda var olan türlerin sayısı saptanır.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **Yeniden kolonileşmeye karşı küçük engeller dahi bölünmüş yaşam alanında varlığını sürdüren alt populasyonların sayısını azaltır.**

**EK ARAŞTIRMA:** Bu çalışmalar çok küçük organizmaların çok kısa zaman diliminde çok kısa mesafelere yayılmasını içermektedir. Engel koymanın uzun vadedeki etkileri nasıl incelenebilir?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

## 55.4 ÖZET

**Bir meta populasyon, bireylerin geçitler aracılığıyla düzenli olarak yer değiştirdiği belirli yaşam alanlarında ikamet eden ayrılmış alt populasyonlardan oluşur.**

- Uygun olmayan yaşam alanının parçaları populasyon yapısı üzerinde hangi etkilere sahiptir? **Bakınız s. 1178 ve Şekil 55.10**
- Yaşam alanı parçaları arasındaki geçitlerin alt populasyonlar üzerindeki etkileri nelerdir? **Bakınız s. 1179 ve Şekil 55.11**

Asırlar boyunca, insanoğlu istenmeyen türlerin populasyonunu azaltmayı ve istenen faydalı türlerin populasyonunu ise arttırmayı ya da korumayı denediler. Populasyonları idare etmeye yönelik bu tarz çabalar, bu populasyonların nasıl çoğaldığı ve bunların yoğunluklarını neyin belirlediği bilgisine dayandırılırsa, başarılı olabilir.

## 55.5 Populasyonlar Bilimsel Bir Şekilde Nasıl Yönetilir?

Eğer başka türlerin populasyonunu artırmak ya da azaltmak istiyorsak, yetiştirmek istediğimiz organizmaların populasyon dinamiklerini ve yaşam öyküsünü anlamamız gerekir. Populasyon dinamiklerinin ilkeleri, kendi populasyonumuzun ve onun etkinlerinin diğer türler üzerindeki etkilerini anlamamıza yardımcı olabilir.

### Populasyon yönetim planları yaşam öyküsü stratejilerini hesaba katmalı

Bir türün yaşam öyküsü stratejisini bilmek, ticari değeri olan populasyonları yönetmede yararlı olabilir. Buna örnek olarak Kuzey Amerika'nın Pasifik kıyısında yaşayan siyah kayabalığı (*Sebastes melanops*) verilebilir. Kayabalığı, kararsız bir büyüme biçimine sahip olup yaşamları boyunca büyümeye devam ederler. Birçok diğer hayvanlarda olduğu gibi, bir dişinin üreteceği yumurta sayısı dişinin büyüklüğüyle doğru orantılıdır. Bundan dolayı daha büyük dişiler küçük dişilerden daha çok yumurta üretebilir. Buna ek olarak, yaşlı ve daha büyük dişiler yumurtalarını yağ damlacıklarıyla birlikte üretirler ki; bu yağ damlacıkları yumurtadan yeni çıkan larvalar için enerji temin ederek hayata bir adım önde başlamalarını sağlar (**Şekil 55.12**). Daha büyük dişilerin ürettiği nispeten daha büyük yağ damlacığına sahip yumurtalardan çıkan larvalar, daha hızlı büyür ve daha küçük yağ damlacığına sahip yumurtalardan çıkan larvalara göre daha iyi hayatta kalabilirler.

Bu yaşam öyküsü özellikleri kayabalığı populasyonunun yönetimi için önemli çıkarımlara sahiptir. Balıkçıların büyük balıkları avlamayı tercih etmelerinden dolayı, 1996'dan 1999'a kadar olan Oregon kıyısındaki aşırı avlanma dişi kayabalıklarının ortalama yaşını 9.5'den 6.5 yıla düşürdü. Bu sebeple, 1999'da yumurtlayan balıklar genel olarak 1996'da yumurtlayan balıklardan daha küçüktüler. Bu değişiklik, dişiler tarafından üretilen yumurtaların ortalama sayısının azalmasına neden oldu ve larvaların ortalama büyüme hızını yaklaşık olarak yüzde 50 azalttı. Üretken kayabalığı populasyonlarının devam ettirilmesi, bazı dişi balıkların avlanmadan korunacağı ve daha büyük boyutlara kadar büyümesine izin verilebileceği avlanmaya yasak bölgelerin oluşturulmasını gerektirebilir.

### Populasyon yönetim planları populasyon dinamiklerinin ilkeleri tarafından yönlendirilmeli

Lojistik büyüme eğrilerine bakacak olursak (bakınız Şekil 55.7), doğum sayısının populasyonun taşıma kapasitesinin oldukça altında olduğu zaman en büyük olmaya eğimli olduğunu görebiliriz. Dolayısıyla, populasyondan ürün olarak alınabilecek bireylerin sayısını maksimum yapmak istersek, daha yüksek doğum oranını elde etmek için populasyonu taşıma kapasitesinin oldukça altında tutarak yönetmeliyiz. Bu amaç doğrultusunda avcılık ve balıkçılık yasaları yapılmıştır.

Yüksek üreme kapasitesine sahip populasyonlar yüksek hızda avlansalar dahi hayatta kalabilirler. Birçok balık türünü içeren bu tarz populasyonlarda her bir dişi binlerce veya milyonlarca sayıda yumurta üretebilir. Böylesi hızlı çoğalan populasyonların birçoğunda, bireylerin büyüme hızları yoğunluğa bağlıdır. Dolayısıyla, eğer **önüretken** bireyler yüksek hızda avlanırsa, geriye kalan bireyler daha hızla büyüyebilir. Bazı balık populasyonları kesintisizce aşırı derecede avlanabilir; çünkü nispeten az sayıdaki dişi birey, populasyonun devamını sağlamaya yetecek sayıda yumurta üretebilirler.

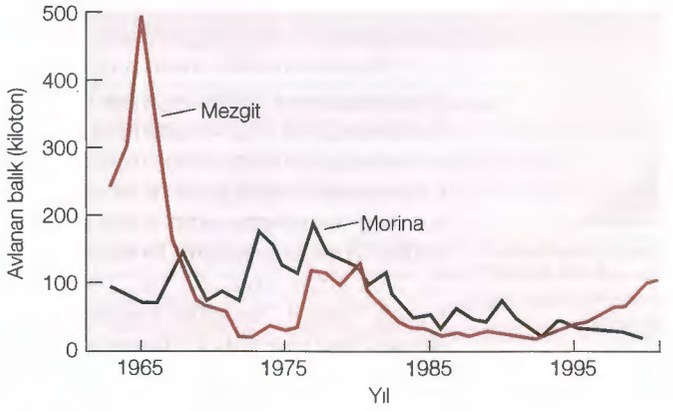
(A) *Sebastes melanops*



(B)




**55.12 Enerji Stokları Kayabalıklarının Hayata Bir Adım Önde Başlamalarını Sağlar** (A) Siyah kayabalıkları arasında yaşlı ve büyük dişiler, hem daha fazla yumurta hem de daha büyük besleyici yağ damlacıklarına sahip yumurtalar ürettiklerinden daha başarılıdırlar. (B) Kayabalığı larvasına bağlı olan yağ damlacığı kendini besleyebilecek hale gelene kadar larvaya büyümesi için besin kaynağı sağlar.




**55.13 Aşırı Avlanma Balık Populasyonunu Azaltabilir** George Bank'taki morina ve mezgit populasyonları, aşırı balık avlanması nedeniyle çökmüştür.

Siyah kayabalığı hikayesinde gösterildiği gibi balıklar, elbette, gereğinden fazlaca avlanabilir. Birçok balık populasyonu, çok sayıda balığın avlanması ve geride kalan belli sayıdaki üretken balığın populasyonun devamını sağlayamaması nedeniyle, büyük ölçüde indirgenmiştir. Morina, mezgit ve diğer yenilebilir balık türlerinin kaynağı olan New England sahilinin açıklarındaki Georges Bank'tan yirminci yüzyıl boyunca ağır bir şekilde istifade edilmiştir. Bundan dolayı; birçok balık kaynağı ticari balıkçılığı destekleyemeyecek yetersiz seviyelere düşürülmüştür (**Şekil 55.13**). Mezgit populasyonu, bu türün ticari avlanmasının durdurularak yalnızca populasyonun tekrar toparlandıktan sonra avlanmanın başlatılmasından dolayı, balıkçılığı destelemeye yetecek ölçüde tekrar artmıştır. Buna zıt olarak, idareciler morina üzerindeki avlanma baskısını yalnızca hafifçe azalttılar ve morina populasyonu çoğalmakta başarısız oldu.

Hızlı çoğalan birçok tür, aşırı avlanma durdurulursa tekrar kendini yenileyebilir, fakat bu süreç yavaş çoğalan türler için daha zordur. Yirminci yüzyıl balina avcıları, şu anda tükenmekte olan Dünya'nın en büyük hayvanı olan mavi balinaları (*Balaenoptera musculus*) avladılar. Bu balinalar çok yavaş çoğalırlar. Bir yavru balinanın üretken bir yetişkin olması için 10 yıl gerekir, üretken bir yetişkin bir defada yalnızca tek bir yavru üretir ve iki doğum arasında uzun süre vardır. Beklenildiği üzere, populasyon toparlanarak eski haline dönememiştir.

İster arzu edilen türlerde sürekli avlanma amacıyla, isterse arzu edilmeyen türlerde kontrol amacıyla populasyonların büyüklüğünü kontrol etmek isteyelim, aynı kurallar uygulanır. Eğer bir zararlı populasyonun dinamikleri, öncelikli olarak yoğunluğa bağlı faktörler tarafından etkileniyorsa, o zaman bu populasyonun bir kısmını öldürülmesi bu populasyonu daha yüksek hızda üreyeceği bir yoğunluğa düşürür. Böylesi bir populasyonu azaltmaya yönelik daha etkili bir yaklaşım populasyonun kaynaklarını ortadan kaldırarak populasyonun içinde bulunduğu ortamın taşıma kapasitesi azaltılmış olur. Örneğin, şehrimizdeki fareleri zehirlemektense (bu sadece onların tekrar üremesini hızlandırır), çöplerimizi fareler tarafından ulaşılamaz olacak şekilde ayarlarsak (farelerin yaşam ortamlarının taşıma kapasitesini azaltır) farelerden çok daha kolay kurtulabiliriz.

**Biyolojik kontrol**, ekonomik olarak zarar veren bir türün populasyon yoğunluğunu azaltmak amacıyla doğal düşmanların (avcılar, parazitler veya patojenler) kullanılmasıdır (bakınız Bölüm 30'un açılış sayfası). Birçok durumda, yeni bir alana konulmalarından dolayı hedef türler yalnızca zararlı türlerdir. Biyolojik kontrol için kullanılan doğal düşmanlar, sıklıkla, zararlı türlerin doğal bölgelerinden sağlanır. Biyolojik kontrol ondokuzuncu yüzyılda Kaliforniya'da turunçgil bahçelerindeki turunçgillere saldıran bir Avustralya böceği olan torbalı koşnilin (*Icerya purchasi)* patlarcasına çoğalmasından sonra popüler hale geldi. Bunun üzerine, Avustralya'dan yırtıcı gelincik böceği ve parazit böcek türleri ortama getirildi ve takip eden bir yıl içerisinde torbalı koşniller kontrol altına alındı.

Bazen, ortama sürülen avcı ve parazitler, kontrol edecekleri zararlı türler üzerinde bir etki yaratmakta başarısız olabildikleri gibi, zararlı türü yok ettikten sonra bu avcı ve parazitler kendileri zararlı tür haline gelebilirler. Bu gerçek, Avustralya'daki dev bambu kurbağasının (*Bufo marinus*) korku dolu hikayesini vurgular. Bu Orta Amerikalı kurbağalar (**Şekil 55.14**) Avustralya şekerkamışı alanlarına saldıran şekerkamışı böceklerini kontrol etmek için ortama getirildi. Ancak, Avustralya şekerkamışı böceklerinin bitkilerin sapının üst kesimlerinde yüksekte durduklarından dolayı, karakurbağalar böceklere erişemediler ve bu sebeple böcek populasyonu üzerinde hiçbir etkiye neden olmadılar. Maalesef, bambu kurbağaları diğer türler üzerinde ciddi etkilere neden oldular.

*B. marinus* yaşam döngüsünün tüm aşamalarında zehirlidir, ve bunları yiyen Avustralyalı sürüngenler (yılanlar ve kertenkeleler de dahil olmak üzere) ve memeliler genellikle ölür. Bunların populasyonunun çoğalmasına engel olacak herhangi bir düşmanın olmaması nedeniyle, dev karakurbağaları hızlıca çoğalırlar ve kaynaklar için yerli iki yaşamlı türlere karşı üstünlük sağlarlar. Karakurbağaları, kuzey Avustralya'dan yerli kurbağa türlerini tehdit ettikleri doğu kıyılarına kadar yayıldılar. Öyle ki; Avustralya devleti karakurbağalarının sayısını azaltmak için milyonlarca dolar harcamaya mecbur kaldı.

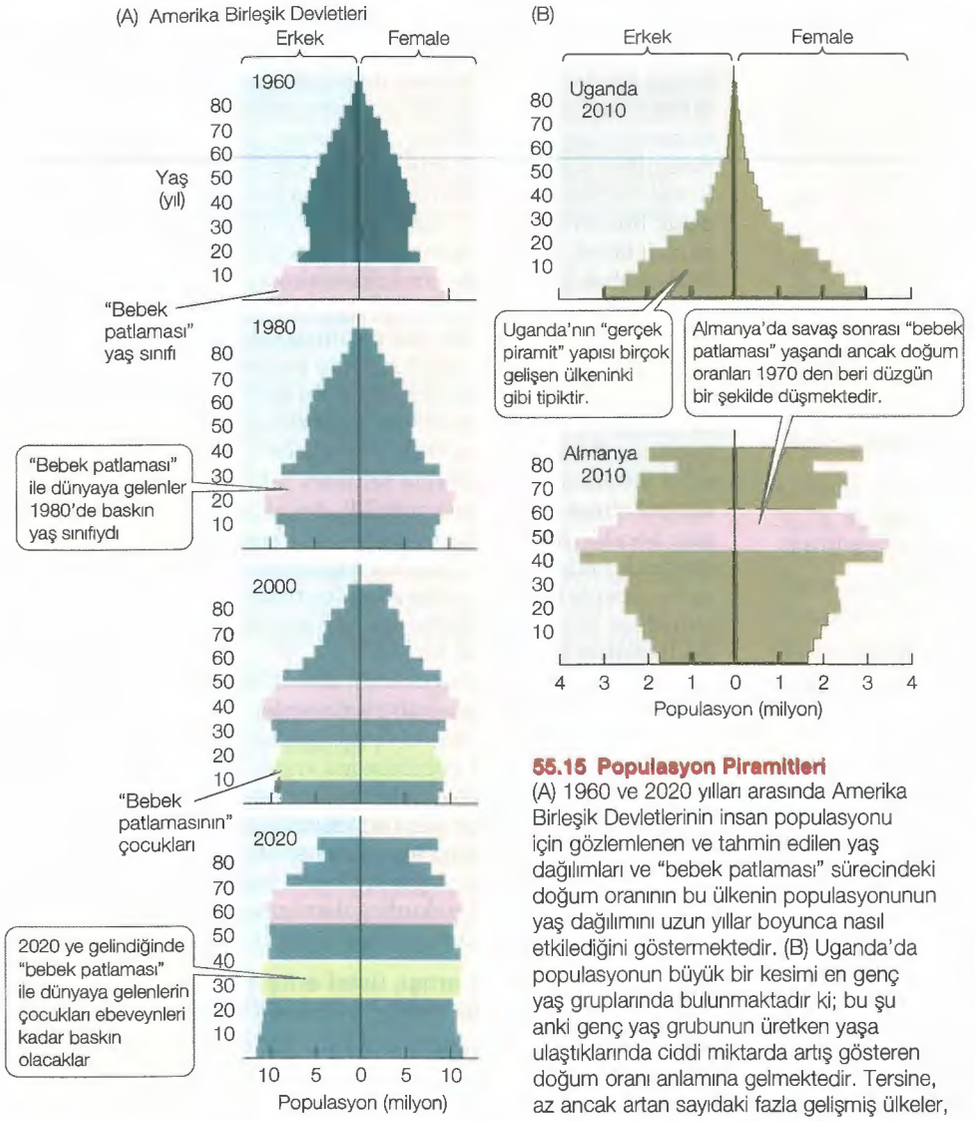
### İnsan populasyonun artışı, üstel artış şeklindedir

Ondokuzuncu yüzyılda tarihçi Thomas Carlyle, ekonominin "kötümser bilim" olduğunu açıkladı. Thomas Malthus'un bir asır önce yazdığı, insan populasyonunun üstel olarak arttığı ancak buna karşın yiyecek kaynaklarının böyle bir artış göstermediği ve bir noktadan sonra kıtlık ve ölümün insan ırkının nihai sonu olacağını belirttiği ünlü yazısının bir bölümüne Thomas

*Bufo marinus*



**55.14 Ters Tepen Biyolojik Kontrol** Orta Amerikalı şekerkamışı karakurbağası Avustralya'nın şekerkamışı alanlarındaki zarar verici böcekleri kontrol etmekte başarısız olmakla kalmayıp, çarpıcı şekilde fazlaca çoğaldı ve şimdi Avustralyalı birçok yerli türü tehdit etmektedir.




**55.15 Populasyon Piramitleri**
(A) 1960 ve 2020 yılları arasında Amerika Birleşik Devletlerinin insan populasyonu için gözlemlenen ve tahmin edilen yaş dağılımları ve "bebek patlaması" sürecindeki doğum oranının bu ülkenin populasyonunun yaş dağılımını uzun yıllar boyunca nasıl etkilediğini göstermektedir. (B) Uganda'da populasyonun büyük bir kesimi en genç yaş gruplarında bulunmaktadır ki; bu şu anki genç yaş grubunun üretken yaşa ulaştıklarında ciddi miktarda artış gösteren doğum oranı anlamına gelmektedir. Tersine, az ancak artan sayıdaki fazla gelişmiş ülkeler, burada Almanya için görülen (populasyon azalışını öngören) populasyon yapısını sahiptirler.

artış oranı dahi milyonlarca kişi anlamına gelmektedir.

Bununla birlikte insan populasyonu dünyanın her yerinde aynı hızda artmamaktadır. Şekil 55.2'de görüldüğü gibi, fil ve insan gibi uzun yaşayan türlerin populasyonlarında doğum ve ölüm zamanları yaş dağılımını uzun yıllar boyunca etkiler. Amerika Birleşik Devletleri, 1946 ile 1964 yılları arasında, bir "bebek patlaması" yaşadı. Bu yıllar boyunca, neredeyse 75 milyon bebek dünyaya geldi ve aile başına ortalama çocuk sayısı 2.5'dan 3.8'e yükseldi. Doğum oranları 1960'lara doğru azaldı, fakat 1970 ve 1980'lerin sonlarında "bebek patlaması" ile dünyaya gelen nesiller anne-baba oldular ve bir diğer demografik tümseğe yani bir "bebek patlaması ekosuna" neden oldular (**Şekil 55.15A**). Bugün rekor sayıdaki eko bebekleri üniversiteye giriyor (ve biyolojiye giriş kitaplarında kendileri hakkında yazılanları okuyorlar), ve baskın yaş sınıfı olmanın eşiğindeler.

ABD populasyonunun yaş yapısı, sanayileşmiş birçok toplumunki gibi tipiktir. Fakat yüksek derecede gelişmiş birkaç ülke (özellikle Avrupa'da), populasyon azalması yaşamaktadır. Bununla birlikte, gelişen dünyada birçok ülke üstel olarak artan büyüme oranına sahiptir ve bunların populasyonu genç yaş sınıfına doğru bir hayli büküktür ki; bu gelecekte yüksek populasyon artış hızına işaret etmektedir (**Şekil 55.15B**).

## 55.5 ÖZET

**Populasyonları idare etmek için harcanan çabalar yaşam öyküleri ve populasyon dinamiklerinin anlaşılmasına dayandırılırsa başarılı olmaları daha muhtemeldir.**

- Bir zararlı populasyonun azaltılmasına yönelik etkili bir strateji tanımlayınız ve bunun neden etkili olduğunu açıklayınız. **Bakınız s. 1181**
- İnsanlar kendi populasyonu için Dünya'nın taşıma kapasitesini nasıl değiştirdiler? **Bakınız s. 1182**

Carlyle atıfta bulunuyordu. Ne Malthus ne de Carlyle insanların yiyecek üretimindeki kapasitesini fazlasıyla artıran teknolojik yenilikleri tahmin edememişlerdi. Ne var ki çevre kirliliğine olan katkımızın, geniş ölçekli habitat tahribatının ve diğer türlerin tükenmesinin etkileriyle yüzleştiğimizde, bugün insan populasyonu büyüklüğünün önemli bir sorun haline geldiğini görürüz.

Binlerce yıl boyunca, insanların yiyecek ve su elde etmedeki kısmi yetersizlik nedeniyle insanlar için Dünya'nın taşıma kapasitesi düşüktür. Sosyal sistemler ve iletişimin gelişmesi, bitki ve hayvanların evcilleştirilmesi, süregelen teknolojik gelişmeler sayesinde giderek artan mahsul ve çiftlik hayvanı hasadı ve hastalıkları kontrol etmedeki artan uzmanlığı insan populasyonunun emsalsiz artışına katkıda bulunmuştur. Ondokuzuncu yüzyılın sonlarında bazı noktada gerçekleşen 1 milyara ulaşmış populasyon için 10.000 yıldan fazla zaman geçmiştir. Sadece 125 yıl sonra, bugün gezegenimiz yaklaşık 7 milyar insana ev sahipliği yapmaktadır. Populasyon artışı, İkinci Dünya Savaşı nedeniyle nispeten yavaşlamıştır. Dünya Kaynakları Enstitüsü dünya genelindeki şu anki artışın yılda yaklaşık yüzde 1.1 olduğunu öngörmektedir. Fakat 7 milyarlık nüfus baz alınınca, en küçük

İnsanlar için dünyanın taşıma kapasitesi, kısmen biyosferin aşırı fosil yakıt enerjisi tüketimimizden gelen -özellikle de karbondioksit gibi- ara ürünleri soğurma yeteneği, kısmen su elverişliliği ve kısmen de dünya kaynaklarının olağanüstü kullanımımıza uygun hale getirmek için başka türlerden milyonlarcasının yok olmasına göz yummaya istekli olup olmadığımız tarafından belirlenmektedir. İnsanların başka türler üzerindeki kaynak kullanımının etkilerinin bazılarını Bölüm 58 ve 59'da numaralandırdık, fakat önce Bölüm 56 ve 57'de türlerin etkileşmelerinin doğası ve ekolojik toplulukların oluşumu hakkında tartışılacaktır.

# BÖLÜM ÖZETİ

## 55.1 Ekologlar Populasyonları Nasıl Çalışır?

- Bir **populasyon** belirli bir zamanda belirli bir alanda birbirleriyle etkileşim halinde olan bir türün bireylerinden oluşur.
- Bir populasyonun **yoğunluğu** alan ya da birim hacim başına düşen bireylerin sayısıdır.
- **Yaş yapısı** ve populasyonun **dağılım** modeli populasyon dinamiklerini etkilemektedir. İnceleyiniz Şekil 55.2 ve 55.3.
- **Hayat tabloları** bir populasyonda demografik olayların özetlerini verir. Kohort hayat tablosu aynı zamanda doğan bireylerin **kohortunu** ve zamanla bu bireylerin **hayatta kalma** ya da **verimlilik** kayıtlarını takip eder. İnceleyiniz Tablo 55.1 ve 55.2
- Hayat tablosu verileri **hayatta kalma eğrisi** oluşturmak için kullanılabilir. İnceleyiniz Şekil 55.4

## 55.2 Çevresel Koşullar Yaşam Öykülerini Nasıl Etkiler?

- Bir organizmanın **yaşam öyküsü stratejisi** büyüme, bakım ve üreme arasındaki zaman ve enerji bölümlerini açıklar.
- Populasyonun **doğal artış oranı** (*r*) kişi başına düşen doğum oranı (*b*) ve kişi başına düşen ölüm oranı (*d*) arasındaki farktır.
- Bir türün içindeki yaşam öyküsü özellikleri habitat ile değişebilir ve diğer türler ile etkileşimleri yaşam öyküsü özelliklerinin evrimini etkileyebilir.

## 55.3 Populasyon Yoğunluğunu Sınırlayan Faktörler Nelerdir?

- Populasyonlar kısa süreler için **üstel büyüme** sergileyebilir, fakat sonunda kendi kaynakları doğum oranlarının düşüşü ve ölüm oranlarının artışı nedeniyle tükenmiş olur. İnceleyiniz Şekil 55.6, ANİMASYONLA ÖĞRENME 55.1
- **Lojistik büyüme,** yoğunluğu çevresel **taşıma kapasitesine (*K*)** yaklaştıkça populasyon büyümesi yavaşladığında görülen bir modeldir. İnceleyiniz Şekil 55.7, ANİMASYONLA ÖĞRENME 55.2 ve WEB AKTİVİTESİ 55.1
- *r*-stratejisine sahip türler yüksek doğal artış oranlarına izin veren yaşam öykülerine sahiptir. *K*-stratejisine sahip türler kendi çevrelerinin taşıma kapasitesine (*K*) yakın ya da taşıma kapasitesinde varlıklarını sürdürürler. Birçok türün yaşam öyküsü stratejileri, bu iki uç arasında bir yere düşer. İnceleyiniz Şekil 55.8
- Populasyon yoğunluğu, hem **yoğunluğa-bağımlı** hem de **yoğunluğa-bağımlı olmayan** faktörlerle belirlenir. Çeşitli faktörler kaynak bolluğu, vücut büyüklüğü, sosyal organizasyon ve türün bir alanı işgal ettiği sürenin uzunluğu dahil olmak üzere populasyon yoğunluğunu etkiler.

## 55.4 Habitat Çeşitliliği Populasyon Dinamiklerini Nasıl Etkiler?

- Türler, haritalanan aralıklar içinde her yerde bulunmaz. Çoğu türlerin üyeleri farklı **habitat bölgelerinde** yaşarlar.
- Bir **metapopulasyon,** bazı bireylerin düzenli olarak hareket ettiği ayrı alt populasyonlardan oluşur. İnceleyiniz Şekil 55.10
- Bir alt populasyonun yok olması diğer bir alt populasyondan bireylerin göçüyle engellenebilir, bu süreç **kurtarma etkisi** olarak bilinir. Bölgeler arası **koridorlar** böyle bir hareket imkanı sağlayabilir. İnceleyiniz Şekil 55.11, ANİMASYONLA ÖĞRENME 55.3

## 55.5 Populasyonlar Bilimsel Bir Şekilde Nasıl Yönetilir?

- Populasyonu yönetmek için, onların yaşam öykülerini ve populasyon dinamiklerini anlamak önemlidir. Bir populasyondan hasat edilen bireylerin sayısını en yüksek seviyede tutmak için, populasyon taşıma kapasitesinin altında tutulmalıdır.
- Zararlı türler için ortamın taşıma kapasitesini azaltarak kendi üyelerini öldürmektense onların populasyonunu azaltmak daha etkili bir yoldur.
- İnsanlar için dünyanın taşıma kapasitesi, kaynakları kullanmamıza ve aktivitelerimizin çevreye olan etkilerine bağlıdır. İnsan populasyonları dünyanın farklı bölgelerinde farklı hızlarda büyürler. İnceleyiniz Şekil 55.15

# DENEME TESTİ

1. Bir populasyondaki bireylerin çevre üzerindeki yayılma şekli, populasyonun nesi olarak ifade edilir?
   *a.* dinamiği
   *b.* düzenlenmesi
   *c.* dağılımı
   *d.* stratejisi
   *e.* hayatta kalması
2. Bir bireyin varlığının başka bir bireyin yakınında olma olasılığının arttığı dağılım modeli aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Rastgele
   *b.* Düzenli
   *c.* Kümeli
   *d.* Tekdüze
   *e.* Düzensiz
3. Aşağıdakilerden hangisi bir demografik olay *değildir*?
   *a.* Büyüme
   *b.* Doğum
   *c.* Ölüm
   *d.* İç göç
   *e.* Dış göç
4. Aynı zamanda doğan bireyler topluluğuna ne ad verilir?
   *a.* Deme
   *b.* Alt populasyon
   *c.* Mendel populasyonu
   *d.* Kohort
   *e.* Takson
5. Taşıma kapasitesi sınırlarını aşan boyutlarda olan bir populasyon ne tipi bir büyüme gösterir?
   *a.* Üstel büyüme
   *b.* Geometrik büyüme
   *c.* Lojistik büyüme
   *d.* J-şekilli büyüme
   *e.* Negatif büyüme

6. Yok olan bir alt populasyona engel olmak için yapılan iç göç süreci, ne olarak isimlendirilir?
   *a.* Kolonizasyon etkisi
   *b.* Kurtarma etkisi
   *c.* Metapopulasyon etkisi
   *d.* Genetik sürüklenme etkisi
   *e.* Tekrar kazanma etkisi
7. Yoğunluğa - bağlı faktörler populasyonu düzenleyen faktörlerdir. Bu faktörlerle ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Populasyon büyüklüğüne bakılmaksızın bireyleri aynı oranda etkilerler.
   *b.* Genellikle hava ile ilişkilidirler.
   *c.* Sadece sesil organizmaları etkilerler.
   *d.* Sadece doğurganlığı etkilerler.
   *e.* Populasyon büyüklüğüne bağlı olarak değişen etkilere sahiptirler.
8. Metapopulasyon,
   *a.* genellikle büyük populasyondur.
   *b.* çok büyük alanlarda yayılış gösteren bir populasyondur.
   *c.* bazı bireylerin aralarında ara sıra hareket ettiği alt populasyonların bir grubudur.
   *d.* birbirinden izole edilmiş alt populasyonların bir grubudur.
   *e.* bireylerin düzenli olarak aralarında hareket ettiği alt populasyonların bir grubudur.
9. İstenmeyen türlerin populasyonunu uzun dönemde azaltmanın en iyi yolu aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Türler için ortamın taşıma kapasitesini azaltmak.
   *b.* Seçici bir şekilde ergin üreticileri öldürmek.
   *c.* Seçici bir şekilde olgunlaşmamış üreticileri öldürmek.
   *d.* Her yaştan bireyleri öldürmeye teşebbüs etmek.
   *e.* Bireyleri kısırlaştırmak.
10. Aşırı hasat edilen populasyonlar, aşağıdakilerden hangisiyle karakterizedir?
    *a.* Çok uzun yaşayan yetişkinler
    *b.* Kısa ön üreme dönemi ve birçok yavru
    *c.* Kısa ön üreme dönemi ve birkaç yavru
    *d.* Uzun ön üreme dönemi ve birkaç yavru
    *e.* Uzun ön üreme dönemi ve birçok yavru

## TARTIŞMA

1. İnsanların yüksek yoğunluklarda yönettiği çoğu organizmalar uzun ömürlüdür ve düşük üreme hızına sahiptirler. Halbuki insanların azaltmak istediği çoğu organizmalar kısa ömürlüdür fakat yüksek üreme hızına sahiptir. Yönetim stratejileri ve yönetim uygulamalarının etkinliği için bu farkların önemi nedir?
2. Ondokuzuncu yüzyıl ortalarında, İrlanda insan populasyonu tek bir gıda ürünü patatese büyük oranda bağımlıydı. Bir hastalık patates üretiminin başarısız olmasına neden olduğunda, İrlanda populasyonu üç nedenden dolayı önemli ölçüde azalmıştır: (1) Populasyonun büyük bir yüzdesi Amerika Birleşik Devletleri ve diğer ülkelere göç etti; (2) evlilikte bir kadının ortalama yaşı yaklaşık 20'den 30'a yükseldi; ve (3) birçok aile İngiltere'den yiyecek kabul etmekten ziyade açlıktan öldü. Bu sosyal değişikliklerin hiçbiri ulusal düzeyde planlanmadı, fakat tümü yeni taşıma kapasitesine göre populasyon büyüklüğünü ayarlamak için katkı sağladı. Diğer türlerden örnekler kullanarak, ilgili ekolojik ilkeler tartışıldı. O zaman İrlanda için ulusal populasyon politikasından sorumlu olanlar ne yapmış oldu?
3. Zararlı türleri kontrol yöntemlerinden biri olarak gösterilen nüfus yoğunluğu azaltmak için zararlının doğal yaşam ortamından doğal bir düşman (yırtıcı bir hayvan, parazit ya da patojen) ortama sokulmuştur. Fakat bir zararlıyı kontrol etmek için ortama sokulan bazı türler kendi kendilerine zararlı hale gelmiştir. Bazı bilim insanları biyolojik kontrollerin zararlı yönetimi için hiçbir koşulda kullanılmaması gerektiğini savundu. Diğerleri ise onların uygun şekilde çalışılmasını ve ayrıntılarıyla incelenmesini sağladı ve zararlıları kontrol altına almanın bir parçası olarak organizmaları biyolojik kontrolde kullanmaya devam ettiler. Hangi görüşü destekliyorsunuz ve neden?

## EK ARAŞTIRMA

Metapopulasyon dinamiklerinde Şekil 55.11'de açıklanan deneyde çalışılan eklembacaklılar, sınırlı dağılma yetenekleriyle tümü küçük hayvanlardı. Kuşlar, kertenkeleler ve kolayca geniş alanlar boyunca dağılan memeliler gibi türlerin metapopulasyon dinamikleri üzerindeki koridorların etkisini test etmek için nasıl bir deney tasarlanmış olabilir? Bu tür deneylerin sonuçları kayalar üzerindeki küçük eklembacaklıları kullanarak onlarınkine benzer olması beklenir mi? Niçin veya niçin değil?

## VERİLERLE ÇALIŞMA yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ

**Ölü Koyunlar Bir Öykü Anlatır** Dikey yaşam tabloları, tüm yaş sınıfları ve yaşam evreleri boyunca zaman içinde tek bir noktadan (böylece dikey olarak gösterilen) bir populasyonu örnekleme yoluyla oluşturulur. Böyle bir tablo oluşturmanın yolu, verilen populasyondaki organizmaların *ölüm topluluğu* kalıntıları ya da fosil bilgilerini kaydetmektir. Bu alıştırmada, dikey bir yaşam tablosu ve bu populasyon için hayatta kalanlar eğrisi oluşturmak için Denali Milli Parkı Alaska'da 600'den fazla Dall koyununun (*Ovis dalli dalli*) kafatasların 1944'teki çalışma verilerini kullanılacaktır.

**Ölü Koyunlar Bir Öykü Anlatır. Habitat Parçaları** Şekil 55.11'de karayosununda yaşayan akarlar arasında populasyon yoğunluğu ve tür çeşitliliği üzerine Andrew Gonzalez ve Enrique Chaneton tarafından yürütülen bir dizi deneyin bir tanesi üzerinde duruluyor. Bu egzersiz, yaratıcı deneylerden elde edilen verilerden daha fazlasını sağlar ve parçalanmış ortamların tür çeşitliliğine etkilerini belirlemek ister.

# 56 Türler Arası Etkileşimler ve Birlikte Evrim

## Karıncalı Biyotikler

Neotropik orman topluluklarındaki, "yaprak kesici" ya da «şemsiye» karıncaları, adlarını ağaçlardan yaprak kırpma alışkanlıkları ve onları yuvalarına taşımalarından alırlar. Fakat toplanan yapraklar, kendi tüketimleri için değildir. Yaprak kesici karıncalar mantar çiftçileridir. Onlar topladıkları yaprakları, beslendikleri mantarı yetiştirebilmek için substrat olarak kullanırlar.

Yeni bir kraliçe karınca olgunlaşıp, yuvasını terk etmeye hazır olduğunda, yuvada bol miktarda bulunan mantarın küçük parçalarını çenesindeki ceplerde depolar. Kraliçe çiftleşmeden sonra, yere iner, kanatlarını döker ve dibi geniş olan bir tünel oluşturarak kendini toprağa gömer. Buraya mantar parçacıklarını bırakır ve dışkılar. Mantar büyümeye başladığında, dişi mantar yığınına yumurtalarını bırakır. Zamanla, yumurtalar mantar tarafından sarılır ve yeni oluşan yavru karıncalar bu mantardan beslenir. Oluşan ilk yavrular, yaprak toplamak için yuvayı terk edip büyüyen mantarı "beslemek" amacıyla yaprak toplayan küçük işçileri oluştururlar.

Koloninin büyüklüğü arttıkça, daha büyük yuvalar inşa edilir ve böylece mantar bahçesi de genişlemiş olur. Üçüncü yılda, bir koloni içinde odaların toplam sayısı birkaç yüzü aşabilir. Koloni büyüklüğü, yaprak kesicilerinin zararlı olarak tanımlanabilmesi için önemli bir faktördür. Koloniyi besleyen devasa mantar bahçesi için günde 2 kg'dan fazla bitki materyali gereklidir. Böylece bu karıncalar vejetasyonun bir alanını kolayca çıplak hale getirebilirler.

Karıncalar, mantarları dikkatli bir şekilde korurlar. Bahçeye yaprak desteğine ek olarak, alana gübre eklerler (kendi dışkıları formunda) ve ortamın nemini düzenlerler. Hatta mantar öldüren kimyasallar içeren yaprakları tanır ve onları taşımazlar. Fakat mantar bahçeleri, istenmeyen mikroplara, özellikle yeşil küf *Escovopsis*'e karşı savunmasızdır. Küfe karşı korunmak için, karıncalar dış iskeletlerinde çukur denilen özel organlarıyla bakteri taşırlar. Bu bakteriler istenmeyen küflere karşı güçlü antibiyotik üretirlerken, yuvadaki mantarlara zarar vermezler.

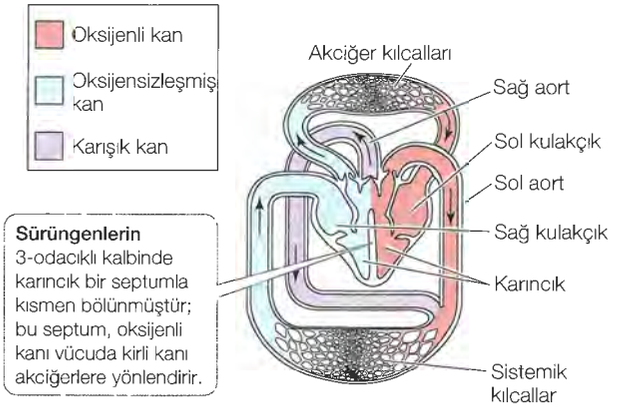
Yaprak kesici karıncaların ilk yazılı tanımlanmasında, İspanyol rahip Bartolome de la Casas karıncaların itinayla yaprak toplamalarını ve "kar gibi beyaz" büyük yuvalarını, 1559'da



**Ortağını Beslemek** Orta Amerika yaprak kesici karıncaları (*Atta cephalotes*), yuvalarına yaprak parçaları taşırlar. Bu yapraklar, mantarın büyümesi için besin kaynağı olarak kullanılır.

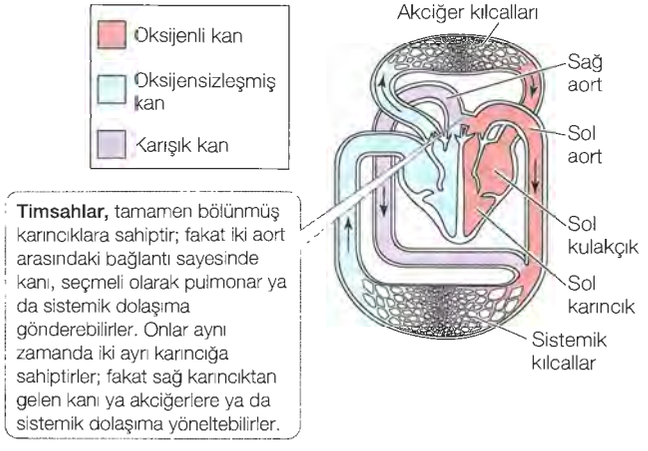
geçip kanı vücuda pompalama yeteneği gelişmiştir. Onlar bunu nasıl yaparlar?

İlk olarak, üç odacıklı kalbe sahip ektotermik sürüngenlere –kaplumbağalar, yılanlar ve kertenkeleler- göz atalım. Bu türlerdeki karıncık, bir septumla sol ve sağ yarılara kısmen bölünmüştür. Akciğerlerden gelen oksijenlenmiş kan, sol kulakçıktan karıncığın sol yarısına girer. Vücuttan gelen oksijeni kullanılmış kan, sağ kulakçıktan sağ karıncığa girer. Bu türler, sağ ve sol olmak üzere iki tane aort damarına sahiptir. Sol aort, oksijenli kanı karıncığın sol tarafından alacak şekilde konumlanmıştır. Bununla birlikte, sağ aort kanı karıncığın sağ ya da sol tarafından alacak şekilde konumlanmıştır.




Hayvan nefes aldığında, pulmoner dolaşımda kan akışına gösterilen direnç, sistemik dolaşımdaki dirençten daha düşüktür, onun için kan, karıncığın sağ tarafından sağ aorta gitme yerine akciğer atardamarına akma eğilimindedir. Hayvan nefes almadığı zaman, akciğerlerdeki damarlar büzülmüştür ve pulmoner dolaşımda kan akışına gösterilen direnç yükselmiştir; bu durumda, karıncığın sağ tarafından gelen kan, sağ aorta akma eğimlindedir. Sonuç olarak, karıncığın her iki tarafından gelen kan, sistemik dolaşıma kan götüren her iki aorta akar.

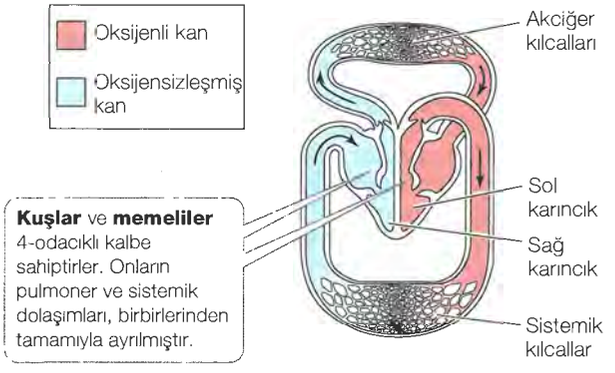
Timsahlar, kuşlar gibi, tamamıyla ikiye bölünmüş karıncığa sahiptirler. Timsahlar, kuşların aksine, her biri bir karıncıktan çıkan iki aorta sahiptir. İki aortun tam kalpten çıktıkları yerde bir bağlantı vardır; bu bağlantı onlara, pulmoner ve sistemik dolaşıma gidecek kan oranlarını değiştirebilme yeteneği verir. Bir timsah ya da alligator, nefes aldığında pulmoner dolaşımdaki direnç düşüktür, güçlü sol karıncığın kasılmasıyla ortaya çıkan basınç, sağ karıncık ve sağ aort arasındaki kapakçığı geriye doğru iterek deliğin kapanmasını sağlar; böylece sağ karıncıktan gelen kanın tümü, pulmoner dolaşıma gitmesi için zorlanır. Hayvan nefes almayı durdurunca, pulmoner damarlar büzülür ve pulmoner dolaşımdaki direnç artış gösterir; ve sağ karıncıktan gelen kan, sağ aort içerisine akar. Ektotermik tüm sürüngenlerin, kanı, pulmoner dolaşıma ya da sistemik dolaşıma yönlendirme yeteneği, kesintili solunumlu yaşam tarzı için son derece uyumsaldır.




## Kuşlar ve memeliler birbirinden tamamıyla ayrılmış olan pulmoner ve sistemik dolaşımlara sahiptir

Kuşların ve memelilerin dört odacıklı kalpleri, birbirinden tamamıyla ayrılmış pulmoner ve sistemik dolaşımlara sahiptir. Sürekli olarak yüksek metabolik hıza sahip olan bu aktif hayvanlar için, bu iki dolaşımın birbirinden ayrılmış olmasının çeşitli avantajları vardır:

- Oksijenli ve oksijensiz kan birbirine karışamaz; onun için sistemik dolaşım, daima oksijen içeriği en yüksek kanı alır.
- Akciğerlere oksijen içeriği en düşük ve $CO_2$ içeriği en yüksek kan gönderildiğinden solunum gazlarının değişimi maksimuma çıkarılmıştır.
- Birbirinden ayrılmış olan sistemik ve pulmoner dolaşımlar, farklı basınçlarda çalışabilir.




Kuş ve memeli dokularının besin maddesi gereksinimleri yüksektir; kan damarlarının bu çok yüksek yoğunlukta yer alması nedeniyle, kalbin, sistemik dolaşımın tüm damarlarında kan akışını sağlayacak şekilde yüksek kan basıncı üretmesi gerekir. Bu hayvanların pulmoner dolaşımı, sistemik dolaşımınkine eşit miktarda olan kan alır; fakat akciğerler çok daha az miktarda kan damarına sahiptir. Böylece, kuşların ve memelilerin pulmoner dolaşımı, daha düşük basınçta çalışabilir; ve dört-odacıklı kalp, bunu mümkün kılar.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 50.1 • Omurgalı Dolaşım Sistemleri

## 50.2 ÖZET

**Omurgalıların kapalı dolaşım sistemi, evrimsel süreçte balıklardaki iki odacıklı kalpten timsahlarda, kuşlarda ve memelilerde görülen dört odacıklı kalbe değişim geçirmiştir.**

- Balıkların, dokularına niçin yüksek basınçlı kan sağlayamadığını açıklayınız. **Bakınız s. 1048**
- Akciğerli balığın ve amfibinin dolaşım sistemlerini karşılaştırarak, üç odacıklı kalbin nasıl gelişmiş olduğunu açıklayınız. **Bakınız ss. 1048-1049**
- Dört odacıklı kalbin bazı avantajları nelerdir? **Bakınız s. 1050**

# 50.3 Memeli Kalbi Nasıl Çalışır?

İnsanlar, dört odacıklı olan tipik bir memeli kalbine sahiptirler; bu kalp odacıkları sağ ve sol kulakçıklar ile sağ ve sol karıncıklardır (**Şekil 50.2**). Sağ karıncık, kanı pulmoner dolaşıma; sol karıncık ise kanı sistemik dolaşıma pompalar.

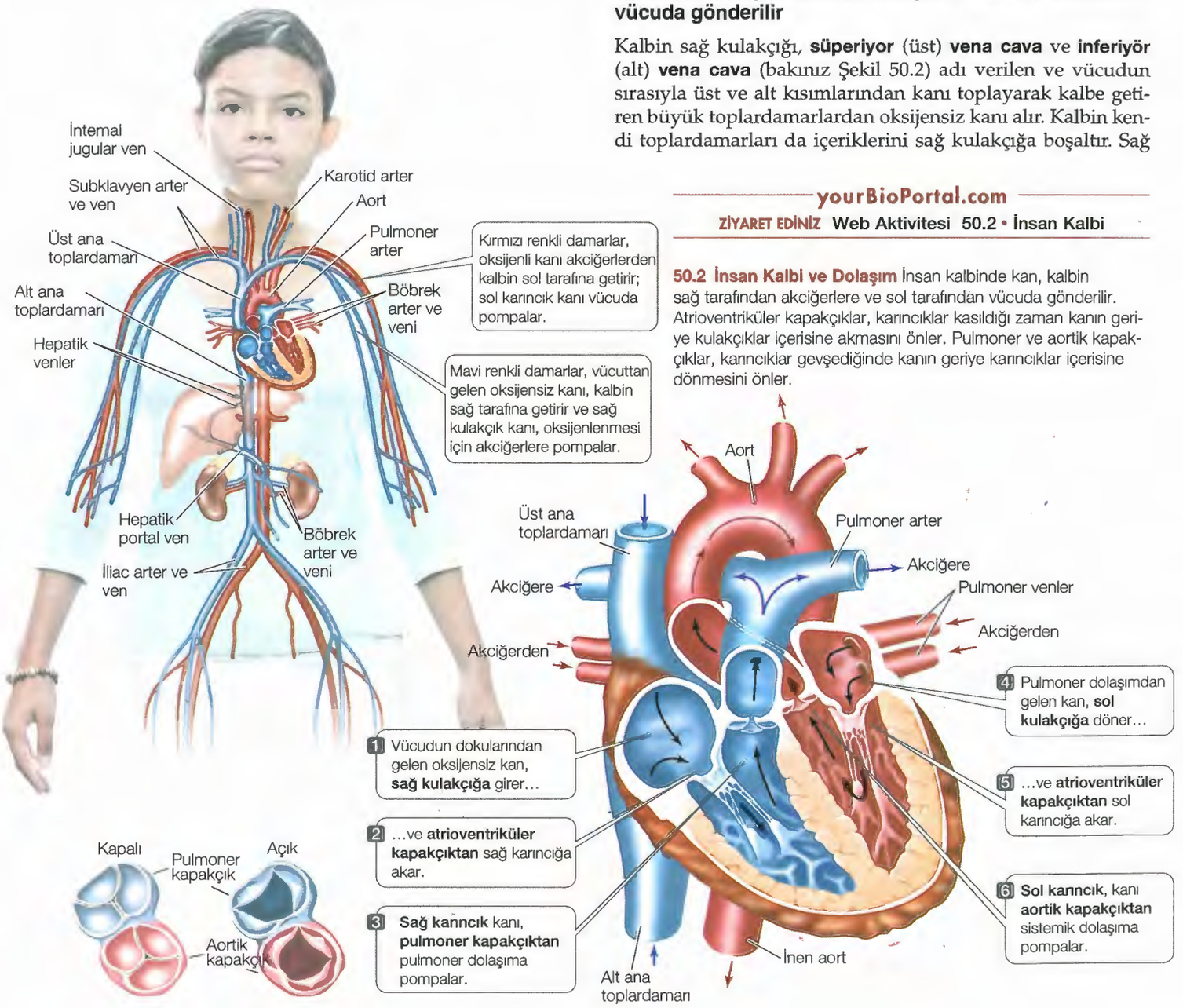
Kulakçıklar ve karıncıklar arasında bulunan tek yönde açılan **atrioventriküler (AV) kapakçıklar**, karıncıklar kasıldığında kanın kulakçıklar içerisine geriye akmasını önler. Karıncıklar ve kalpten çıkan büyük arterler arasında bulunan, tek yönde açılan **pulmoner kapakçık** ve **aort kapakçığı**, karıncıklar gevşediğinde kanın karıncıklar içerisine geriye akmasını önler.

Bu kısımda, kalp sayesinde vücuda kan akışını tanımlayacağız ve kalp kasının kalp atışlarına neden olan kendine özgü elektriksel özelliklerini inceleyeceğiz.

### Kan, kalbin sağ tarafından akciğerlere ve sol tarafından vücuda gönderilir

Kalbin sağ kulakçığı, **süperiyor** (üst) **vena cava** ve **inferiyör** (alt) **vena cava** (bakınız Şekil 50.2) adı verilen ve vücudun sırasıyla üst ve alt kısımlarından kanı toplayarak kalbe getiren büyük toplardamarlardan oksijensiz kanı alır. Kalbin kendi toplardamarları da içeriklerini sağ kulakçığa boşaltır. Sağ

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 50.2 • İnsan Kalbi




**50.2 İnsan Kalbi ve Dolaşım** İnsan kalbinde kan, kalbin sağ tarafından akciğerlere ve sol tarafından vücuda gönderilir. Atrioventriküler kapakçıklar, karıncıklar kasıldığı zaman kanın geriye kulakçıklar içerisine akmasını önler. Pulmoner ve aortik kapakçıklar, karıncıklar gevşediğinde kanın geriye karıncıklar içerisine dönmesini önler.

kulakçıktaki kan, AV kapakçık arasından sağ karıncığa akar. Karıncıkların kanla dolma işleminin büyük çoğunluğu, kalp atışları arasında kalp gevşediğinde pasif olarak gerçekleşir. Karıncıkların pasif olarak dolma işleminin hemen sonunda, kulakçıklar kasılarak az bir miktar kanın daha karıncığa dolmasını sağlar. Ondan sonra karıncık kasılır; karıncığın kasılması, AV kapakçığının kapanmasına ve kanın, akciğerlere uzanan **akciğer atardamarına** pompalanmasına neden olur.

Akciğerlerde gaz alışverişi olduktan sonra, **akciğer toplardamarları** oksijenlenmiş kanı akciğerlerden sol kulakçığa getirir; kan, buradaki diğer AV kapakçık arasından geçerek sol karıncığa akar. Kalbin sağ tarafında olduğu gibi, kanın sol taraftaki karıncığa dolma işleminin büyük çoğunluğu pasif olarak gerçekleşir; fakat karıncıkların dolma işlemi, kulakçıklar kasıldığında tamamlanır.

Sol karıncığın duvarları, alttan başlayan bir sıkma hareketiyle içerisindeki kanı sıkıştıran güçlü kaslara sahiptir. Sol karıncıktaki basınç, aort kapakçığını iterek açmaya yetecek düzeye yükseldiğinde, kan aort içerisine dolarak vücut içerisindeki dolaşımına başlar. Şekil 50.2'deki sol karıncığın duvarları incelendiğinde, sağ karıncığınkinden daha kalın olduğu görülecektir. Sol karıncığın kan pompalamak zorunda olduğu kan damarlarının uzunluğu, sağ karıncığın kan pompaladığı damarların uzunluğundan kilometre olarak çok fazla uzundur; onun için, her iki karıncık da aynı hacimde kan pompalamasına karşın, sol karıncık daha fazla dirence karşı itmek zorundadır.

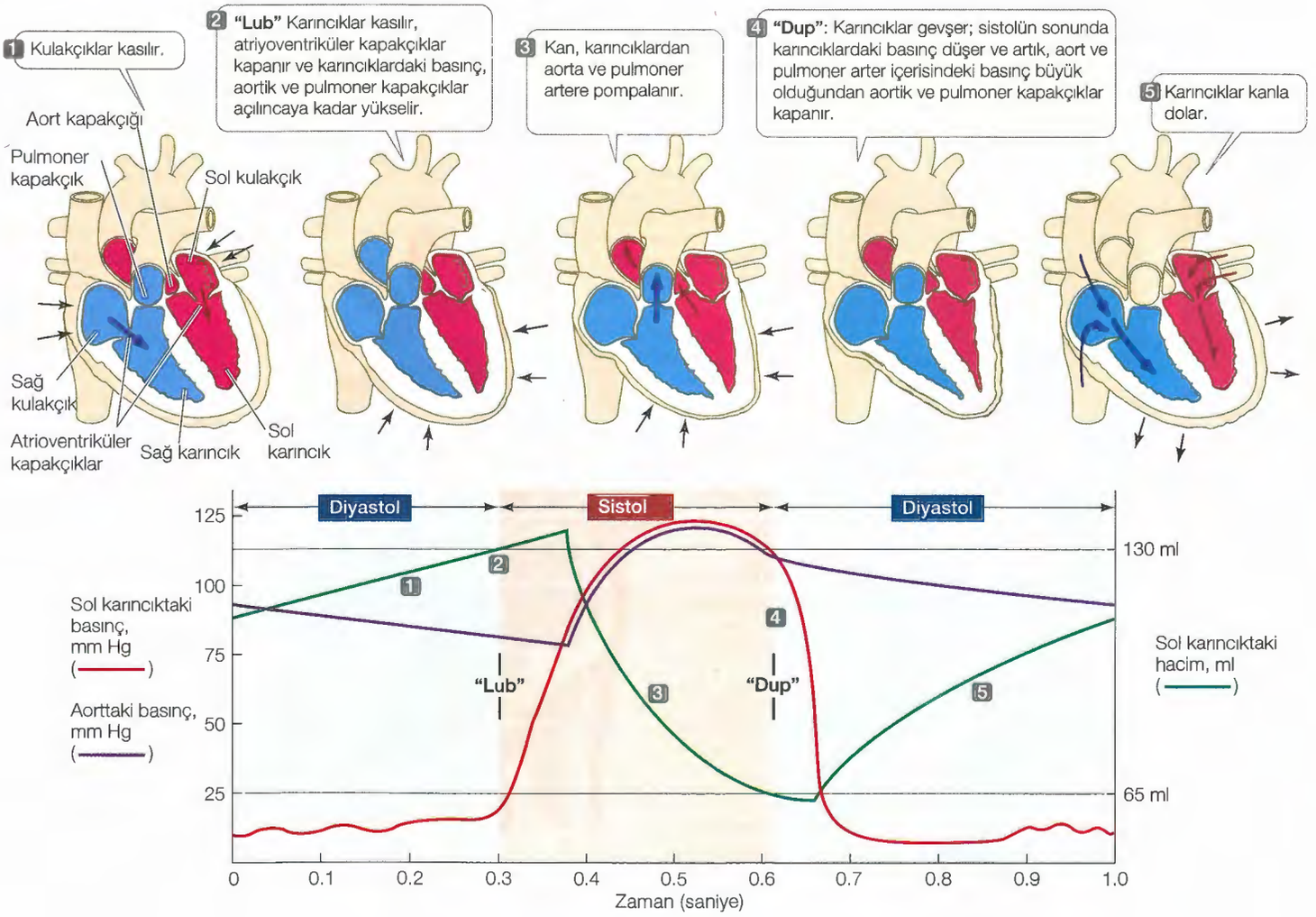
Kalbin her iki tarafı da aynı anda kasılır. İki kulakçığın kasılmasını iki karıncığın kasılması izler ve ondan sonra gevşeme olur; bu olayların tümüne birden **kalp döngüsü** adı verilir. Kalp döngüsü, iki evreye bölünür: karıncıklar kasıldıklarında **sistol** ve gevşediklerinde **diastol** durumundadırlar (**Şekil 50.3**). Diyastolün hemen sonunda, kulakçıklar kasılır ve karıncıklardaki kan hacmine son şeklini verir.

Göğüs üzerine ya da sırt kısmına bir stetoskop yerleştirildiğinde duyulan "lub-dup" şeklindeki kalp döngüsü sesleri, çarpılarak kapatılan kalp kapakçıkları tarafından meydana getirilir. Bu kapakçıkların kapanması ve açılması, kapakçıkların iki tarafındaki basınç farklılıklarından kaynaklanan basit mekanik olaylardır. Karıncıklar kasılmaya başladığında, onların içerisindeki basınç, kulakçıkların içerisindekinden daha yukarıya çıkar; onun için AV kapakçıkları kapanır ("lub"). Karıncıklar gevşemeye başladığı zaman, aort ve akciğer atar-

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 50.1 • Kalp Döngüsü

**50.3 Kalp Döngüsü** Karıncıkların ritmik kasılması (sistol) ve gevşemesine (diastol), kalp döngüsü adı verilir. Aşağıda, kalp döngüsü boyunca sadece sol karıncık için basınç ve hacim değişiklikleri gösterilmiştir.



damarı içerisindeki yüksek basınç, aort ve pulmoner kapakçıkları kapatır ("dup").

Kapatma işlemini tamamıyla yapamayan bozuk kapakçıklar, türbülanslı kan akışı ve *kalp üfürümü* adı verilen sesleri meydana getirir. Örneğin, eğer bir AV kapakçığı, deliği tamamen kapatmazsa, kan kulakçığın içerisine geri akacak ve "lub" sesinden sonra bir "vınlama" sesi meydana gelecektir.

Kalp döngüsünün ritmini, kolunuza kan sağlayan damarlar gibi atardamarların atışında hissedebilirsiniz. Siz, muhtemelen, iki parmağınızı, diğer elinizin bileği üzerine başparmağının hemen aşağısına denk gelen kısma yerleştirmek suretiyle nabzınızı almışsınızdır. Sistol sırasında sol karıncığın kasılmasıyla meydana getirilen basınç, sizin kolunuzun atardamarları boyunca dalgalanarak yayılır; bu basınç dalgası sizin, bileğinizde arter nabzı olarak hissettiğiniz şeydir.

Kalp döngüsüyle ilintili kan basıncındaki değişiklikler, şişirilebilir bir manşet ve bir manometreden oluşmuş olan tansiyon ölçme aleti (*sfigmomanometre*) ve bir stetoskop kullanılarak kolunuzdaki büyük atardamarlardan ölçülebilir (**Şekil 50.4**). Bu yöntem, bir atardamara dışarıdan uygulanarak damar içerisindeki kan akışını tamamıyla durdurabilmek için gerekli olan minimum basıncı (sistolik değer) ve arter içerisindeki kan akışının kesintili olmasına neden olan minimum basıncı (diyastolik değer) ölçer. Geleneksel kan basıncı okunması, bölme çizgisinin üstüne sistolik değer altına diyastolik değer yazılarak ifade edilir. Genç bir yetişkin için sağlıklı değerler, sistol sırasında 120 milimetre cıva (mm Hg) ve diyastol sırasında 70 mm Hg şeklindedir, ya da 120/70'dir.

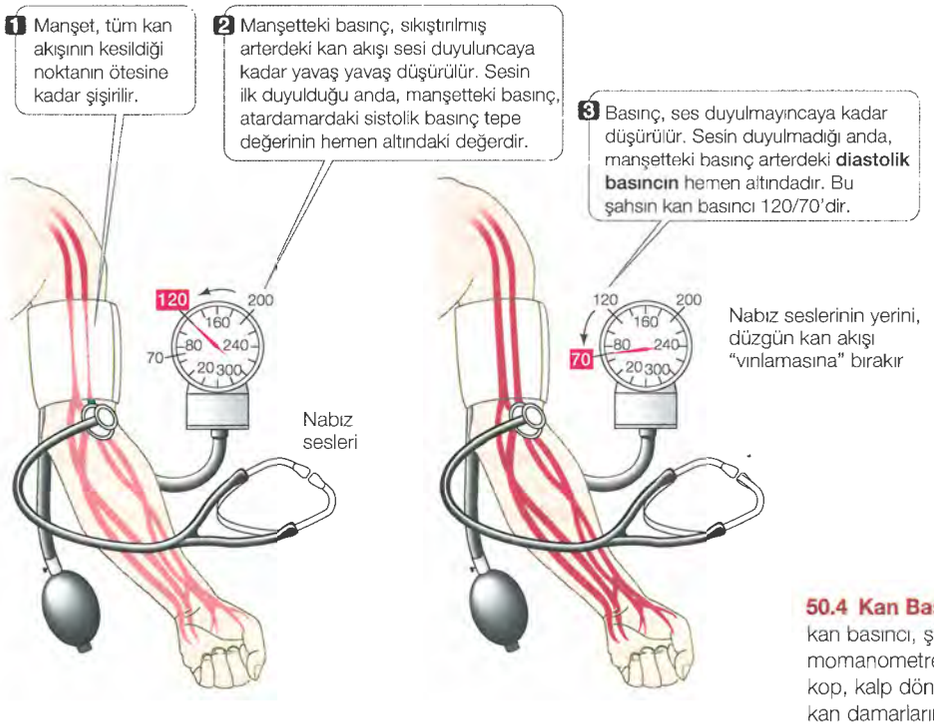
### Kalp atışı kalp kası kaynaklıdır

Kalp kası (bakınız Kısım 48.1), kendisine bir pompa olarak işlev yapma yeteneği veren özgün adaptasyonlara sahiptir. İlk olarak, kalp kası hücreleri, birbiriyle aralıklı bağlantılar (neksuslar) ile elektriksel olarak bağlantılıdır; bu bağlantılar, *aksiyon potansiyellerinin* (bakınız Kısım 45.2) hücreden hücreye hızla yayılmasını sağlar. Yayılan bir aksiyon potansiyeli, kasılmayı uyardığından dolayı, büyük bir kalp kası hücre grubu birlikte kasılır. Bu koordineli kasılma, kanın etkili bir şekilde pompalanması için gereklidir.

İkinci olarak, bazı kalp kası hücreleri, **pacemaker hücreleridir**; bu hücreler, sinir sisteminden uyarı gelmeksizin aksiyon potansiyellerini başlatabilir. Bu hücreler, aksiyon potansiyelleri çıkarttığı zaman, onlar, komşu hücreleri kasılması için uyarırlar. Kalbin asıl peysmekırı, değişikliğe uğramış bir grup kalp kası hücresidir; **sinoatrial düğüm** adı verilen bu hücre grubu, süperiyor vena cava ile sağ kulakçığın birleştiği yerde yer alır (bakınız Şekil 50.6). Bu hücrelerin *dinlenme zar potansiyelleri*, diğer kalp kası hücrelerininkinden daha az negatiftir ve stabil değildir; fakat onlar, bir aksiyon potansiyelini başlatmak için eşik değere ulaşıncaya kadar gittikçe daha da az negatif olurlar. Peysmekır hücrelerinin aksiyon potansiyelleri, nöronların ve diğer kas hücrelerininkinden çok farklıdır (bakınız Şekil 45.10). Onlar, daha yavaş yükselir, daha geniştir ve dinlenme potansiyeline daha yavaş geri dönerler. Peysmekır hücrelerinin bu özellikleri, kendi zarlarındaki iyon kanallarından kaynaklanmaktadır.

Peysmekır potansiyelleri, $Na^+$, $Ca^{2+}$ ve $^+$ kanallarını gerektirir. Kısım 45.2'de tartıştığımız gibi, $Na^+$ya da $Ca^{2+}$ kanalları açık olduğu zaman, pozitif yükler hücrenin içerisine akar ve zar potansiyeli daha az negatif hale gelir. $K^+$ kanalları açık oluğunda, pozitif yükler hücre dışına akar ve zar potansiyeli daha negatif hale gelir. Peysmekır hücrelerinin $Na^+$ kanalları, diğer kalp kası hücrelerininkinden daha fazla açık olduğundan, peysmekır dinlenme potansiyeli daha az negatiftir. Peysmekır hücrelerinin aksiyon potansiyeli, nöronların, iskelet kasının ya da diğer kalp kası hücrelerinin voltaj-kapılı $Na^+$ kanallarından ziyade voltaj-kapılı $Ca^{2+}$ kanallarına uygun olarak meydana gelir. Bu $Ca^{2+}$ iyon kanallarının, voltaj-kapılı $Na^+$ kanallarına göre daha yavaş olarak açılıp ve kapanması, peysmekır aksiyon potansiyellerinin tarzını açıklar.

Peysmekır hücrelerinin stabil olmayan dinlenme potansiyeli, katyon kanallarının davranışına bağlanabilir. Nöronlarda ve iskelet kası hücrelerinde olduğu gibi, aksiyon potansiyelinin yükselen fazında açılan voltaj-kapılı $K^+$ kanalları vardır. Bu kanalların açılması, $K^+$ iyonlarının hücreyi terk etmesine ve hücre zarı üzerindeki negatif yükü geri yüklemesine izin verir. Hiperpolarizasyon (negatif zar potansiyeli), çoğunlukla $Na^+$ ileten voltaj-kapılı katyon kanallarının özgün bir sınıfının açılmasına yol açar. Aynı zamanda, aksiyon potansiyeli sırasında açılmış olan voltaj-kapılı $K^+$ kanalları, yavaşça kapanır. Sonuç, hücrenin içerisine giren $Na^+$ iyonlarının miktarının hücreyi terk eden $K^+$ iyonlarından fazla olmasıdır; ve hücre zarı potansiyeli kademeli olarak daha az negatif hale gelir.




**50.4 Kan Basıncının Ölçülmesi** Kolun büyük atardamarlarındaki kan basıncı, şişebilir bir manşet ve bir manometreden oluşmuş sfigmomanometre adı verilen aletle ölçülebilir. Aynı zamanda bir stetoskop, kalp döngüsü boyunca basınçtaki değişikliklerle cevap olarak kan damarlarında meydana gelen sesleri saptamak için kullanılır.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 50.5 Otonom Sinir Sistemi Kalp Atış Hızını Kontrol Eder

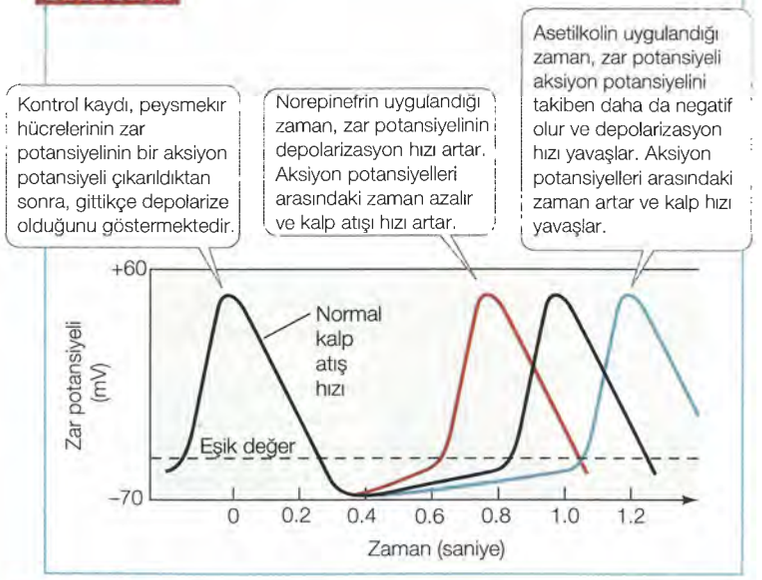
Peysmekır hücrelerinin zar potansiyelleri, aksiyon potansiyeli eşik değere ulaşıncaya kadar kendiliğinden depolarize olur. Otonom sinir sisteminin iki bölümünden gelen nörotransmitter sinyaller, peysmekır zar potansiyelinin yukarıya doğu çekilme hızını hızlandırır ve yavaşlatır; dolayısıyla peysmekır hücrelerinin aksiyon potansiyeli çıkarma hızını kontrol eder.

**HİPOTEZ** **Otonom sinir sisteminin nörotransmitterleri olan norepinefrin ve asetilkolin, peysmekır hücrelerinin zar potansiyellerini etkiler.**

**YÖNTEM**

1. Bir petri kabı içerisinde canlı sinoatrial düğüm hücrelerinin kültürünü yapınız. Peysmekır hücreleri arasına kaydedici bir elektrot yerleştiriniz.
2. Dinlenme durumundaki kalp atışları sırasında (kontrol) ve ANS nörotransmitterleri olan norepinefrin (sempatik) ve asetilkolin (parasempatik) uygulanmasından sonra zar potansiyelini ölçünüz.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **ANS nörotransmitterleri olan norepinefrin ve asetilkolin, peysmekır hücre zarı potansiyellerinin özelliklerini değiştirerek kalp atış hızını kontrol eder.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Zar potansiyelindeki kademeli yükseliş, $Na^+$ iyonlarının hücre içerisine girmesine izin veren kanalları kapatır; fakat zar daha az negatif olunca, bazı $Ca^{2+}$ kanalları açılır ve zar potansiyelinin kademeli olarak yükselişinin sürdürülmesine yol açar. Yükselen bu zar potansiyeli, sonunda, belli başlı voltaj-kapılı $Ca^{2+}$ kanalları için eşik değere ulaşır; ve başka bir aksiyon potansiyeli üretilir. Bu iyon kanallarının karmaşık etkileşimleriyle zar potansiyeli üzerindeki etkileri, peysmekır hücrelerini karakterize eden aksiyon potansiyellerinin ritmik olarak üretilmesine yol açar.

Sinir sistemi, kalp atışını kontrol eder (hızlandırır ya da yavaşlatır); bu süreçte sinir sistemi, peysmekır hücresi dinlenme potansiyellerinin yukarıya doğru sürüklediği hızı etkiler (**Şekil 50.5**). Sempatik sinirler tarafından peysmekır hücreleri üzerine salınan norepinefrin, $Na^+$ ve $Ca^+$ kanallarının geçirgenliklerini artırır. Sonuç, peysmekır hücrelerinin dinlenme potansiyelinin, daha hızlıca yukarıya doğru sürüklenmesidir; aksiyon potansiyelleri arasındaki aralık azalır ve kalp atışları hızlanır. Bunun aksine, parasempatik nörotransmitter olan asetil kolin, zıt etkiye sahiptir. Asetilkolin, $K^+$ kanallarının geçirgenliğini artırır; böylece, zar potansiyeli, bir aksiyon potansiyelinin ardından daha negatif hale gelir ve daha yavaş yükselir. Asetilkolin, aynı zamanda, $Ca^+$ kanallarının geçirgenliğini azaltır; böylece, zar potansiyelinin yükselme hızı yavaşlar, peysmekır aksiyon potansiyelleri arasındaki aralık uzar ve kalp yavaşlar.

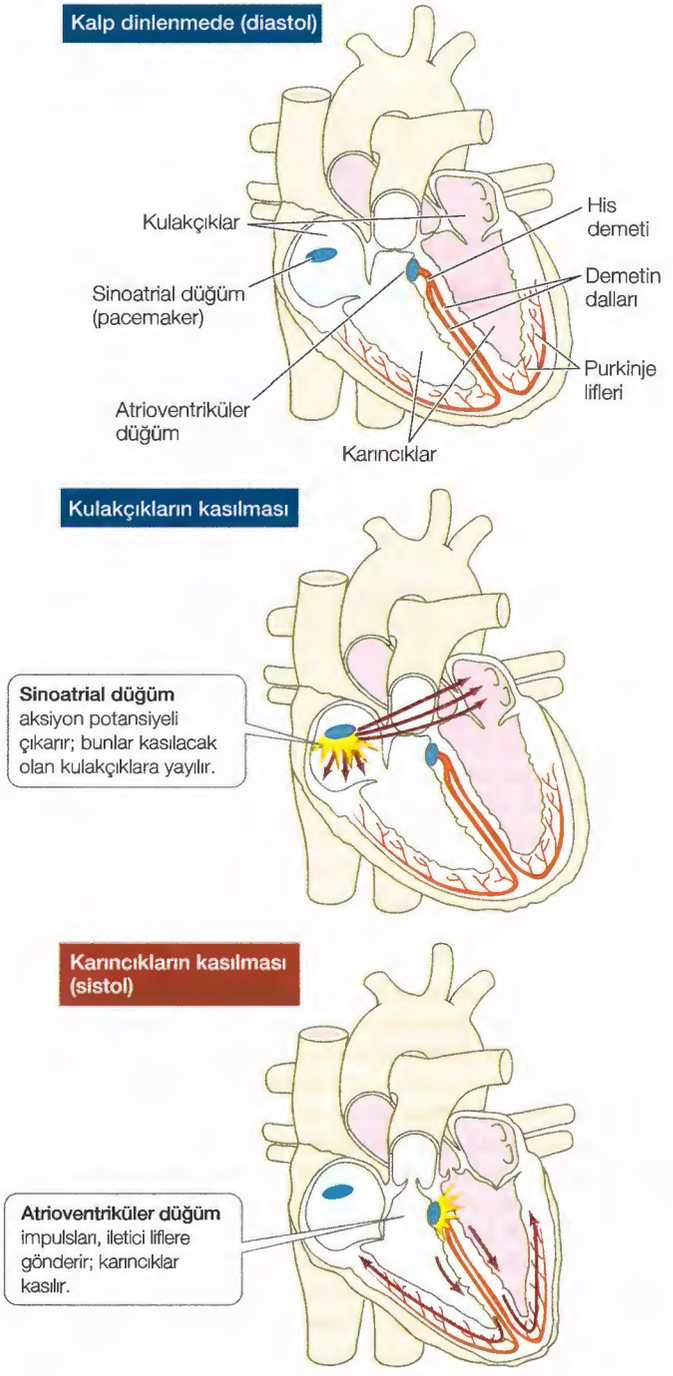
### Bir iletim sistemi, kalp kasının kasılmasını koordine eder

Normal bir kalp atışı, sinoatrial düğümdeki bir aksiyon potansiyeli ile başlar (**Şekil 50.6**). Bu aksiyon potansiyeli, kulakçıkların elektriksel olarak birleştirilmiş olan hücreleri boyunca hızla yayılarak onların birlikte kasılmasına neden olur. Kulakçıkların hücreleri ile karıncıkların hücreleri arasında aralıklı bağlantı (neksus) olmadığından, aksiyon potansiyeli karıncıklara doğrudan yayılmaz. Onu için karıncıklar, kulakçıklarla birlikte kasılmaz.

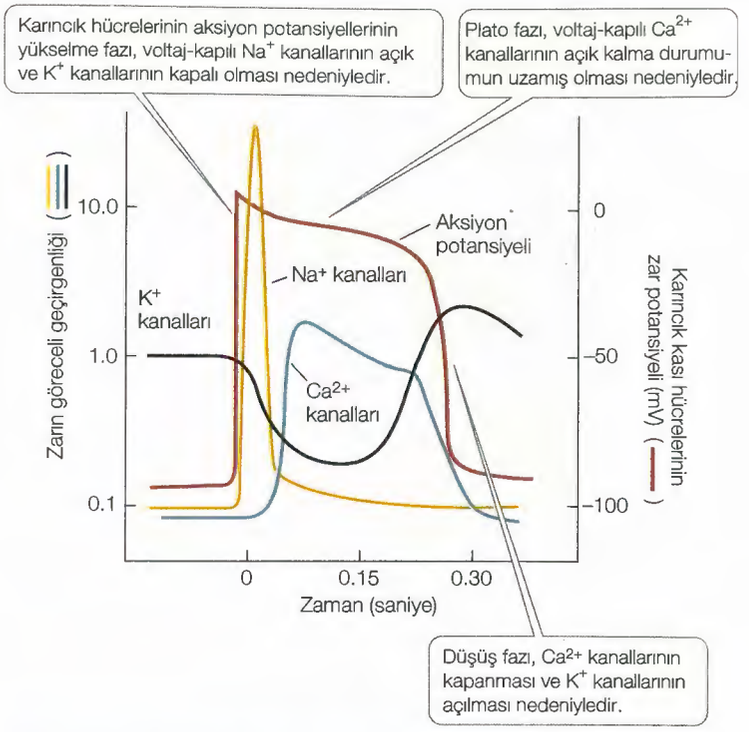
Aksiyon potansiyeli, kulakçıklardan karıncıklara nasıl ulaşır? Kulakçıklar ve karıncıkların birleştikleri yerde konumlanmış olup değişikliğe uğramış kalp kası hücrelerinden oluşmuş **atriyoventriküler düğüm** adı verilen bir düğüm vardır; bu düğüm, kulakçıkların depolarize olmasıyla uyarılır. Küçük bir gecikme ile, bu düğümün ürettiği aksiyon potansiyelleri **His demeti** yoluyla karıncıklara iletilir; His demeti, değişikliğe uğramış kasılmayan kalp kası liflerinden oluşmuştur. Bu lifler, karıncıkların uçlarına doğru ilerlerken sağ ve sol *demet dallarına* bölünür ve daha sonra **Purkinje lifleri** olarak karıncık kas kitlesine yayılır. Bu iletken lifler, kalp aksiyon potansiyelinin karıncıkların en alt kısmından başlayarak hızlı bir şekilde tüm karıncık kas kitlesine yayılmasını sağlar. Aksiyon potansiyelinin yayılışının atriyoventriküler düğüm tarafından kısa bir süre geciktirilmesi, karıncıklar kasılmadan kulakçıkların kasılmasını garantiler; böylece kan, devamlı olarak, kulakçıklardan karıncıklara ve oradan da atardamarlara geçer.

### Karıncık kaslarının elektriksel özellikleri, kalp kasılmasını devam ettirir

Karıncık kası liflerinin elektriksel özellikleri, onların yaklaşık 300 milisaniye kasılmasına izin verir –bu süre iskelet kası liflerininkinden çok daha uzundur. Nöron ve iskelet kası aksiyon potansiyellerinde olduğu gibi, karıncık kası hücresinin aksiyon potansiyellerinin yükselme fazı, voltaj-kapılı $Na^+$ kanal-




**50.6 Kalp Atışı** Sinoatrial düğümdeki pacemaker hücreleri, elektriksel olarak bağlantılı kulakçık kasları boyunca yayılan aksiyon potansiyelleri çıkararak kalp atışını başlatır. Kulakçık aksiyon potansiyelleri, sonunda, atrioventriküler düğüme yayılır; aksiyon potansiyeli, burada kısa bir gecikme ile, His demetleri ve Purkinje lifleri boyunca karıncıkların hücrelerine iletilir.




**50.7 Karıncık Kas Liflerinin Aksiyon Potansiyeli** Karıncık kas liflerinin (kırmızı) aksiyon potansiyelinin yükselme fazı, voltaj-kapılı $Na^+$ kanallarının (altın sarısı) açılmasından dolayıdır. Bununla birlikte zarın depolarizasyon süresi, voltaj-kapılı $K^+$ kanallarının (siyah) açılmasından dolayı uzamıştır.

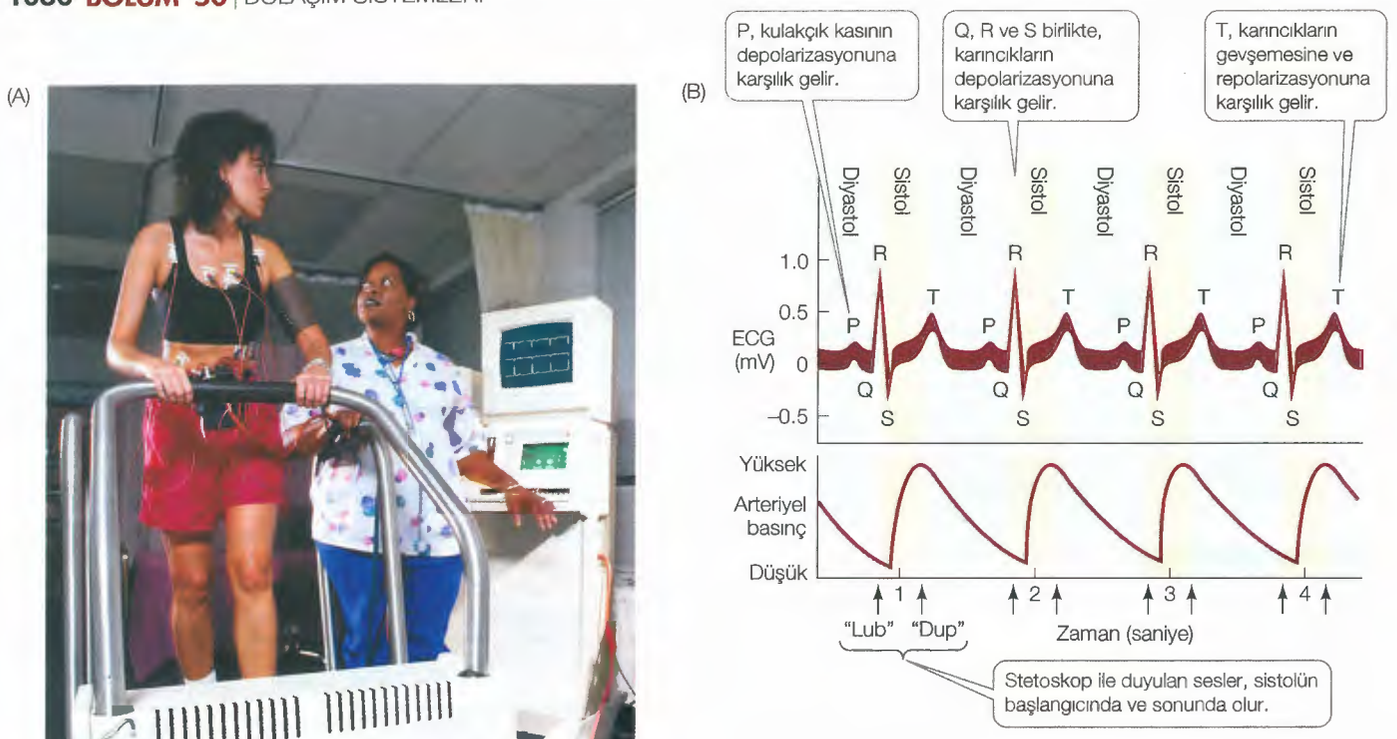
larının açılmasına uygun olarak ortaya çıkar. Ancak karıncık kası hücreleri, nöronlar ve iskelet kası liflerinden farklı olarak, uzun süre depolarize durumda kalırlar. Aksiyon potansiyelinin bu uzamış platosu, voltaj-kapılı $Ca^{2+}$ kanallarının açık kalmasını sürdürmesi nedeniyledir (**Şekil 50.7**). Diğer kaslar gibi kalp kası da troponine bağlanan $Ca^{2+}$ iyonları mevcut olduğunda kasılmak için uyarılır (bakınız Şekil 48.6). $Ca^{2+}$ iyonları sarkoplazmada kaldığı sürece karıncık kası hücreleri kasılmaya devam eder.

Digitalis adı verilen ilaç, 1700'lü yıllardan beri zayıflamış kalplerin ya da kasılmaları düzensiz olan kalplerin tedavisinde kullanılmaktadır. Digitalis, sarkoplazmik retikulum tarafından $Ca^{2+}$ iyonlarının geri alınmasını yavaşlatarak, dolayısıyla sarkoplazmadaki $Ca^{2+}$ konsantrasyonunu artırmak suretiyle kalp atışlarını güçlendirir ve yavaşlatır. Mor yüksükotu adı verilen *Digitalis purpurea* türünden elde edilerek hazırlanan digitalis tıpta kullanıma sunulmadan önce, kalp problemleri için kocakarı ilacı olarak kullanılıyordu.

## ECG, kalbin elektriksel aktivitesini kaydeder

Kalp döngüsü boyunca kalp kasındaki elektriksel olaylar, vücut yüzeyine yerleştirilen elektrotlar sayesinde kaydedilebilir. Böyle bir kayıt, **elektrokardiyogram** ya da **ECG**'dir. Bu yöntemi icat eden Alman hekim, kalp için Yunanca kelimeleri kullanarak buna *elektrokardiogramm* adını verdiğinden aynı zamanda **EKG** de denir. ECG, kalp problemlerini teşhis etmek için önemli bir araçtır (**Şekil 50.8A**).

Karıncık ve kulakçık kasları kasılmadan önce bu kaslar boyunca yayılan aksiyon potansiyelleri, öylesine büyük ve lokalize olmuş elektriksel olaylardır ki vücut boyunca akan elektriksel akımlara yol açar. Deri üzerinde farklı yerlere yer-




**50.8 Elektrokardiyogram** (A) Elektrokardiyogram (ECG ya da EKG olarak kısaltılır), kalp fonksiyonunu gözlemede kullanılır. Yürüyüş bandındaki kişiye bağlanmış olan elektrotlar, büyütülmüş olan ECG kaydedilir ve monitörde görüntülenir. (B) Normal EKG deseninden farklı olan değişiklikler, kalp problemlerinin teşhisinde kullanılabilir.

leştirilen elektrotlar, farklı zamanlardaki bu akımları algılar ve onlar arasındaki voltaj farklılığını kaydeder. ECG'nin görünümü, elektrotların yerleştirilmesine bağlıdır. Sağ el bileği ve sol ayak bileği üzerine yerleştirilen elektrotlar, **Şekil 50.8B**'de gösterilmiş olan normal ECG'yi üretir. ECG'nin dalgaları, P, Q, R, S ve T olarak ifade edilir; bu harflerden her biri, şekilde görüldüğü gibi, kalp kasındaki belirli bir olayı temsil etmektedir.

## 50.3 ÖZET

**Memeli kalbi, iki kulakçık ve iki karıncığa sahiptir. Sağ kulakçıkta değişikliğe uğramış olan kalp kası dokusu, kendiliğinden aksiyon potansiyelleri üreten peysmekıra dönüşmüştür. Kulakçılar ve karıncıklar arasında yer alan ve ventriküller boyunca uzanan değişikliğe uğramış olan diğer kalp kası dokusu, bu sinyalleri iletir ve kalp kasılmasını koordine eder.**

- Kalbin her iki tarafı boyunca kan akışını izleyiniz ve belli başlı kan damarlarını ve kalp kapakçıklarını isimlendiriniz. **Bakınız ss. 1051-1052 ve Şekil 50.2**
- Sistol ve diyastolu ayırt ederek kalp döngüsünün olaylarını tanımlayınız. **Bakınız ss. 1048-1049**
- Sinoatrial düğümün hücreleri, kalp atışına nasıl yol açar? **Bakınız ss. 1053-1054 ve Şekil 50.5 ve 50.6**

Şimdi, kanın kompozisyonunu ve kanın vücutta dolaşımını sağlayan kan damarlarının özelliklerini göz önünde bulundurarak, yapıların işleve nasıl hizmet ettiğini tekrar inceleyeceğiz. Aynı zamanda, doku sıvısının kana geri döndürülmesinde lenf damarlarının rolü üzerinde duracağız.

## 50.4 Kanın ve Kan Damarlarının Özellikleri Nelerdir?

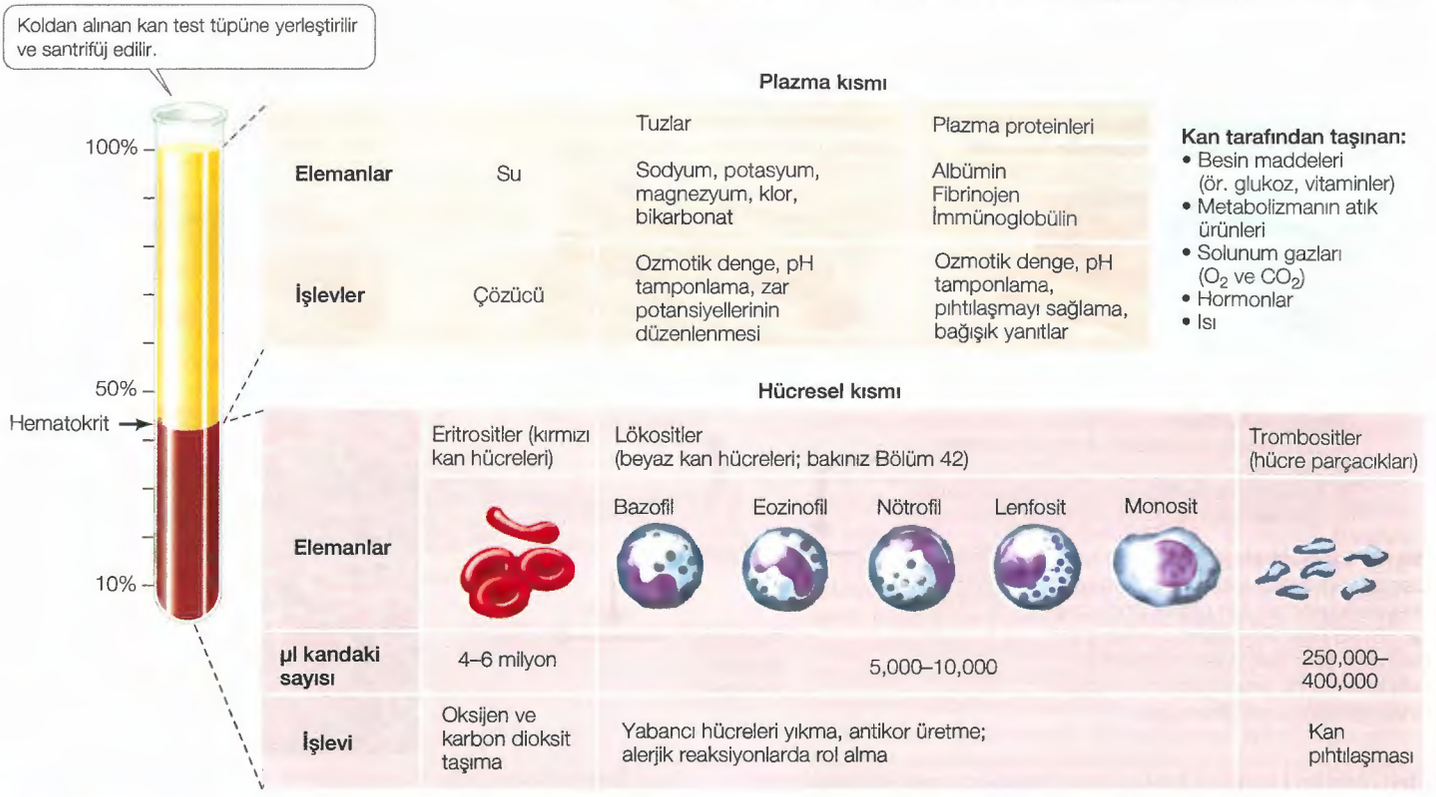
Kan, bir bağ dokusudur. Kan, özgün bir bileşime sahip olan hücre dışı matriks kompleksi içerisinde askıda duran hücrelerden oluşmuştur. Kanın alışılmadık özelliği, hücre dışı matriksinin sıvı olmasıdır; böylece kan, bir sıvı dokudur.

Kan hücreleri, **plazma** adı verilen sıvı matriksten santrifüj uygulanarak ayrılabilir (**Şekil 50.9**). Eğer kan örneği, santrifüj edilirse, tüm hücreler tüpün dibine çöker ve üst kısımda berrak, saman renkli plazma bırakır. Bu *paketlenmiş-hücre hacmi* ya da *hematokrit*, hücreler tarafından oluşturulan yüzde olarak kan hacmidir. Normal hematokrit, kadınlar için yaklaşık olarak %42, ve erkekler için %46'dır; fakat bu değerler, önemli ölçüde değişebilir. Özellikle yüksek irtifalarda yaşayan ve çalışan insanlarda bu değerler, ekseriyetle daha yüksektir; çünkü, buralardaki düşük oksijen konsantrasyonları, daha fazla miktarda kırmızı kan hücresi üretilmesini uyarır.

Biz burada, kandaki iki elemanı göz önüne alacağız: *kırmızı kan hücreleri* ve hücrelerin kopan parçacıkları olan *trombositler*. *Beyaz kan hücreleri* ya da *lökositler*, bağışıklık sisteminin hücreleri olup bunlar Bölüm 42'de tartışılmıştır.

### Kırmızı kan hücreleri solunum gazlarını taşır

Kandaki hücrelerin çoğu, **eritrositler** ya da kırmızı kan hücreleridir. Olgun kırmızı kan hücreleri, içlerinde hemoglobinin paketlenmiş olduğu bikonkav esnek disklerdir. Onların işlevi, solunum gazlarını taşımaktır. Hücrelerin biçimi, gaz değişimi için kendilerine geniş bir yüzey alanı sağlar; ve esneklikleri ise, onlara dar olan kılcal damarlar içerisinden sıkışarak geç-




**50.9 Kanın Kompozisyonu** Kan, kompleks bir sulu çözelti (plazma) ile çok sayıda hücre tipi ve hücre parçacıklarından oluşmuştur. Hematokrit (ok), toplam kan hacminin hücresel kısmının yüzde olarak ölçüsüdür.

me yeteneği verir. Erkekler, bir mikrolitre kanda 4.5-6.0 milyon kırmızı kan hücresine sahiptir; kadınlar ise bir mikrolitre kanda 3.5-5.0 milyon eritrosite sahiptir.

Kanın diğer elemanları gibi kırmızı kan hücreleri de, özellikle kaburgalar, göğüs kemiği, pelvis, omurlar ve üyelerin uzun kemiklerinde yer alan kemik iliğindeki kök hücrelerden üretilir. Kırmızı kan hücrelerinin üretimi, **eritropoietin** adı verilen hormon tarafından kontrol edilir; bu hormon, oksijen yetersizliğine - **hipoksia-** yanıt olarak böbreklerdeki hücreler tarafından salınır. Birçok doku, hipoksiyaya, *hipoksia-indüklenebilir faktör 1* (*HIF*) adı verilen bir transkripsiyon faktörünü ifade ederek cevap verir. Böbrekler hipoksiyaya maruz kalıp HIF-1'i ifade ettiği zaman, transkripsiyon faktörünün eylemlerinden bir tanesi, eritropoietini kodlayan geni aktive etmektir. Dolaşımdaki eritropoietin miktarının artışı, olgun kırmızı kan hücrelerinin ömürlerini uzatır ve kemik iliğindeki yeni kırmızı kan hücrelerinin üretilmesini uyarır.

Normal koşullar altında, sizin kemik iliğiniz, her saniyede yaklaşık 2 milyon kırmızı kan hücresi üretir. Olgunlaşmamış kırmızı kan hücreleri gelişirken, henüz kemik iliği içerisinde yer alırlarken birkaç kez bölünürler; ve bu süre boyunca hemoglobin üretirler. Kırmızı kan hücrelerinin hemoglobin içeriği, yaklaşık %30'a yaklaştığı zaman, çekirdek, endoplazmik retikulum, Golgi aygıtı ve hücrenin mitokondrileri yıkılmaya başlar. Yeni kırmızı kan hücreleri, kemik iliğindeki kan damarlarının endotel hücrelerinin arasından içeriye sızıp dolaşıma girdiği zaman, bu süreç tamamlanır. Memeli türlerinde, kırmızı kan hücrelerinin çekirdekleri kaybedilir; fakat diğer tüm omurgalıların kırmızı kan hücreleri, çekirdeklidir.

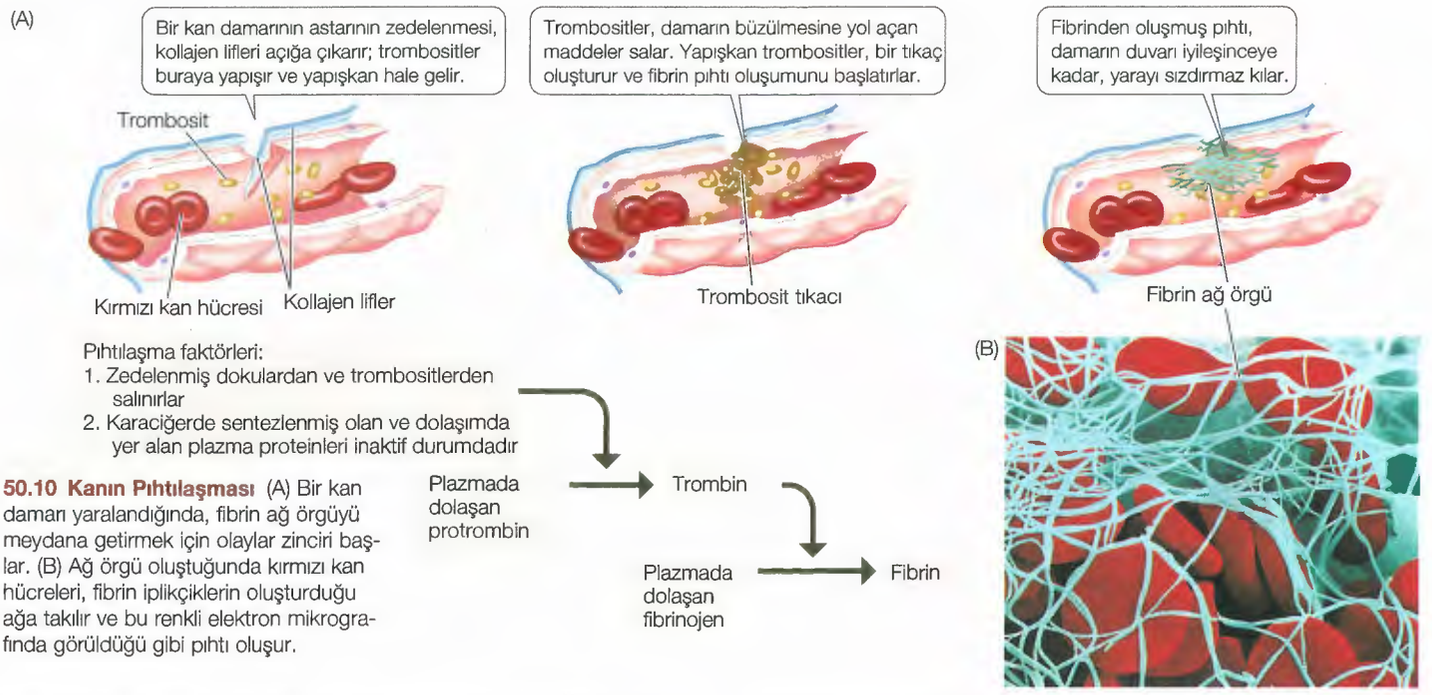
Her kırmızı kan hücresi, dolaşımda yaklaşık olarak 120 gün kalır. Bu hücreler yaşlandıklarında hücre zarlarının esnekliği azalır ve daha kırılgan olur. Onun için, eski kırmızı kan hücreleri, dar olan kılcal damarlar içerisinden geçerken büküldüklerinde yırtılabilirler. Onların gerçektende sıkıştırıldığı yerlerden bir tanesi **dalaktadır**; dalak, karın boşluğunun sol üst tarafında yer alan midenin yanında bulunan bir organdır. Dalak, çok sayıda venöz boşluğa ya da sinüslere sahiptir; bunlar, kırmızı kan hücreleri için rezervuar olarak hizmet eder, fakat sinüslere girdiklerinde kırmızı kan hücreleri, dalak hücreleri arasında sıkıştırılmalıdır. Eski kırmızı kan hücreleri, bu sıkıştırılma olayıyla yırtıldığı zaman, onların kalıntıları makrofajlar (yabancı maddeleri ve döküntüleri yiyen beyaz kan hücreleri sınıfı) tarafından alınır ve parçalanır.

### Trombositler kan pıhtılaşması için gereklidir

Kemik iliği kök hücreleri, eritrosit ve lökosit üretiminin yanında Kısım 42.1'de anlatıldığı gibi, aynı zamanda, *megakaryosit* adı verilen hücreleri de üretir. Megakaryositler, kemik iliği içerisinde kalan büyük hücrelerdir ve bu hücreler, **trombosit** adı verilen hücre parçacıklarını dolaşıma salarlar. Bir trombosit, hücre organellerini içermeyen oldukça küçük hücre parçasıdır; fakat trombosit, kendisinin işlevi için gerekli olan kimyasal maddeleri ve enzimleri içerir; trombositler, kan damarlarındaki sızıntıları kapar ve **kan pıhtılaşmasını** başlatır (**Şekil 50.10**).

Bir kan damarı hasar gördüğünde, kollajen lifler açığa çıkar. Kollajen liflerle karşılaşma, bir trombositi aktive eder. Trombosit şişer ve düzensiz bir biçim alarak yapışkan hale gelir ve diğer trombositleri aktive eden kimyasallar salarak kanın pıhtılaşmasını başlatır. Yapışkan olan trombositler, aynı zamanda, hasarlı kısımda bir tıkaç oluşturur.

Kan pıhtılaşması, birkaç adımda olur ve birçok pıhtılaşma faktörü ister; bu faktörlerin çoğu, kan içerisinde inaktif formda dolaştırılmaktadır. Bu proteinlerden herhangi bir tanesinin olmayışı, pıhtılaşmayı geciktirir ve aşırı kanamalara yol açar. Pıhtılaşma faktörlerinin çoğunu karaciğer ürettiğinden dolayı, hepatit ve siroz gibi karaciğer hastalıkları, aşırı kanamalarla ne-




**50.10 Kanın Pıhtılaşması** (A) Bir kan damarı yaralandığında, fibrin ağ örgüyü meydana getirmek için olaylar zinciri başlar. (B) Ağ örgü oluştuğunda kırmızı kan hücreleri, fibrin iplikçiklerin oluşturduğu ağa takılır ve bu renkli elektron mikrografında görüldüğü gibi pıhtı oluşur.

den olabilir. Hemofili hastası olan bireyler, genetik olarak pıhtılaşma faktörlerinden bir tanesini üretme yeteneğinden yoksun olduklarından kontrolsüz kanamalarla karşılaşmışlardır.

Kan pıhtılaşma faktörleri, kan içerisinde dolaşımda olan diğer maddelerin kimyasal aktivasyon reaksiyon zincirine katılırlar. Bu reaksiyon zinciri, kan damarı ve diğer dokular zarar görüp kanın kollajen gibi proteinlere maruz kalmasıyla başlar; normal olarak bu proteinler, kan damarlarını astarlayan endotel hücreleri tarafından kandan ayrılmıştır. Bu maruz kalma olayı, trombositleri aktive eder ve pıhtılaşma faktörlerinin reaksiyon zincirini başlar. Bu reaksiyon zincirinin sonucu, dolaşımda yer alan ve inaktif olan **protrombin** enziminin kendi aktif formu olan **trombine** dönüşmesidir. Trombin, bir plazma proteini olan **fibrinojen** moleküllerini böler ve çözünür olmayan **fibrin** ipliklerini oluşturur. Fibrin iplikleri, kendisine trombositlerin bağlandığı ağ örgü oluşturur, damarın hasarlı yerini kapatır ve skar dokunun oluşumu için bir iskele sağlar (bakınız Şekil 50.10).

## Kan, vücutta damarlardan oluşmuş bir sistem içerisinde dolaşır

Kısım 50.1'de bahsettiğimiz gibi, kan omurgalı vücudunda damarlardan oluşmuş kapalı bir sistem içerisinde dolaşır. Kalbi atardamarlar içerisinde terk eden kan, vücut dokularına arteriyoller ile yayılır; arteriyoller, kılcal damar yataklarını beslerler. Besin maddelerinin, atıkların, solunum gazlarının ve hormonların alışverişi, kılcal damarlarda gerçekleşir. Kılcal damar yataklarından ayrılan kan, venüllerde toplanır; venüller içeriklerini, kanı geriye kalbe getiren toplardamarlara (venlere) boşaltırlar.

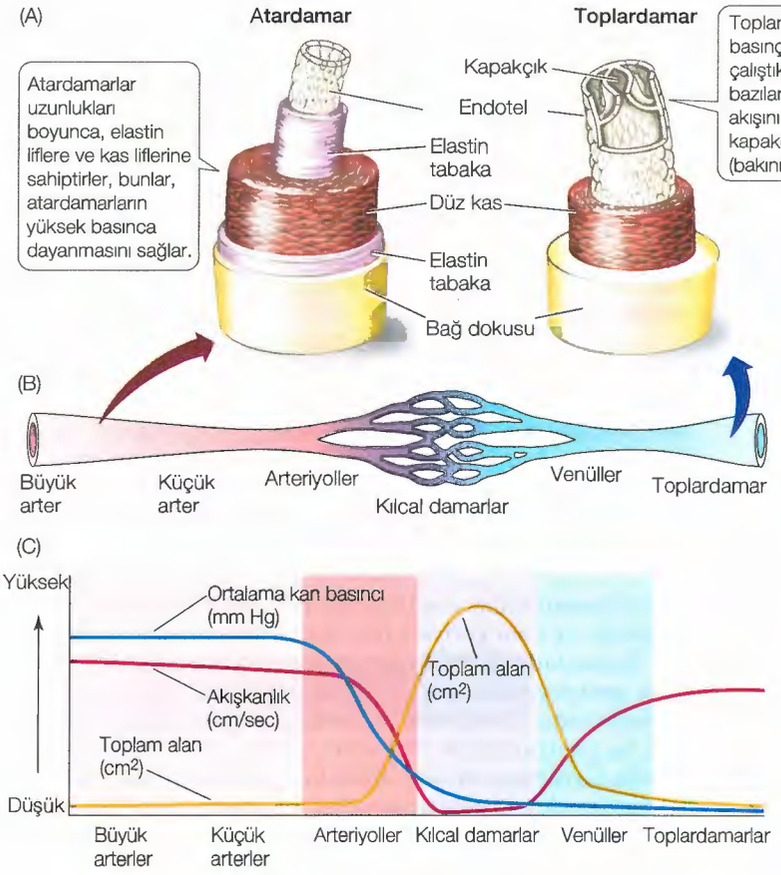
Büyük atardamarların duvarları, çok miktarda hücre dışı kollajen ve elastin lif içerir; bunlar atardamarlara, kalp tarafından yaratılan yüksek kan basıncına karşı dayanabilme yeteneği verir (**Şekil 50.11A**). Bu elastik dokular, başka önemli işleve sahiptir: onlar, sistol sırasında gerilirler ve dolayısıyla, kalp tarafından kana uygulanmış olan enerjinin bir kısmını depolarlar. Diyastol evresinde, elastik olarak eski haline dönme durumunda bu enerji, kanın sıkıştırılmasında kullanılır ve kan ileriye doğru itilir. Sonuç olarak atardamarlardaki basınç, kalp atışı ile artıyor olsa bile, kan akışı, sert bir boru sistemindekine göre daha düzgündür (kesintisizdir).

Atardamarlar ve arteriyollerin duvarlarındaki düz kas hücreleri, bu damarları daraltır ya da genişletir. Damarların çapı değiştiği zaman, onların aynı zamanda kan akışına karşı dirençleri değişir ve sonuç olarak onların içerisinden akan kanın miktarı değişir. Nöral ve hormonal mekanizmalar, atardamarların ve arteriyollerin duvarlarındaki düz kas hücreleri üzerine etki ederek bu damarlardaki kan akışını kontrol eder. Arteriyoller, *direnç damarları* olarak da nitelendirilirler; çünkü, onların dirençleri, belirli dokulara kan akışını kontrol etmek için değişebilir.

## Maddeler kılcal damar yataklarında, süzülmeyle, osmozla ve difüzyonla değiştirilir

Kılcal damar yatakları, arteriyoller ve venüller arasında yer alır (**Şekil 50.11B**). Çoğu hücrenin bir kılcal damara uzaklığı, birkaç hücrelik mesafeden daha fazla değildir. (Önemli istisnalar, gelişmekte olan oositler ile mercek ve korneanın hücreleridir.) Hücrelerin ihtiyaçları, kan ve kılcal damar duvarlarının dış kısmında yer alan doku sıvısı arasındaki madde alışverişiyle karşılanır. Bu alışveriş, hem kılcal damarların ince ve geçirgen duvarlara sahip olması ve hem de kılcal damar içerisinde kan akışının yavaş olmasıyla kolaylaştırılmaktadır.

Kan akışının büyük atardamarlar içerisinde yüksek basınç nedeniyle hızlı olması, fakat kan küçük kılcal damarlara ulaştığında basıncın ve akış hızının azalması size tuhaf gelebilir (**Şekil 50.11C**). Bir bahçe hortumunun ağzına başparmağınızı yerleştirip çapını daralttığınız zaman, hortum içerisindeki basınç artar ve bu basınç artışı hortumdan dışarıya çıkan suyun akışı hızını artırır. Fakat atardamarların çok fazla sayıda arteriyole dallandığını ve arteriyollerin de çok fazla sayıda kılcal damar meydana getirdiğini aklınızda tutun. Her bir kılcal damarın çapı, içerisinden tek sıra halinde kırmızı kan hücrelerinin geçebileceği kadar küçük olmasına karşın, öylesine fazla sayıda kılcal damar vardır ki, bunların toplam enine kesit




**50.11 Kan Damarlarının Anatomisi** (A) Atardamarların ve toplardamarların farklı anatomik özellikleri, onların işlevleriyle çakışır. (B) Atardamarlardan gelen kan, doku sıvısı ile alışverişin gerçekleştiği yerler olan kılcal damarları besler. Venöz sistem, kanı kalbe geri getirir. (C) Her bir damar tipi tarafından kapsanan alan, onların içerisindeki kanın basıncı ve akışkanlığı ile grafiklenmiştir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 50.3 • Bir Kan Damarının Yapısı**

alanları, diğer herhangi bir damar çeşidininkinden çok daha büyüktür. Sonuç olarak, tüm kılcal damarlar birlikte, arteriyollerden çok daha büyük kan kapasitesine sahiptirler. Bizim bahçe hortumu benzetmemize dönecek olursak, eğer biz hortumu artan sayıda çim fıskiyesine bağlamış olsaydık, sonuç olarak her bir fıskiyedeki basınç ve akış düşük olacaktı.

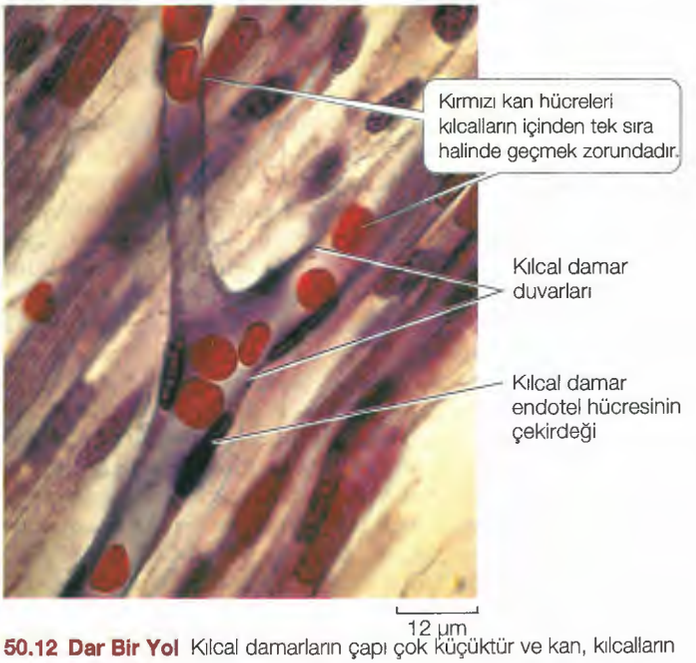
Kılcal damar duvarları, endotel hücrelerinden oluşmuş ince tek bir tabakadan oluşmuştur (**Şekil 50.12**). Beyin hariç, vücudun çoğu dokusundaki kılcal damarlar, küçük deliklere ya da *pencerelere* (*fenestra*, "pencere") sahiptir. Kılcal damarlar, suya, bazı iyonlara ve bazı küçük moleküllere karşı geçirgendir; fakat proteinler gibi büyük moleküller için geçirgen değildir. Kılcal damarın atardamar (yüksek basınçlı) ucundaki kan basıncı, suyu ve çözünmüş durumdaki bazı küçük molekülleri kılcal damarın içerisinden çevredeki hücreler arası boşluklara çıkarır. Niçin su ve çözünmüş durumda olan küçük molekül ağırlıklı maddeler hücreler arası boşluklarda birikmez? Eğer sıvı kılcal damarlardan sürekli olarak dışarıya sızıyorsa, kan hacmi nasıl korunmaktadır?

Bu soruya cevap, 100 yıldan daha uzun bir süre önce fizyolog E.H. Starling tarafından verildi. Starling, kılcal damar duvarından su geçişinin birbirine zıt iki kuvvet tarafından belirlendiğini ileri sürdü; bunlar, şimdi, **Starling kuvvetleri** olarak bilinmektedir:

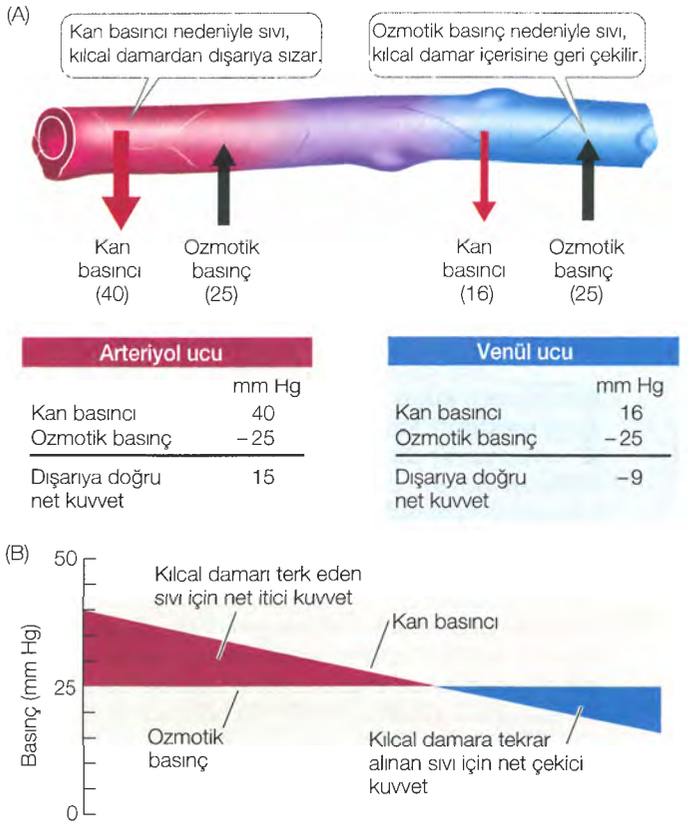
- Kan basıncı, suyu ve çözünmüş küçük molekülleri kılcal damardan dışarıya çıkması için zorlar.
- Ozmotik basınç, suyu kılcal damarlar içerisine geri çeker.

Kan basıncı, kılcal damar yatağının atardamar ucunda yüksektir ve kan toplardamar ucuna doğru gittikçe yavaş yavaş düşer (**Şekil 50.13**). Ozmotik basıncı sağlayan büyük protein molekülleri, kılcalları terk edemez; ve ozmotik basınç kılcallar boyunca nispeten sabit kalır. Kan basıncı, ozmotik basınçtan yüksek olduğu süre, sıvı kılcalları terk eder. Çoğu kılcal damarın venül ucunda, kan basıncı ozmotik basıncın altına düşer, böylece sıvı, kılcallara geri döner. Dinlenmekte olan bir kişideki normal kılcal damar yatağı için gerçek değerler, hücreler arası boşluklara *hafif* bir net kaybın olduğunu göstermektedir. Bu bölümde daha sonra tartışacağımız lenf sistemi yoluyla venöz kana dönmeden önce, kılcal damar hücreleri arasından dışarıya sızan kayıp sıvı miktarı, her gün yaklaşık 4 litredir.

Birkaç gözlem, Starling modelini desteklemektedir. Şiddetli karaciğer hastalığına ya da protein yetersizliğine sahip olan kişilerde, kan protein konsantrasyonunda bir düşüşün olması, hücre dışı boşluklarda sıvının birikmesine yol açar; bu olay, *ödem* adı verilen doku şişkinliği ile sonuçlanır. Ödem, aynı zamanda, doku hasarına ya da alerjik reaksiyonlara eşlik eden iltihabi cevabın karakteristiğidir (bakınız Şekil 42.3).




**50.12 Dar Bir Yol** Kılcal damarların çapı çok küçüktür ve kan, kılcalların içinde yavaş akar.




**50.13 Starling Kuvvetleri** Starling modeli, kılcal damar yataklarında kan hacminin nasıl korunduğunu açıklar. (A) Kan basıncı, ozmotik basınçtan daha yüksek olduğu zaman, sıvı kılcalları terk eder; kan basıncı ozmotik basıncın altına düştüğü zaman sıvı, kılcallara geri döner. (B) Kan basıncı düştüğünde, bu iki kuvvet arasındaki denge kılcal damar yatağı boyunca değişir.

Belirli beyaz kan hücreleri tarafından salınan ve iltihabi olaylarda aracılık eden *histamin*, kılcal damarların geçirgenliğini artırır ve arteriyollerin düz kaslarını gevşetir; böylece kılcal damarlarda kan basıncının yükselmesi, dokuların içerisine sıvı sızmasına yol açar.

Birkaç durum, Starling hipotezi tarafından açıklanamaz. Şiddetli egzersiz boyunca, kaslara kan götüren arteriyollerdeki kan basıncı büyük ölçüde yükselir; fakat ödem meydana gelmez. Kuşlarda, arteriyollerdeki kan basıncı, memelilerdekinden daha yüksek; ozmotik basınç ise daha düşüktür. Eğer ödem, kuşlarda ve egzersiz kaslarında kronik bir problem değilse, Starling modelinde eksik olan nedir?

Yakın zamanda yapılan bir araştırma, kan plazmasındaki bikarbonat iyonlarının ($HCO_3^-$), kılcal damarlar içerisine suyun geri çeken ozmotik çekim kuvvetine önemli ölçüde katkı yaptığını ileri sürmektedir. Hücresel metabolizma tarafından üretilen $CO_2$, kılcal damarları astarlayan endotel hücrelerinin içerisine difüze olur; orada $HCO_3^-$ iyonuna dönüştürülür ve plazmaya salınır. Kişi dinlenirken, artan $HCO_3^-$ konsantrasyonu, kanın venöz uçtaki ozmotik basıncının, arteriyel uçtakinden 30 mm Hg daha yüksek olmasına neden olabilir; şiddetli egzersiz sırasında bu farklılık, çok daha yüksek olabilir. Böylece $CO_2$ ve $HCO_3^-$ iyonlarının, suyun damarlar içerisine geri çekilmesinde önemli faktörler olduğu görünmektedir.

Yağda-çözünebilen maddeler ve çözünmüş durumdaki birçok küçük molekül, kılcal damarların duvarından, yüksek konsantrasyonlu olduğu alandan düşük konsantrasyonlu alana kolayca geçebilir. Bununla birlikte, farklı dokulardaki kılcal damarlar, kendisinden geçebilecek olan moleküllerin büyüklüklerine göre seçici geçirgendir. Bunun, ilaçların tasarlanmasında ve dokulara verilmesinde önemli bir konu olduğunu düşünebilirsiniz. Kılcal damarların hepsi, oksijene, karbon dioksite, glukoza, laktik aside, $Na^+$ ve $Cl^-$ gibi küçük iyonlara geçirgendir. Ancak, beyin kılcalları pencerelere sahip değildir; onun için alkol ve anestetikler gibi yağda-çözünen maddeler dışında kalan pek çok şey, onlardan geçemez. Beyin kılcal damarlarının bu yüksek seçiciliği, *kan-beyin bariyeri* olarak bilinir.

Seçiciliği çok daha az olan kılcal damarlar, besin maddelerinin emildiği yerler olan sindirim kanalında ve atıkların süzüldüğü yerler olan böbreklerde bulunur. Hatta beyinde bile, kılcallarının daha geçirgen olduğu özel bölgeler vardır; bu bölgeler, beyne yağda çözünmeyen hormonları saptama yeteneği verir.

## Kan toplardamarlar aracılığıyla kalbe geri akar

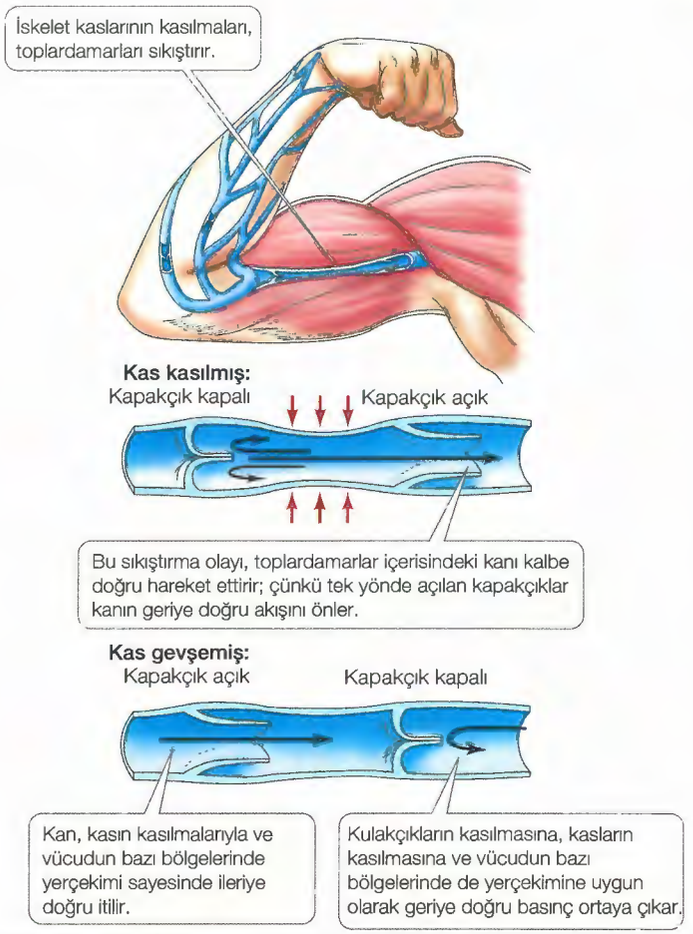
Kılcal damarlardan venüllere akan kanın basıncı, son derece düşüktür ve kanı geriye kalbe doğru ilerletmek için yetersizdir. Toplardamarların duvarları, atardamarlardakinden daha fazla genişleyebilir; onun için kan, toplardamarlarda birikme eğilimindedir. Dinlenme durumunda olduğunuzda toplam kan hacminizin yüzde 60 kadarı, toplardamarlarınızda bulunabilir. Gerilmeye ve kan depolamaya ilişkin yüksek kapasitelerinden dolayı toplardamarlar, *kapasitans damarları* olarak isimlendirilirler.

Kalp seviyesinin üzerinde yer alan toplardamarlardaki kan akışına, yerçekimi yardım eder. Ancak, kalp seviyesinin aşağısında yer alan toplardamar kanının kalbe dönüşüne, yerçekimi karşı koyar. Bu bölgelerdeki kanı iten en önemli kuvvet, çevredeki iskelet kaslarının kasılmasıyla toplardamarların sıkıştırılmasıdır. Kas kasıldığında, damarlar sıkıştırılır ve kan damarlar boyunca hareket ettirilir. Uzun süren bir kas kasılması sırasında kan akışı, geçici olarak engellenebilir; fakat kaslar gevşediğinde kan, hareket etmek için tekrar serbest kalır. Üyelerin toplardamarlarındaki tek yönlü kapakçıklar, kanın geriye akışını önler. Böylece, toplardamar her ne zaman sıkıştırılacak olursa, kan ileriye yani kalbe doğru itilir (**Şekil 50.14**).

Yerçekimi, dinlenmekte olan bir kişide, kanın vücudun aşağı kısımlarındaki toplardamarlarda birikmesine neden olur; bu durum, kılcal damar yatakları üzerine geriye doğru baskı yaratır. Geriye doğru olan bu basınç, kan basıncı ve ozmotik basınç arasındaki dengeyi kaydırarak hücreler arası boşluğa sıvı kaybının artışına neden olur. Bu yüzden, uzun bir hava yolu uçuşu sırasında ayaklarınız şişer.

Bacak toplardamarlarındaki tek yönlü kapakçıklardan dolayı, bacak kaslarının kasılması, yardımcı damar pompaları gibi davranır; ve bir hayvan yürüdüğü ya da koştuğu zaman, vücudun aşağı kısımlarındaki toplardamarlardan kanın kalbe döndürülmesini kolaylaştırır. Daha büyük bir hacimde kan kalbe döndüğü zaman, kalp daha güçlü kasılır ve kalbin pompalama eylemi artırılır. **Frank-Starling yasası** tarafından tanımlanmış olan kalp kası hücrelerinin özelliğinden dolayı, kalp atışı daha kuvvetli olur. Bu yasaya göre, kalbe dönen kan hacmi arttığında olduğu gibi eğer kalp kası hücreleri gerilirse, bu hücreler daha güçlü kasılırlar.

Nefes alıp verme faaliyetleri, aynı zamanda, toplardamar kanının kalbe dönüşüne yardım eder. Nefes almada işlev gö-




**50.14 Tek Yönlü Akış** Toplardamarlar, kanın geriye doğru akışını önleyen kapakçıklara sahiptir; iskelet kasının kasılmaları kanın kalbe doğru hareket etmesine yardım eder.

ren kaslar, havayı akciğerler içerisine çeken negatif basıncı yaratır (bakınız Şekil 49.11); bu negatif basınç, aynı zamanda, kanı göğse doğru çekerek sağ kulakçığa venöz kanın dönüşünü artırır. Ayrıca, kalbe en yakın bazı büyük toplardamarlar, egzersizin başlangıcında kasılan düz kas içerirler. Bu toplardamarların kasılması, venöz kanın dönüşünü hızla artırabilir ve Frank-Starling yasası ile uyum içinde olmak üzere kalbi uyararak kalp debisini artırır.

### Lenf damarları doku sıvısını kana döndürürler

Doku sıvısı, su ve küçük moleküller içerir; fakat kırmızı kan hücreleri bulunmaz ve plazmadakinden daha az miktarda protein yer alır. Ayrı bir damar sistemi –**lenf sistemi**- doku sıvısını, kana iade eder. Her kılcal damar yatağı, en azından bir tane ucu kör lenf kılcalı içerir.

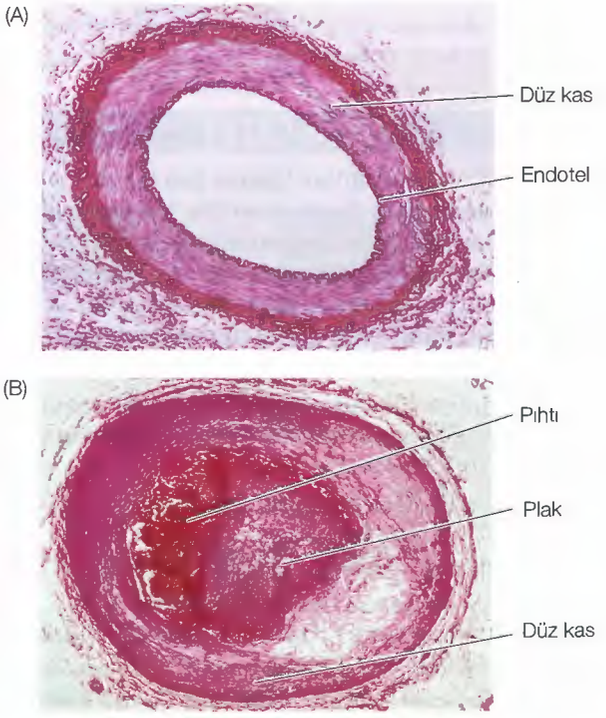
Doku sıvısı, lenf damarlarına girer girmez **lenf** adını alır. İnce olan lenf kılcalları, gittikçe daha büyük damarlarla birleşirler ve en sonunda iki büyük lenf damarıyla –**torasik kanallar**- birleşirler; bu damarlar, boynun kaidesindeki büyük toplardamarlara içeriklerini boşaltırlar (bakınız Şekil 42.1). Sol torasik kanal, vücudun aşağı kısımlarından gelen lenfin büyük çoğunluğunu taşır; ve bu kanal, sağ torasik kanaldan daha büyüktür. Lenf, kan gibi, iskelet kaslarının kasılmaları ve solunum hareketleri sayesinde ileriye kalbe doğru hareket ettirilir; toplardamarlardaki gibi lenf damarları da lenfin torasik kanala doğru akışını sağlayan tek yönlü kapakçıklara sahiptir.

Memeliler ve kuşlar, belli başlı lenf damarları boyunca **lenf düğümlerine** sahiptir. Lenf düğümleri, lenfositlerin üretildiği ve dolaşımla gelen mikroorganizmaları ve diğer yabancı maddeleri ortadan kaldıran fagositik eylemlerin gerçekleştirildiği önemli yerlerdir (bakınız Kısım 42.1).

### Vasküler hastalık öldürücüdür

Bu bölüme başlarken bahsedildiği gibi, kalp-damar hastalığı, Birleşik Devletlerde her yıl gerçekleşen ölüm vakalarının yaklaşık olarak dörtte birinden sorumludur; bu durum, Avrupa için de aynıdır. Bu ölümlerin çoğunun birincil nedeni, sporcularda olduğu gibi kalp kasındaki bir bozukluk değildir. Bunun yerine sebep, çoğunlukla kalp krizi ya da inmedir; bunlar, ekseriyetle, semptomların saptanmasından birçok yıl öncesinde başlayan **atheroskleroz** ("atardamarların sertleşmesi") adı verilen bir hastalığın son ürünüdür.

Sağlıklı atardamarlar, endotel hücrelerinden oluşmuş pürüzsüz düzgün bir iç astara sahiptir (**Şekil 50.15A**); ancak bu astar, kronik yüksek kan basıncı, sigara içme, yağ içeriği yüksek diyetle beslenme ya da mikroorganizmalar nedeniyle tahrip edilebilir. Endotelin tahrip olmuş kısmında, **plak** adı verilen birikimler oluşmaya başlar. İlk olarak, hasarlı endotel hücreleri, bu alana belirli beyaz kan hücrelerini çeker. Bu hücreler, ondan sonra, atardamar duvarının daha derin tabakalarından göç eden düz kas hücreleriyle birleşirler. Lipitler ve özellikle kolesterol, bu hücrelerde biriktirilir; böylece gelişmekte olan plak, yağ haline gelir. Plak içerisine sızan düz kas hücreleri tarafından fibröz bağ doku yapılırken içerisine kalsiyumun biriktiril-




**50.15 Atherosklerotik Plak** (A) Sağlıklı, temiz bir atardamar. (B) Plak ve pıhtı ile tıkanmış olan atherosklerotik atardamar.

mesi, atardamar duvarının daha az elastik olmasına –böylece, "atardamarların sertleşmesine"- yol açar. Büyüyen plak birikimi, atardamarı daraltır ve kan akışında türbülansa neden olur. Kandaki trombositler, plaka yapışır (bakınız Şekil 50.10) ve **thrombus** adı verilen damar içi kan pıhtısının oluşmasını başlatır; thrombus, atardamarı tıkayabilir **(Şekil 50.15B)**

Kalp kasını besleyen kan, **koroner atardamarlar** ile sağlanmaktadır; bu damarlar, atheroskleroza karşı oldukça duyarlıdırlar. Bu atardamarların daralması nedeniyle kalp kasına kan akışının azalması, göğüste ağrıya ve hafif egzersiz sırasında nefes darlığı gibi semptomlara yol açar. Atheroskleroza sahip bir kişi, koroner arterinde bir thrombus oluşması bakımından yüksek risk altındadır. **Koroner tromboz** adı verilen bu durum, damarı tamamıyla tıkayabilir ve *kalp krizine* ya da **miyokart enfarktüsüne** neden olur.

**Embolus** adı verilen trombustan kopan bir parçanın, kan dolaşımında dolaşması ve küçük çaplı damarları tıkayarak kan akışını engellemesi (**emboli**) olasıdır. Plak oluşumu nedeniyle daralmış olan atardamarlar, emboli için olası yerlerdir. Beyindeki bir atardamarda meydana gelen emboli, o atardamar tarafından beslenen hücrelerin ölümüne neden olur. Bu olay, bir **inmedir**. İnmeden kaynaklanan, hafıza kaybı, konuşma bozukluğu ya da felç gibi özgül hasarlar, tıkanan atardamarın yerine bağlıdır.

Atheroskleroza sahip olup olmayacağınızın muhtemelen en önemli belirleyicisi, yaşınız ve genetik yatkınlığınızdır. Bununla birlikte, çevresel risk faktörleri büyük bir rol oynar. Eğer, atheroskleroza karşı bir genetik yatkınlığa sahipseniz, çevresel risk faktörlerini en aza indirmeniz daha da önemlidir. Bunlar, yağ ve kolesterol içeriği yüksek olan diyetler, sigara içmek ve hareketsiz yaşam tarzını içerir. *Hipertansiyon* (yüksek kan basıncı), obezite ve diyabet gibi tedavi edilmemiş bazı durumlar, atheroskleroz için risk faktörleridir. Diyette ve davranıştaki değişiklikler ile tıbbi koşulları uygun hale getirme işlemi, atherosklerozu önleyebilir, erken evrede tersine çevirebilir ve bu gizli katili önleyebilir.

## 50.4 ÖZET

**Kan, hücresel elemanlar içeren sıvı bir doku olup solunum gazlarının taşınmasında, bağışık sistemde ve kanamanın durdurulmasında rol oynar. Kan, damarlardan oluşan bir sistemle vücuda dağıtılır. Kan ve doku sıvısı arasındaki alışveriş, bu damarların en küçükleri olan kılcal damarlarda gerçekleşir.**

- Çeşitli tipteki damarların işlevleriyle ilgili olarak, aralarındaki yapısal farklılıklar nasıldır? **Bakınız ss. 1058-1061 ve Şekil 50.11**
- Niçin arteriyollere rezistans damarları ve toplardamarların kapasitans damarları adı verilmektedir? **Bakınız ss. 1058 ve 1060**
- Damar ve damar dışı boşluk arasındaki sıvı hareketlerini, hangi faktörler kontrol eder? **Bakınız ss. 1059-1060 ve Şekil 50.13**
- Vücudun aşağı kısımlarındaki kanı, geriye kalbe doğru ne iter? **Bakınız ss. 1060-1061 ve Şekil 50.14**

Vücuttaki her doku, oksijenle doymuş olan ve esansiyel besin maddelerini taşıyan yeterli miktarda kan akışı ister; bu kan, atık ürünlerden nispeten arındırılmıştır. Kan akışı, uygun kan basıncının korunmasına bağlıdır; ve kanın akışının vücuttaki dağılımı, farklı dokulara kan sağlayan kan damarlarındaki direncin kontrol edilmesine dayanmaktadır.

## 50.5 Dolaşım Sistemi Nasıl Kontrol Edilir ve Düzenlenir?

Biz bir fizyolojik sürecin nasıl düzenlendiğini araştırdığımız zaman, işe, o sürecin önemli elemanlarını belirleyerek başlarız; onların nasıl kontrol edilebildiğini ve bu kontrolü yönetmek için hangi bilgilerin kullanıldığını araştırırız. Kan akışı, kan basıncına bağlı olduğundan dolayı, dolaşım sisteminin kritik bir değişkeni olarak aorttaki basıncı belirleyebiliriz. Aorttaki basınç, sistol ve diyastol arasında salınım yapar; onun için, biz bu değişkenimizi, *ortalama kan basıncı* olarak (MAP) tanımlarız. MAP, kalp debisi (CO) ve kan damarları içerisinde kanın akışına gösterilen direnç ya da *toplam periferik direnç* (TPR) tarafından belirlenir:

$$MAP = CO \times TPR$$

Ancak, kalp debisi (CO), kalp atış hızı (HR) ve atım hacminin (SV) bir fonksiyonu olduğundan, bizim anlamak zorunda olduğumuz kritik ilişki, aşağıdaki şekilde ifade edilebilir:

$$MAP = HR \times SV \times TPR$$

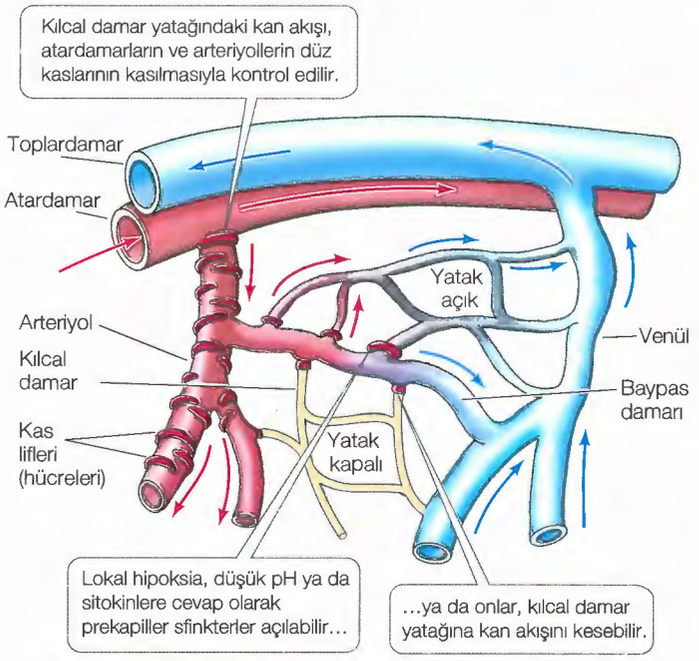
HR, SV ve TPR, hem lokal ve hem de sistemik düzeylerde olmak üzere nöral ve hormonal mekanizmalar tarafından kontrol edilir. Lokal düzeyde, her doku, kendi kan akışını **otoregülatuvar mekanizmalarla** kontrol eder; bu mekanizmalar, o dokuya kan sağlayan arteriyollerin daralmasına ya da genişlemesine neden olur.

Vücudun tüm dokularındaki kılcal damar yataklarında birlikte gerçekleşen otoregülatuvar eylemler, toplam çevresel direnci ve dolayısıyla ortalama kan basıncını belirler. Eğer çok sayıda arteriyol aniden genişlerse, TPR aşağıya iner ve MAP düşer. Eğer çok sayıda arteriyol daralırsa, TPR yukarıya çıkar ve MAP yükselir. Ortalama kan basıncındaki değişiklikler, vücudun ihtiyaçlarının değiştirilmesi hakkında bilgi sağlar. Kan, kılcal damar yataklarında aktığında bileşimi değişir; kanın $CO_2$ içeriği yükselir ve $O_2$ içeriği ise düşer. Böylece kan kompozisyonu aynı zamanda, vücudun dolaşım sistemini düzenlemede kullanacağı bilgiyi sağlamaktadır.

Sinirsel ve endokrin sistemler, ortalama kan basıncındaki ve kan kompozisyonundaki değişikliklere, solunum hızını, kalp atış hızını, atım hacmini ve vücudun metabolik ihtiyaçlarıyla eşleşen çevresel direnci değiştirerek cevap verir. Şimdi, bu mekanizmaların nasıl çalıştığını göreceğiz.

### Otoregülasyon, lokal ihtiyaçlarla kan akışını eşleştirir

Bir kılcal damar yatağından akan kanın miktarı, o kılcal damarı besleyen atardamarların ve arteriyollerin düz kasları tarafından kontrol edilir. **Şekil 50.16,** tipik bir kılcal damar yatağındaki kan akışını göstermektedir. Kan, bir arteriyolden kılcal damar yatağına akar. Arteriyolün duvarındaki "düz kas manşetleri" ya da **prekapiller sfinkterler**, kılcal damar yatağına kan akışını kapatabilir. Prekapiller sfinkterler gevşetildikleri zaman arteriyöl açılır ve arteriyöl kan basıncı, kanı kılcal damarlar içerisine iter.




**50.16 Kan Akışının Lokal Kontrolü** Düşük $O_2$ konsantrasyonu ya da metabolik yan ürünlerin yüksek düzeyde olması, atardamarların ve arteriyollerin düz kaslarının gevşemesine neden olur; böylece, kılcal damar yatağına sağlanan kan miktarında artış sağlanır.

Otoregülasyon, düz kasın, kendi lokal kimyasal çevresine olan duyarlılığına bağlıdır. Düşük $O_2$ konsantrasyonu ve yüksek $CO_2$ konsantrasyonu, düz kasların gevşemesine yol açar; böylece, sağlanan kan miktarı artırılarak daha fazla $O_2$ getirilmesi ve $CO_2$ götürülmesi gerçekleştirilir – bu cevap, "aşırı kan" anlamına gelen **hiperemi** olarak bilinir. Laktik asit, hidrojen iyonları, potasyum ve adenozin (bunların tümü, egzersiz yapan kaslarda artar) gibi metabolizmanın yan ürünlerindeki artışlar, aynı mekanizma yoluyla hiperemiyi teşvik eder. Bunun için, bir dokunun metabolizmasını artıran faaliyetler, aynı zamanda, o dokudaki hiperemiyi indükler.

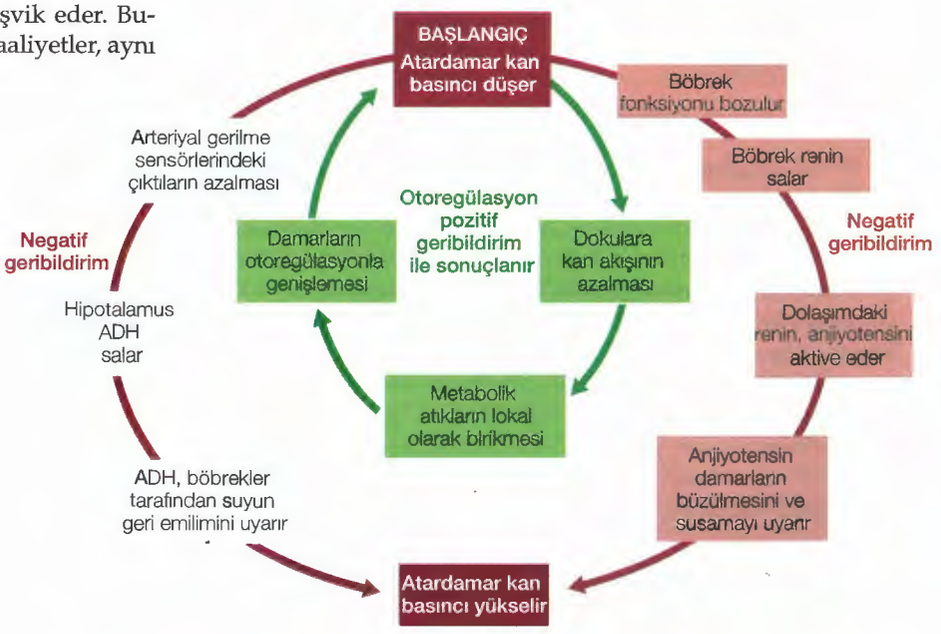
### Atardamar kan basıncı, hormonal ve nöral mekanizmalar tarafından düzenlenir

Dolaşım sisteminin kontrolü ve düzenlenmesi, kılcal damar yataklarını besleyen atardamar ve arteriyollerin direncini değiştiren lokal otoregülatör mekanizmalar ile başlar. Kılcal damar yatağının istekleri, ortalama kan basıncının (MAP) ve kan kompozisyonunu etkiler. Bunların her ikisi de, kan basıncını ve kompozisyonunu normale döndürmede rol oynayan endokrin ve nöral cevapların kontrolü için bilgi sağlar. Böylece dolaşım fonksiyonları, vücudun bölgesel ve genel ihtiyaçlarıyla eşleştirilir.

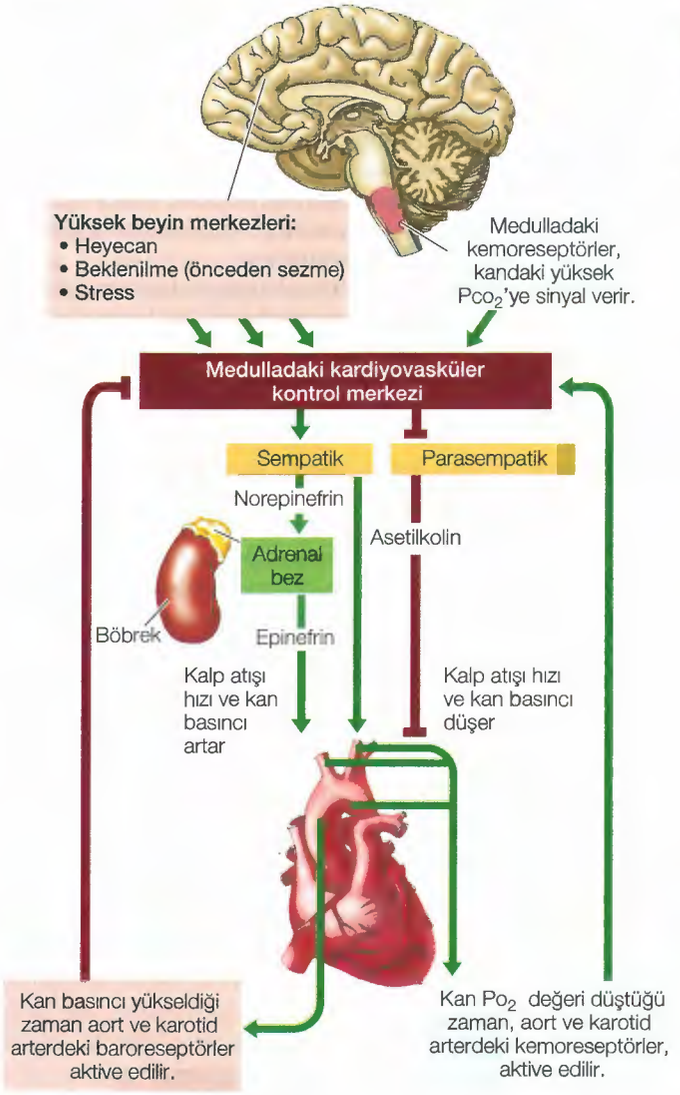
Atardamarlar ve arteriyoller, otonom sinir sisteminin özellikle sempatik bölümü tarafından donatılırlar. Sempatik postgangliyonik nörotransmitter olan norepinefrin, sindirim kanalındaki ve "savaş ya da kaç" için elzem olmayan diğer dokulardaki kan damarlarının düz kaslarında yer alan reseptörlere bağlanır ve bu damarların büzülmesine neden olur; sonuçta bu damarlar boyunca kan akışı azalır ve MAP yükselir. Bununla birlikte, iskelet kaslarında yer alan özelleşmiş sempatik nöronlar, asetil kolin salar; bu olay, bu arteriyollerin düz kaslarının gevşemesine, damarların genişlemesine ve kaslara akan kan miktarının artmasına neden olur. Bu bölümde daha önce tartıştığımız gibi, artan sempatik aktivite, aynı zamanda atım hacminin artışına da yol açan kalp kası kasılmalarının gücünü artırır ve kalp atışlarını hızlandırır.

Atardamar kan basıncının düzenlenmesinde hormonlar da önemli rol oynar. *Epinefrin*, norepinefrininkine benzer etkilere sahiptir; ve bu hormon, arteriyal basıncın düşmesiyle veya tehlikeli bir tehdide cevap olarak savaş ya da kaç cevabının aktivasyonuyla uyarılan yoğun sempatik aktivite süresince adrenal medulladan salınır. Bir başka hormon olan *angiotensin*, böbreklere ulaşan kanın basıncı düştüğü zaman üretilir (**Şekil 50.17**). Bu hormonlar, çoğunlukla çevresel dokulardaki (üyelerdeki) ya da işlevlerinin sürekli olarak aynı şekilde sürdürülmesine gerek olmayan dokulardaki (bağırsaklar gibi) arteriyolleri etkiler. Bu hormonlar, bu arteriyollere kan akışının azaltılmasına yol açarak, merkezi kan basıncını ve kalp, beyin ve böbrekler gibi çok önemli organlara kan akışını artırırlar.

Kalp atışını ve kan damarlarının büzülmesini kontrol eden otonom sinir sistemi aktivitesi, medulladaki kardiyovasküler kontrol merkezinde başlar. Birçok girdi, bu merkezi bütünleştirici ağda bir araya gelir ve parasempatik ve sempatik sinirler yoluyla gönderilen komutları etkiler (**Şekil 50.18**). Beyne kan gönderen aort ve karotid atardamarı gibi büyük atardamarların duvarında yer alan **baroreseptörlerden** (gerilme reseptörleri) ve *kemoreseptörlerden* gelen kan basıncı ve kompozisyonundaki değişiklikler hakkındaki bilgilerin özel bir önemi vardır.




**50.17 Lokal ve Sistemik Mekanizmalarla Kan Basıncının Kontrolü** Atardamar kan basıncındaki bir düşüş, dokulara kan akışını azaltır ve bu, metabolik atıkların dokularda lokal olarak birikmesine yol açar. Hücre dışı ortamındaki bu değişiklik, atardamarların otoregülatör mekanizmayla açılmasını uyarır. Merkezi kan basıncındaki düşüş, daha az gerekli dokulardaki atardamarların kasılmasını sağlayan, kan hacminin ve kan basıncının korunmasını uyaran negatif geribildirim mekanizmaları tarafından önlenir.




**50.18 Kalp Debisinin Düzenlenmesi** Otonom sinir sistemi, kan basıncı ve kan kompozisyonu ile ilgili olarak şeklin aşağısında gösterilmiş olan baroreseptörlerde ve kemoreseptörlerde ortaya çıkan bilgilere cevap olarak, kalp atış hızını kontrol eder. Bu sensorlardan gelen bilgiler, medulladaki kardiyovasküler kontrol merkezine gidererek orada diğer bilgilerle bütünleştirilir. Medulladaki merkez, kalp debisini kontrol eden sempatik ve parasempatik sinir sistemlerinde cevap üretir.

Büyük atardamarların baroreseptörlerinde artmış olan etkinlik, kan basıncındaki yükselmeye işaret eder; bu durum, atardamarlara ve arteriyollere sinyal gönderen sempatik sinir sitemini inhibe ederken kalbin peysmekırana giden parasempatik sinyalleri artırır (bakınız Şekil 50.5). Sonuç olarak, kalp yavaşlar, çevresel dokulardaki arteriyoller genişler ve kan basıncı düşer. Eğer büyük atardamarlardaki basınç düşerse, baroreseptörlerdeki aktivitenin azalması, atardamarlara ve arteriyollere gönderilen sempatik çıktıları uyarırken kalbin peysmekırana giden parasempatik çıktıları azaltır. Sonuç olarak, kalp atışları hızlanır ve çevresel dokulardaki arteriyoller büzülür ve kan basıncı artar.

Kan basıncını kararlı kılmaya yardımcı olan başka bir hormon, antidiüretik hormondur (ADH, aynı zamanda vazopressin de denir); bu hormon, arteriyal basınçtaki bir düşüş sinyali olarak baroreseptörlerin aktivitesindeki düşüşe cevap olarak posteriyör hipofizden salgılanır. ADH, böbreklerin daha fazla su geri emilimine yol açar ve dolayısıyla, kan hacmini korur ve kan basıncını artırır. Baroreseptörlerin aktivitesindeki artış, ADH salınmasını inhibe eder; sonuç olarak, böbrekler daha fazla su atarak kan hacmini azaltır ve arteriyel basınçtaki düşüşe katkı yapar (bakınız Şekil 50.17).

Kardiyovasküler kontrol merkezini uyararak, kalp atış hızının ve kan basıncının artışına neden olan diğer bilgiler, medulla, aort ve karotid arterlerde bulunan kemoreseptörlerden gelir. Kısım 49.5'de tartıştığımız gibi medulladaki kemoreseptörler, arteriyal $CO_2$ düzeyindeki artışlar tarafından aktive edilir; karotid ve aortik cisimler, arteriyel $O_2$ düzeylerindeki düşüşler tarafından aktive edilir. Kemosensörler, hem kardiyovasküler düzenleme merkezine hem de solunum düzenleme merkezine sinyaller gönderir.

## 50.5 ÖZET

**Dokulara kan gönderilmesi, arteriyolleri genişleten ya da daraltan otoregülator mekanizmalar tarafından lokal olarak kontrol edilir. Bu lokal eylemler, merkezdeki kan basıncında ve kompozisyonundaki değişikliklere dönüştürülür; ve bu değişiklikler, uygun hale getirici kardiyovasküler ayarlamalara aracılık eden nöral ve hormonal mekanizmalar tarafından saptanır.**

- Kılcal damar yataklarına kan akışındaki otoregülatör değişiklikler, MAP ayarlanması ile nasıl sonuçlanır? **Bakınız ss. 1062-1063 ve Şekil 50.16**
- Kan basıncının düzenlenmesinde, hormonların rolü nedir? **Bakınız s. 1063 ve Şekil 50.17**
- Kan basıncının düzenlenmesinde, baroreseptörlerin ve kemoreseptörlerin rolünü tanımlayınız? **Bakınız ss. 1063-1064 ve Şekil 50.18**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 50.1 Hayvanlar Niçin Dolaşım Sistemine İhtiyaç Duyarlar?

- Birçok küçük vücutlu hayvanın hücrelerinin metabolik ihtiyaçları, doğrudan dış ortamdan madde alışverişiyle karşılanır. Daha büyük hayvanların hücrelerinin metabolik gereksinimleri, besin maddelerini, solunum gazlarını ve metabolik atıkları vücutta taşıyan **dolaşım sistemi** tarafından karşılanır.
- **Açık dolaşım sistemlerinde,** hücre dışı sıvı damarları terk eder ve dokulara sızar. **Kapalı dolaşım sistemlerinde** kan, damarlardan oluşmuş bir sistem içerisinde kalır. Kapalı dolaşım sistemleri, bazı avantajlara sahiptir; bunlar arasında, seçici olarak kanı, hormonları ve besin maddelerini özgül dokulara yönlendirebilme yeteneği yer alır. **İnceleyiniz Şekil 50.1**

## 50.2 Omurgalı Dolaşım Sistemleri Nasıl Ortaya Çıkmıştır?

**BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 50.1**

- Omurgalıların dolaşım sistemi, kalp ve kan damarlarından oluşmuş kapalı bir sistemdir; sistemde yer alan kan, doku sıvısından ayrılmıştır. **Atardamarlar** ve **arteriyoller** kanı, kalpten taşırlar; **kılcal damarlar**, kan ve doku sıvısı arasında alışverişin yapıldığı yerlerdir; **venüller** ve **toplardamarlar** kanı, geriye kalbe taşır.
- Omurgalı kalbi, evrimsel süreçte balıklardaki iki odacıklı durumdan amfibilerdeki ve bazı sürüngenlerdeki üç odacıklı duruma ve timsahlarda, kuşlarda ve memelilerdeki dört odacıklı duruma gelişmiştir. Bu evrimsel ilerleme, gaz değişim organına ve vücudun geri kalan kısmına giden kan akışının ayrımında giderek bir artışın olmasına yol açmıştır.
- En basiti olan iki odacıklı kalp, vücuttan gelen kanı kabul eden bir **kulakçığa** ve kanı kalpten dışarıya doğru pompalayan bir **karıncığa** sahiptir. **Aort**, kanı atardamarlara dağıtır.
- Kuşlarda ve memelilerde kan, birbirinden tamamıyla ayrı iki tur şeklinde dolaşır: **pulmoner dolaşım**, kanı, kalp ve akciğerler arasında taşır; **sistemik dolaşım**, oksijence zenginleştirilmiş kanı kalp ve dokular arasında taşır.

## 50.3 Memeli Kalbi Nasıl Çalışır?

- İnsan kalbi, dört odacığa sahiptir. Kalpteki kapakçıklar, kanın geriye akışını önler. **İnceleyiniz Şekil 50.2, WEB AKTİVİTESİ 50.2**
- **Kalp döngüsü**, iki evreye sahiptir: karıncıkların kasıldığı **sistol** evresi ve karıncıkların gevşediği **diyastol** evresi. Sıralı kalp sesleri ("lub-dup"), kalp kapakçıklarının kapanmasıyla meydana gelir. **İnceleyiniz Şekil 50.3, ANİMASYONLA ÖĞRENME 50.1**
- Kan basıncı, sfigmomanometre ve stetoskop kullanılarak ölçülebilir. **İnceleyiniz Şekil 50.4**
- Otonom sinir sistemi, kalp hızını kontrol eder: sempatik aktivite, kalp hızını artırır, parasempatik aktivite azaltır. Norepinefrin, **peysmekır hücrelerinin** plazma zarlarının depolarizasyon hızını artırır asetilkolin ise yavaşlatır ve böylece kalp hızını etkiler. **İnceleyiniz Şekil 50.5**
- **Sinoatrial düğüm**, kulakçıkların depolarizasyon dalgasını başlatarak kalp döngüsünü kontrol eder; bu depolarizasyon dalgası, **atrioventriküler düğüm, His demeti** ve **Purkinje liflerinden** oluşmuş bir sistemle karıncıklara iletilir. **İnceleyiniz Şekil 50.6**
- Karıncık kası hücrelerinin uzun süreli kasılması, voltaj-kapılı $Na^+$ ve $Ca^+$ kanalları tarafından yaratılan uzun süreli aksiyon potansiyellerine uygun olarak meydana gelmektedir. **İnceleyiniz Şekil 50.7**
- Bir **elektrokardiyogram (ECG)**, kalp kaslarının kasılması ve gevşemesiyle ilintili olan elektriksel olayları kaydeder. **İnceleyiniz Şekil 50.8**

## 50.4 Kanın ve Kan Damarlarının Özellikleri Nelerdir?

- Kan, **plazma** kısmına (su, tuzlar ve proteinler) ve hücre kısmına (**eritrositler** ya da kırmızı kan hücreleri, trombositler ve beyaz kan hücreleri) bölünebilir. Hücresel elemanların hepsi, kemik iliğindeki kök hücrelerden üretilir. **İnceleyiniz Şekil 50.9**
- Eritrositler, oksijen taşır. Onların kemik iliğindeki üretimi, dokulardaki **hipoksiyaya** (düşük oksijen düzeyine) cevap olarak üretilen **eritropoietin** tarafından uyarılır.
- **Trombositler**, kanda dolaşan proteinlerle birlikte, **kanın pıhtılaşmasında** işlev görür; bu olayda, damarlardaki yarayı kapatmaya yardım eden **fibrin** iplikçiklerinden oluşmuş ağ meydana gelir. **İnceleyiniz Şekil 50.10**
- Bol miktarda bulunan düz kas hücreleri, damarların çapının ve kan akışına karşı dirençlerinin değişmesine izin verir. Atardamarlar ve arteriyoller, kendilerine yüksek basınca dayanabilme yeteneği veren çok miktarda elastik liflere sahiptir. **İnceleyiniz Şekil 50.11, WEB AKTİVİTESİ 50.3**
- Kılcal damar yatakları, kan ve doku sıvısı arasında madde alışverişinin yapıldığı yerdir.
- **Starling kuvvetleri**, hem kan basıncı ve hem de ozmotik basınç tarafından sürdürülen sıvı alışverişi sayesinde, kan hacminin kılcal damar yataklarında korunmasını öngörür. **İnceleyiniz Şekil 50.13**
- Hücreler arası boşluklarda sıvı birikmesi, **ödeme** neden olur. Kan plazmasındaki bikarbonat iyonları, suyu kılcal damarlar içerisine geriye çeken ozmotik kuvvetlere katkı yapar.
- Özgül moleküllerin kılcal damar duvarından geçme yeteneği, kılcal damarın yapısına, maddenin tipine, kan ve doku sıvısı arasındaki konsantrasyon gradiyentine bağlıdır.
- Toplardamarlar, yüksek kan depolama kapasitesine sahiptir. Yerçekiminin yardımıyla, iskelet kaslarının kasılmasıyla ve solunum hareketlerinin katkısıyla toplardamarlar kanı kalbe döndürür. **İnceleyiniz Şekil 50.14**
- **Frank-Starling yasası**, geri dönen venöz kandaki artışın kalp kası hücrelerinde gerilmeye yol açmasında olduğu gibi, kalp debisini artıran kuvvetleri tanımlar.
- **Lenf sistemi**, doku sıvısını kalbe geri döndürür.

## 50.5 Dolaşım Sistemi Nasıl Kontrol Edilir ve Düzenlenir?

- Kılcal damar yataklarından kanın akışı, lokal **otoregülatör mekanizmalar**, hormonlar ve otonom sinir sistemi tarafından kontrol edilir. **İnceleyiniz Şekil 50.16**
- Kan basıncı, kan damarlarının büzülmesini uyaran ADH ve anjiyotensin hormonları tarafından kısmen kontrol edilir. **İnceleyiniz Şekil 50.17**
- Kalp atış hızı, kan basıncı ve kan kompozisyonu hakkındaki bilgiye yanıt veren otonom sinir sistemi tarafından kontrol edilir. Bu bilgiler, medulladaki düzenleme merkezlerinde birleştirilir. **İnceleyiniz Şekil 50.18**

# DENEME TESTİ

1. Açık dolaşım sistemi aşağıdakilerden hangisiyle karakterize edilir?
   *a.* Kalbin olmamasıyla.
   *b.* Kan damarlarının bulunmamasıyla.
   *c.* Bileşimi doku sıvısından farklı olan bir kanın bulunmasıyla.
   *d.* Kılcal damarların bulunmamasıyla.
   *e.* Solungaçlardan diğer organlara giden kanın, yüksek basınca sahip olmasıyla.

2. Omurgalıların dolaşım sistemleriyle ilgili olarak, aşağıdaki ifadelerden hangisi doğru *değildir*?
   *a.* Balıklarda, solungaçlardan gelen oksijenli kan, sol kulakçıktan kalbe döner.
   *b.* Memelilerde, oksijensiz kan, kalbi akciğer atardamarıyla terk eder.
   *c.* Amfibilerde, oksijensiz kan kalbe sağ kulakçıktan girer.
   *d.* Sürüngenlerde, akciğer atardamarı içerisindeki kan, aorttaki kandan daha düşük oksijene sahiptir.

*e.* Kuşlarda, aorttaki basınç, akciğer atardamarındakinden daha yüksektir.

3. İnsan kalbi ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi, *doğrudur*?
   *a.* Sağ karıncığın duvarları, sol karıncığın duvarlarından daha kalındır.
   *b.* Atrioventriküler kapakçıklar arasından akan kan, her zaman oksijensiz kandır.
   *c.* İkinci kalp sesi, aort kapakçığının kapanmasından dolayıdır.
   *d.* Kanın akciğerlerden kalbe dönüşünü, vena cava sağlar.
   *e.* Sistol sırasında, aort kapakçığı açılır ve pulmoner kapakçık kapatılır.
4. Kalbin peysmekırındaki aksiyon potansiyelleri,
   *a.* norepinefrin ve asetil kolinin zıt eylemlerinden dolayıdır.
   *b.* His demeti tarafından meydana getirilir.
   *c.* kulakçıkları ve karıncıkları yapan hücreler arasındaki aralıklı bağlantılara bağlıdır.
   *d.* değişikliğe uğramış olan kalp kası hücrelerinin plazma zarlarının kendiliğinden depolarizasyonu nedeniyle ortaya çıkar
   *e.* sinoatrial düğümdeki hücrelerin hiperpolarizasyonu sonucunda meydana gelir.
5. Kılcal damarlardaki kan akışı yavaştır. Çünkü,
   *a.* büyük bir kan hacmi, kılcal damarlardan kaybedilir.
   *b.* venüllerdeki basınç, yüksektir.
   *c.* kılcal damarların toplam enine-kesit alanı, arteriyollerinkinden daha büyüktür.
   *d.* kılcal damarlardaki ozmotik basınç, çok yüksektir.
   *e.* eritrositlerin, tek sıra halinde geçmesi gerekir.
6. Lenf damarları hangi bakımdan toplardamarlara benzerlik gösterir?
   *a.* Her ikisi de, daha büyük ortak damarlarla birleştikleri yerlerde düğümlere sahiptir.
   *b.* Her ikisi de, düşük basınçta kan taşır.
   *c.* Her ikisi de, kapasitans damarlardır.
   *d.* Her ikisi de, kapakçıklara sahiptir.
   *e.* Her ikisi de, plazma proteinleri bakımından zengin sıvı taşır.
7. Eritrositlerin üretimi,
   *a.* eğer hematokrit değeri normalin altına düşecek olursa durdurulur.
   *b.* eritropoietin tarafından uyarılır.
   *c.* yaklaşık olarak beyaz kan hücrelerinin üretimine eşittir.
   *d.* protrombin tarafından inhibe edilir.
   *e.* doğumdan önce kemik iliğinde ve doğumdan sonra lenf düğümlerinde gerçekleşir.
8. Aşağıdakilerden hangisi, kılcal damar yatağından kan akışını *artırmaz*?
   *a.* $CO_2$'nin konsantrasyonunun yüksek olması.
   *b.* Laktik asit ve hidrojen iyonları konsantrasyonlarının yüksek olması.
   *c.* Histamin.
   *d.* ADH.
   *e.* Atardamar basıncında artış.
9. Kanın pıhtılaşması,
   *a.* hemofili hastaları trombosit üretemediklerinden dolayı aksar.
   *b.* trombositler fibrinojen saldıklarında başlatılır.
   *c.* karaciğerde üretilen faktörlerin bulunmasını gerektirir.
   *d.* ağ oluşturan lökositler tarafından başlatılır.
   *e.* anjiyotensin üretilmesine gereksinim duyar.
10. Bir dokuya kan akışının otoregülasyonu,
    *a.* sempatik sinirlerle bağlantılı olarak ortaya çıkar.
    *b.* hipotalamustan ADH salınmasına uygun olarak gerçekleşir.
    *c.* baroreseptörlerin artan aktivitesine uygun olarak gerçekleşir.
    *d.* aort ve karotid arterlerdeki kemoreseptörlere uygun olarak gerçekleşir
    *e.* lokal kimyasal çevrenin arterler üzerindeki etkisine uygun olarak gerçekleşir.

## TARTIŞMA

1. Bir yarışın başlangıcında, kalp debisi, kanın $O_2$ ve $CO_2$ konsantrasyonlarında herhangi bir değişiklik olmadan önce hemen artış gösterir. Bu etkiye katkı yapan iki faktörü açıklayınız. Cevabınızda Frank-Starling yasası yer alsın.
2. Timsahların kalplerinin, egzersiz sırasında memeli kalbinin avantajlarına, fakat dinlenme sırasında sürüngen kalplerinin verimliliğine nasıl sahip olduğunu açıklayınız.
3. Ani ve fazla miktarda kan kaybı, kan basıncında düşmeye yol açar. Kan basıncını normale döndürmeğe yardım eden birkaç mekanizma tanımlayınız.
4. Karıncıktaki basıncı *y* ekseninde, ve karıncıktaki kan hacmini *x* ekseninde göstererek çizilen bir grafikle, kalbin karıncığındaki olayların döngüsünü tanımlayabilirsiniz. Ne tür bir grafik gibi görünecektir? Bu grafikte kalp sesleri nerede duyulacaktır? Sol ve sağ karıncıkların grafiği nasıl farklı olacaktır?
5. Eğer büyük atardamarlar, plak ile tıkanırlarsa ve atheroskleroz nedeniyle daha az elastik olurlarsa, sol karıncık, vücuda yeterli miktarda kan pompalamak için daha sert ve daha çok çalışmak zorundadır. Sonuç olarak, sol karıncık zayıflar ve sağ karıncık sağlıklı olsa bile, görevi başaramamaya başlar. Özellikle sol karıncığı etkileyen kalp krizi, aynı etkiye sahiptir. Bu durum, konjestif kalp yetmezliği olarak bilinir ve yaygın olarak ölümcül pulmoner ödeme yol açar. Sol karıncık yetmezliğinin pulmoner ödeme nasıl yol açtığını açıklayınız; ve bu durum için niçin berbat bir şekilde tekrarlanan kısır bir döngü olduğu söylenir.

## EK ARŞTIRMA

1. Spontan hipertansif olan –doğuştan yüksek kan basıncına sahip- sıçan soyları vardır. Böyle bir kalıtsal hipertansiyonun temeli için bir hipotez formüle edebilir misiniz ve hipotezinizi test edecek deneylerinizi açıklayabilir misiniz?
2. Eğer, 3 hafta süren yorucu bir bisiklet yarışması olan Fransa Turunda yarışmak üzere antrenman yapıyorsanız, antrenör size "antrenman yüksek, yarışma düşük" diyebilir. Böyle bir tavsiye için fizyolojik temelinin ne olduğunu düşünürsünüz ve böyle bir düşüncenin doğru olup olmadığını nasıl test edersiniz?

# 51 Beslenme, Sindirim ve Emilim

## Bir obezite salgını

Kuzey Amerika'nın güneybatı kesiminde yaşayan Pima'lar, tarımla diyetlerini desteklemekle birlikte binlerce yıldır avcı ve toplayıcıdırlar. Onların yaşadıkları çevre, kuraktı; onun için sofistike sulama sistemleri geliştirdiler; buna rağmen, sıklıkla, kuraklıkla ve bunu izleyen açlıkla karşılaştılar. Bugün, Kuzey Amerika'nın etnik Pima popülasyonunun çoğu bireyi, klinik obezdir. Gerçektende popülasyon olarak onlar, dünyadaki en fazla kilolu olanlardan biridir.

Obezite ile birlikte gelen sağlık sorunları arasında şeker hastalığı, yüksek kan basıncı ve kalp hastalıkları yer alır. Pima popülasyonundaki bireyler arasında şeker hastalığının görülme sıklığı, 1965 yılında ergin bireyler arasında yüzde 45 iken 1999 yılına gelindiğine şaşırtıcı biçimde yüzde 80'e yükselmiştir. Ayrıca, şeker hastalığı, her zamankinden daha genç bireylerde ortaya çıkmaya başlamıştır. Tüm populasyonda böyle bir köklü sağlık değişikliğine ne neden olmuştur? En azından iki etkileşim faktörü, bu olayda yer almaktadır: genetik ve yaşam tarzı.

Genetikçiler, tekrarlanan açlık olaylarının "tutumlu genler" için kuvvetli seçilim baskısı yarattığını ileri sürdüler –bu seçilimin, özellikle, sindirimde, emilimde ve enerji depolanmasında gerekli olan genlerin, yiyecekleri enerjiye ve yağ gibi enerji rezervlerine dönüştürmede daha verimli olan alleller için olduğu ileri sürülmüştür. Tutumlu genler, yiyecek kıtlığı olduğunda, kendisini taşıyan bireyler için kuvvetli seçilim avantajı sağlayacaktır. "Tutumlu" fenotipin bir örneği, Pima populasyonundaki bireyler arasında görülmektedir. Onların dinlenme metabolik hızı çok düşüktür ve besin maddelerini kolaylıkla yağa dönüştürürler. Bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi, insülin hormonu, diyetteki şekerin yağa dönüştürülmesini kolaylaştırır. Çoğu Pima mensubu için, normal miktarda glukoz tüketimi, insülin düzeylerinin, Avrupa kökenli Amerikalılarınkinin üç katına çıkmasına yol açmaktadır.

Pima obezite salgınındaki başka bir faktör, onların geleneksel yaşam tarzındaki ani bir değişikliktir. Yiyecek bol ve



**Verimlilik Genleri** Pimalar, tekrarlanan şiddetli besin kıtlığı periyotlarını yaşamış bir insan populasyonu örneğidir. Bu tarihsel olaylar, yiyeceklerden elde edilen enerjinin verimli bir şekilde yönetilmesini sağlayan genlerin seçilmesini zorlamıştır. Bu "verimlilik genleri", günümüzdeki diyetler ve yaşam tarzları ile obeziteye katkı yapabilir.



**Amerikan Öğle Yemeği** Gelişmiş dünyanın çoğu yerinde fast-food yiyecekler, çok yaygındır. Bu tür yiyeceklerden oluşmuş sürekli bir diyet, çoğu kişi için kilo artışı anlamına gelecektir; ve bu, Birleşik Devletlerdeki obezitenin ana nedenidir.

kalori değerleri yüksek olduğu zaman, tutumlu geneler, yağ depolanmasını maksimuma çıkararak obeziteye katkı yapar. Günümüzde Pima üyeleri, yağ içeriği ve kalori değeri yüksek, fast-food türü modern Batı toplumu diyetiyle beslenmektedir. Onlar, aynı zamanda, genel olarak, kendi atalarının yaptığından daha az fiziksel aktivite gerçekleştirmektedirler.

Karşılaştırmalı bir çalışma, Pima toplumundaki obezite salgınını açıklamak için öne sürülmüş olan hipotezleri desteklemektedir. Pimaların bir başka populasyonu, kuzey Mexico'nun Sierra Madre şehrinde yaşamaktadır. Onlar, genetik olarak, Arizona populasyonuyla aynıdır. Bununla birlikte, onlar, geleneksel yaşam tarzlarını sürdürmekte ve geleneksel yiyecekleri tüketmektedir. Halbuki Arizona Pima populasyonundaki bireyler, her hafta ortalama olarak sadece 2 saat fiziksel olarak çalışırken, Mexico Pima populasyonundaki bireyler, her hafta ortalama olarak 23 saat çalışmaktadır. Obezite ve şeker hastalığı, Mexico Pima populasyonundaki bireyler arasında yaygın değildir.

Yüksek kalorili diyet ve hareketsiz yaşam tarzı, Pimaları sadece etkilemekle kalamaz fakat, U.S toplumunun her tarafında obezitenin genel bir artışına katkı yapar. Araştırmacılar, obezitenin ve onunla ilişkili patolojilerin genetiği hakkında daha fazla bilgi edinmek için Pimaları çalışmaktadır.

**BU BÖLÜMDE** Organizmaların enerji elde etmek için, moleküler yapı taşları için ve özgül biyokimyasal işlevler için gerekli besin maddelerini inceleyeceğiz. Yiyeceklerin elde edilmesi, yenmesi, sindirilmesi ve emilmesi için geliştirilmiş çeşitli adaptasyonları gözden geçireceğiz. Son olarak, vücudun, metabolik yakıt trafiğini nasıl düzenlediği öğreneceğiz ve vücut kütlesinin kontrolü ile ilgili sorulara döneceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


51.1 Hayvanlar Niçin Besine Gereksinim Duyar?

51.2 Hayvanlar Yiyeceklerini Nasıl Yer ve Sindirir?

51.3 Omurgalı Mide-Bağırsak Sistemi Nasıl Çalışır?

51.4 Besin Maddelerinin Akışı Nasıl Kontrol Edilir ve Düzenlenir?


## 51.1 Hayvanlar Niçin Besine Gereksinim Duyar?

Hayvanlar **heterotroftur** – yani, besin maddelerini, diğer organizmalardan elde ederler. Buna zıt olarak **ototroflar** (çoğu bitki, bazı bakteriler, bazı Archaea üyeleri ve bazı birhücreliler), kendi bileşenlerinin tümünü sentezlemek için güneş enerjisini ya da inorganik kimyasal enerjiyi kullanırlar. Heterotroflar, bağımlı olsalar da, doğrudan ya da dolaylı olarak, ototroflar tarafından gerçekleştirilen organik madde sentezinden yararlanırlar; ve bu kaynaklardan faydalanmak için muazzam bir çeşitlilik gösteren adaptasyonlar geliştirmişlerdir (**Şekil 51.1**). Bu bölümde, besinleri bitkiler ya da diğer hayvanlar olabilen hayvanların, enerji elde etmek için ve kompleks moleküllerin yapıtaşlarını meydana getirmek için besinleri nasıl kullandıklarını inceleyeceğiz. Aynı zamanda, vitamin adını verdiğimiz organik moleküllerin ve özel mineral besin maddelerine olan gereksinimimizi göz önünde bulundurarak onların diyette bulunmadığı zaman yol açtığı hastalıklara değineceğiz.

### Enerji gereksinimleri ve tüketimleri ölçülebilir

Enerji, iş yapma kapasitesidir; ve farklı şekillerde olabilir – elektrik enerjisi, ısı enerjisi, kimyasal enerji, nükleer enerji gibi. Bölüm 8'de tartışıldığı gibi, *kalori* (küçük *c* harfine dikkat ediniz) ısı enerjisi birimidir; kalori, 1 gram suyun sıcaklığını 1°C yükseltmek için gerekli olan ısı miktarıdır. Bu, çok küçük bir enerji miktarı olduğundan, fizyologlar genellikle ölçü birimi olarak **kilokaloriyi (kcal)** kullanır (1 kcal=1.000 kalori). Diyetisyenler de standart enerji birimi olarak kilokaloriyi kullanır; fakat onlar kilokaloriyi, geleneksel olarak, **Kalori (Cal)** şeklinde ifade ederler ve bir kaloriden ayırt etmek için her zaman büyük harfle yazarlar.

Amerika'da almış olduğunuz hemen hemen her gıdanın kabı, "besin değerini" ve içerdiği maddenin "Kalorisi" hakkında bilgi veren bir etiket taşır. Besin moleküllerinin kimyasal bağlarındaki enerjinin, adenozin trifosfatın (ATP) yüksek enerjili fosfat bağlarına nasıl transfer edildiği, ve ondan sonra da hücresel çalışmalarda nasıl kullanıldığıyla ilgili olarak Kalori (ya da kcal), Bölüm 9'daki konuyla nasıl ilişkilidir? Ve ısı enerjisini niçin beslenmenin bir ölçüsü olarak kullanmaktayız?

Bunun nedeni, bize, enerjinin yoktan var edilemeyeceği ya da ortadan kaldırılamayacağını fakat bir formdan başka bir forma dönüştürülebileceğini söyleyen termodinamik yasalarında yer almaktadır (bakınız Kısım 8.1). Ancak, her enerji dönüşümü verimsizdir ve başlangıçtaki enerjinin büyük bir kısmı, her zaman, ısı olarak sonlanır. İster ATP yapmak için glukozdaki enerjiyi kullanalım, ister o ATP'yi kas kasılmasında ya da iyon taşınmasında kullanalım, mevcut kimyasal enerjinin çoğu, her halükarda, ısı olarak kaybedilir. Eğer bir hayvan büyümüyorsa, kendi ortamında iş yapmıyorsa, vücut sıcaklığını değiştirmiyorsa, onun çevreye vererek kaybettiği ısı, onun toplam enerji harcamasının bir ölçüsüdür – yani, *onun metabolik hızıdır.*

(A)



(B)



**51.1 Heterotroflar Enerjiyi Ototroflardan Alır** (A) Herbivorlar, enerjilerini doğrudan ototroflardan elde eder. Afrika otlaklarının iri herbivorları, beslenme ile ilgili gereksinimlerini karşılamak için bol miktarda bitkisel madde tüketmeleri gerekir. (B) Bir karnivor enerjisini, dolaylı olarak ototroflardan elde eder; çünkü avladığı hayvanda depolanmış olan enerji, köken olarak ototroflardan elde edilmiştir.

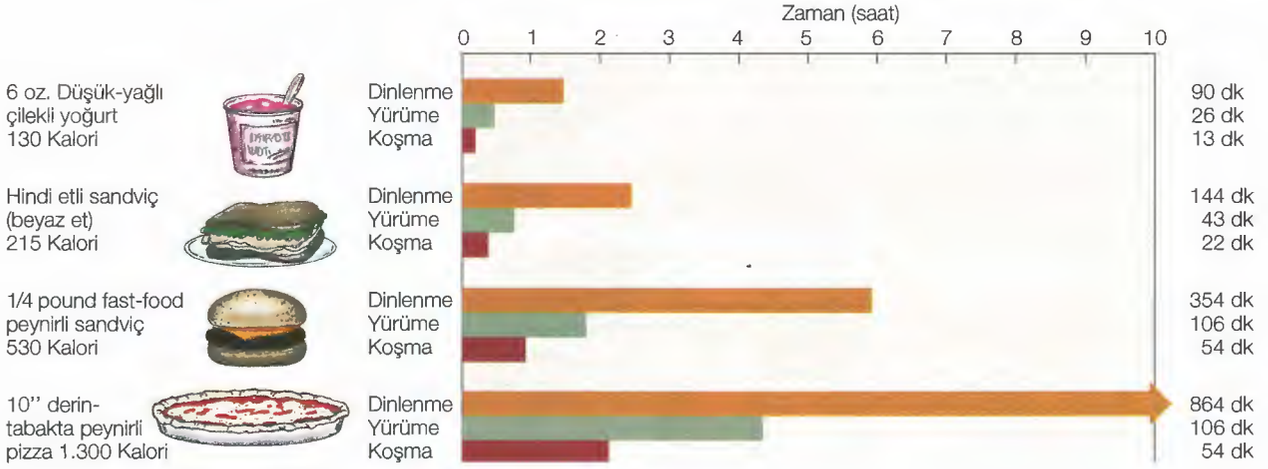
Bir hayvanın metabolik hızı, yeme, sindirim ve besinlerin özümsenmesiyle karşılanması gereken onun tüm enerji gereksinimlerinin bir ölçüsüdür (bakınız Kısım 40.3). Bir insanın bazal metabolik hızı, yetişkin bir kadın için 1.300-1.500 Cal/gün ve yetişkin bir erkek için 1.600-1.800 Cal/gün şeklindedir. Fiziksel etkinlik, bu bazal enerji gereksinimlerine ilave yapar. Hareketsiz olarak iş yapan bir şahıs için, harcanan Kalorinin yaklaşık olarak yüzde 30'u iskelet kası aktivitesi için kullanılır; fiziksel olarak ağır iş yapan birisi için bu değer, iskelet kası aktivitesi nedeniyle harcanan toplam enerjinin yüzde 95'inden daha fazladır.

Enerji sağlayan besin elemanları, yağlar, karbonhidratlar ve proteinlerdir. Yağların bir gramı 9.5 Kalori, karbonhidratların bir gramı 4.2 Kalori, proteinlerinki ise 4.1 Kalori verir. **Şekil 51.2**, gıda, enerji ve enerji tüketimi ile ilgili bazı eşitlikleri göstermektedir.

Birim olarak, kalori, kilokalori ve Kalori, popüler kullanımda kalmasına karşın, çoğu bilim insanı şimdi Uluslararası Birim Sistemini kullanmaktadır. Bu sistemde, enerjin temel birimi, juldür: 1 jul= 0.239 kaloridir ve enerji kullanımının ölçüsü, 1 jul/saniye= 1 watt'dır. Eğer ampulleri derecelendirmeyle aşinaysanız, kcal/gün değerini watt'a dönüştürme hakkında böyle düşünürsünüz. Ortalama bir adamın metabolik hızı, 1.700 kcal/gün ya da 82 watt'dır (watt'ın zaman boyutunu da içerdiğini ve onun için enerji kullanım hızı olduğunu not ediniz).

Böylece, bir hayvanın yediği herhangi bir besinin kalori değerini ölçmek mümkündür. Aynı zamanda, bir hayvanın sergilediği davranış ya da herhangi bir aktivitesi için harcadığı kalorinin miktarını belirlemek olasıdır. Harcanan kalori ile tüketilen kalori karşılaştırılarak, *enerji bütçelerini* oluşturabiliriz; bu enerji bütçeleri, ekologların ve evrimsel biyologların, Kısım 53.4'de açıkladığımız gibi, *fayda-maliyet analizini* beslenme davranışına uygulamalarına izin verir.

**51.2 Besinlerdeki Enerji ve Bizim Onu Nasıl Kullandığımız** Yaygın olarak kullanılan birkaç besinin içerdiği enerji, sol tarafta gösterilmiştir. Grafik, yaklaşık 1.800 Cal/gün'lük bazal metabolik hıza sahip bir kişinin, dinlenirken, yürürken ya da koşarken buna eşit miktarda enerji tüketmek için ne kadar süre ilgili aktiviteleri yapması gerektiğine işaret etmektedir.



### Enerji kaynakları vücutta depolanabilir

Vücut hücreleri sürekli olarak enerji kullanmalarına karşın, çoğu hayvan sürekli olarak yeme eylemi gerçekleştirmez. Onun için hayvanlar, öğünler arasında ihtiyaç duyulduğunda salınabilen yakıt moleküllerini depolamalıdır. Karbonhidratlar, karaciğerde ve kas hücrelerinde glikojen olarak depolanır; fakat, toplam glikojen deposu, sadece bir günlük bazal enerji gereksinimini (1.500-2.000 Cal) karşılar. Hayvanların vücudunda depolanmış olan enerjinin en önemli formu yağdır. Yağ, glikojenden sadece gram başına daha fazla miktarda enerjiye sahip olmakla kalmaz, aynı zamanda çok az suyla birlikte depolanabilir olması onu daha kompakt yapmaktadır. Göçmen kuşlar, uzun uçuşlarında kullanmak üzere enerjilerini yağ olarak depolarlar; eğer aynı miktarda enerjiyi glikojen olarak depolamış olsalardı, uçmak için çok ağır olacaklardı! Vücut proteinleri enerji kaynağı olarak metabolize edilen son başvuru yeri olmasına karşın, proteinler, enerji depo bileşikleri olarak kullanılmaz.

Eğer bir hayvan, enerji gereksinimini karşılamak için çok az miktarda besin alıyorsa **yetersiz besleniyordur** ve kendi vücudunun bazı moleküllerini metabolize etmeye başlamalıdır. Bu "kendini-tüketme", enerji depo bileşikleri olan glikojen ve yağ ile başlar. Normal protein çevrimi, yeni protein sentezi için amino asitlerin eksikliğinden dolayı, tam anlamıyla gerçekleştirilemediğinden biraz protein kaybı vardır. Yağ rezervleri ciddi biçimde tüketildiğinde, vücut, enerji için protein metabolizmasını artırır (**Şekil 51.3A**). Feda edilen ilk proteinler, kan plazmasının proteinleridir. Plazma proteinlerinin kaybı, plazmanın ozmotik konsantrasyonunu azaltır; bu olay, kandan hücreler arası boşluklara sıvı kaybında artışın olmasına yol açar (*ödem*; bakınız Kısım 50.4). Üyelerde ve karında sıvı birikmesi, *kwashiorkor* hastalığının tipik belirtisidir (**Şekil 51.3B**). Sürekli protein kaybı, vücut organlarını bozar ve sonunda ölüme yol açar.

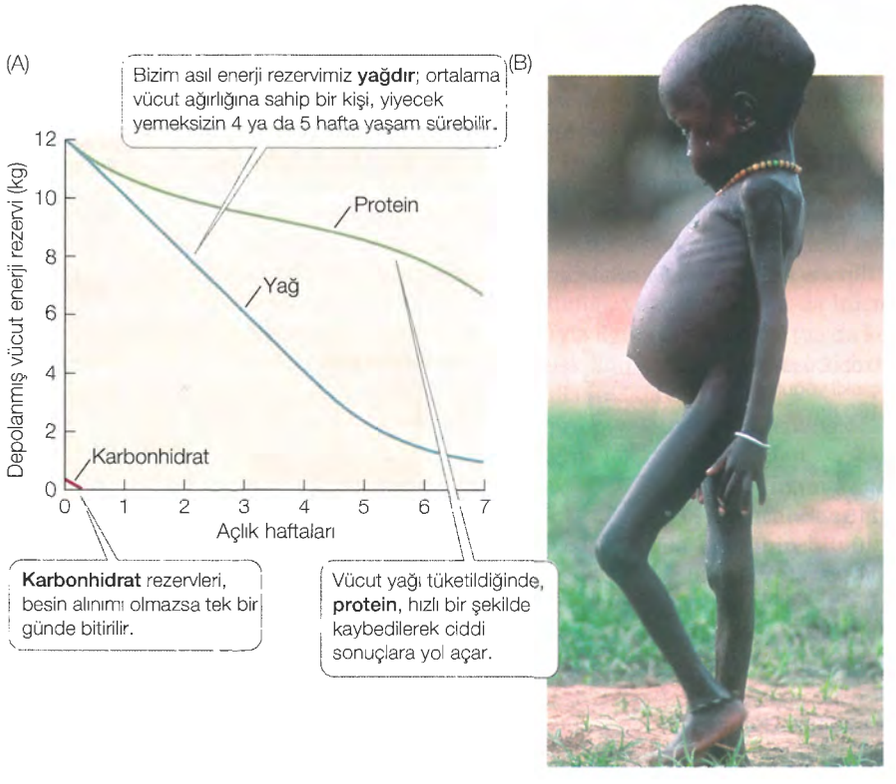
Bir hayvan, sürekli olarak, enerji gereksiniminden daha fazla besin aldığı zaman, o **aşırı besleniyordur;** ve aşırı miktardaki bu besin maddeleri, depolanmak suretiyle vücut kütlesinde artışa neden olur. İlk olarak glikojen rezervleri oluşturulur; daha sonra, diyetteki ilave karbonhidratlar, yağlar ve proteinler, vücuttaki yağa dönüştürülür. Mevsimsel olarak aşırı beslenme, hibernasyon geçiren bazı türlerde, yiyeceğin mevcut olmadığı dönem boyunca yaşamı sürdürmek için önemli bir adaptasyondur. Bununla birlikte insanlardaki aşırı beslenme, yüksek kan basıncı riskini, kalp krizini, şeker hastalığını ve diğer hastalıkları artıran ciddi bir sağlık tehlikesi olabilir.

### Besinler biyosentez için karbon iskeletler sağlar

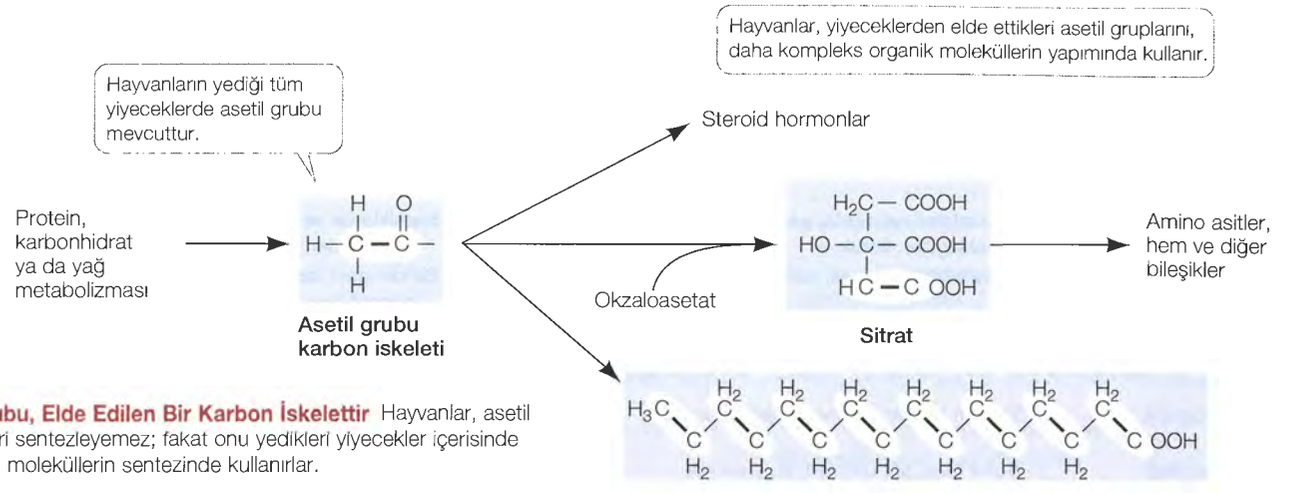
Her hayvan, kendisinin sentezleyemediği ve kendi kompleks organik molekülleri için yapı taşı olarak kullandığı belirli temel organik moleküllere gereksinim duyar. Asetil grubu ($CH_3CO$—), daha büyük organik moleküllerin **karbon iskeleti** temininde istenen böyle bir yapıtaşıdır (**Şekil 51.4**). Hayvanlar, karbon, oksijen ve hidrojen moleküllerini kullanarak asetil gruplarını sentezleyemezler; onlar, asetil gruplarını yiyeceklerden almak zorundadır. Asetil grupları, hemen hemen her besinin metabolizmasından elde edilebilir; fakat onların kaynağı bitkilerdir. Yeterli beslenen bir hayvan için asetil grupları, hiçbir zaman eksik olmaz. Ancak, karbon iskeletini sağlayan bazı gruplar, hayvan için kalori girdisi yeterli olsa bile, hayvanın diyetinde yetersiz miktarda bulunabilir.

Proteinlerin yapıtaşları olan amino asitler, az miktarlarda bulunabilen karbon iskeletlerine, güzel bir örnektir. Hayvanlar kendi amino asitlerinden bazılarını, asetil ya da diğer grupları kullanarak ve onlara diğer amino asitlerden alınan amino gruplarını ($NH_2$) transfer ederek sentezleyebilir. Çoğu hayvan, gereksinim duyduğu tüm amino asitleri sentezleyemez. Her tür, bazı **esansiyel amino asitleri**, yiyeceklerden elde etmek zorundadır. Esansiyel amino asitler, türlere göre değişir. Genellikle herbivorlar, karnivorlardan daha az sayıda esansiyel amino aside sahiptir. Eğer bir hayvan, esansiyel amino asitlerinden sadece bir tanesini bile yeterli miktarda almayacak olursa, onun protein sentezi zarar görür; ve hayvanın enzimlerle ilgili ve taşıma fonksiyonuna ilişkin işlevlerini sürdürme kapasitesi yetersizleşir.

Çoğu araştırmacı, yetişkin insanların sekiz tane esansiyel amino asiti, yiyeceklerinden elde etmesi gerektiği konusunda hem fikirdir; bu amino asitler şunlardır. İzolösin, lösin, lizin, methiyonin, fenilalanin, threonin, triptofan ve valin. Bu sekiz amino asidin hepsi, süt, yumurta, et ve soya fasulyesi ürünlerinde bulunmaktadır; fakat bitki kökenli çoğu besinler, bu se-




**51.3 Açlık Süreci** (A) Yetersiz beslenmeye maruz kalan bir kişinin vücudundaki enerji rezervleri sonunda tükenir. (B) Bu Somalili kızın şişmiş olan karnı, yüzü, elleri ve ayakları, ödem nedeniyledir. Onun cılız olan kol ve bacakları, kwashiorkor hastalığının belirtileridir; bu hastalık, kan proteinlerinin ve kas dokunun yakıt metabolizması için yıkılması nedeniyle ortaya çıkmaktadır.




**51.4 Asetil Grubu, Elde Edilen Bir Karbon İskelettir** Hayvanlar, asetil grubunu kendileri sentezleyemez; fakat onu yedikleri yiyecekler içerisinde alır ve çok çeşitli moleküllerin sentezinde kullanırlar.

kiz amino asidin tamamını yeterli miktarlarda içermez; onun için sıkı bir vejetaryen diyet, protein yetersiz beslenme riski taşır. Ancak, bitkisel besinlerden oluşmuş birbirini *tamamlayıcı* bir diyet, sekiz esansiyel amino asidin tümünü sağlar (**Şekil 51.5**). Genellikle tahıllar (pirinç, buğday ve mısır gibi), baklagiller (fasulye ve bezelye gibi) tarafından tamamlanır. Bu tamamlamanın kimyasal temeli anlaşılmadan uzun süre önce, ete çok az erişimi olan toplumlar, tamamlayıcı diyetler geliştirdi. Pek çok Orta ve Güney Amerikan halkı, geleneksel olarak, fasulyeyi mısırla birlikte yer; Kuzey Amerika'nın yerli halkları, fasulyelerini kabak ile tamamlarlar.

Bebeklerin, diyetlerinde dört tane ilave amino aside gereksinim duydukları düşünülmektedir: histidin, tirozin, sistein ve arjinin. Aynı zamanda, bazı amino asitler, onları yeterli miktarlarda sentezleyemeyen belirli toplumlar için *koşullara bağlı olarak esansiyeldir*. Örneğin, kalıtsal bir hastalık olan fenilketonüriye sahip bireyler, fenilalanini tirozine dönüştüren enzimden yoksundur (bakınız Kısım 15.3) ve böylece tirozini diyetlerinden elde etmek zorundadırlar. Onlar, fenilalaninin toksik düzeylere kadar birikmesini önlemek için, diyetleriyle fenilalanin alımını düşük tutmalıdırlar.

Diyetteki proteinler, vücut tarafından kullanılmadan önce niçin kendisini oluşturan amino asitlere kadar tamamıyla sindirilir? Diyette bulunan bazı proteinlerin doğrudan tekrar kullanılması, daha fazla enerji verimi sağlamayacak mıydı? Yenilen proteinlerin niçin doğrudan kullanılmadığına ilişkin birkaç neden vardır:




**51.5 Vejetaryenler İçin Strateji** Bir yetişkin vejetaryen, tahılları baklagillerle birleştirerek, sekiz esansiyel amino asidi elde edebilir.

- Proteinler gibi makromoleküller, bağırsağın hücreleri tarafından kolayca emilemez; fakat onları oluşturan monomerler (amino asitler gibi), kolaylıkla emilebilir.
- Protein yapı ve işlevi, yüksek derece türe özgüldür. Bir türde ideal olarak işlev gören bir protein, bir başkasında işlev göremeyebilir.
- Bağırsaklardan doğrudan vücuda giren yabancı proteinler, istilacı olarak tanınacak ve onlara bağışıklık sistemi tarafından saldırılacaktır.

İnsanlar, besinlerden elde ettikleri asetil gruplarını kullanarak vücudun gereksinim duyduğu hemen hemen tüm lipidleri sentezleyebilir (bakınız Şekil 51.4); fakat sentezleyemediğimiz -özellikle linoleik asit gibi- bazı **esansiyel yağ asitleri**ni diyetle almak zorundayız. Linoleik asit, doymamış bir yağ asididir ve memeliler, araşidonik asit gibi diğer yağ asitlerin sentezinde linoleik aside gereksinim duyar; araşidonik asit ise, aralarında prostaglandinlerin de yer aldığı bazı sinyal moleküllerinin bileşenidir. Esansiyel yağ asitleri, aynı zamanda, zar fosfolipidlerinin gerekli bileşenidir. Linoleik asidin eksikliği, kısırlık ve süt salgılanmasında aksaklık gibi sorunlara yol açabilir, fakat linoleik asit bitkisel yağlarda yaygın olarak bulunduğundan, yeterli beslenen bireylerde eksikliğine pek rastlanmaz.

## Hayvanlar çeşitli fonksiyonlar için mineral elementlere gereksinim duyar

Hayvanların gereksinim duyduğu temel mineral elementler, **Tablo 5.1**'de listelenmiştir. Fazla miktarlarda gereksinim duyulan elementler, **makronütrientler** olarak; ve sadece çok az miktarlarda (genellikle 100 mg/gün'den daha az) gereksinim duyulanlar, **mikronütrientler** olarak isimlendirilirler. Bazı mikronütrientlere, öylesine küçük miktarlarda gereksinim duyulur ki eksiklikleri asla gözlenmez; fakat onlar yine de esansiyel elementlerdir.

Kalsiyum, bir makronütrient elemente örnektir. Bolluk bakımından vücutta beşinci sıradaki elementtir; 70 kg ağılığındaki bir birey, yaklaşık 1.2 kg kalsiyum içerir. Kalsiyum fosfat, kemiklerde ve dişlerdeki temel yapısal maddedir. Hayvanlarda kas kasılması, nöral işlevler ve diğer pek çok hücre içi fonksiyonlar, kalsiyum iyonlarına ($Ca^{2+}$) gereksinim duyar. Hücre dışı sıvıdaki kalsiyumun yenilenmesi, yüksektir; kemikler, sürekli olarak yeniden biçimlendirilir ve kalsiyum sürekli olarak hücrelere girer ve hücrelerden ayrılır. Kalsiyum, idrarla, terle ve dışkı yoluyla vücuttan kaybedilir; onun için, düzenli

## TABLO 51.1

### Hayvanlar Tarafından Gereksinim Duyulan Mineral Elementler

| ELEMENT | İNSAN DİYETİNDEKİ KAYNAK | TEMEL İŞLEVLERİ |
|---|---|---|
| **MAKRONÜTRİENTLER** | | |
| Kalsiyum (Ca) | Süt ürünleri, yumurta, yeşil yapraklı sebzeler, tam tahıllar, baklagiller, fındık, et | Kemiklerde ve dişlerde bulunur; kanın pıhtılaşması; sinir ve kas işlevleri; enzim aktivasyonu |
| Klor (Cl) | Sofra tuzu (NaCl), et, yumurta, sebzeler, süt ürünleri | Su dengesi; sindirim (HCl olarak); hücre dışı sıvıda ana negatif iyon |
| Magnezyum (Mg) | Yeşil sebzeler, et, tam tahıllar, fındık, süt, baklagiller | Birçok enzim için gerekli; kemikte ve dişte bulunur |
| Fosfor (P) | Süt ürünleri, yumurta, tam tahıllar, baklagiller, fındık | Nükleik asitlerde, ATP'de ve fosfolipitlerde bulunur; kemik oluşumu; tamponlar; şeker metabolizması |
| Potasyum (K) | Et, tam tahıllar, meyveler, sebzeler | Sinir ve kas faaliyeti; su dengesi; hücre içerisinde ana pozitif iyon |
| Sodyum (Na) | Sofra tuzu, süt ürünleri, et, yumurta | Sinir ve kas faaliyeti; su dengesi; hücre dışı sıvıda ana pozitif iyon |
| Kükürt (S) | Et, yumurta, süt ürünleri, fındık, baklagiller | Proteinlerde ve koenzimlerde bulunur; zararlı maddelerin etkisiz hale getirilmesi |
| MİKRONÜTRİENTLER | | |
| Krom (Cr) | Et, süt ürünleri, tam tahıllar, baklagiller, maya | Glukoz metabolizması |
| Kobalt (Co) | Et, musluk suyu | Vitamin $B_{12}$'nin yapısında bulunur; kırmızı kan hücrelerinin oluşması |
| Bakır (Cu) | Karaciğer, et, balık, kabuklular, baklagiller, tam tahıllar, fındık | Birçok redoks enziminin aktif merkezinde ve elektron taşıyıcısında bulunur; hemoglobin üretimi; kemik oluşumu |
| Flor (F) | Çoğu su kaynakları | Dişlerde bulunur; çürümeği önlemeye yardım eder |
| İyot (I) | Balık, ıstakoz, iyotlu tuz | Tiroit hormonlarının yapısında bulunur |
| Demir (Fe) | Karaciğer, et, yeşil sebzeler, yumurta, tam tahıllar, baklagiller, fındık | Birçok redoks enziminin aktif merkezinde ve elektron taşıyıcısında, hemoglobinde ve miyoglobinde bulunur |
| Manganez (Mn) | Organ etleri, tam tahıllar, baklagiller, fındık, çay, kahve | Birçok enzimi aktive eder |
| Molibden (Mo) | Organ etleri, süt ürünleri, tam tahıllar, yeşil sebzeler, baklagiller | Bazı enzimlerde bulunur |
| Selenyum (Se) | Et, deniz ürünleri, tam tahıllar, yumurta, süt, sarımsak | Yağ metabolizması |
| Çinko (Zn) | Karaciğer, balık, kabuklular ve diğer pek çok yiyecekler | Bazı enzimlerde ve bazı transkripsiyon faktörlerinde bulunur; insülin fizyolojisi |

olarak yerine konması gerekir. İnsanlar, diyetlerinde her gün 800-1.000 mg kalsiyum bulunmasını ister.

Demir, bir mikronütrient örneğidir. Demir, hemoglobinde ve miyoglobindeki oksijen bağlayan atom olması ve elektron taşıma zincirindeki enzimlerin bir öğesi olması nedeniyle vücutta yaygın olarak bulunmaktadır. Yine de, 70 kg ağırlığındaki bir şahısta toplam demir miktarı, sadece 4 gram kadardır; ve demir, vücutta döngüye sokulup verimli bir şekilde tekrar kullanılarak idrarla kaybedilmediğinden, yiyeceklerimizle günlük sadece 15 mg demir almaya gereksinim duyarız. Az miktarlarda gereksinim duyulmasına karşın, yetersiz demir alınması, günümüzde dünyadaki en yaygın mineral nütrient eksikliğidir; ve *anemiye* yol açar. Anemik bireyler, her zaman zayıf ve yorgundur.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 51.1 • Hayvanlar Tarafından Gereksinim Duyulan Mineral elementler

### Hayvanlar yiyeceklerden vitaminleri elde etmelidir

Esansiyel amino asitler ve yağ asitlerine benzer şekilde **vitaminler,** hayvanların büyüme ve metabolizma için gereksinim duydukları fakat kendilerinin sentezleyemedikleri karbonlu bileşiklerdir. Vitaminlere, daha büyük vücut yapılarına katılan esansiyel amino asitler ve yağ asitlerine oranla, çok daha küçük miktarlarda gereksinim duyulur. Çoğu vitamin, koenzim olarak ya da koenzimlerin kısımları olarak işlev görür.

Vitaminlerin listesi, türden türe değişiklik gösterir. Örneğin, çoğu memeli, kendi askorbik asidini sentezleyebilir. Primatlar (insan dahil), sentezleyemez; böylece primatlar için askorbik asit bir vitamindir-*vitamin C*. Eğer biz yiyeceklerimizle vitamin C'yi almayacak olursak, diş etlerinin kanaması, diş kaybı, deri altı kanamaları ve yaraların yavaş iyileşmesi gibi belirtilerle karakterize olan iskorbüt hastalığı gelişir. Bu hastalık, İskoçyalı bir hekim olan James Lind'in deniz askerlerinin taze yeşil sebze yemesinin ve limon suyu içmelerinin iskorbüt hastalığını önleyebildiğini keşfetmesine kadar, uzun süren seferler yapan denizciler için sıklıkla ölümle sonuçlanan bir problemdi. İngiliz Deniz Kuvvetleri, kendi gemilerinde limonun standart olarak bulundurulması kararı aldı (ve İngiliz denizciler, o zamandan beri "limon" olarak isimlendirilmektedir. Limondaki etken madde izole edildiği zaman, *askorbik* ("iskorbütsüz") *asit* ismi verildi.

İnsanlar 13 vitamine gereksinim duyar (**Tablo 51.2**). Vitaminler, suda çözünür olanlar ve yağda çözünenler olmak üzere iki gruba ayrılır. Suda çözünen vitaminler, vücutta gereksinim duyulandan fazla miktarlarda alınırsa, vücuttan idrarla

## TABLO 51.2

### İnsan Diyetindeki Vitaminler

| VİTAMİN | KAYNAK | İŞLEV | EKSİKLİK SEMPTOMLARI |
|---|---|---|---|
| **SUDA ÇÖZÜNÜR** | | | |
| $B_1$ (tiyamin) | Karaciğer, baklagiller, tam tahıllar | Hücre solunumunda koenzim | Beriberi, iştah kaybı, bitkinlik |
| $B_2$ (riboflavin) | Süt ürünleri, yumurta, yeşil yapraklı sebzeler | FAD'de koenzim | Ağız köşelerinde lezyonlar; göz iltihaplanması, deri bozuklukları |
| Niasin | Et, tavuk eti, karaciğer, maya | NAD ve NADP'de koenzim | Pellagra, deri bozuklukları, ishal, ruhsal bozukluklar |
| $B_6$ (piridoksin) | Karaciğer, tam tahıllar, süt ürünleri | Amino asit metabolizmasında koenzim | Anemi, yavaş büyüme, deri problemleri, havale |
| Pantothenik asit | Karaciğer, yumurta, maya | Asetil CoA'nın yapısında bulunur | Böbrek sorunları ve üreme problemleri |
| Biyotin | Karaciğer, maya, bağırsaktaki bakteriler | Koenzimlerde bulunur | Deri problemleri, saç dökülmesi |
| $B_{12}$ (kobalamin) | Karaciğer, et, süt ürünleri, yumurta | Nükleik asitlerin, proteinlerin ve kırmızı kan hücrelerinin oluşturulması | Pernisiyöz anemi |
| Folik asit | Sebzeler, yumurta, karaciğer, tam tahıllar | Hem ve nükleotidlerin sentezinde koenzim | Anemi |
| C (askorbik asit) | Turunçgiller, domates, patates | Bağ dokusunun oluşumu; antioksidan | İskorbüt, yaraların yavaş iyileşmesi, zayıf kemik gelişimi |
| **YAĞDA ÇÖZÜNÜR** | | | |
| A (retinol) | Meyveler, sebzeler, karaciğer, süt ürünleri | Görme pigmentlerinde bulunur | Gece körlüğü |
| D (kolekalsiferol) | Güçlendirilmiş süt, balık yağı, günışığı | Kalsiyum ve fosfatın emilimi | Raşitizm |
| E (tokoferol) | Et, süt ürünleri, tam tahıllar | Kas bakımı, antioksidan | Anemi |
| K (menadion) | Bağırsak bakterileri, karaciğer | Kanın pıhtılaşması | Kan pıhtılaşma bozuklukları |

basitçe dışarıya atılırlar. (Bu, insanların fazla miktarda almış oldukları C vitaminin akıbetidir). Ancak, yağda çözünen vitaminler, vücut yağında birikebilir; ve eğer aşırı miktarlarda alınırlarsa, karaciğerde toksik düzeye ulaşacak kadar birikebilirler.

Kalsiyumun emilmesi ve metabolize edilmesinde gerekli olup yağda çözünür özellikteki D vitamininin özel bir durumu vardır; çünkü vücut onu sentezleyebilir. (Kısım 41.3'de kaydedildiği gibi, D vitamini, tanımı gereği bir hormondur.) İnsan vücudunda bulunan bazı lipidler, deri üzerine ultraviyole ışığının etkisi sayesinde D vitaminine dönüştürülebilir. Böylece, güneşe yeterince maruz kalmayan bireyler, D vitaminini diyetleriyle elde etmeleri gerekir.

Vitamin D gereksinimi, deri renginin evriminde önemli bir faktör olmuş olabilir. Ekvatora yakın yerlerde ve düşük enlemlerde yaşmaya uyum sağlamış insan ırkları, ultraviyolenin zararlı etkilerine karşı koruyucu olarak koyu deri pigmentasyonuna sahiptir. Bu insanlar, genellikle, derilerinin geniş alanlarını düzenli olarak güneşe maruz bırakırlar; onun için onların derileri yeterli miktarlarda D vitamini sentezler. Yüksek enlemlerde yaşamaya uyum sağlamış çoğu ırklar, bu koyu deri pigmentasyonundan yoksundur; bunun muhtemel nedeni, açık renkli derinin, kış mevsiminin kısa günleri boyunca güneş ışığına maruz kalan nispeten küçük alanlarda, D vitamini sentezini kolaylaştırmasıdır. Arktik bölgede yaşayan Eskimoların, enlem ve deri pigmentasyonu arasındaki korelasyona karşı bir istisna olduğu görülmektedir; fakat bu koyu-derili insanlar, diyetlerinde bol miktarlarda yer tutan hayvan yağından (özellikle balina yağı) ve balık yağından bol miktarda D vitamini elde ederler.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 51.2 • İnsan Diyetindeki Vitaminler

### Besin maddelerindeki eksiklikler hastalıklara yol açar

Diyette herhangi bir esansiyel besin maddesinin yokluğu, **kötü beslenme** adı verilen durumun ortaya çıkmasına neden olur; ve kronik kötü beslenme olayı, tipik bir **zafiyet**e yol açar. Biz, zaten, kwashiorkor (protein eksikliği) ve iskorbüt (C vitamini eksikliği) hastalıklarını tartıştık. Herhangi bir vitaminin eksikliği, bu eksikliğe bağlı belirgin semptomlarla sonuçlanır (bakınız Tablo 51.2). *Beriberi* adı verilen bir diğer zafiyet, vitaminlerin keşfine doğrudan dahil oldu.

Beriberi, "aşırı zayıflık" demektir. Kahverengi pirinçte bulunan kabuğu ayırarak pirinci değirmenden geçirip yüksek, beyaz pirince dönüştürmenin genel bir uygulama haline gelmesinin ardından, bu hastalık on dokuzuncu yüzyılda Asya'da yaygın hale gelmeye başladı. Kuşlar–tavuklar ve güvercinler- üzerinde yapılan kritik bir gözlemde, bu hayvanlar sadece parlatılmış pirinçle beslendiklerinde beriberi benzeri semptomların geliştiği saptanmıştır. Kendisi Polonyalı olup İngiltere'de çalışan bir bilim insanı olan Casimir Funk, 1912 yılında, beriberi hastası olan güvercinleri ayıklanmış pirinç kabuklarıyla beslemek suretiyle tedavi etti.

Funk'un keşfi zamanında, tüm hastalıklara ya mikroorganizmaların ya da kalıtımın neden olduğu düşünülüyordu. Funk, beriberi ve diğer bazı hastalıkların diyet kökenli olduğu ve belirli maddelerin eksikliği nedeniyle meydana geldiği şeklinde radikal bir fikir ileri sürdü. Funk, yaşam için vazgeçilmez öneme sahip olan tüm maddelerin yanlışlıkla amio gruplarına sahip bileşikler olduğunu düşündüğünden onlara "vitaminler" ismini verdi (hayat veren aminler). Tiamin (vitamin $B_1$) —pirincin kabuğu ayıklandığında kaybolan madde— saf formda izole edilen ilk vitamindir.

Zafiyet, esansiyel besin maddeleri diyette mevcut olsa bile emilme ya da işlemedeki bir yetersizlikten de kaynaklanabilir. Örneğin, vitamin $B_{12}$ (kobalamin), hayvan kökenli besinlerde

bulunur. Bitkiler, $B_{12}$ vitaminini ne kullanıp ne de üretmedikleri için, sıkı bir vejetaryen diyet (süt ürünleriyle ya vitamin haplarıyla desteklenmeyen), pernisiyöz anemi adı verilen $B_{12}$ eksikliği hastalığına yol açabilir; bu hastalık, kırmızı kan hücrelerinin olgunlaşmasında aksaklığın olmasıyla karakterizedir. Bununla birlikte, pernisiyöz aneminin en yaygın nedeni, diyette $B_{12}$ vitaminin bulunmaması değil, onun emilememesidir. Normal olarak, mide astarındaki bazı hücreler, *intrensek faktör* adı verilen bir peptid salgılar; bu faktör, $B_{12}$ vitaminine bağlanarak onun ince bağırsaklarda emilebilmesini olası kılar. Böylece, alkolizm ya da gastrit gibi mide astarına zarar veren koşullar, pernisiyöz anemiye yol açabilir.

Yetersiz miktarda mineral besin maddeleri de eksikliğe bağlı hastalıklara yol açabilir. Örnekler, iyot eksikliğinden kaynaklanan hipotiroidi ve guatr (bakınız Kısım 43.1) ile demir eksikliğinden kaynaklanan anemidir (kansızlık). Gelişmiş ülkelerde iyodun tuza ilave edilmesi nedeniyle, iyot eksikliği, artık günümüzde nerdeyse duyulmamaktadır. Bununla birlikte iyot eksikliği, insan nüfusunun büyük bir bölümünde halen daha büyük bir sağlık problemidir. Küresel boyutta bu sağlık sorununu çözmenin en ucuz, tek ve etkili yolu, herkes için iyotlu tuz sağlamak olacaktır.

## 51.1 ÖZET

**Heterotrof olarak hayvanlar, enerji ve biyosentez için gerekli moleküler yapı taşlarını besinlerinden elde etmek zorundadır. Enerji, karbonhidratların, yağların ve proteinlerin metabolizmasından elde edilir. Moleküler yapı taşları, karbon iskeletleri, vitaminleri ve mineralleri içerir.**

- Memeli vücudundaki proteinler, karbonhidratlar ve yağlardan enerji elde etmede besinlerin farklı rollerini açıklayınız? **Bakınız s. 1070 ve Şekil 51.3**
- Bir esansiyel karbon iskelet, bir mikronütrient ve bir makronütrient örneği veriniz. **Bakınız ss. 1070-1073, Şekil 51.4 ve Tablo 51.1**
- Niçin yağda çözünen bir vitaminin fazla miktarda alınmaması gerekir? **Bakınız s. 1073**

---

Hayvanların beslenmesinde yer alan esansiyel elementleri inceledik. Şimdi, hayvanların gereksinim duyduğu yiyecekleri elde etmede kullandıkları çeşitli yöntemlere ve geliştirdikleri adaptasyonlara bakacağız; ve yiyeceklerden besin maddelerini elde etmek için vücut içerisinde onların işlendiği mekanizmaları inceleyeceğiz.

## 51.2 Hayvanlar Yiyeceklerini Nasıl Yer ve Sindirir?

Heterotrof canlılar, besinlerini nasıl elde ettiklerine göre sınıflandırılabilirler. **Çürükçüller** (aynı zamanda *saprotroflar* ya da *ayrıştırıcılar* da denir), -çoğunlukla protistler ve mantarlar- besin maddelerini ölü organik maddelerden absorblayan organizmalardır. Toprak solucanları ve yengeçler gibi **detritivorlar**, ölü organik madde üzerinde aktif olarak beslenirler. Canlı organizmalar üzerinde beslenen hayvanlar **avcıdırlar**: **herbivorlar** bitkileri avlar, **karnivorlar** hayvanları avlar ve **omnivorlar** ise her ikisini de avlarlar. Midyeler ve mavi balinalar gibi **süzüntüyle beslenenler**, sucul ortamdan süzerek elde ettikleri küçük organizmalar üzerinde beslenirler. **Sıvıyla beslenenler**, sivrisinekleri, yaprakbitlerini, sülükleri ve kolibrileri içerir. Bir türe belirli bir besin kaynağını kullanabilme yeteneği veren anatomik adaptasyonlar, genellikle, açıkça görülür; fakat fizyolojik ve biyokimyasal adaptasyonlar da önemlidir.

### Herbivorların yiyeceklerinin genellikle enerjisi düşük ve sindirilmesi zordur

Çoğu bitki, kaba liflidir ve parçalanması zordur; fakat herbivorlar, besinlerinin enerji içeriği düşük olduğundan fazla miktarda besin işlerler. Onun için herbivorlar, zamanlarının büyük bir kısmını beslenme için harcarlar. Birçoğu, beslenmeyle ilgili çok çarpıcı adaptasyonlara sahiptir; bunlar arasında bir filin hortumu (esnek ve kavrayıcı burun) ya da meyve yiyen tukanın vücudunun yarısı uzunlukta olabilen kocaman gagası sayılabilir. Omurgasızlarda bitkisel maddelerini yemek için öğütücü, törpüleyici, kesici ve parçalayıcı olmak üzere çeşitli tiplerde ağız parçaları gelişmiştir; herbivor (otçul) omurgalıların dişleri, kaba bitkisel maddeleri yırtmaya, ezmeye ve öğütmeye olan seçilimle biçimlenmiştir.

Herbivorların sindirim işlemleri de oldukça özelleşmiş olabilir. Buna bir örnek, nerdeyse sadece ökaliptus ağaçlarının yapraklarını yiyen koaladır. Bu yapraklar, çok lifli olup kullanılabilir enerji ve protein miktarı düşüktür ve yüksek düzeyde zehirli kimyasal madde içermektedir. Koalalar, gerçekten ökaliptol gibi kokarlar; ökaliptol, öksürük damlalarında bulunan ortak bir maddedir. Koala, yaprakları öğütmek için çok kuvvetli çenelere, onları fermente etmek için çok uzun sindirim kanalına, yapraklardaki zehirli kimyasalları etkisizleştirmek için karaciğerinde enzimlere ve düşük enerji girdisini dengelemek için düşük metabolik hıza sahiptir.

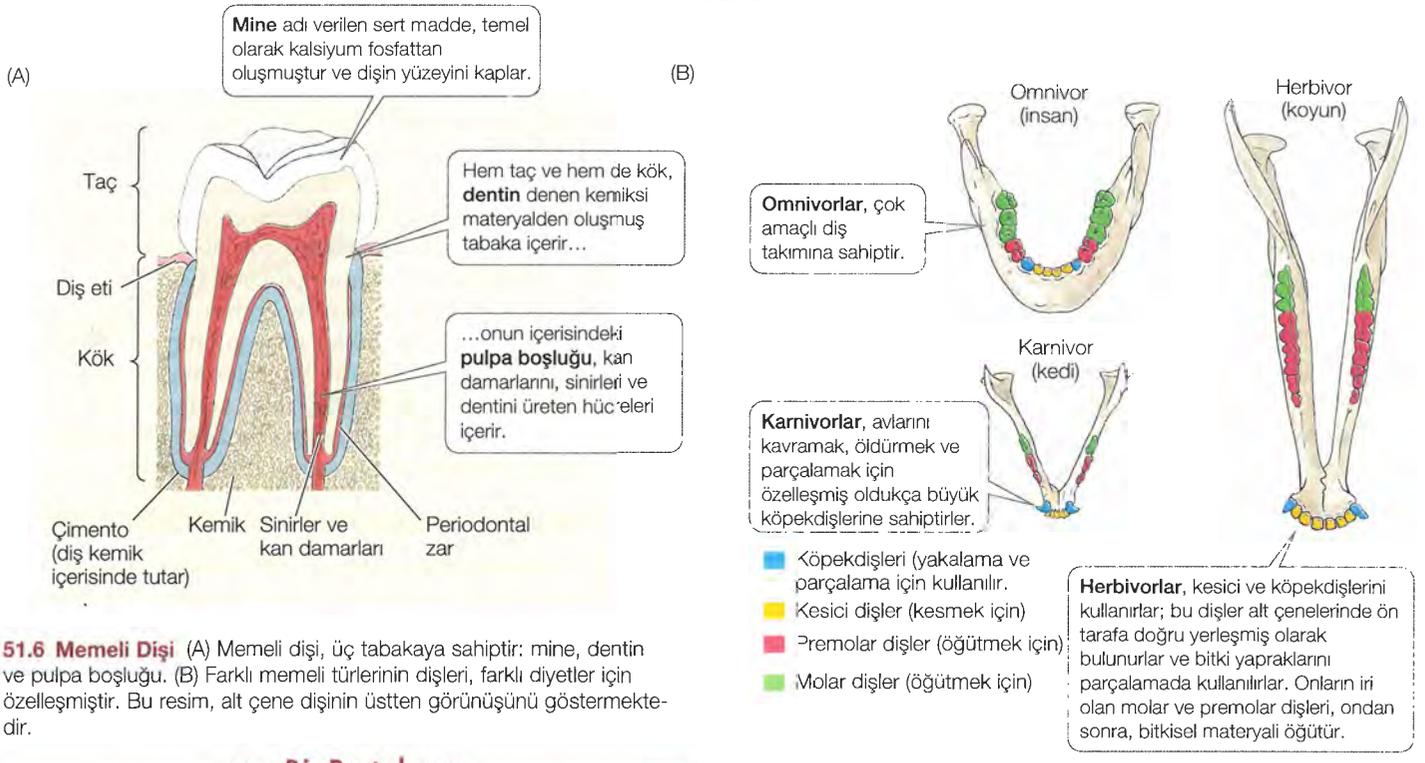
### Karnivorların avını saptaması, yakalaması ve öldürmesi gerekir

Birçok karnivorun avcılıkla ilgili davranışları, dillere destandır – örneğin şahinlerin, kurtların ve kaplanların avcılık becerileri. Karnivorlar, evrimsel süreçte, gizlenme, hız, kuvvet, iri çeneler, sivri dişler ve güçlü bir şekilde kavrayıcı üyeler geliştirmiştir. Onlar, aynı zamanda, olağan üstü bir şekilde avlarını tespit etme yeteneği geliştirmiştir. Yarasalar, sesin yankılanmasını kullanır, çıngıraklı yılanlar avlarının sıcak vücutlarından yayılan kızılötesi ışınları hisseder ve bazı balıklar, avları tarafından su içerisinde yaratılmış olan elektriksel alanları saptarlar.

Avı öldürmek ve yemek için geliştirilmiş olan adaptasyonlar, çeşitlilik gösterir ve oldukça fazla özelleşmiş olabilir. Bu adaptasyonlar, av avcı üzerinde hasar verebildiği zaman, özellikle önemlidir. Avı yakalama ve hareketsiz kılma için gelişmiş adaptasyonların birçok büyüleyici örneği vardır; bunlar arasında birçok yılanın ısırığındaki hareketsiz kılıcı zehir, bukalemunların uzun yapışkan dilleri ve örümceklerin ağları sayılabilir. Bazı denizanalarının uzun tentakülleri, bilinen en öldürücü toksinlerden bazılarını içerir ve insanları öldürebilir. *Nematosit* adı verilen özelleşmiş organeller, kurbana zehir enjekte eder (bakınız Şekil 31.9). Bazı denizanaları, 50 kişiyi öldürmeye yetecek kadar nematosit taşır. Bazı avcılar, avlarını dışarıda sindirir. Örneğin bir örümcek, av olarak yakaladığı böceğe sindirim enzimlerini enjekte eder ve ondan sonra sıvı hale gelmiş olan içeriği emerek geride içi boş bir dış iskelet bırakır; eski örümcek ağlarında bu içi boş iskeletler sıklıkla görülür.

### Omurgalı türleri ayırt edici dişlere sahiptir

Dişler, belirli bir yiyecek çeşidinin elde edilmesi ve onların başlangıçta işlenmesi için uyum sağlamıştır. Dişler, vücudun en sert yapıları arasında yer aldığından, hayvanların dişleri




**51.6 Memeli Dişi** (A) Memeli dişi, üç tabakaya sahiptir: mine, dentin ve pulpa boşluğu. (B) Farklı memeli türlerinin dişleri, farklı diyetler için özelleşmiştir. Bu resim, alt çene dişinin üstten görünüşünü göstermektedir.

**yourBioPortal.com**
ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 51.3 • Memeli Dişi**

onlar öldükten sonra çevrede uzun süre kalır. Paleontologlar, uzak geçmişte yaşamış olan hayvanları teşhis etmede dişleri kullanırlar ve onların beslenme davranışları konusunda sonuç çıkarırlar.

Memelilerinin hepsinin dişleri, üç tabakalı aynı genel yapıya sahiptir (Şekil 51.6A) **Mine** adı verilen son derece sert bir madde, temel olarak kalsiyum fosfattan oluşmuştur ve dişin taç kısmını kaplar. Taç ve kök kısımlarının her ikisi de **dentin** adı verilen kemiksi madde tabakası içerir; dentinin iç kısmında yer alan **pulpa boşluğu** kan damarlarını, sinirleri ve dentini üreten hücreleri içerir.

Memelilerin diş tertibinde büyük bir homoloji vardır; fakat memeli dişlerinin biçimleri ve organizasyonu, farklı diyetlere olan adaptasyonlardır (Şekil 51.6B). Genellikle *kesici dişler* (*incisor*), kesmek, doğramak ve kemirmek için; *köpek dişleri* (*canin*), delmek, sıkıca tutmak ve yırtmak için; *azılar* (*molar*) ve *ön azılar* (*premolar*, yanak dişleri) kesmek, ezmek ve öğütmek için kullanılır. İnsanların diyetinin oldukça çeşitlilik gösterdiği, omnivorlar arasında yaygın olduğu gibi, çok amaçlı diş setimizde yansıtılmış durumdadır.

## Sindirim genellikle vücuttaki bir boşluk içerisinde başlar

Hayvanlar, besinlerini, dış ortamla bağlantısını sürdüren vücuttaki bir boşluk içerisine alırlar. Onlar, besinleri sindiren sindirim enzimlerini bu boşluk içerisine salgılamak suretiyle besinleri, nütrient moleküllerine kadar yıkarlar ve bu moleküller, boşluğu astarlayan hücreler tarafından emilebilir.

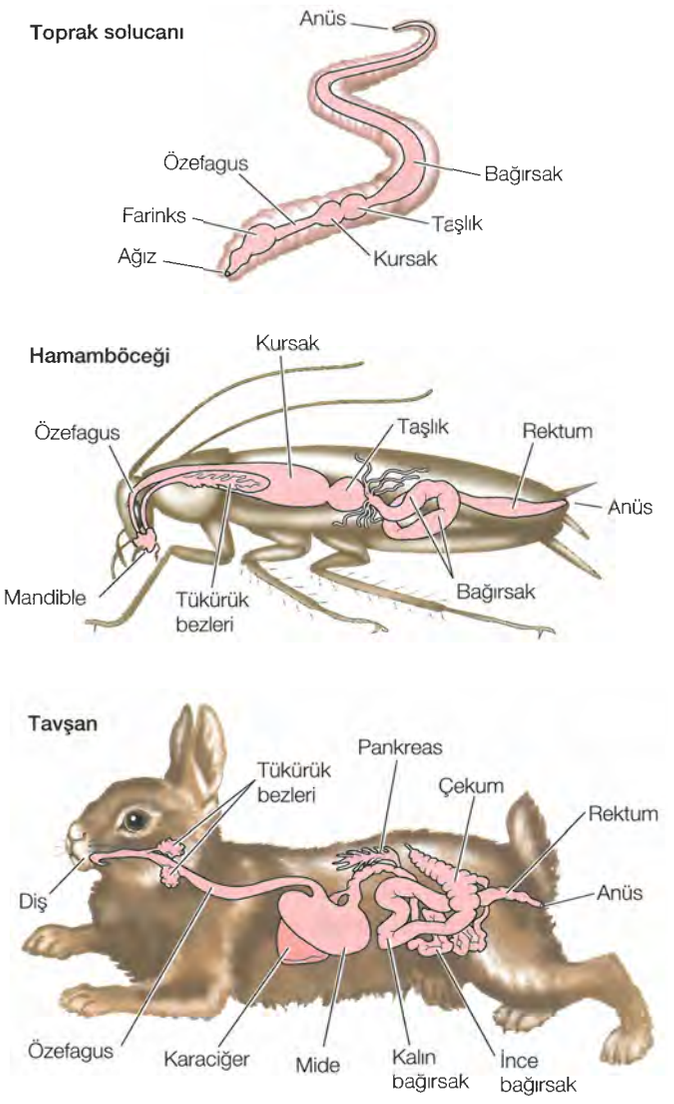
En basit sindirim sistemleri, dışarıyla tek bir açıklıkla bağlantılı olan **gastrovasküler boşluklardır**. Yukarıda bahsetmiş olduğumuz denizanaları gibi Cnidaria üyeleri, iğneleyici nematositlerini kullanarak avlarını yakalarlar ve avlarını gastrovasküler boşluklarının içerisine sokmak için tentaküllerini kullanırlar. Gastrovasküler boşluktaki enzimler, avı kısmen sindirir. Boşluğu astarlayan hücreler, küçük besin partiküllerini endositozla alırlar. Endositozla oluşmuş olan kesecikler, daha sonra, sindirim enzimlerini içeren lizozomlar ile kaynaşır ve hücre içi sindirim, besinlerin parçalanmasını tamamlar. Kesecikler parçalandığında besin maddeleri, sitoplazmaya salınır.

## Boru şeklinde olan sindirim kanalı her bir uçta bir açıklığa sahiptir

Çoğu hayvanın sindirim kanalı, boru şeklindedir: **ağız** yiyecekleri alır; sindirim kanalının uzunluğu boyunca moleküller sindirilir ve emilir; ve katı sindirim atıkları, **anüsten** dışarıya atılır. Boru şeklindeki sindirim kanalının farklı kısımları, belirli işlevler için özelleşmiştir (Şekil 51.7). Bu işlevlerin, uygun bir sırada ve besin maddelerinin sindiriminin ve emiliminin etkinliğini maksimuma çıkaracak uygun hızda gerçekleşmesi için, koordine edilmesi gerekir.

Sindirim kanalının ön ucunda yer alan ağız boşluğunda, besinler, dişler sayesinde (birçok omurgalıda), **radula** sayesinde (salyangozlarda) ya da **mandibulalar** sayesinde (birçok eklembacaklıda) parçalara bölünebilir. Birçok kuşta besinler, sindirim kanalının **taşlık** adı verilen önde yer alan kaslı kısmı içerisindeki küçük taşlar sayesinde öğütülür. Yılanlar gibi bazı hayvanlar, avlarını parçalara bölmeden tüm olarak yutarlar. **Mide** ve **kursak**, hayvana yiyecek bulduğu zaman görece fazla miktarlarda yeme ve daha sonrada onu yavaş yavaş sindirme yeteneği veren depolama odacıklarıdır. Bu depolama odacıklarında, yiyecekler gittikçe daha küçük parçalara bölünebilir ve karıştırılır; ve burası, çoğu omurgalıda sindirimin önemli bir yeridir. Sindirim kanalının bir sonraki bölümü olan **bağırsağa** gönderilen besinler, daha küçük partiküllere bölünmüş, iyice karıştırılmış ve ekseriyetle de kısmen sindirilmiş durumdadır.

Sindirimin çoğu bağırsakta olur; besin maddeleri, su ve iyonlar bağırsak duvarından absorblanır. Bezler, bağırsak içerisine sindirim enzimlerini salgılar; ve diğer enzimler bağırsağı astarlayan hücreler tarafından üretilir. Bağırsağın son bölümü, suyu ve iyonları geriye emerek sindirilemeyen atıkları **dışkı** şeklinde depolar ve bu atıklar, uygun zamanda ya da yerde dış




**51.7 Sindirim ve Emilim için Kompartımanlar** Çoğu omurgasız ve omurgalı hayvan, yiyeceklerin alındığı ağız ile başlayıp atıkların dışarıya atıldığı anüs ile sonlanan boru şeklinde bir sindirim kanalına sahiptir. Bu iki yapı arasında, yiyeceklerin sindirimi ve besinlerin emilimi için özelleşmiş bölgeler vardır; bu bölgelerdeki yapılar, türden türe değişiklik gösteren farklı diyetlere uyum sağlamıştır.

ortama verilebilir. Anüsün yanında yer alan kas yapısındaki **rektum**, dışkının dışarıya çıkartılmasına yardım eder.

Endosimbiyotik bakteriler, bağırsaklara yerleşerek çoğalırlar. Bu bakteriler, konağın sindirim kanalından geçen besinlerden besinlerini elde ederken konağın sindirim işlemlerine katkı yaparlar. Örneğin bir sülük cinsi olan *Hirudo*'nun üyeleri, omurgalılardan emdikleri kan içerisindeki proteinleri sindirebilecek hiçbir enzim üretmezler; onlar, bu hizmeti veren bakterilere bağımlıdırlar. Meydana gelen amino asitler, sonuçta hem sülük ve hem de bakteriler tarafından kullanılır.

İnsan sindirim kanalındaki mikroorganizmalar, sindirimde, zararlı mikroorganizmaların ortadan kaldırılmasında ve hatta vitaminlerin üretilmesinde (K vitamini, biyotin) önemli hizmetler verdiklerinden "unutulmuş organlar" olarak isimlendirilirler. Bu unutulmuş organ, çok büyüktür. İnsan vücudunun $10^{13}$ hücreden meydana gelmiş olduğu tahmin edilmektedir; fakat bizim sindirim kanalımızda yer alan, en az 500 farklı türe ait birhücreli organizmaların sayısı muhtemelen 10 kat daha fazladır. (Ve böylece, bizim vücudumuzdaki DNA'nın çoğu, yabancı türlere aittir –ilginç bir düşünce.)

Birçok hayvanda besin maddelerini emen bağırsak kısımları, basit bir borudan beklenenden çok büyük yüzey alanına sahiptir (**Şekil 51.8A,B**). Omurgalılarda bağırsağın duvarı bol miktarda kıvrımlıdır ve her bir kıvrım **villus** adı verilen parmak şeklinde küçük çıkıntılar taşıyan bireysel kıvrımlara sahiptir (**Şekil 51.8C**). Villusların yüzeylerini astarlayan hücrelere gelince, onlar da **mikrovillus** adı verilen mikroskobik çıkıntılara sahiptirler. Bu mikrovilluslar, besinlerin emilmesi için bağırsağa çok büyük bir iç yüzey alanı sağlar.

### Sindirim enzimleri kompleks besin moleküllerini parçalar

Proteinler, karbonhidratlar ve yağ gibi makromoleküller, sindirim kanlının farklı bölgelerinde üretilen hidrolitik enzimler tarafından en basit monomerik birimlerine yıkılırlar. Bu enzimlerin çoğu, sindirim kanalının boşluğuna salgılanır; diğerleri ise mikrovillusların zarlarında yer alır. Bu enzimlerin hepsi, makromoleküllerin kimyasal bağlarını *hidroliz* yoluyla kırar; hidroliz, su moleküllerinin eklenmesi suretiyle yıkılmayı gerçekleştiren reaksiyondur (bakınız Şekil 3.4B). Sindirim enzimleri, hidrolize uğrattıkları maddelere göre gruplandırılırlar: *proteazlar*, proteinlerdeki komşu amino asitler arasındaki bağları kırarlar; *karbohidrazlar*, karbonhidratları hidrolize uğratır; *peptidazlar*, peptidleri; *lipazlar*, yağları ve *nükleazlar*, nükleik asitleri yıkar.

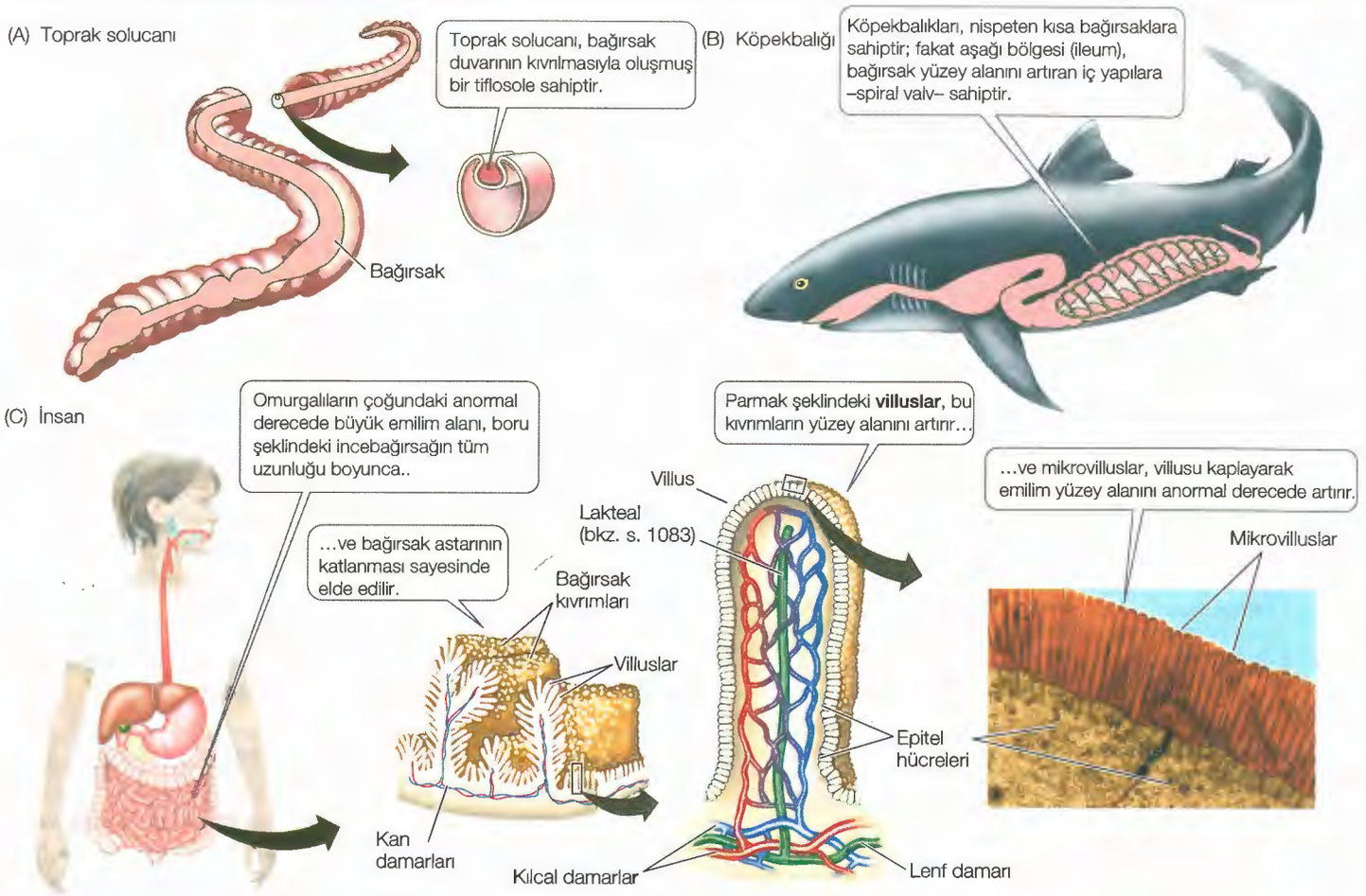
Bir organizma, kendisini sindirmeksizin biyolojik makromolekülleri hidroliz eden enzimleri nasıl üretebilir? Sindirim enzimlerinin birçoğu, **zimojen** olarak bilinen inaktif formda üretilir; böylece onlar, kendisini üreten hücreler üzerine etki edemez. Bir zimojen sindirim kanalına salgılandığı zaman, genellikle, başka bir enzim tarafından aktif hale getirilir. Sindirim kanalını astarlayan hücreler, bir mukus örtü tarafından korunmuş olduklarından sindirilmezler.

## 51.2 ÖZET

**Heterotroflar, besin elde etmek için çok çeşitli adaptasyonlara sahiptir. Yiyecek yakalandığında ve/ya da yendiğinde, salgılanan enzimler tarafından hücre dışı sindirime uğratılır ve besin maddeleri ortama salınır; bu besin maddeleri, boru şeklindeki sindirim kanalı boyunca hayvanın bünyesine emilir.**

- Herbivorlar, tipik olarak, niçin zamanlarının büyük bir bölümünü beslenmeleri için harcarlar? **Bakınız s. 1074**
- Bağırsaklardaki mikrovillusların asıl amacı nedir? **Bakınız s. 1076 ve Şekil 51.8**
- Zimojen nedir, ve niçin önemlidir? **Bakınız s. 1076**

Bir hayvan tarafından besin yendiğinde, küçük parçalara bölünebilir ve hidrolitik enzimler tarafından sindirime uğratılması için sindirim kanalında hareket ettirilir. Sindirim işlemleri, hayvanın gereksinim duyduğu besin maddelerini salar. Şimdi, omurgalılarda bu işlemlerin nasıl gerçekleştirildiğine göz atalım.



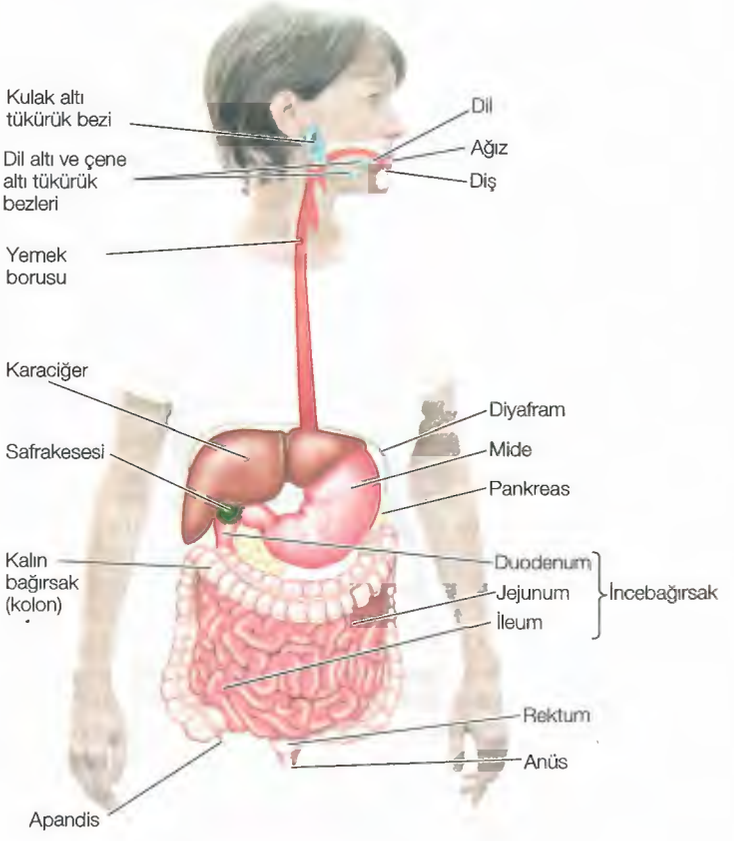

**51.8 Bağırsak Yüzey Alanı ve Besinlerin Emilimi** Sindirim kanalının yüzey alanını maksimuma çıkarmak, hayvanın besin maddelerini emerek alma yeteneğini artırır.

## 51.3 Omurgalı Mide-Bağırsak Sistemi Nasıl Çalışır?

Omurgalılarda sindirim, mide-bağırsak sisteminde gerçekleşir; bu sistem, ağızdan anüse kadar uzanan boru şeklindeki bir sindirim kanalı ve sindirimde önemli roller oynayan salgıları üreten birkaç yardımcı yapıyı içerir (**Şekil 51.9**). Bu kısımda, bu sistemin üç önemli işlemini göz önünde bulunduracağız: besinlerin kanal boyunca hareket ettirilmesi, sindirimin birbirini izleyen basamakları ve besinlerin emilmesi. İnsan sistemi üzerine odaklanacağız.

### Omurgalıların sindirim kanalı iç-içe doku tabakalarından oluşmuştur

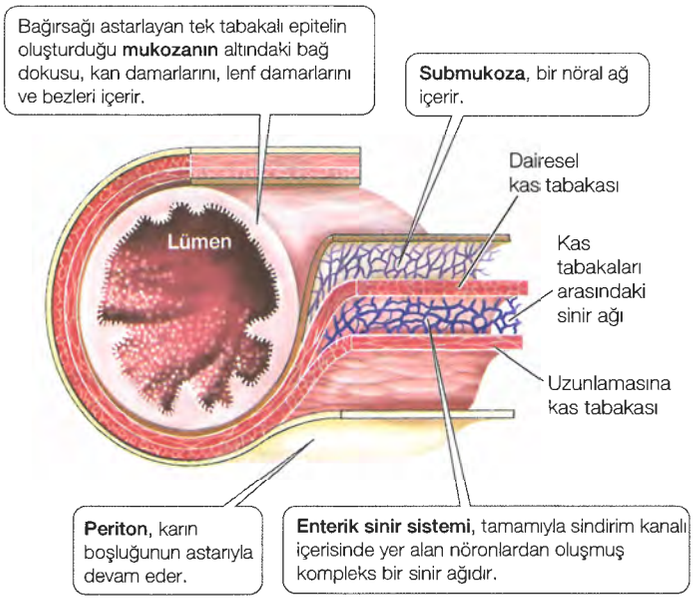
Omurgalı sindirim kanalının dokuları, kanalın uzunluğu boyunca benzer organizasyonda olmak üzere iç-içe tabakalar şeklinde dizilmiştir (**Şekil 51.10**). Boşluktan ya da **lümenden** başlandığında, ilk tabaka **mukozadır**;




**51.9 İnsan Sindirim Sistemi** Uzun boru şeklindeki sindirim kanalında yer alan farklı kompartımanlar, yiyeceklerin sindirilmesi, besin maddelerinin emilimi, depolanması ve atıkların atılması için özelleşmiştir. Yardımcı organlar, enzimleri ve diğer molekülleri içeren salgılarıyla katkı yaparlar.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 51.4 • İnsan Sindirim Sistemi




**51.10 Omurgalı Bağırsağının Doku Tabakaları** Doku tabakalarının organizasyonu, sindirim kanalının tüm kompartımanlarında aynıdır; fakat özgül dokuların özelleşmiş adaptasyonları, farklı bölgeleri karakterize eder.

mukoza, altında bağ dokusunun uzandığı çok zarif epitel hücrelerinden oluşmuştur. Bu *mukoza epitelinin* bazı hücreleri, salgılama ve emme işlevi yapar. Bazıları mukus salgılayarak sindirim kanalının duvarını kayganlaştırır ve korur; diğerleri, sindirim enzimlerini ve hormonları salgılar. Midedeki mukoza epitel hücreleri, hidroklorik asit (HCl) salgılar; ve Kısım 51.1'de değindiğimiz gibi bazıları, $B_{12}$ vitamininin emilmesine yardım eden intrensek faktörü salgılar. Sindirim kanalının bazı bölgelerinde, besin maddeleri mukozadaki epitel hücreleri tarafından absorblanır. Bu emici hücrelerin apikalindeki plazma zarları, emilimin gerçekleştiği yüzey alanını artıran mikrovilluslara sahiptir (bakınız Şekil 51.8C).

Mukozanın kaidesindeki bazı düz kas hücreleri, sindirim kanalının içeriği ile mukozanın temasını artırmak için mukozayı hareket ettirebilir; mukozanın hemen altında submukoza doku tabakası yer alır. Burada, absorblanan besinlerin vücudun geri kalan kısımlarına taşınmasını sağlayan kan ve lenf damarları yer alır. **Submukoza** aynı zamanda sinir ağı da içerir; bu ağ içerisinde yer alan nöronlar, duyusal işlevlere (mide ağrısının algılanmasında olduğu gibi) sahiptir ve sindirim kanalının çeşitli salgılama işlevlerini kontrol ederler.

Submukozanın dış tarafında, bağırsağın büyük hareketlerinden sorumlu olan iki tane düz kas tabakası yer alır. Daha içte yer alan *dairesel kas tabakasındaki* hücreler, sindirim kanalının etrafını sarmıştır. Daha dışta yer alan *uzunlamasına kas tabakasındaki* hücreler, sindirim kanalı boyunca uzanmıştır (bakınız Şekil 51.10). Dairesel kaslar, sindirim kanalını büzer; uzunlamasına kaslar ise sindirim kanalının boyunu kısaltır. Bu iki düz kas tabakası arasında, sindirim kanalının hareketlerini kontrol eden ve koordinasyonunu sağlayan başka bir sinir ağı vardır. İki düz kas tabakasının eşgüdümlü faaliyeti, sindirim kanalının içeriğini karıştırır ve bu içeriği sürekli olarak rektuma doğru hareket ettirir. İlginç bir şekilde, mide, lümene en yakın olan üçüncü bir düz kas tabakasına sahiptir. Bu kas tabakasının liflerinin yönelimi, uzunlamasına ve dairesel kas tabakalarına eğik konumdadır. Bu üçüncü tabaka, midenin çalkalama hareketlerini meydana getirmede önemlidir.

Submukozadaki ve düz kas tabakaları arasındaki sinir ağlarına, **enterik sinir sistemi** adı verilir; ve onlar alışılmadıktır. Çevresel sinir sisteminin çoğu nöronu, ya merkezi sinir sitemindeki (CNS) nöronlardan sinaps kabul eder ya da merkezi sinir sistemindeki nöronlar ile sinaps yapar; oysa enterik sinir sistemindeki nöronların çoğu, sadece kendi ağlarındaki başka nöronlar ile sinapslar yaparlar. Böylece onlar, sindirim kanalı içerisindeki iletişimden sorumludurlar. Merkezi sinir sistemi, enterik sinir sistemindeki aktiviteyi etkileyebilir ve ondan bilgi alabilir; fakat gerçekten, sindirim kanalının kendi başına bir "aklı" vardır.

Sindirim kanalının etrafını **periton** adı verilen bir doku zarı sarar; bu zar, karın boşluğundaki organların hepsini sardığı gibi aynı zamanda boşluğun duvarını da astarlar. Periton, epitel ve bağ dokularını içerir; epitel doku, vücut boşluğundaki organların birbirine karşı kolayca kayabilmelerini sağlayan kayganlaştırıcı sıvı salgılar.

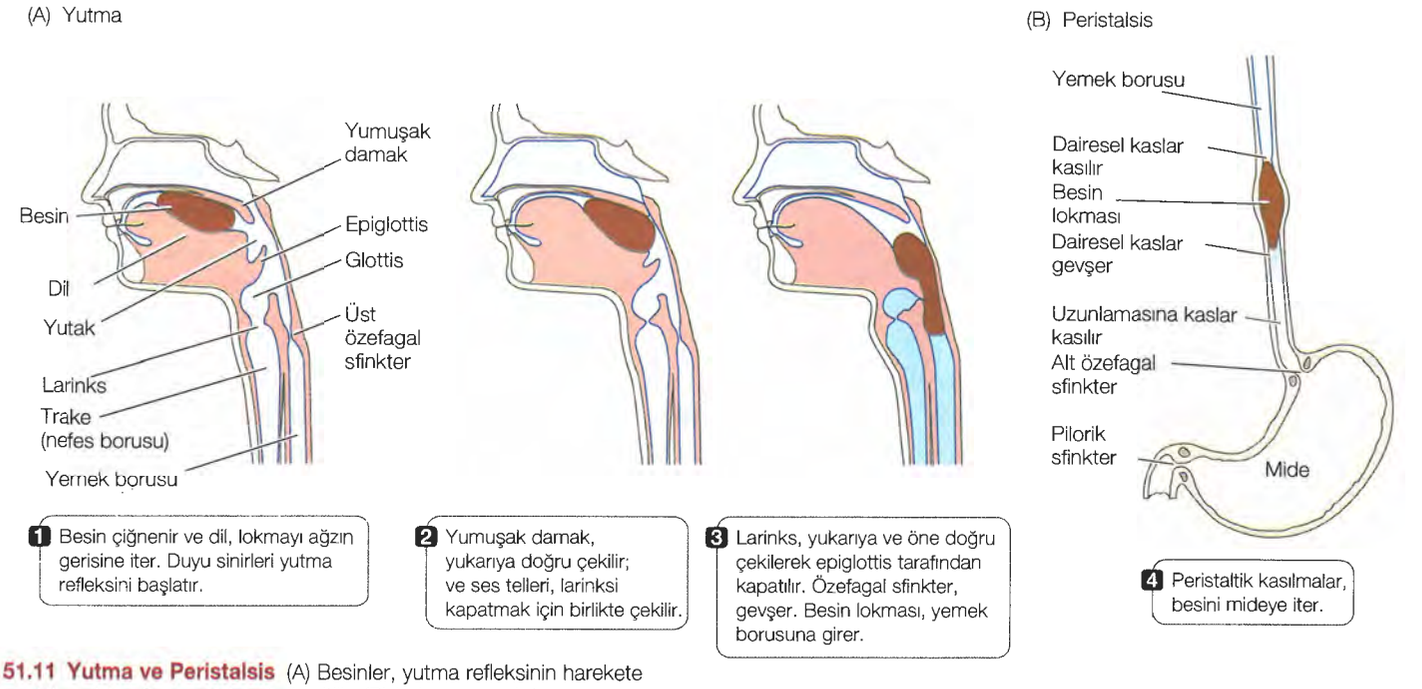
## Mekanik faaliyet, besinleri sindirim kanalı boyunca hareket ettirir ve sindirime yardım eder

İnsanlarda ve diğer çoğu memelideki besinler, ağızda çiğnenir ve tükürük ile karıştırılır. *Dil*, periyodik olarak çiğnenmiş besin *lokmasını* (kitle), boğaza doğru iter. Yiyecek lokması, ağız boşluğunun gerisinde *yumuşak damak* ile temas etmek suretiyle, karmaşık bir refleks serisi olan *yutma işlemini* başlatır. Yutma, besini yutaktan (ağız boşluğu ve burun boşluğunun birleştiği yer) **özofagusa** (yemek borusuna) sevk eder. Besinlerin trakeye (nefes borusu) girmesini önlemek için, *larinks* (ses kutusu, gırtlak) yaklaşır ve *epiglottis* adı verilen bir kapak, larinkse girişi kapatır (**Şekil 51.11A**).

Bir lokma yemek borusuna girer girmez, hem yer çekimi sayesinde ve hem de **peristalsis** adı verilen kas kasılma dalgaları sayesinde mideye doğru hareket ettirilir (**Şekil 51.11B**). Yemek borusunun üst bölgesinin kasları, çizgilidir (yani iskelet kası) ve merkezi sinir sistemi tarafından kontrol edilirler; yemek borusunun diğer kısımlarındaki kaslar ise, otonom ve enterik sinir sistemleri tarafından kontrol edilen düz kaslardır.

Sindirim kanalının düz kasları, gerildiklerinde kasılırlar. Bir besin lokması, yemek borusunun düz kas bölgesine ulaşıp kasları gerdiğinde, kaslar kasılarak cevap verir; ve böylece besini mideye doğru iter. Yemek borusu düz kaslarının kasılması, besinleri niçin ağza geriye doğru itmez? İki düz kas tabakası arasındaki sinir ağı, kasların kasılmasını o şekilde koordine eder ki, kasılma her zaman *beklenen gevşeme dalgasının* ilerisinde olur. Sindirim kanalının bir bölgesindeki düz kaslar kasıldığı zaman, onun hemen ötesindeki dairesel düz kaslar gevşerken uzunlamasına düz kaslar kasılır ve besini alanın içerisine iter. Meydana gelen gerilme, dairesel düz kasların kasılmasına ve bir sonraki bölgenin gevşemesine yol açar. Bu şekildeki peristalsis, besini sindirim kanalı boyunca ağızdan anüse doğru hareket ettirir.

Besinlerin mideden yemek borusu içerisine geriye doğru gelmesi, *alt özofagus sfinkteri* tarafından önlenir; bu sfinkter, yemek borusu ve midenin birleşme yerinde yer alan dairesel düz kaslardan oluşmuş kalın bir halkadır. Bu sfinkter, normal olarak, kasılı durur; fakat peristalsis dalgaları, onu etkileyerek besinlerin yemek borusundan mideye geçmesine izin ve-




**51.11 Yutma ve Peristalsis** (A) Besinler, yutma refleksinin harekete geçirilmesiyle ağzın gerisine doğru itilir. (B) Lokma yemek borusuna girdiğinde, sindirim kanalının dairesel ve uzunlamasına kas tabakalarının koordineli eylemlerinin yarattığı peristalsis sayesinde onu ağızdan anüse doğru iter.

recek kadar gevşemesine neden olur. Sfinkter kasları, sindirim kanalının başka yerlerinde de bulunur. *Pilorik sfinkter*, mide içeriklerinin bağırsağa geçişini kontrol eder. Diğer önemli iki sfinkter, aynı zamanda, sindirim kanalı içeriğinin hareketini kontrol etmektedir: ince ve kalın bağırsaklar arasındaki *ileoçekal sfinkter* ve dışkılamaya izin vermek için gevşemesi gereken iç *anal sfinkter*.

### Kimyasal sindirim ağızda ve midede başlar

Midenin ana görevi, sindirim olayı yeme olayından daha yavaş geçekleşebilsin diye besinleri depolamaktır. Bununla birlikte, tükürük bezlerinden **amilaz** enzimi salgılanır ve yiyecekler çiğnendikçe onlarla karıştırılır. Amilaz, nişasta moleküllerini yapan glukoz monomerleri arasındaki bağları hidrolize uğratır. Ekmek ya da krakerin çiğnenmiş bir parçasını eğer ağız içerisinde yeterince uzun süre bekletirseniz hafif tatlı tat almanız, amilazın eylemi sayesinde olmaktadır.

Midenin salgılama işlevleri de vardır. **Gastrik çukurlar** adı verilen mide duvarındaki derin çöküntüler, üç tip salgı hücresiyle astarlanmıştır (**Şekil 51.12A**). Bir tipi, protein sindiren bir enzim olan **pepsini** salgılar; pepsin, protein sindirimini başlatır. Diğer bir tipi, hidroklorik asit (HCl) salgılar ve HCl, yenmiş olan çoğu mikroorganizmayı öldürür. Maddelerin bu iğrenç karışımı, mide duvarına zarar verebilir, fakat, üçüncü hücre tipi, gastrik çukurların ve midenin duvarları için koruyucu bir kılıf sağlayan mukusu salgılar. Bu mukus, mukozanın yüzeyinde pH'yı nötre yakın tutar ve pepsinin mide hücreleri üzerine etki etmesini önler.

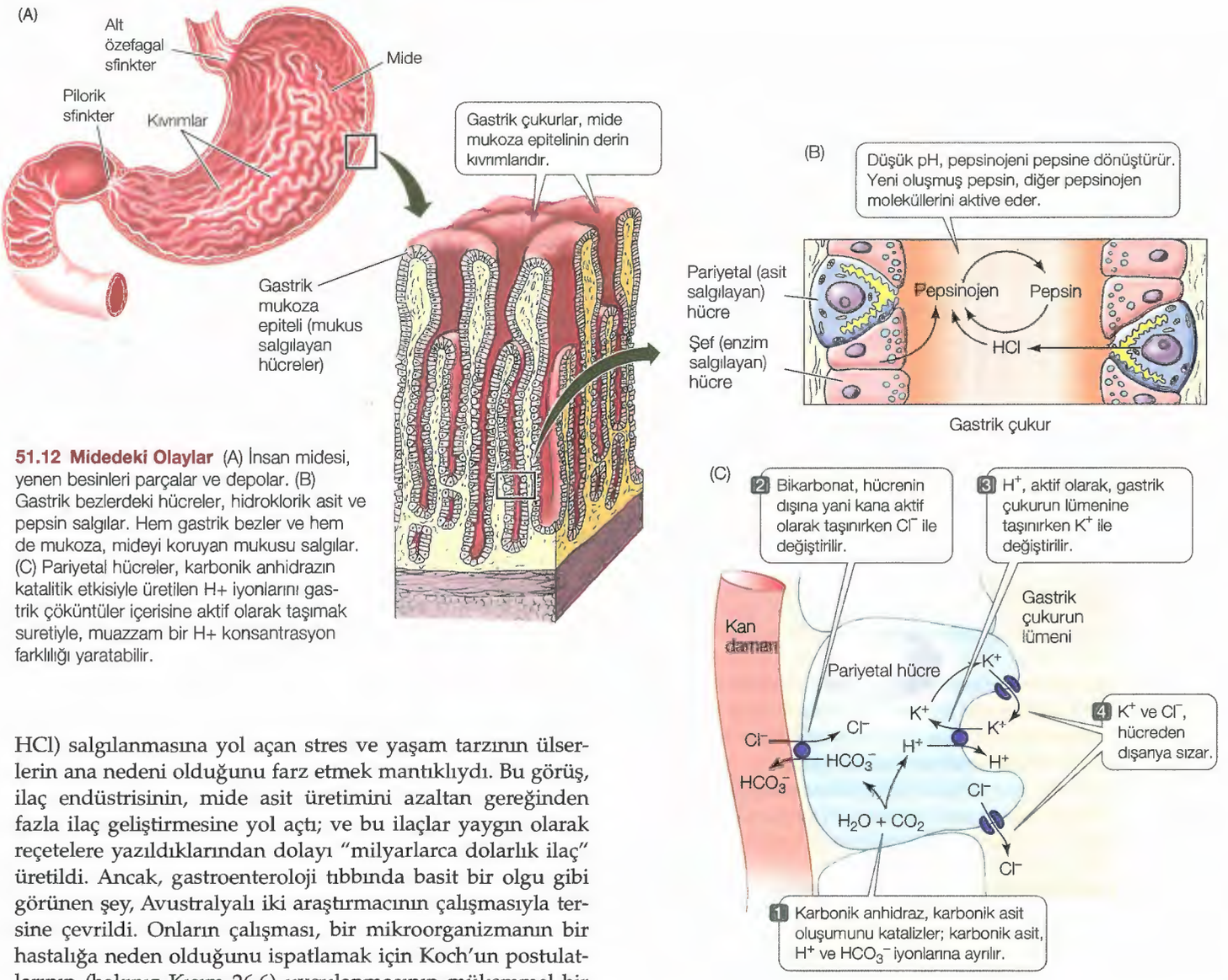
Gastrik çukurlardaki pepsin salgılayan hücrelere, *şef hücreler* adı verilir; onlar,onu **pepsinojen** adı verilen inaktif bir zimojen olarak salgılar. Mide özsuyunun son derece düşük olan pH'sı, enzimin aktif merkezini maskeleyen amino asit dizisini koparıp ayırarak pepsinojenin pepsine dönüştürülmesini başlatır. Yeni aktifleşmiş olan pepsin, diğer pepsinojen molekülleri üzerine etki ederek onları aktif hale getirebilir; yaratılan bu pozitif geribildirim işlemine **otokataliz** adı verilir (**Şekil 51.12B**).

Gastrik çukurlarda HCl salgılayan hücrelere, *pariyetal hücreler* adı verilir. Bu hücreler öylesine fazla HCl salgılayabilirler ki –günde yaklaşık 2 litre- mide içeriğinin pH'sını 1'in aşağısına indirebilir; bu değer, akülerdeki asitle aynı ve saf limon asidinden 10 kat daha fazladır. Bu demektir ki gastrik çukurlar, plazma zarlarının iki tarafı arasında, 3 milyon kat $H^+$ konsantrasyonu farkı yaratabilir. Böyle bir nakil başarısı, vücuttaki başka bir yerde görülmez. Onlar bunu nasıl yapar? Bu olayda enzimler ve taşıyıcılar, işe katılır.

Bu hücrelerdeki karbonik anhidraz enzimi, karbon dioksitin suyla birleşip $H_2CO_3$ oluşturmasını katalizler; karbonik asit, $H^+$ ve bikarbonat iyonlarına ($HCO_3^-$) ayrışır. Bir *antiport* taşıyıcı protein (bakınız Şekil 6.15), gastrik çöküntülerin kan tarafında $HCO_3^-$ iyonunu $Cl^-$ iyonuyla değiştirir; ve gastrik çukur tarafındaki bir antiport taşıyıcı, $H^+$ iyonunu $K^+$ iyonuyla değiştirir (**Şekil 51.12C**). Bununla birlikte bu $K^+$ iyonu, kendi konsantrasyon gradiyentinin aşağısına doğru sızabilir. Böylece, $K^+$ iyonunun içeriye doğru taşınması, midenin lümenine $H^+$ iyonunu taşıyan bir sonsuz taşıyıcı bant gibi davranır. Elektriksel nötrlüğü korumak için $Cl^-$ iyonu, aynı zamanda, pariyetal hücrelerin gastrik lümeni tarafına pasif olarak sızar.

### Mide ülserlerine bir bakteri neden olabilir

Midenin salgıları, canlı dokular için çok fazla aşındırıcıdır ve *ülserlerle* sonuçlanabilir –ülserler, midenin mukoza astarının tahrip olduğu yerlerdir. Mide ülserleri, hazımsızlık ve mide ekşimesinden mide kanamalarına ve mide kanserlerine kadar değişen hastalıklara neden olabilir. Tüm ülserlerin, mide salgılarının mide mukozası üzerindeki etkilerine uygun olarak meydana geldiğini ve aşırı miktarda mide salgısı (özellikle




**51.12 Midedeki Olaylar** (A) İnsan midesi, yenen besinleri parçalar ve depolar. (B) Gastrik bezlerdeki hücreler, hidroklorik asit ve pepsin salgılar. Hem gastrik bezler ve hem de mukoza, mideyi koruyan mukusu salgılar. (C) Pariyetal hücreler, karbonik anhidrazın katalitik etkisiyle üretilen H+ iyonlarını gastrik çökentüler içerisine aktif olarak taşımak suretiyle, muazzam bir H+ konsantrasyon farklılığı yaratabilir.

HCl) salgılanmasına yol açan stres ve yaşam tarzının ülserlerin ana nedeni olduğunu farz etmek mantıklıydı. Bu görüş, ilaç endüstrisinin, mide asit üretimini azaltan gereğinden fazla ilaç geliştirmesine yol açtı; ve bu ilaçlar yaygın olarak reçetelere yazıldıklarından dolayı "milyarlarca dolarlık ilaç" üretildi. Ancak, gastroenteroloji tıbbında basit bir olgu gibi görünen şey, Avustralyalı iki araştırmacının çalışmasıyla tersine çevrildi. Onların çalışması, bir mikroorganizmanın bir hastalığa neden olduğunu ispatlamak için Koch'un postulatlarının (bakınız Kısım 26.6) uygulanmasının mükemmel bir örneğiydi (**Şekil 51.13**).

Bir patolog olan Robin Warren, 1982'de, ülserli hastaların midelerinden alınan biyopsilerde bilinmeyen bir bakteriyi gözlemledi. Batı Avustralya Üniversitesinden olan Warren ve Barry Marshall'ın 100 hasta üzerine yürüttüğü çalışmada, bu bakterinin ülserli olan tüm hastalarda her zaman mevcut olduğunu saptandı. Onlar, izole ettikleri bu bakteriye *Helicobacter pylori* ismini verdiler ve bakteriyi kültürde geliştirdiler. Böylece onlar, Koch'un ilk iki postulatına (hastalığın tüm örneklerinde mikrobun mevcut olduğunun gösterilmesi, ve mikrobun hastalıklı dokudan ayıklanarak alınması) cevap verdikten sonra, Şekil 51.13'de tanımlanan gerideki diğer iki postulata yöneldiler. Marshall, gerçekten, kültüre alınmış bir şişe bakteriyi içti (evinizde siz bunu denemeyiniz); ve sonradan antibiyotikle tedavi edilecek bir ön-ülserli koşul gelişti. Onların araştırması, *H. pylori* bakterisinin sadece mide ülserine neden olduğunu göstermedi, fakat aynı zamanda ülser hastalarının antibiyotiklerle tedavi edilebileceğini de ispatladı.

Tıpçılar, hiçbir mikroorganizmanın mide içerisinde yaşayamayacağından ve mide asidinin mide ülserlerinin nedeni olduğundan öylesine emindi ki, Warren ve Marshall'ın bulgularına, başlangıçta direndiler ve hatta alay ettiler. Fakat onlar, 2005 yılında, bu önemli keşiflerinden dolayı Tıp dalında Nobel Ödülü kazandılar; antibiyotik tedavisi, şimdi, tüm dünyada mide ülserlerinin iyileştirilmesinde birincil tedavidir.

Mide asidi üretilmesini azaltan ilaçlar, çeşitli nedenlerden dolayı halen daha önemli ülser ilaçlarıdır. Bir kişi ülser olduğunda, mide asidi onu alevlendirir. Ayrıca, birçok bireyde alt özofagal sfinkter kası (bakınız Şekil 51.12A), özofagusa asit girişini yeterince önleyemez ve orada tahrişler ve lezyonlar meydana gelir.

### Mide kendi içeriğini yavaş yavaş ince bağırsağa salar

Mide duvarındaki düz kasların kasılmaları, midenin içeriğini çalkalayarak onların mide salgılarıyla karışmasını sağlar. Midedeki kısmen sindirilmiş besinler ve asidik, mide öz suyu karışımına, **kimüs** adı verilir. Midenin duvarından, aralarında alkol (onun için çabuk etki gösterir), aspirin ve kafein gibi

**Marshall ve Warren, Koch'un postulatlarını cevap vermek için işe koyuldular:**

**Test 1**

**Her hastalık vakasında mikroorganizma bulunmalıdır.**

**Bulgular:** Pekçok hastanın midesinden alınan biyopsiler, eğer mide iltihaplı ya da ülserliyse, bakterilerin daima mevcut olduğunu ortaya koydu.

**Test 2**

**Hasta konaktan alınan mikroorganizmaların kültürü yapılmalıdır.**

**Bulgular:** Bakteriler, biyopsi materyalinden izole edildi ve sonunda, laboratuvardaki kültür ortamında çoğaltıldı.

**Test 3**

**İzole edilip kültürde çoğaltılmış olan bakteriler, hastalığı indükleyebilmelidir.**

**Bulgular:** Marshall, incelendi ve onun midesinde serbest olan bakteriler ve iltihaplanma tespit edildi. Saf bakteri kültürünü içtikten sonra, onun midesinde iltihaplanma (gastrit) gelişti.

**Test 4**

**Enfekte olmuş gönüllülerden bakteriler elde edilmelidir.**

**Bulgular:** Bakteri kültürünü içtikten 2 hafta sonra Marshall'ın midesinden alınan biyopsi, bakterilerin varlığını ortaya koydu; iltihaplı dokudaki bu bakteriye artık *Helicobacter pylori* adı verildi.

**Sonuç**

Antibiyotik tedavisi, Marshall'daki bakterileri ve iltihaplanmayı ortadan kaldırdı. Deney, sağlıklı gönüllüler üzerinde tekrarlandı ve mide ülserli pek çok hasta, antibiyotikle tedavi edildi. Böylece, Marshall ve Warren, ülsere giden mide iltihaplanmasına, midedeki *H. pylori* enfeksiyonlarının neden olduğunu ispatladı.

maddelerin yer aldığı birkaç madde emilebilir; fakat bu maddeler bile mideden daha ziyade küçük miktarlarda emilirler.

Mide duvarının kasılmaları, kimüsü midenin dip kısmına doğru iter. Bu kasılma dalgaları, pilorik sfinkterin kısa bir süre gevşemesine neden olur ve kimüsün küçük bir miktarı, incebağırsağa girebilir. Bu şekilde, insan midesi yaklaşık 4 saatlik bir periyotta yavaş yavaş kendisini boşaltır. Besinlerin incebağırsağa bu şekilde yavaş girmesi, incebağırsağın bir seferde küçük bir materyal üzerinde çalışmasına imkan verir.

## Kimyasal sindirimin çoğu ince bağırsakta olur

Karbonhidratların ve proteinlerin sindirimi **ince bağırsakta** devam eder; yağların sindirimi ve besin maddelerinin emilimi ince bağırsakta başlar. İnce bağırsak, ismini kendisinin çapından alır; aslında, ergin bir insanda yaklaşık 6 metre uzunluğa sahip çok büyük bir organdır. Hem kendi uzunluğu ve hem de kendi astarının iç kıvrımları, villusları ve mikrovillusları nedeniyle ince bağırsağın iç yüzey alanı, kabaca bir tenis kortu kadardır. Besinlerden elde edilen tüm besin molekülleri, bu yüzeyden geçerek bağırsak tarafından emilir.

İnsan ince bağırsağı, üç bölüme sahiptir. **Duodenum** (**onikiparmakbağırsağı**) adı verilen başlangıç kısmı (yaklaşık 25 cm uzunlukta), sindirimin en fazla gerçekleştiği yerdir; **jejunum** ve **ileum** (birlikte yaklaşık 600 cm), besin maddelerinin emiliminin yaklaşık %90'nını gerçekleştirir (bakınız Şekil 51.9).

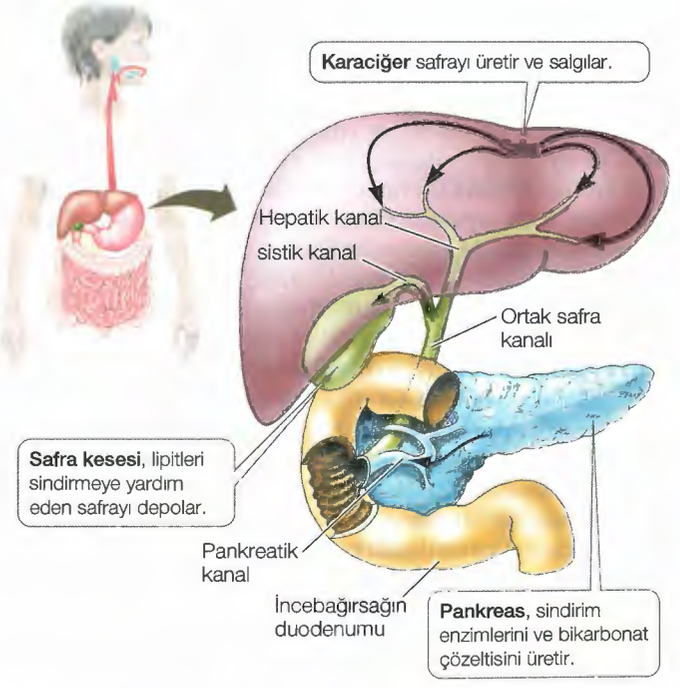


*Helicobacter pylori*

**51.13 Koch'un Postulatlarını Yerine Getirmek** Marshall ve Warren, ülserlerin mide asidinden değil, *Helicobacter pylori* adı verilen bakteri enfeksiyonu nedeniyle ortaya çıktığını gösterdi.

İnce bağırsaktaki sindirim, birçok özelleşmiş enzime ve birkaç diğer salgıya gereksinim duyar. Sindirim kanalının bir parçası olmayan iki yardımcı organ – karaciğer ve pankreas- bu salgıların çoğunu üreterek onları kanallar aracılığıyla bağırsak içerisine verir.

**KARACİĞER** Karaciğer, kolesteroldan **safra tuzlarını** sentezler ve onları **safra** olarak salgılar. Safra, safra tuzlarını, fosfolipidleri ve bilirubini (hemoglobinin yıkım ürünü) içerir. Safra, karaciğerden *hepatik kanalla* akar. *Sistik kanal* adı verilen hepatik kanalın bir yan dalı, depolanma yeri olan **safrakesesine** gider. Bu birleşmenin aşağısında, hepatik kanala *ortak safra kanalı* adı verilir. Bu kanal onikiparmakbağırsağına (duodenuma) ulaşmadan önce, *pankreatik kanal* ile birleşir (**Şekil 51.14**).




**51.14 Safra Kesesinin ve Pankreasın Kanalları** Karaciğerde üretilen safra, hepatik kanal yoluyla karaciğeri terk eder. Bu kanalın bir dalı, safrayı depolayan safra kesesidir. Hepatik kanal, safra kesesinin aşağısında ortak safra kanalı adını alır ve onikiparmakbağırsağına girmeden önce pankreatik kanal ile birleşir.

Onikiparmakbağırsağına giren yağ, buradaki hücrelerin **kolesistokinin (CCK)** salmasını uyarır; kolesistokinin ise safra kesesinin duvarının ritmik olarak kasılmasını uyarır. Sonuç olarak, safra, safra kesesinden dışarıya çıkması için sıkıştırılarak sistik kanaldan ortak safra kanalına geçmesi sağlanır. Ortak safra kanalının onikiparmakbağırsağı ile birleşme yerindeki *Oddi sfinkteri* adı verilen küçük bir sfinkter, peristalsis dalgalarına cevap olarak gevşer ve safranın onikiparmakbağırsağının lümenine girmesine izin verir.

Safranın yağ sindirimindeki rolünü anlamak için, yağ ve sirke salata sosunu düşünün. Hidrofobik olan yağ, büyük kürecikler şeklinde bir araya toplanır. Onun için, birçok salata sosu, bir *emülsifiye edici*, yani yağ damlacıklarının bir araya gelmesini önleyen bir madde içerir. Örneğin mayonezin içerisinde yağ, sirke ve emülsifiye edici olarak yumurta sarısı bulunur. Safra, kimüs içerisindeki yağları emülsifiye eden safra tuzlarını içerir; böylece yağların, yağları sindiren **lipaz** enzimine maruz kalacak yüzey alanları büyük ölçüde artar. Her bir safra tuzu molekülünün bir ucu, lipofilik (yağda çözünebilen) diğer ucu hidrofiliktir (suda çözünebilen). Safra tuzu moleküllerinin lipofilik uçları, yağ damlacıklarının içerisine girerken onların hidrofilik uçları dışarıda kalır. Sonuç olarak, safra tuzları, yağ damlacıklarının birbirine yapışmasını önler. Meydana gelen çok küçük yağ damlacıklarına **misel** adı verilir (**Şekil 51.15A**).

**PANKREAS Pankreas**, midenin hemen arkasında ve altında uzanan büyük bir bezdir (bakınız Şekil 51.9 ve 51.14). Pankreas, hem bir endokrin bez (doku sıvısı içerisine hormon salgılar, bakınız Kısım 41.1) ve hem de bir ekzokrin bezdir (pankreas kanalı yoluyla sindirim kanalı lümenine sindirim sıvısını salgılar). Pankreasın ekzokrin dokuları, aralarında lipaz, amilaz, proteazlar ve nükleazların yer aldığı sindirim enzimlerini üretir (**Tablo 51.3**). Mide içerisinde olduğu gibi, protein sindirici enzimler, zimojen şeklinde salınır; aksi taktirde onlar, duodenuma ulaşmadan önce pankreası ve pankreasın kanallarını sindirecekti. Onikiparmakbağırsağı içerisinde, bu zimojenlerden bir tanesi, *enterokinaz* (duodenumu astarlayan hücreler tarafından salgılanır) adı verilen bir enzim tarafından aktif proteaz **tripsini** üretmek üzere aktive edilir. Aktif tripsin, hem daha fazla sayıda aktif tripsin oluşturmak üzere diğer zimojenleri aktif hale getirebilir ve hem de diğer proteazları aktifleştirir. Bu aktifleştirme işlemi, mide içerisindeki düşük pH tarafından pepsinojenin aktifleştirilmesine benzerlik gösterir.

Eğer pankreas kanalı tıkanırsa ya da pankreas zedelenecek olursa pankreas tarafından üretilen zimojen karışımı, tehlikeli olabilir. Pankreasın zedelenmesi, bir enfeksiyonla ya da karın kısmına bir darbe alınması gibi fiziksel bir travma ile ortaya çıkabilir. Birkaç aktif tripsin molekülü, pankreası sindiren (bu durum *pankreatitis* olarak bilinir) enzim aktivitesi reaksiyon zincirini başlatabilir; bu olay, pankreasın hem endokrin hem de ekzokrin fonksiyonlarını bozar.

**51.15 Yağların Sindirimi ve Emilimi** (A) Diyetteki yağlar, safra sayesinde misellere yıkılarak, lipaz enzimine büyük bir yüzey alanı sunar. (B) Yağ sindiriminin ürünleri, bağırsağın mukoza hücreleri tarafından emilir ve bu hücrelerde tekrar trigliseritlere sentezlenerek lenf damarlarına verilir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 51.1 • Yağların Sindirimi ve Emilimi**

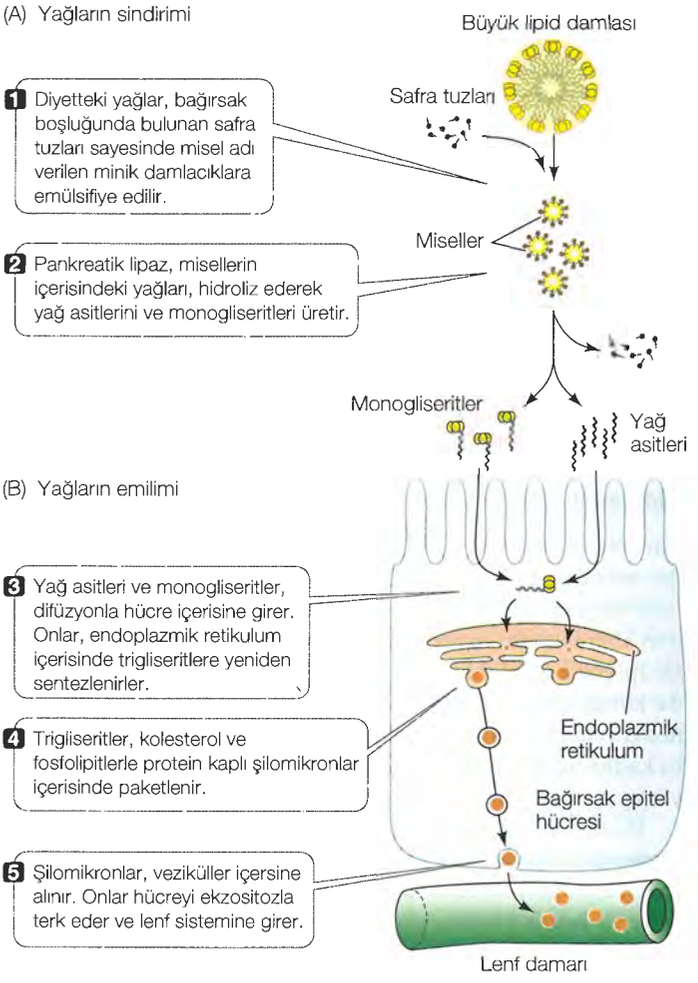
Pankreas, aynı zamanda, bikarbonat iyonları ($HCO_3^-$) bakımından zengin bir salgı üretir. Bikarbonat iyonları, alkali özelliktedir (bazik) ve mideden onikiparmakbağırsağına giren kimüsün asidik pH'sını nötralize eder. Bağırsak enzimleri, nötr ya da hafif alkali pH'da en iyi şekilde işlev görür.

### Besin maddeleri ince bağırsakta emilir

Proteinlerin ve karbonhidratların sindirilmesi ve onların bileşenlerinin emilimindeki son adım, mikrovilluslar arasında meydana gelir. Mukozanın epitel hücreleri, küçük peptidleri emilebilir amino asitlere bölen peptidazları üretir. Bu epitel hücreleri, aynı zamanda, maltaz, laktaz ve sükraz enzimlerini de üretir; bu enzimler, yaygın olarak bulunan disakkaritleri emilebilir monosakkaritlere –glukoz, galaktoz ve fruktoz- böler. Aynı zamanda, yağ sindirimi için biraz lipaz aktivitesi de vardır.

Çoğu insan, çocukluk dönemindeki laktaz enzimi üretimini durdurur ve ondan sonra, laktoz (süt şekeri) sindiriminde güçlükle karşılaşır. Laktoz, bir disakkarittir ve onun bileşenleri olan glukoz ve galaktoza kadar yıkılmadan emilemez. Emilemeyen laktoz, kalın bağırsaktaki bakteriler tarafından metabolize edilir ve gaz oluşumuna, ishale ve karın kramplarına neden olur.

Bağırsak epiteli hücreleri tarafından besin maddelerinin ve inorganik iyonların emilme mekanizmaları, çeşitlilik gösterir;



## TABLO 51.3

### İnsanın Belli Başlı Sindirim Enzimleri

| KAYNAK/ENZİM | İŞLEVİ |
|---|---|
| **TÜKÜRÜK BEZLERİ** | |
| Tükürük amilazı | Nişasta → Maltoz |
| **MİDE** | |
| Pepsin | Proteinler → Peptitler; otokataliz |
| **PANKREAS** | |
| Pankreas amilazı | Nişasta → Maltoz |
| Lipaz | Yağlar → Yağ asitleri ve gliserol |
| Nükleaz | Nükleik asitler → Nükleotidler |
| Tripsin | Proteinler → Peptitler; zimojen aktifleştirilmesi |
| Kimotripsin | Proteinler → Peptitler |
| Karboksipeptidaz | Peptitler → Kısa peptitler ve amino asitler |
| **İNCEBAĞIRSAK** | |
| Aminopeptidaz | Peptitler → Kısa peptitler ve amino asitler |
| Dipeptidaz | Dipeptitler → Amino asitler |
| Enterokinaz | Tripsinojen → Tripsin |
| Nükleaz | Nükleik asitler → Nükleotidler |
| Maltaz | Maltoz → Glukoz |
| Laktaz | Laktoz → Galaktoz ve glukoz |
| Sükraz | Sükroz → Fruktoz ve glukoz |

bunlar arasında difüzyon, kolaylaştırılmış difüzyon, osmoz, aktif taşıma ve birlikte taşıma yer alır. Sodyum, kalsiyum ve demir gibi birçok inorganik iyon, bu hücreler tarafından aktif olarak taşınır. Örneğin, epitel hücrelerinin bazal ve yan yüzlerinde, aktif $Na^+$ taşıyıcıları vardır. Onlar, $Na^+$ iyonlarının bağırsak boşluğundaki kimüsten difüzyon yapabilmesi için bu hücrelerdeki $Na^+$ konsantrasyonunun düşük tutulmasını sağlar. Her gün $Na^+$ iyonlarının yaklaşık 30 gramı, bu şekilde taşınır ve $Cl^-$ iyonları onu takip eder.

$Na^+$ ve diğer iyonların taşınması, ozmotik konsantrasyon gradiyenti yarattığından su emilimi için de önemlidir. Her gün en azından 7-8 litre su, bu ozmotik gradiyente yanıt olarak epitel hücreleri arasındaki alanlardan (boşluk) hareket eder. Su, hücrelerin kendisinden değil hücreler arasındaki *boşluklardan* geçtiğinden, beraberinde çözelti içerisindeki besin maddelerini de taşıyabilir – bu taşıma mekanizmasına, *çözücü sürüklemesi* olarak isimlendirilir.

Epitel hücrelerinin zarlarında çok sayıda farklı taşıyıcı proteinler vardır. Fruktozun taşıyıcı proteinleri gibi bazı taşıyıcılar, sadece kolaylaştırılmış difüzyon yapar ve konsantrasyon gradiyenti ister. Bir fruktoz hücreye girer girmez glukoza dönüştürüldüğünden bu mekanizma, fruktoz için çalışır. Böylece, hücre içerisindeki fruktoz konsantrasyonu, daima düşüktür ve konsantrasyon gradiyenti korunur. *Simporter* (bakınız Şekil 6.15) olarak bilinen taşıma proteinleri, hücrenin iç tarafı ve dış tarafı arasındaki $Na^+$ konsantrasyon gradiyentini kullanır; bu konsantrasyon gradiyenti, tüm hücrelerde ortak olarak bulunan $Na^+/K^+$ ATPaz tarafından sürdürülür. Simporterlar $Na^+$ iyonunun taşınmasını, glukoz, galaktoz ya da amino asit gibi bir başka molekülünkiyle birleştirir. $Na^+$, konsantrasyon gradiyentinin aşağı yönüne doğru hücre içerisine çekildiğinde, "otostop yapan" moleküller onunla birlikte taşınır.

Yağ sindiriminin ürünlerinin emilimi, nispeten basittir. Trigliseritler, su eklenmesiyle (hidroliz) digliseritlere, monogliseritlere ve yağ asitlerine yıkılırlar; onların hepsi yağda çözünürdür ve böylece mikrovillusların plazma zarlarından geçebilirler. Bu moleküller, bağırsak epitel hücrelerinin bünyesinde trigliseritlere tekrar sentezlenir, kolesterol ve fosfolipitlerle birleştirip proteinle kaplanarak suda çözünür **şilomikronlar** oluşturulur (**Şekil 51.15B**). Doğrudan kana girmekten ziyade, şilomikronlar, her bir villusun iç kısmındaki **lakteal** adı verilen kör-uçlu lenf damarlarına geçer (bakınız Şekil 51.8). Ondan sonra, onlar lenf sistemi boyunca akarak boyun kısmının kaidesinde torasik kanallardan kan dolaşımına girer. Yağca zengin bir yemek yedikten sonra şilomikronlar, kanda öylesine bol miktarda bulunurlar ki plazmaya sütlü görünüm verirler. Şilomikronlar, kan dolaşımıyla dokulara trigliseritleri ve kolesterolü teslim eden kargo gibi işlev görür.

Yağları emülsifiye eden safra tuzları, monogliseritler, digliseritler ve yağ asitleriyle birlikte emilmezler; fakat bağırsak içeriği ve mikrovilluslar arasında ileri geri mekik dokurlar. Safra tuzları, ileum içerisinde aktif olarak geri emilir ve kan dolaşımı yoluyla karaciğere geri döndürülür.

### Emilen besin maddeleri karaciğere gider

Sindirim kanalından ayrılan kan, *hepatik portal toplardamar* ile karaciğere akar. Bu büyük toplardamar, karaciğer hücre grupları arasındaki sinüzoid adı verilen küçük boşluklara kanı verir. Bu hücreler, sindirim kanalından gelen besin maddelerini absorblar ve onları ya depolar ya da vücudun ihtiyacı olan moleküllere dönüştürür. Glukoz, sükroz ve fruktoz, glikojen sentezinde kullanılır. Amino asitler, proteinlerin yapımında kullanılır. Şilomikronlardan gelen lipitler, ya trigliseritler olarak depolanır ya da *lipoproteinlerin* yapımında kullanılır; karaciğer tarafından salınan bu lipoproteinler, trigliseritleri ve kolesterolü diğer dokulara götürür (bakınız Kısım 51.4).

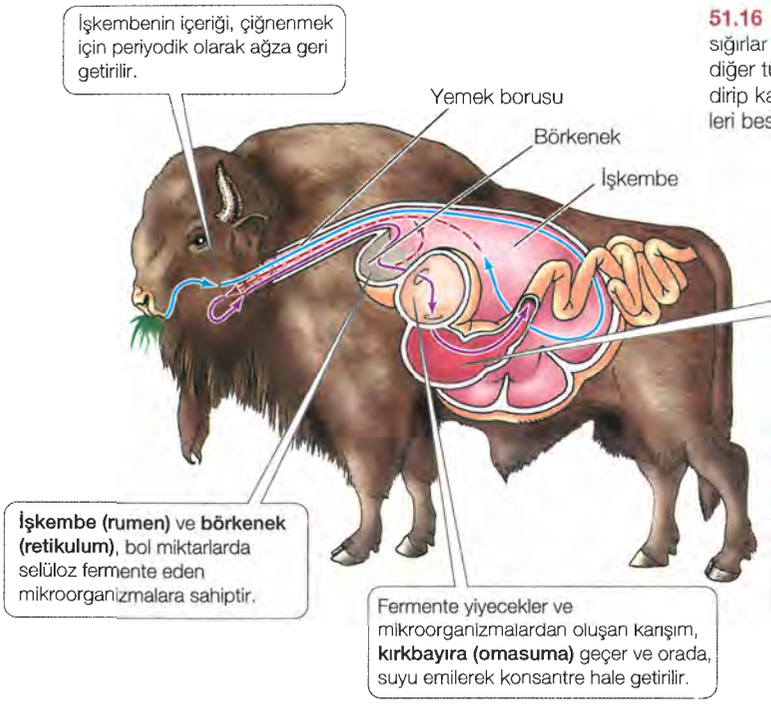
### Su ve iyonlar, kalın bağırsakta emilir

İncebağırsağın hareketliliği, kendi içeriğini yavaş yavaş **kolon** adı verilen *kalın bağırsak* içerisine iter. Kalın bağırsak içerisine giren kimüs içerisindeki kullanılabilir besin maddelerinin çoğu alınmıştır; fakat çok miktarda su ve inorganik iyonları içerir.

Kalın bağırsak, suyu ve iyonları absorblamak suretiyle ince bağırsaktan almış olduğu kimüsten yarı katı haldeki dışkıyı oluşturur. Dışkı, dışarıya atılıncaya kadar kalınbağırsağın rektum kısmında depolanır. Kalın bağırsaktan çok fazla miktarda su emilmesi, *kabızlığa* neden olabilir. Bunun zıt durumu olan *ishal*, çok az su emilmesinden kaynaklanır; bu durumda, kolondaki su dışkıyla birlikte dışarı atılır. Kolera gibi hastalıkların yol açtığı aşırı ishal, saatler içerisinde ölüme yol açabilecek düzeyde hızlı su ve elektrolit kayıplarına neden olabilir.

### Herbivorlar selülozu sindiren mikroorganizmalara güvenir

Bitki hücre duvarının birincil bileşeni olarak selüloz, herbivorların yiyeceklerinin temel bileşenidir. Ancak çoğu herbivor, *selülaz* –selülozu parçalayan enzim- üretemez. İstisnalar arasında kılkuyruklar (kitapları ve depolanmış kağıtları yiyen




**51.16 Geviş Getiren Bir Hayvanın Midesi** Bizon, kendisinin akrabaları olan sığırlar gibi, dört odacıklı özelleşmiş bir mideye sahiptir; bu tarzda bir mide ona, diğer türlü sindiremeyeceği bitkisel materyali bakteriyel fermantasyon yoluyla sindirip kaba bitkisel materyalden enerji elde etme yeteneği verir. Bakterilerin kendileri beslenmenin önemli bir kaynağı haline gelir.

böcekler), toprak solucanları ve gemi solucanları (midye) yer alır. Termitlerden sığırlara kadar herbivorlar, sindirim sistemlerinde bulunan ve selülozu sindiren mikroorganizmalara güvenirler. Sığır gibi **Ruminantia** (geviş getirenler) üyelerinin mideleri, çok büyük ve dört odacıklı organ olup endosimbiyotik mikroorganizmalardan yararlanırlar. İlk iki odacık olan **rumen (işkembe)** ve **retikulum (börkenek)** içerisinde, selülozu fermantasyon yoluyla parçalayan bol miktarda mikroorganizma vardır. Geviş getiren hayvanlar, periyodik olarak işkembenin içeriğini (*geviş*) ağız içerisine tekrar getirerek tekrar çiğner. Tekrar yuttuklarında, bu bitkisel lifler mikroorganizmalara daha geniş bir yüzey alanı sunar. Mikroorganizmalar, selülozu ve diğer besin maddelerini basit yağ asitlerine metabolize ede; bunlar, onların konakları için besin maddesi haline gelir.

Çok fazla miktarda mikroorganizma, kısmen sindirilmiş yiyeceklerle birlikte işkembeyi terk eder. Bu kitle, gerçek mide olan **abomasuma (şirden)** girmeden önce **omasum (kırkbayır)** içerisinde suyu emilerek yoğunlaştırılır. Abomasumda salgılanan hidroklorik asit tarafından mikroorganizmalar öldürülür, proteazlar tarafından sindirim gerçekleştirilir ve besinler, sindirimin daha sonraki aşamaları ve emilim için incebağırsağa geçirilir. Bir sığır, kendi endosimbiyotik mikroorganizmalarının gerçekleştirdiği sindirimden günde 100 gramdan daha fazla protein elde eder. İşkembedeki mikroorganizmaların çoğalma hızı, kendi kayıplarını dengeler; böylece, dengeli, karşılıklı yarar sağlayan bu ilişki sürdürülür.

Herbivor olan bazı memeliler **çekum (cecum)** adı verilen ve kalın bağırsaktan dışarıya doğru uzanan mikrobiyal fermantasyon odacığına sahiptir (bakınız Şekil 51.7). Çekum içeriğini kalınbağırsağa boşalttığından, mikroorganizmalar tarafından üretilen bazı besin maddelerinin emilimi, verimli değildir; çünkü kalınbağırsağın yüzey alanı sınırlıdır. Böyle türler, genellikle, iki çeşit dışkı üretir- birisi, saf atıktır diğeri ise çekumun materyalini içerir. **Koprofaji** olarak bilinen davranışta, bu türler anüsten gelen çekum kökenli dışkıyı tekrar yerler; böylece onlar, diğer türlü kaybolacak olan besinleri sindirip nütrientleri absorblayabilirler. İnsanlarda çekum, herhangi bir sindirim işlevine hizmet etmeyen körelmiş durumdaki **apendiks** haline gelmiştir.

## 51.3 ÖZET

**Omurgalıların sindirim sistemi boru şeklinde olup, yiyecekleri yemeye, onları parçalara bölmeye, sindirmeye ve besin maddelerini emmeye uyum sağlamıştır. Peristalsis, sindirim kanalı boyunca besinleri hareket ettirir. Besin maddelerinin sindirilmesi ve emilimi, çoğunlukla ince bağırsakta olur; su ve iyonlar, kalın bağırsak tarafından emilir.**

- Ağız ve midede, hangi sindirim işlevleri gerçekleşir? **Bakınız s. 1079 ve Şekil 51.12**
- Safra tuzları yağların sindirimine nasıl yardım eder? **Bakınız s. 1082 ve Şekil 51.15**
- Simporter adı verilen taşıyıcıların besin maddelerinin emilimini nasıl idare ettiklerini tanımlayınız? **Bakınız s. 1083**

Yiyeceklerin yenmesinde ve sindiriminde yer alan adımlar – ağızda parçalara bölünmesinden mide-bağırsak sistemindeki sindirim işlemlerine kadar- yiyeceklerdeki besin maddelerini emilim için ve sonunda da metabolizma için kullanılabilir hale getirir. Şimdi, sindirim işleminin nasıl kontrol edildiğini ve yiyecekler sindirildiğinde, vücut tarafından besin maddelerinin nasıl kullanıldığını gözden geçireceğiz.

## 51.4 Besin Maddelerinin Akışı Nasıl Kontrol Edilir ve Düzenlenir?

Omurgalı sindirim kanalı, tersine bir üretim hattıdır- yani söküm hattıdır. Standart bir üretim hattında olduğu gibi, sindirimin sıralı işlemlerinin kontrolü ve koordinasyonu önemlidir. Nöral ve hormonal kontrollerin her ikisi de bu işlemleri yönetir. Sindirimin ürünleri emildiği zaman, onların vücut hücrelerine uygunluğu kontrol edilmelidir.

Yiyeceğin görülmesi ya da kokusunun alınması durumunda tükürük salgılandığını kesinlikle yaşamışsınızdır. Bu tepki, yutma olayında olduğu gibi *bilinçsiz reflekstir.* Böyle birçok otonom refleks, sindirim kanalının farklı bölgelerindeki faaliyetleri koordine eder. Örneğin yiyeceklerin mideye girmesi, kolondaki faaliyetlerin artışını uyarır; ve bu faaliyetler, dışkılamaya yol açabilir.

Daha önce bahsetmiş olduğumuz gibi, sindirim kanalı, bir içsel sinir sistemine sahiptir. Nöronal mesajlar, sindirim kanalının bir bölgesinden başka bir bölgesine merkezi sinir sisteminde işlenmeksizin gidebilir. Sindirim kanalının sinir sisteminin bir işlevi, bağırsak boyunca besinlerin hareketini koordine etmektir. Elbette ki, bu içsel sinir sistemi, merkezi sinir sistemine bilgi iletir ve merkezi sinir sisteminden çıktıları kabul eder; fakat onun en önemli rolü, sindirim kanalı boyunca gerçekleşen eylemleri koordine etmektir. Bununla birlikte, bu olağanüstü içsel sinir sistemine rağmen, besin maddelerinin yönetiminin ve sindirim sisteminin düzenlenmesinin ve kontrolünün çoğu, hormonal mekanizmaları gerektirir.

### Hormonlar birçok sindirim işlevini kontrol eder

Çeşitli hormonlar, sindirim kanalının ve onun yardımcı organlarının faaliyetlerini kontrol eder (**Şekil 51.17**). Şimdiye kadar keşfedilmiş olan hormonların ilki, duodenumdan geldi; bu hormon, pankreasın sindirim öz suyu salgılamasına neden olduğundan **sekretin** adı verildi. Biz şimdi sekretinin, pankreas salgılarını kontrol eden birkaç hormondan sadece bir tanesi olduğunu biliyoruz; sekretin, özellikle, bikarbonat iyonları bakımından zengin bir çözelti salgılaması için pankreası uyarır.

Onikiparmakbağırsağının sekretin salgılamasına neden olan uyarı, düşük pH'dır – yani asidik kimüsün mideden buraya ulaşması. Benzer şekilde, kimüs içerisindeki yağların ve proteinlerin varlığı, kolesistokininin (CCK) salınmasını uyarır; bu hormon, daha önce bahsedildiği gibi, safrayı salması için safra kesesini uyarır. CCK, aynı zamanda, sindirim enzimlerini salması için pankreası da uyarır. CCK ve sekretin hormonlarının her ikisi de midenin hareketlerini yavaşlatır; böylece kimüsün ince bağırsağa girişi yavaşlar ve duodenumda daha komple bir sindirimin olmasına izin verir.

Midede besinlerin bulunması, midenin aşağı bölgelerindeki hücreleri, **gastrin** hormonu salgılaması için uyarır. Gastrin kan yoluyla mideye dönünce, hem sindirim özsuyunun salgılanmasını ve hem de midenin hareketlerini uyarır. Mide içeriğinin pH'sı 3'ün altına düştüğü zaman gastrin salınması inhibe edilmeye başlar –bu bir negatif geribildirim örneğidir.

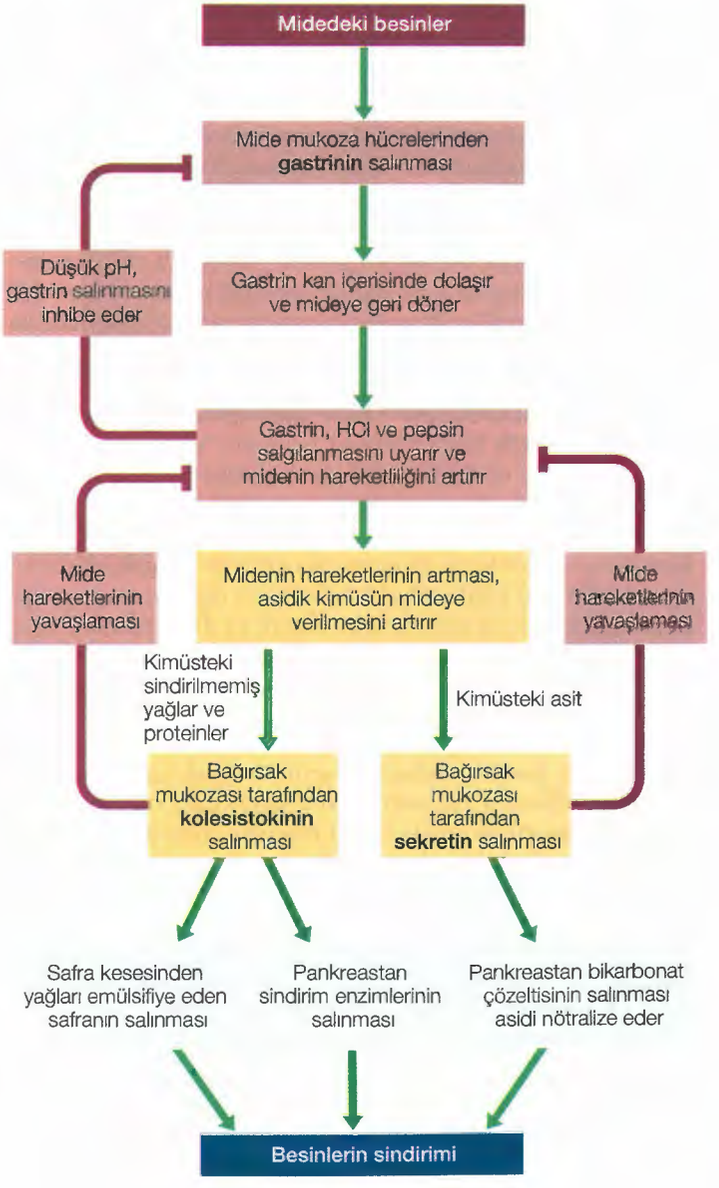
Çoğu hayvan, sürekli olarak yiyecek yemez; onun için hayvanlar, **emilim evresinde** (bağırsaklarda besin var) ya da **emilim sonrası evrede** (bağırsaklarda besin yok) olabilir. Ancak, enerji metabolizması ve biyosentez için besin maddesi gereksinimi devamlılık gösterir. Böylece, besin maddesi trafiği kontrol edilmelidir: hayvan emilim evresindeyken karaciğerde, kaslarda ve yağ dokuda rezerv biriktirir; emilim sonrası evre boyunca ise bu rezervler uygun bir şekilde kullanılır.

### Karaciğer yakıt metabolizması moleküllerinin trafiğini yönetir

Yakıt molekülleri kanda bol bulunduğu zaman, karaciğer onları glikojen ve yağ formunda depolar. Karaciğer, aynı zamanda, dolaşım sistemindeki amino asitlerden kan plazma proteinlerini sentezler. Kandaki yakıt moleküllerinin düzeyi düştüğü zaman, karaciğer, rezervlerinin ağzını açar ve besin maddelerini kana verir.

Karaciğerin yakıt moleküllerini birbirine dönüştürme kapasitesi anormal derecede yüksektir. Karaciğer hücreleri monosakkaritleri, glikojene ya da yağa dönüştürebilir ya da bunun tersini gerçekleştirebilir. Karaciğer, aynı zamanda, bazı amino asitleri, pirüvat ve laktat gibi bazı diğer molekülleri glukoza dönüştürebilir. Bu süreç, *glukoneojenez* olarak isimlendirilir (bakınız Kısım 9.5). Karaciğer, lipoprotein üretimi yoluyla aynı zamanda yağ metabolizmasının da ana kontrolörüdür. **Lipoprotein**, hidrofobik yağ ve kolesterolden oluşmuş bir öz ile su içerisinde askıda kalabilmesine izin veren bir hidrofilik protein kılıftan yapılmış bir partiküldür.

**LİPOPROTEİNLER: İYİ, KÖTÜ VE ÇİRKİN** Lipoproteinler, vücutta en bol bulunan yakıt rezervi olan yağları, depolandıkları yerlerden kullanıldıkları yerlere taşır. Bir önceki kısımda, safranın bağırsakta, sucul ortamdaki hidrofobik yağların işlen-




**51.17 Hormonlar Sindirimi Kontrol Eder** Gastrin, kolesistokinin ve sekretin hormonları, sindirim kanalındaki besinlerin sıralı olarak işlenmesini kontrol eden geribildirim ilmeğinde rol alırlar. Kırmızı çizgiler, inhibe edici eylemlere; yeşil çizgiler, uyarıcı eylemler işaret etmektedir.

me problemini nasıl çözdüğünü gördük. Dolaşım sisteminde yağların taşınması, aynı problemi sergiler; ve lipoproteinler çözümü sağlar.

Bağırsağın mukoza hücreleri tarafından üretilen şilomikronlar (bakınız s. 1083), kan içerisindeki en büyük lipoprotein partikülleridir. Dolaşım onları karaciğere ve yağ dokuya taşıdığında, lipoprotein lipaz, şilomikronları yıkmaya başlar ve onların trigliseridi ve kolesterolü, karaciğer ya da yağ hücreleri içerisine emilir.

Şilomikronlardan başka lipoproteinler, karaciğerde sentezlenir. Bu lipoproteinler, yoğunluklarına göre sınıflandırılabilirler. Yağlar, düşük yoğunluğa sahiptirler (su içerisinde yüzerler); proteinler ise daha yüksek yoğunluğa sahiptir; onun için lipoproteindeki yağ/protein oranı arttığında onun yoğunluğu düşer.

- **Yüksek-yoğunluklu lipoproteinler (HDL)**, dokulardan kolesterolü alır ve onu karaciğere taşır; karaciğerde safra sentezinde kullanılabilir. HDL, %50 protein, %35 lipid ve %15 kolesterol içerir. Bunlar "iyi" lipoproteinlerdir; ve onların düzeyi, egzersiz yapan zinde kişilerde daha yüksektir.
- **Düşük-yoğunluklu lipoproteinler (LDL)**, kolesterolü biyosentezde kullanılmak üzere ve depolanmak için vücutta taşır. LDL, yaklaşık olarak %25 protein, %25 lipid ve %50 kolesterol içerir. Bunlar, kalp-damar hastalıkları için yüksek risk oluşturan "kötü" lipoproteinlerdir.
- **Çok düşük-yoğunluklu lipoproteinler (VLDL)**, büyük ölçüde trigliserit formundaki yağları içerir; bunlar, trigliseritleri vücutta yer alan yağ dokusundaki yağ hücrelerine taşır. VLDL, yaklaşık olarak %2 protein, %94 lipid ve %3 kolesterol içerir. Bunlar, kalp damar hastalıkları için yüksek risk oluşturduğundan ve aşırı derecede yağ depolanmasıyla ilişkili olduklarında "çirkin" lipoproteinlerdir.

**İNSÜLİN VE GLUKAGON YAKIT METABOLİZMASINI KONTROL EDER** Emilim evresi boyunca, karbonhidratlar sindirilip emildikçe kan glukoz düzeyi yükselir (Şekil 51.18). Bu süre boyunca, pankreasın β hücreleri, insülin salar; insülin, glukozun kullanılacağı ya da depolanacağı yerlerde glukozu yönetmede büyük rol oynar. İnsülinin etkileri, farklı dokularda değişir; fakat hepsi, glukozun metabolik yakıt olarak ya da aşırısının glikojen ya da yağ şeklinde depolanmak suretiyle kullanılmasını teşvik etmeyi amaçlar.

Glukoz, hücrelere, glukoz taşıyıcılarının işlev gördüğü kolaylaştırılmış difüzyonla girer. Bununla birlikte, iskelet kasları dinlenme durumunda olduğunda ve yağ dokusunda yer alan glukoz taşıyıcıları, normal olarak, hücre yüzeyindeki kendi reseptörlerine insülin bağlanıp taşıyıcıların plazma zarı içerisine sokulması tetikleninceye kadar, sitoplazmik kesecikler üzerinde bulunmaktadır. İnsülin, yağ dokusu hücrelerinde lipaz enzimini inhibe eder ve glukozdan yağ sentezini teşvik eder. İnsülin, karaciğerde glukozu fosforlayan bir enzimi aktive eder ve glukoz hücreye girdiğinde tekrar dışarıya difüze olamaz, böylece glukozun hücre içerisine kapsamlı bir şekilde difüzyonunu artırır. İnsülin, aynı zamanda, karaciğer hücrelerinde, glikojen sentezini katalizleyen enzimleri de aktive eder.

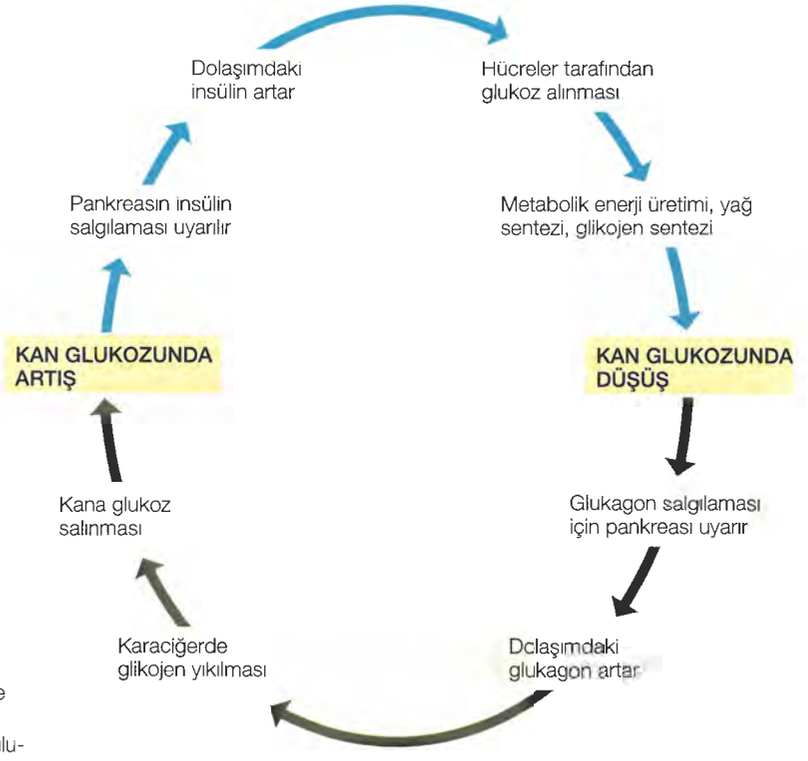
Emilim sonrası evre boyunca kan glukozundaki düşüş, insülin salınmasını azaltır; ve çoğu hücre tarafından glukoz alımı kısıtlanır (bakınız Şekil 51.18). Kan glukoz düzeyini korumak için, karaciğer hücreleri depoladıkları glikojenlerini yıkarlar ve glukozu kana salarlar. Karaciğer ve yağ dokusu, yağ asitlerini kana verir ve çoğu hücre, kendi metabolik yakıtı olarak tercihen yağ asitlerini kullanır.

Sinir sistemi dokuları, bir hayvan emilim sonrası evrede olduğu zamanda da yakıt kaynağını değiştirmez. Sinir sisteminin hücreleri, sabit bir glukoz kaynağı ister; ve başka yakıtları çok sınırlı boyutta kullanır. Çoğu nöron, glukozu kandan absorblamak için insüline gereksinim duymaz; fakat, kolaylaştırılmış difüzyonla glukozu plazma zarlarından geçişişini sürdürmek için yeterli glukoz konsantrasyon gradiyentine ihtiyaç duyarlar. Onun için, hayvan emilim sonrası evrede olduğunda, kan glukoz düzeyinin korunması ciddi biçimde önemlidir. Nöral dokuların glukoza genel bağımlılıkları, ve onların değişmez bir kan glukoz düzeyi istemeleri, vücudun diğer hücreleri için öylesine önemlidir ki onlar, emilim sonrası evre boyunca yağ metabolizmasına kayarlar.

Emilim sonrası evre boyunca yağ moleküllerinin metabolizması, çoğunlukla, insülin hormonunun yokluğuyla kontrol edilir; fakat eğer kan glukozu, belirli bir düzeyin altına düşecek olursa, pankreasın **glukagon** adı verilen başka bir hormonu devreye girer. Glukagonun etkisi, insülininkine zıttır: glukagon, glikojen yıkımı için karaciğer hücrelerini uyarır ve glukoneojenezisi gerçekleştirir. Böylece karaciğer, glukagonun etkisi altında glukoz üretir ve kana salar.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 51.2 • İnsülin ve Glukoz Düzenlemesi




**51.18 Kandaki Glukoz Düzeyinin Kontrol Edilmesi** İnsülin (mavi) ve glukagon (kahverengi), dolaşımdaki glukoz homeostasisini korumak için birbiriyle etkileşir. Glukoz, sinir sisteminin elzem yakıtı olduğundan kan glukozunun kararlı kalması önemlidir.

### Besin miktarı alınımının düzenlenmesi önemlidir

Obezite, Birleşik Devletlerdeki temel sağlık sorunlarından birisidir. Basit bir kural, -dengeli bir diyetle beslenirken vücudunuzun yaktığından daha az kalori almak- bu sorunu çözmelidir; fakat bu gerçekleşmez. Niçin? Bu bölümün başlangıcında not ettiğimiz üzere, obezite olayında yaşam tarzı büyük rol oynadığı gibi genetik ve düzenleyici faktörler de "kilo alımında" önemlidir.

Bir hayvanın yediği yiyecek miktarı, onun açlık ve doygunluk hisleri tarafından kontrol edilir. Bu hisler, hipotalamus tarafından etkilenir (bakınız Kısım 41.2). Eğer sıçanların hipotalamusunun ortasındaki bölge (*ventromedial hipotalamus*), deneysel olarak tahrip edilecek olursa hayvanlar, besin alımını artıracak ve obez olacaklardır. Eğer lateral hipotalamus adı verilen başka bir bölge tahrip edilecek olursa, onlar besin alımını azaltacak ve zayıflayacaktır. Sıçanlar, her iki durumda da sonunda dengelenmiş yeni bir vücut ağırlığına ulaşacaktır ve bu ağırlığı koruyacaklardır. Böylece, düzenlenme korunur, fakat ayar noktası değiştirilir. Açlığın ve tokluğun kontrolünde, diğer beyin bölgeleri de işe karışmaktadır.

Kısım 40.1'de not ettiğimiz gibi, düzenlenme, bilgileri ayar noktasıyla karşılaştırmak suretiyle geribildirim bilgilerinin olmasını gerektirir. Besin alınmasına ilişkin negatif geribildirim sinyali için kriter olarak aşağıdakilerini içerir:

- Dolaşımdaki sinyalin düzeyleri, vücut enerji rezervlerini yansıtır.
- Sinyal, kan-beyin bariyerinden geçer.
- Beyinde sinyalin varlığı, besin alınmasını ve vücut kütlesini azaltır.
- Beyindeki sinyalin eylemlerinin engellenmesi, besin alınmasına ve vücut kütlesinin artışına yol açar.

İki molekül –insülin ve leptin- bu kriterleri karşılar. Yakıtın yönetiminde insülinin rollerini tartışmış durumdayız (bakınız Şekil 51.18); insülin, aynı zamanda, vücudun yakıt depoları hakkında hipotalamusa işaret vermede bir role sahip olabilir.

Çok fazla besin tüketen ve obez duruma gelen bir fare soyunda **leptin** (Yunanca *leptos*, "ince") proteini keşfedildi. Deneyler, bu özelliğin, *ob* geni olarak tanımlanan bir genin çekinik alleli nedeniyle ortaya çıktığını ortaya koydu. Daha sonra, yabanıl-tip *Ob* geninin leptini kodladığı öğrenildi. Obez fareler, leptin geni için çekinik allellerin iki kopyasını taşımaktaydı ve böylece onlar, *ob/ob* olarak tanımlandı.

Leptin, yağ hücreleri tarafından üretilen dolaşımdaki bir hormondur. Leptin reseptörleri, açlık ve tokluğun kontrolünde işlev gören hipotalamus bölgelerinde yer alır. Leptin, vücut yağ rezervlerinin durumu hakkında beyne geribildirim bilgisi sağlıyor gibi görünmektedir. *ob/ob* genotipine sahip farelere leptin enjekte edildiği zaman, onlar daha az yiyecek yer ve vücut yağını kaybederler. Bununla birlikte, genotipi *db/db* olan farklı bir obez fare soyu, leptin enjeksiyonlarına cevap vermez. İlave deneyler, *db/db* genotipine sahip olan farelerin leptin reseptörü olmadığını ortaya koydu (**Şekil 51.19**).

Leptin, insanlardaki obezitenin tedavisinde kullanılabilir mi? Leptin üretmeyen birkaç obez insanda, enjeksiyonlar, iştahı frenlemiş ve kilo vermeyi kolaylaştırmıştır. Bununla birlikte, çoğu obez insanın kanlarındaki leptin düzeyi normalden daha yüksektir; onun için, onların leptin reseptörleri, muhtemelen, tamamıyla işlevsel değildir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 51.19 Tek Bir Gen Mutasyonu Farelerde Obeziteye Yol Açar

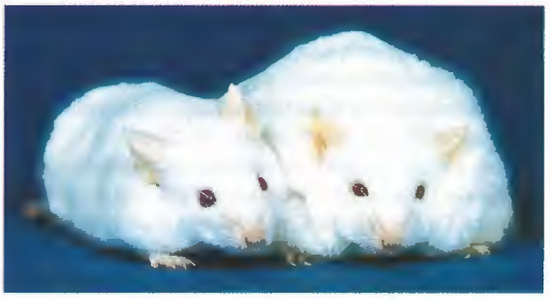
Farelerde, yeterli miktarda yiyecek tüketildiği zaman, beyne sinyal gönderen bir tokluk faktörü olan leptin proteinini, *Ob* geni kodlar. Çekinik *ob* alleli, bu işlevi kaybolmuş bir alleldir; onun için *ob/ob* genotipine sahip fareler, leptin üretmez; onlar, tokluk hissi yaşamaz ve obez olurlar. *Db* geni, leptin reseptörünü kodlar; onun için, bu işlevini kaybetmiş çekinik *db* alleli için homozigot fareler, leptin üretseler bile, onu kullanamazlar ve obez olurlar.

**HİPOTEZ** **Tokluk sinyal proteini olan leptini üretemeyen fareler, eğer dışarıdaki bir kaynaktan leptini elde edebilecek olurlarsa obez olmayacaklardır.**

**YÖNTEM**

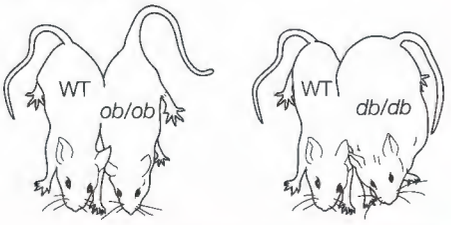
1. Genetik olarak obez olan laboratuvar farelerinin iki soyunu yaratınız; bunlardan birisi işlevsel leptinden yoksun (genotipi *ob/ob*) ve diğeri leptin reseptörlerinden yoksun (genotipi *db/db*) olsun.
2. Obez olmayan (yabanıl tip) bir farenin dolaşım sistemini, obez soylardan birinden alınan bir farenin dolaşım sitemine ameliyatla bağlayarak parabiyotik bir çift meydana getiriniz.
3. Farelerin istendiği gibi beslenmelerine izin verir.

Parabiyotik çift



Yabanıl tip fare (*Ob*/– ve *Db*/–) | Genetik olarak obez fare (ya *ob/ob* ya da *db/db*)

**BULGULAR** Parabiyotik *ob/ob* fare, leptini yabanıl tip partnerinden alır ve yağ kaybeder. Parabiyotik *db/db* fare, leptin reseptörü olmadığından obez kalır ve böylece partnerinden elde etmiş olduğu leptin, etki etmez.




**SONUÇ** **Leptin proteini, aşırı yemeyi ve bu nedenle ortaya çıkan obeziteyi önleme yönünde etki eden bir tokluk sinyalidir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Besin alınımının düzenlenmesinde ilave geribildirim sinyalleri işe karışır. *Peptid* YY adı verilen hormon bağırsaklardan salınır ve hem kemirgenlerde ve hem de insanlarda iştahı azaltır. Buna zıt olarak, midedeki hücrelerde üretilen ve salgılanan *ghrelin* hormonu, yemek yemeden önce yükselir ve yemek yedikten sonra düşer. Perhiz, ghrelin düzeylerinde bir artışa neden olur. Hipotalamustaki kendi reseptörlerine bağlanan ghrelin, iştahı uyarır. Ghrelin, aynı zamanda, hipofiz bezindeki hücreleri büyüme hormonu salması için de uyarır.

Bununla birlikte, en ilginç olanı, besin maddelerinin yetersizliğinin bir sinyali olarak AMP-aktive edilmiş protein kinaz (AMPK) enziminin merkezi rolünün keşfidir. Çoğu hücre besin maddelerinden yoksun kaldığı zaman, AMPK üretir; AMPK, ATP'yi yenilemek için substrat oksidasyonunu uyarır. Ancak, hipotalamusta artmış olan AMPK düzeyi, besin alınmasını uyarır; düşmüş olan AMPK düzeyi ise besin alınmasını inhibe eder. Ayrıca, hipotalamustaki AMPK aktivitesi, leptin ve insülin tarafından inhibe edilirken ghrelin tarafından uyarılır. Böylece, AMPK, besin alınımını kontrol eden çeşitli sinyaller için, nihai ortak yol olabilir.

## 51.4 ÖZET

**Bağırsak fonksiyonunu kontrol eden ana faktörler, intrensek sinir sistemi ile gastrin, sekretin ve kolesistokinin hormonlarıdır. İnsülin, yakıt metabolizmasının kontrolörlüğünü yapan ana hormondur. Hipotalamus, kan glukozundan ve kanda bulunan leptin ve ghrelin hormonlarından gelen geribildirimden etkilenen açlık ve tokluk hislerinin meydana gelmesiyle besin alınımını kontrol eder.**

- Lipoproteinlerin üç farklı sınıfının rolleri nelerdir? **Bakınız ss. 1085-1086**
- Emilim evresi boyunca, insülinin hangi eylemiyle enerji alınması ve depolanması teşvik edilir? **Bakınız s. 1086 ve Şekil 51.18**
- Leptinin tokluğu etkilediği şeklindeki hipotezi, hangi kanıt destekler? **Bakınız s. 1087 ve Şekil 51.19**

## BÖLÜM ÖZETİ

### 51.1 Hayvanlar Niçin Besine Gereksinim Duyar?

- Enerjilerini ve moleküler yapı taşlarını doğrudan ya da dolaylı olarak **ototroflardan** elde eden hayvanlar **heterotroftur.**
- Yiyeceklerde bulunan karbonhidratlar, yağlar ve proteinler, hayvanlara metabolik enerji sağlar. Bir besinin enerji içeriğinin ölçüsü, **kilokaloridir (kcal).** Alınan aşırı kalori, glikojen ve yağ olarak depolanır. İnceleyiniz Şekil 51.2
- Besinler, birçok hayvan için, sentezleyemedikleri esansiyel **karbon iskeletlerini** sağlar. İnceleyiniz Şekil 51.4
- Çoğu araştırmacı, yetişkin insanlar için 8 amino asidin esansiyel olduğunu kabul eder; bazıları, çocukların diyetlerindeki 12 tane amino asidin **esansiyel amino asit** olduğuna inanmaktadır. **Makronütrientler**, fazla miktarlarda gereksinin duyulan mineral elementlerdir; **mikronütrientlere** daha az miktarlarda gereksinim duyulur. İnceleyiniz Şekil 51.5, Tablo 51.1, WEB AKTİVİTESİ 51.1
- **Vitaminler**, yiyeceklerle elde edilmesi zorunlu organik bileşiklerdir. İnceleyiniz Tablo 51.2, WEB AKTİVİTESİ 51.2
- **Kötü beslenme**, herhangi bir esansiyel besin maddesi diyette bulunmadığı zaman ortaya çıkar. Kronik kötü beslenme, **zafiyete** neden olur.

### 51.2 Hayvanlar Yiyeceklerini Nasıl Yer ve Sindirir?

- Hayvanlar, besin maddelerini nasıl elde ettiklerine göre karakterize edilebilirler: **çürükçüller** ve **detritivorlar**, ölü organik maddelere bağlıdırlar; **süzüntüyle beslenenler**, sucul ortamdaki küçük yiyecek parçalarını süzerler; **herbivorlar**, bitki yer ve **karnivorlar**, hayvan yer. Davranışsal ve anatomik adaptasyonlar, bu beslenme stratejilerini yansıtır. BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 51.3
- Sindirim, kompleks besin moleküllerinin monomerlere yıkılmasını gerektirir; bu monomerler, hücreler tarafından absorblanabilir ve kullanılır. Çoğu hayvanda sindirim, boru şeklindeki bağırsakta gerçekleşir. İnceleyiniz Şekil 51.7
- Bağırsağın emilim alanları, kapsamlı kıvrımlar, çok sayıda **villuslar** ve **mikrovilluslar** tarafından meydana getirilen büyük yüzey alanı ile karakterize edilir. İnceleyiniz Şekil 51.8
- Hidrolitik enzimler, proteinler, karbonhidratlar ve yağları monomerik birimlerine yıkarlar. Organizmanın kendisinin sindirilmesini önlemek için, bu enzimlerin çoğu inaktif **zimojenler** olarak salınırlar; zimojenler, bağırsağa salgılandıkları zaman aktifleştirilirler.

### 51.3 Omurgalı Mide-Bağırsak Sistemi Nasıl Çalışır?

- Omurgalı bağırsağı, farklı fonksiyonları olan birkaç kompartımana bölünebilir. İnceleyiniz Şekil 51.9, WEB AKTİVİTESİ 51.4
- Omurgalı bağırsağının hücreleri ve dokuları, tüm uzunluğu boyunca aynı şekilde organize olmuştur. En içte yer alan doku tabakası olan **mukoza,** salgılanma ve emilim yüzeyidir. **Submukoza**, kan ve lenf damarlarıyla sinir ağını içerir. Submukozanın dış tarafında, iki tane kas tabakası yer alır. Bu iki kas tabakasının arasında, bağırsağın hareketlerini kontrol eden başka bir sinir ağı vardır. İnceleyiniz Şekil 51.10
- Yutma, lokmayı **yemek borusuna** iten bir reflekstir. **Peristalsis** ve bağırsağın diğer hareketleri, lokmayı yemek borusu içerisinde aşağıya doğru hareketini ve alınan besinlerin bağırsağın tüm uzunluğu boyunca hareketini sağlar. Sfinkterler, sindirim kanalını belirli yerlerde bloke ederler; fakat bir peristalsis dalgası yaklaştığında gevşerler. İnceleyiniz Şekil 51.11
- Sindirim, tükürük ile birlikte **amilaz** enziminin salgılandığı yer olan **ağızda** başlar. Protein sindirimi, **midede** başlar; midedeki pariyetal hücreler, HCl salgılar ve şef hücreler **pepsinojen** salgılar. Pepsinojen bir zimojen olup düşük pH ile aktive edildiğinde zaman pepsine dönüşür, **otokatalitik** olarak da aktive edilebilir. Mukoza, aynı zamanda, sindirim kanalı dokularını koruyan salgı salgılar. İnceleyiniz Şekil 51.12
- **Onikiparmakbağırsağında** pankreastan salgılanan enzimler, besinlerin sindirimin çoğunu gerçekleştirir. Karaciğerden ve **safrakesesinden** gelen safra, yağları misellere emülsifiye eder. **Pankreastan** gelen bikarbonat iyonları, mideden giren **kimusun** pH'sını nötrleştirerek **tripsin** gibi pankreas enzimlerinin işlev görmesine olanak sağlayan bir ortam yaratır. İnceleyiniz Şekil 51.14 ve Tablo 51.3
- Polipeptidlerin ve disakkaritlerin enzimatik olarak nihai yıkımları, bağırsak mukozasının mikrovillusları arasında meydana gelir. Amino asitler, monosakkaritler ve inorganik iyonlar mikrovillus-lar tarafından emilir. Bazen, taşıyıcı olan özgül proteinlere gereksinim duyulur. Simporter denen taşıyıcılar, çoğunlukla besin maddelerinin aktif taşınmasına güç sağlar.
- **Lipaz** tarafından yıkılan yağlar, çoğunlukla monogliseritler ve yağ asitleri şeklinde emilir ve hücre içerisinde trigliseritlere tekrar sentezlenirler. Trigliseritler, kolesterol ve fosfolipitlerle

birleştirilip proteinle kaplanarak **şilomikronlar** oluşturulur; şilomikronlar, mukoza hücrelerinden dışarı çıkıp submukoza içerisindeki lenf damarları içerisine girer. İnceleyiniz Şekil 51.15 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 51.1

- Su ve iyonlar, kalın bağırsakta emilerek atık maddeler **dışkı** şeklinde katılaştırılır ve periyodik olarak dışarıya atılır.
- Sindirim kanalının bazı kompartımanlarındaki mikroorganizmalar, konağın sindiremediği maddeleri sindirir. İnceleyiniz Şekil 51.16

## 51.4 Besin Maddelerinin Akışı Nasıl Kontrol Edilir ve Düzenlenir?

- Otonom refleksler, sindirim kanalının aktivitesini koordine eder; sindirim kanalı, merkezi sinir sisteminden bağımsız olarak davranan bir intrensek sinir sistemine sahiptir.
- Midenin ve incebağırsağın eylemleri, büyük ölçüde **gastrin, sekretin** ve **kolesistokinin** hormonları tarafından kontrol edilir. İnceleyiniz Şekil 51.17
- Karaciğer, yakıt moleküllerinin trafiğini yönetmede merkezi rol oynar. Karaciğer, **emilim evresinde** yağları ve karbonhidratları alarak depolar; bu olayda monosakkaritler glikojene ya da yağa dönüştürülür. Karaciğer, aynı zamanda, amino asitleri alır ve onları kandaki plazma proteinlerinin yapımında kullanabilir ya da onları glukoneojenezise sokabilir.
- Yağ ve kolesterol, karaciğeri **düşük-yoğunluklu lipoproteinler** olarak terk eder. **Yüksek-yoğunluklu lipoproteinler**, kolesterolün alıcıları olarak davranıp yağı ve kolesterolü karaciğere geri getirdiğine inanılmaktadır.
- İnsülin, emilim evresi boyunca yakıt metabolizmasını büyük ölçüde kontrol eder ve glukozun hücreler tarafından alınmasını, glikojen ve yağ sentezini teşvik eder. **Emilim sonrası evrede** insülinin olmaması, nöronlar dışındaki vücut hücrelerinin çoğunun glukoz almasını ve kullanmasını engeller. Eğer kan glukoz düzeyi düşerse, **glukagon** salgılanması artar; glukagon, karaciğerin glikojen yıkımını ve kana glukoz salınmasını uyarır. İnceleyiniz Şekil 51.18 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 51.2
- Besin alınımı, insülin, **leptin** ve **ghrelin** gibi geribildirim sinyallerine cevap veren beyin mekanizmaları tarafından belirlenen açlık ve tokluk hisleri tarafından kontrol edilir. İnceleyiniz Şekil 51.19

# DENEME TESTİ

1. Bir kuşun uzun mesafeli göç uçuşu için gereksinim duyulan enerjinin büyük çoğunluğu, aşağıdakilerden hangisinden sağlanır?
   *a.* Glikojen
   *b.* Yağ
   *c.* Protein
   *d.* Karbonhidrat
   *e.* ATP
2. Essensiyal amino asitler hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Vejetaryen diyetlerde bulunmazlar.
   *b.* İhtiyaç duyulana kadar vücutta depolanırlar.
   *c.* Onlar olmaksızın beslenen birisi, yetersiz beslenmektedir.
   *d.* Tüm hayvanlar, aynılarına gereksinim duyar.
   *e.* İnsanlar, süt, yumurta ve et yiyerek onların tümünü elde edebilir.
3. Vitaminler hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Esansiyel inorganik besin maddeleridir.
   *b.* Esansiyel amino asitlerden daha fazla miktarlarda gereksinim duyulur.
   *c.* Çoğu, koenzim olarak işlev görür.
   *d.* D vitamini, sadece et ve süt ürünleri yiyerek elde edilir.
   *e.* C vitamini, büyük miktarlarda yendiğinde fazlası, daha sonra kullanım için yağda depolanır.
4. İncebağırsağın sindirim enzimleri,
   *a.* düşük pH'da iyi işlev yapmaz.
   *b.* dolaşım sistemindeki sekretine cevap olarak üretilir ve salınır.
   *c.* nöral kontrol altında üretilir ve salınır.
   *d.* tümü, pankreas tarafından salgılanır.
   *e.* hepsi asidik bir ortam tarafından aktive edilir.
5. Bağırsak mukoza hücreleri tarafından besin maddelerinin emilimi ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* Karbonhidratlar, dissakkarit olarak emilirler.
   *b.* Yağlar, yağ asitleri ve monogliseritler olarak emilirler.
   *c.* Amino asitler, plazma zarından sadece difüzyonla geçerler.
   *d.* Safra, yağları plazma zarından taşır.
   *e.* Çoğu besin maddesi, onikiparmakbağırsağında emilir.
6. Şilomikronlar, incebağırsağın lümeninde bulunan besinlerdeki yağların küçük misellerine benzerlik gösterir. Çünkü her ikisi de,
   *a.* safra ile kaplanmıştır.
   *b.* yağda çözünürdür.
   *c.* lenf sistemiyle taşınır
   *d.* trigliserit içerir
   *e.* lipoprotein ile kaplıdır
7. Bir sığırın sindirim kamalındaki mikrobiyal fermantasyon,
   *a.* sığırın ana besin maddesi olarak yağ asitlerini üretir.
   *b.* incebağırsağın özelleşmiş bölgelerinde gerçekleşir.
   *c.* besinlerin tekrar ağza getirilerek çiğnendiği ve gerçek mideye yutulduğu çekumda meydana gelir.
   *d.* ana besin maddesi olarak metan üretir.
   *e.* mide duvarı hidroklorik asit salgılamadığından dolayı mümkündür.
8. Aşağıdakilerden hangisi, kolesistokinin tarafından uyarılır?
   *a.* Midenin hareketliliği.
   *b.* Safranın salgılanması.
   *c.* Hidroklorik asit salgılanması.
   *d.* Bikarbonat iyonlarının salgılanması.
   *e.* Mukus salgılanması.
9. Emilim evresi boyunca,
   *a.* glikojenin yıkılması kana glukoz sağlar.
   *b.* glukagon salgılanması yüksektir.
   *c.* dolaşımdaki lipoproteinlerin sayısı, düşüktür.
   *d.* glukoz, ana metabolik yakıttır.
   *e.* kaslardaki yağ ve glikojen sentezi, inhibe edilir.
10. Emilim sonrası evre boyunca,
    *a.* glukoz, ana metabolik yakıttır.
    *b.* glukagon, karaciğeri glikojen üretmesi için uyarır.
    *c.* insülin, beyin hücreleri tarafından glukoz alınmasını kolaylaştırır.
    *d.* yağ asitleri, ana metabolik yakıtı oluşturur.
    *e.* karaciğer fonksiyonları, düşük insülin düzeyinden dolayı yavaşlar.

## TARTIŞMA

1. Günümüzdeki birçok popüler diyet kitapları, kilo kaybetmek için yüksek yağ ve protein alınmasını ve düşük miktarda karbonhidrat alınımını tavsiye etmektedir. Yüksek miktarda yağ ve protein içeren bir diyetin önerilmesinin mantıklı açıklaması nedir ve birisi böyle bir diyetle beslenmeye devam etmeyi düşündüğünde hangi sağlık sorunlarını göz önünde bulundurmalıdır?
2. Karnivorlar, genellikle, herbivorlara göre diyetlerinde daha fazla vitamine gereksinim duyar. Niçin?
3. Emilim sonrası evrede yakıt metabolizmasının en önemli hormonal kontrolünün insülinin yokluğu olduğu söylenir. Açıklayınız.
4. Ortak safra kanalının tıkanması niçin çok ciddidir? Cevabınızı pankreasın çoklu fonksiyonlarını ve sindirim enzimlerinin çalışmasındaki işlemleri göz önüne alarak oluşturunuz.
5. Peynirli pizzanın bir diliminden gelen bir yağ asidi molekülünden bir koroner arterdeki plaka kadar olan öyküsünü izleyiniz. Yağ asidi, vücutta taşındığında hangi olası formlara ve yapılara dönüştürülmüş olabilir? Onun almış olabileceği doğrudan ve dolaylı yolu tanımlayınız.

## EK ARAŞTIRMA

Bölüm 40'da kahverengi yağ dokusunu öğrendiniz. Bu yağ dokusu, çok miktarda mitokondriye ve zengin kan dokusuna sahiptir, bu doku, memelilerin yeni doğmuş bireylerinde ve kış uykusuna yatan soğuk ortama uyum sağlamış memelilerde bulunur. Kahverengi yağ doku, eşleşmemiş oksidatif fosforilasyon yoluyla ısı üretir ve onun için ATP üretimi olmaksızın lipitler metabolize edilirler. Uzun süreden beri yetişkin insanların kahverengi yağ dokusuna sahip olmadığı düşünülüyordu, fakat yakın zamandaki çalışmalar, onların da yaptığına işaret etmiştir. Artık, bir bireydeki kahverengi yağ dokusunun miktarının oldukça değişken olabileceği ileri sürülmektedir ve bu durum, bazı bireylerin kilo alımına karşı diğerlerine göre niçin daha dirençli olduğunu açıklayabilir. Kahverengi yağ dokusunun sempatik sinir sistemi tarafından aktive edildiğini aklınızda tutarak, kahverengi yağ dokusunun vücut ağırlığının kontrolündeki olası rolünü nasıl araştırırsınız?

# 52 Tuz ve Su Dengesi ve Azot Atılımı

## Kan, ter ve gözyaşı

Kan, ter ve gözyaşının tuzlu bir tadı vardır; çünkü onlar, vücuttaki hücreleri yıkayan doku sıvısınınkine benzerlik gösteren iyon konsantrasyonuna sahiptir. Doku sıvısının hacmi ve bileşimi, belirli sınırlar içerisinde kalmalıdır ve metabolik atıklardan nispeten arındırılmış olarak tutulmalıdır. Doku sıvısının homeostasisini sürdürmek, boşaltım sisteminin işidir; ve bu zor olabilir. Bazen, aşırı sıvının uzaklaştırılmasını gerektirir, başka bir zamanda ise sıvının korunması ister.

Çözülmesi gereken sorunun özelliği, hayvanın yaşadığı çevreye ve onun yaşam tarzına bağlıdır. Bazı çöl hayvanları, nadiren suyla karşılaşır; onlar su içmeksizin, tüm yaşamlarını sürdürebilmelidirler. Hayvanların hepsi, besinlerin metabolizmasından su elde ederler; fakat çöl hayvanları, bu miktarda suyla yaşam sürdürmek için, suyu olağanüstü derecede korumalıdır. Bu nedenle, onlar, atıkları aşırı derecede konsantre edilmiş şekilde atar. Böcekler, yarı katı halde atık atar; çöl kemirgenleri ise, içerisindeki çözünenlerin kristalleri oluşacak kadar konsantre edilmiş olan idrar atar. Tatlısularda yaşayan hayvanlar, bunun tersi sorunla karşılaşırlar: su, osmoz ile ve yedikleri yiyeceklerle sürekli olarak onların vücutlarına girer; onun için, onlar bir taraftan vücudun gereksinim duyduğu çözünmüş maddelerin vücutta korunmasını sağlarken diğer taraftan da bol miktarda seyreltik idrar üretmek suretiyle sürekli olarak dışarıya boşaltmak zorundadırlar. Hayvanların atılım ve koruma yoluyla sağlamak zorunda olduğu tuz ve su dengesine ilişkin fizyolojik adaptasyonlar, oldukça esnektir. Örneğin, vampir yarasayı göz önüne alalım, tropiklerde yaşayan küçük bir memeli olan bu hayvan, dakikalar içerisinde birbirinden oldukça farklı uçlardaki koşulları yaşar. Vampir yarasa, koyun ve sığır gibi diğer memelilerin kanı üzerinde beslenir. Yarasa, masum bir kurban (ekseriyetle uyuyan) üzerine konarak, dişlerini kullanmak suretiyle kurbanın kan damarı üzerinde küçük bir kesi açar ve dışarıya akan kanı yalar.

Kan, bol miktarda besleyici protein içerir; fakat büyük ölçüde sudan oluşmuştur. Kandan oluşmuş yemeğe seyrek rastlanabilir; onun için yarasa, mümkün olduğunca hızlı ve fazla kan tüketmelidir- tükettiği miktar, kendi vücut kütlesinin yarısı kadar olabilir. Yarasa, protein alınımını maksimuma çıkarmak ve kendi vücut ağırlığını uçabilmeye yetecek derecede düşük tutmak için, yediği kandaki suyu hızlı bir şekilde vücuttan uzaklaştırır. Yarasa beslenmeye başladığı dakikalar içerisinde, çok seyreltik olan bol miktarda idrar üretir. Kurba-



**Fast Food Olarak Kan** Vampir yarasa adı verilen Desmodus rotundus, kendi boşaltım fizyolojisini yediği ya da sindirdiği kana bağlı olarak su atılımından su korunmasına geçiş yaparak ayarlamaktadır.



**Susuz Yaşam** Birçok kanguru sıçan türü (*Dipodomys*), kurak çöllerde yaşar ve su ile nadiren karşılaşır.

nın ensesinden düşen sıcak damla, kan değildir!

Beslenme sonlandığında, bu yüksek orandaki su kaybı durdurulmalıdır. Artık vampir yarasa, proteinleri sindirir ve metabolize eder ve vücudundaki suyu korurken bol miktarda azotlu atık atmalıdır. Yarasanın boşaltım sistemi, dakikalar içerisinde, seyreltik idrar üretiminden az miktarda olan oldukça konsantre idrar üretimine geçmelidir. Vampir yarasa, bir beslenme döngüsü içerisinde, bol miktarda tatlısu içeren bir ortamda yaşayan bir memeli için tipik olan boşaltım fizyolojisinden hiçbir zaman suyla karşılaşmayan bir çöl memelisininkine hızlıca geçiş göstermektedir. Fizyolojik esnekliğe ilişkin ne kadar şaşırtıcı bir durum!

**BU BÖLÜMDE** Bir ortamda yaşayan canlıların tuz ve su dengesini korumak ve azotlu atıkları atmak için karşılaştıkları sorunları çözmede geliştirdikleri adaptasyonları tanımlayacağız. Örnek olarak bazı omurgasızları kullanarak, hayvanların boşaltım sistemlerinin tümü için ortak olan temel mekanizmaları gözden geçireceğiz. Omurgalı boşaltım sisteminin temel anatomik birimini –nefron- öğreneceğiz ve onun evrimsel olarak nasıl ortaya çıktığını göreceğiz. Son olarak, memelilerde tuz ve su dengesini kontrol eden ve düzenleyen mekanizmaları inceleyeceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


52.1 Boşaltım Sistemleri Homeostasisi Nasıl Korur?
52.2 Hayvanlar Azotu Boşaltım Yoluyla Nasıl Atar?
52.3 Omurgasız Hayvanların Boşaltım Sistemleri Nasıl Çalışır?
52.4 Omurgalılar Su ve Tuz Dengesini Nasıl Korur?
52.5 Memeli Böbreği Konsantre İdrarı Nasıl Oluşturur?
52.6 Böbrek Fonksiyonları Nasıl Düzenlenir?


## 52.1 Boşaltım Sistemleri Homeostasisi Nasıl Korur?

Hücre dışı sıvıların hacmini, çözünen konsantrasyonunu ve bileşimini kontrol etmek, denizel omurgasızlar için büyük sorun değildir; çünkü onların hücre dışı sıvıları, deniz suyuna çok benzer ve onların azotlu atıkları, çevrelerindeki deniz suyuna basitçe difüze olabilir. Bu durum, deniz omurgalıları için, tatlısuda ve karada yaşayan tüm hayvanlar için farklıdır; çünkü onların hücre dışı sıvıları, dış ortamınkinden önemli ölçüde farklıdır. Bu hayvanlar, hücre dışı sıvılarının hacmini, konsantrasyonunu ve bileşimini korumak ve atıkları atmak için **boşaltım sistemlerine** güvenirler.

Hücre dışı sıvıların homeostasisi, önemlidir; çünkü bu sıvıların içerisindeki çözünmüş maddelerin konsantrasyonu, bu hücrelerin gömülü olduğu sıvıların su dengesini belirler. Hücre dışı sıvının bileşimi, vücudun tüm hücrelerinin sağlığını ve işlevini etkiler. Örneğin, sinir ve kas hücrelerinin sitoplazması ile hücre dışı sıvı arasındaki iyon konsantrasyon gradiyentinin önemini göz önüne getirin (bakınız Kısım 45.2 ve 48.1).

### Su osmozla hücreye girer ya da hücreyi terk eder

Hücrelerin hacmi, onların hücre dışı sıvılardan su almasına ya da ona su vermesine bağlıdır. Suyun plazma zarlarından hareketi, zarın iki tarafındaki çözünmüş madde konsantrasyonundaki farklılığa ve zarın geçirgenliğine bağlıdır. Bu, Kısım 6.3 ve 35.1'de tartıştığımız osmoz olayıdır. Eğer hücre dışı sıvının çözünmüş madde konsantrasyonu sitoplazmanınkinden daha az ise, su hücrenin içerisine girer, onun şişmesine neden olur ve muhtemelen hücreyi patlatır. Eğer hücre dışı sıvının çözünmüş madde konsantrasyonu sitoplazmanınkinden daha büyük ise, hücre su kaybeder ve büzülür.

Hayvan fizyologları, osmoz olayını tartışırken **ozmolarite** terimini kullanırlar. Bir çözeltinin ozmolaritesini, çözücünün bir litresindeki ozmotik olarak aktif olan çözünenlerin mol sayısıdır. Böylece, 1 molar glukoz çözeltisi, aynı zamanda 1 ozmolar (litre başına 1 ozmol) çözeltidir; fakat 1 molar sodyum klorür (NaCl) çözeltisi, 2 ozmolar çözeltidir. Çünkü her bir NaCl molekülü, ozmotik olarak aktif olan iki iyona ayrışır.

Hayvanlar, hücresel su dengesini sağlamayı başarmak için, hücre dışı sıvılarının ozmolaritesini uygun sınırlar içerisinde tutmak zorundadırlar. Ayrıca hayvanlar, bazı maddeleri kazanmak (geriye emerek) ve diğerlerini vücuttan atmak (salgılayarak) suretiyle uygun bir çözünen kompozisyonunu korumalıdırlar. Çoğu hayvan, bu ihtiyaçları karşılamak için boşaltım sistemlerine sahiptir.

### Boşaltım sistemleri hücre dışı sıvının ozmolaritesini ve bileşimini kontrol eder

Boşaltım sistemleri, hücre dışı sıvıların ozmolaritesini ve bileşimini, aşırı miktarda bulunan çözünmüş maddeleri (fazla tuzlu yiyecek yediğimizde aldığımız NaCl gibi) vücuttan atarak ve az bulunan ya da kıymetli olan (glukoz ve amino asitler gibi) çözünmüş maddeleri korumak suretiyle kontrol eder. Boşaltım sistemleri, aynı zamanda, protein metabolizmasının zehirli atık ürünlerini de vücuttan uzaklaştırır. Boşaltım sisteminin çıktısına, **idrar** adı verilir.

Hayvan boşaltım sistemlerinin büyük çoğunluğunda üç temel süreç ortaktır: süzülme, salgılama ve geri emme. Hücre dışı sıvı, süzüntüyü oluşturmak üzere süzülür; bu süzüntü, ne bir hücre ne de proteinler gibi büyük moleküller içermez. Kan plazması, kapalı dolaşım sistemine sahip olan hayvanlarda, genellikle kılcal damarlardan onlarla yakın ilişki kurmuş olan tubüller içerisine süzülür. Kılcal damarların ve tubüllerin duvarları, filtredir; ve süzme işlemi, kan basıncı sayesinde gerçekleştirilir. Süzüntü tubüller içerisinde aktığında, onun bileşimi ve konsantrasyonu, vücuttan atılan idrarı oluşturmak üzere salgılama ve geri emilme süreçleriyle değiştirilir.

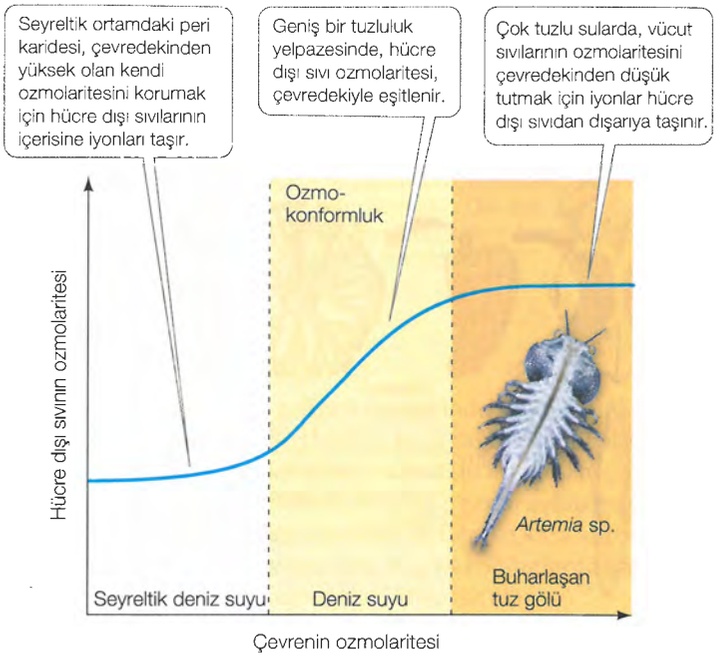
Süzüntüyü idrara dönüştürme işlemi, suyun tubüller içerisine girme ve çıkma hareketlerini gerektirir. Suyun aktif taşınması için hiçbir mekanizma yoktur. Suyun hareketi, ya basınç farklılığına (süzülme) ya da çözünen madde konsantrasyonundaki farklılığa (osmoz) göre gerçekleşir. Su, her zaman, basınç gradiyentinin aşağısına doğru ya da çözünmüş madde konsantrasyon gradiyentinin fazla olduğu yere doğru akar.

### Hayvanlar ozmokonformer ya da ozmoregülatör olabilir

Denizde, tatlısuda ya da karasal ortamlarda yaşayan hayvanlar, farklı tuz ve su dengesi problemleriyle karşılaşırlar. Karasal ortamlarda tuz ve su, az bulunur ve ekseriyetle boşaltım sistemleri tarafından korunması gerekir. Tatlısu ortamlarında, su çok boldur fakat tuzlar az bulunur. Tatlısu hayvanları, tuzları saklamaları ve vücutlarına osmozla sürekli olarak giren suyu atmaları gerekir.

Tatlısuların tersine, okyanus suyu yüksek ozmolariteye sahiptir -1.000/litre (mosm/l). Denizlerde yaşayan çoğu omurgasız, kendi hücre dışı sıvılarının ozmolaritesini okyanus suyununkiyle eşitler; onun için **ozmokonformer** olarak isimlendirilirler. Diğer deniz hayvanları, hücre dışı sıvılarının ozmolaritesini deniz suyununkinden çok daha düşük tutarlar; onun için **ozmoregülatör** olarak isimlendirilirler. Köpekbalıkları ve vatozlar dışında kalan tüm denizel omurgalılar, ozmoregülatör hayvanlardır. Bu hayvanlar, hücre dışı sıvılarının derişimini, insanınki gibi, yaklaşık 300 mosm/l değerinde tutarlar.

Ozmokonform olmaya karşı sınırlamalar vardır. Geniş bir ozmolarite yelpazesinde ozmokonform olan hayvanlar bile, ekstrem ortamlarda ozmoregülatör olmak zorundadırlar. Hiçbir hayvan, eğer hücre dışı sıvısı tatlısuyun ozmolaritesine sahip olsaydı yaşamını sürdüremezdi. Hücre fonksiyonları için elzem olan besin maddelerinin ve iyonların da dahil olduğu çok az sayıda çözünen madde olacaktır; bu durumda su, osmozla hücrelerin içerisine girerek onların şişip patlamasına neden olacaktır. Hiçbir hayvan, içsel ozmolaritesi, buharlaşarak kuruyan bir gölde meydana gelebilen ozmolariteye erişebilecek kadar yüksek olduğunda yaşamını sürdüremez. Çözünen madde konsantrasyonunun yüksek olması, proteinlerin denatüre olmasına yol açar.



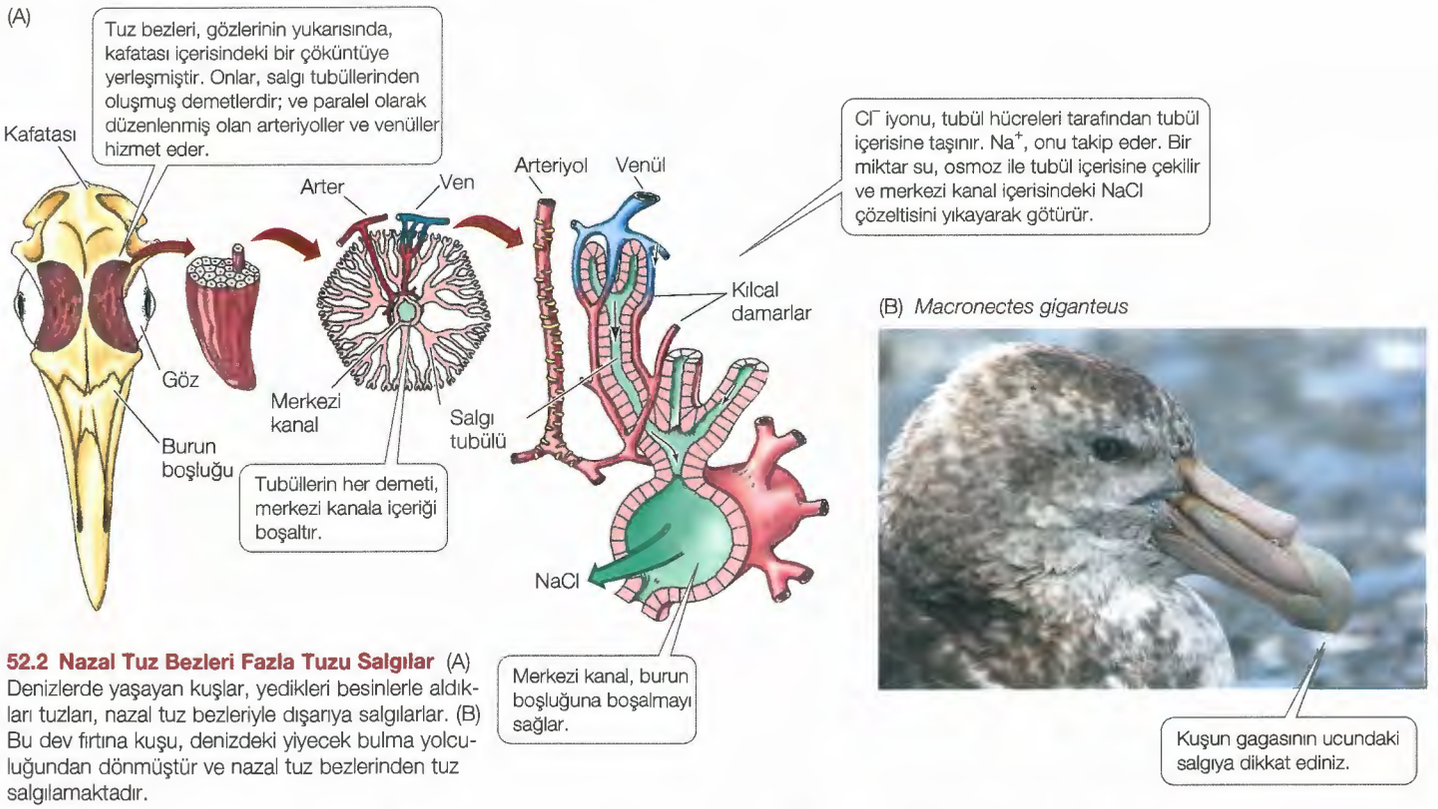

**52.1 Ozmokonform Özellik Bazı Sınırlamalar Getirir** Bulundukları ortamdaki tuz konsantrasyonunun ekstrem değerlerini yaşayan hayvanlar, bu ekstrem değerler arasındaki aralıkta ozmokonformer olabilir; fakat ekstrem değerlerde ozmoregülatör olmak zorundadır. Onlar, solungaç zarlarından iyon geçişini aktif taşımayla düzenleyebilir – aktif taşıma, soruna bağlı olarak her iki yönde de gerçekleşebilir.

Tuzlu su karidesi olan *Artemia*, hem ozmokonformer hem de ozmoregülatördür; bu hayvan, her türlü ozmolariteye sahip ortamlarda yaşayabilir (**Şekil 52.1**). *Artemia*, Utah'ın Büyük Tuz Gölü gibi çok tuzlu ortamlarda ve ticari amaçla tuzun yoğunlaştırıldığı kıyı buharlaşama havuzlarında çok büyük sayılarda bulunduğu bilinmektedir (bakınız Şekil 26.23); bu ortamlarda ozmolarite, 2.500 mosm/l değerine ulaşabilir. *Artemia*, ortamın bu yüksek ozmolaritesinde, aktif taşımayla NaCl'yi hücre dışı sıvıdan alıp solungaç zarından dış ortama vererek, doku sıvısının ozmolaritesinin, çevrenin ozmolaritesinin önemli ölçüde altında kalmasını sağlar. *Artemia*, tatlısuda yaşayamaz; fakat seyreltik deniz suyunda, hücre dışı sıvısının ozmolaritesini çevreninkinden yüksek kalmasını sağlamak için kendi solungaç zarlarından NaCl taşınmasının yönünü tersine çevirmek suretiyle yaşamını sürdürebilir.

### Hayvanlar iyonik konformer ya da iyonik regülatör olabilirler

Ozmokonformer hayvanlar, aynı zamanda iyonik konformer de olabilir; yani bu hayvanlar, hücre dışı sıvılarının hem iyonik bileşimlerinin hem de ozmolaritesinin çevreninkiyle uyuşmasına izin verirler. Bununla birlikte çoğu ozmokonformer, bir dereceye kadar iyonik düzenleyicidirler (regülatördürler); onlar, bazı iyonları dışarıya atmak ve diğer iyonları doku sıvılarının içerisinde ideal konsantrasyonlarda tutmak için, aktif taşıma mekanizmalarını kullanırlar.

Karada yaşayan hayvanlar, tuzlarını yiyeceklerden elde ederler ve hücre dışı sıvılarındaki iyon kompozisyonunu, bazı iyonları koruyarak diğerlerini boşaltımla atmak suretiyle düzenlerler. Örneğin, herbivorların $Na^+$ iyonunu koruması gerekir; çünkü onların yedikleri bitkiler, çok düşük konsantras-




**52.2 Nazal Tuz Bezleri Fazla Tuzu Salgılar** (A) Denizlerde yaşayan kuşlar, yedikleri besinlerle aldıkları tuzları, nazal tuz bezleriyle dışarıya salgılarlar. (B) Bu dev fırtına kuşu, denizdeki yiyecek bulma yolculuğundan dönmüştür ve nazal tuz bezlerinden tuz salgılamaktadır.

yonlarda $Na^+$ iyonlarına sahiptir. Buna zıt olarak, denizlerde yaşayan hayvanlarla beslenen kuşlar, yedikleri yiyeceklerle almış oldukları aşırı sodyumu, dışarıya atmak zorundadır. Bu kuşların *nazal tuz bezleri*, yoğunlaştırılmış NaCl çözeltisini bir kanal aracılığıyla burun boşluğuna boşaltır. Nazal tuz bezlerine sahip olan penguen ve martı gibi kuşların, nazal tuz bezlerinden tuzlu damlacıkları defetmek için, sıklıkla, hapşırdığını ya da başlarını salladığını görebilirsiniz (**Şekil 52.2**).

## 52.1 ÖZET

**Boşaltım sistemleri, su ve tuz dengesini kontrol eder ve azotlu atık ürünlerin vücuttan uzaklaştırılmasını üç mekanizmayla gerçekleştirir: idrarı oluşturmak üzere vücut sıvılarının süzülmesi, maddelerin idrar içerisine aktif olarak salgılanması ve idrardan maddelerin aktif taşımayla geri emilmesi.**

- Suyu zarlardan geçirmede kullanılan iki mekanizmayı tanımlayınız. **Bakınız s. 1093**
- Hayvanlar, denizde, tatlısuda ve karasal ortamlarda hangi farklı tuz ve su dengesi problemleriyle karşılaşır? Onların bu zorluklarla başa çıkmalarının bazı yolları nelerdir? **Bakınız ss. 1093-1094, Şekil 52.1 ve Tablo 52.2**

Hayvanlar, su ve tuz dengesini korumalarına ilave olarak, metabolizmalarının atık ürünlerini hücre dışı sıvılarından uzaklaştırmak zorundadır. Ana problem azottur. Azot içeren moleküller, metabolizma tarafından yıkıldığında son ürün toksik olabilir.

# 52.2 Hayvanlar Azotu Boşaltım Yoluyla Nasıl Atar?

Karbonhidrat ve yağ metabolizmalarının son ürünleri, vücuttan uzaklaştırılması zor olmayan su ve karbon dioksittir. Ancak, proteinler ve nükleik asitler azot içerir; onun için onların metabolizması sonucunda, su ve karbon dioksite ilave olarak *azotlu atıklar* üretilir.

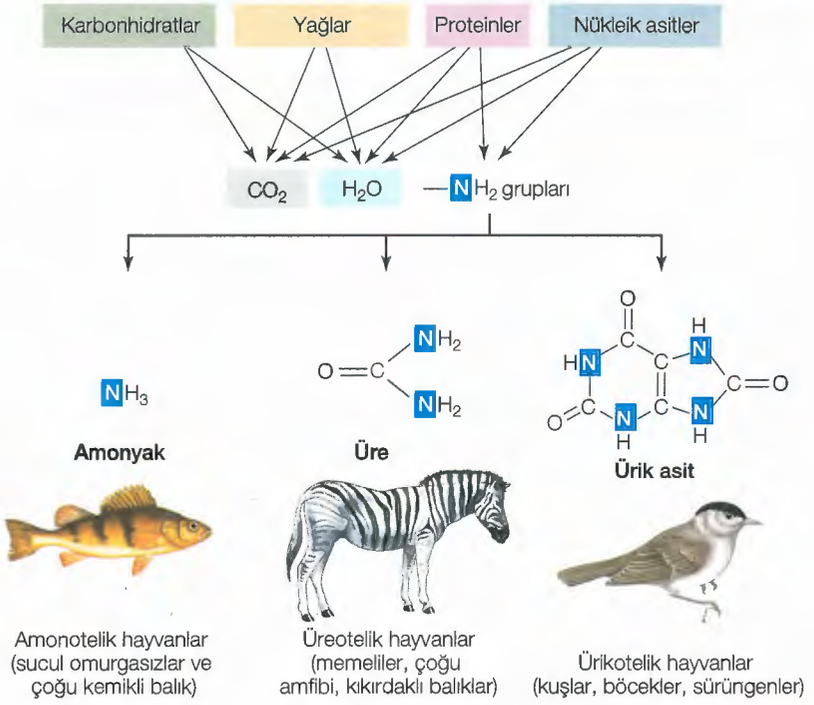
### Hayvanlar birkaç çeşit azotlu atık atar

En yaygın azotlu atık, **amonyaktır** ($NH_3$). Amonyak çok toksik olduğundan, birikmesini önlemek için ya sürekli olarak dışarıya atılır ya da **üre** ve **ürik aside** dönüştürülerek detoksifiye edilir (**Şekil 52.3**).

**AMONYAK** Amonyağın, su içerisindeki çözünürlüğü oldukça yüksektir ve difüzyonu hızlıdır; onun için amonyağın sürekli olarak dışarıya atılması, birçok sucul hayvan için görece basittir ve bu hayvanlar, kanlarındaki amonyağı difüzyonla solungaç zarlarından çevreye vererek sürekli olarak amonyak kaybederler. Sucul omurgasızlar ve kemikli balıklar gibi amonyak atan hayvanlar, **amonoteliktir**.

Eğer amonyak, hücre dışı sıvılarda birikecek olursa, düşük düzeylerde bile toksik hale gelir; ve amonyak, hem karasal hayvanlar için ve hem de sürekli olarak amonyak atılmasını başaramayan sucul hayvanlar için tehlikeli bir metabolik üründür. Bu hayvanlar, amonyağı üreye ya da ürik aside dönüştürmelidir.

**ÜRE** Memeliler, amfibiler ve kıkırdaklı balıklar (köpekbalıkları ve vatozlar) gibi **üreotelik** hayvanlar, asıl azotlu atık ürün olarak üre atarlar. Üre, suda oldukça çözünür bir maddedir; ve onun boşaltım yoluyla atılması, birçok hayvan için tehlikeli




**52.3 Metabolizmanın Atık Ürünleri** Proteinler ve nükleik asitlerin metabolizması, azotlu atıklar üretir. Aralarında çoğu balığın yer aldığı birçok sucul hayvan, azotlu atık olarak amonyak atar; amonyak, su ortamında çözünebilen ve fazla difüzyon yapabilen bir maddedir. Karasal hayvanların çoğu ve bazı sucul hayvanlar, üre ya da ürik asit atar. Üre, suda daha fazla çözünür ve memelilerin, amfibilerin ve bazı balıkların azotlu asıl boşaltım ürünüdür. Ürik asit, suda çözünmez; sürüngenlerin, kuşların, böceklerin ve bazı amfibilerin azotlu belli başlı boşaltım ürünüdür.

olabilecek kadar fazla miktarda su kaybıyla sonuçlanabilir. Bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi memeliler, konsantre üre çözeltisi üretmek suretiyle suyu koruyan boşaltım sistemleri geliştirmiştir. Köpekbalıkları ve vatozlar, başka bir öyküye sahiptir. Bu denizel türler, vücut sıvılarında yüksek konsantrasyonda üre ve trimetilamin oksit adı verilen bir başka azotlu bileşiği alıkoymak suretiyle, hücre dışı sıvılarının deniz ortamıyla izozmotik (aynı ozmotik konsantrasyonda) durumda olmasını sağlarlar.

**ÜRİK ASİT** Azotlu atık olarak büyük ölçüde ürik asit atmak suretiyle suyu koruyan hayvanlar, **ürikoteliktir**. Böcekler, sürüngenler (kuşlar dahil) ve bazı amfibiler, ürikoteliktir. Ürik asit, suda çok çözünür değildir; onun için ürik asit, idrar içerisinde koloidal süspansiyon oluşturur ve yarı katı halde dışarıya atılır (örneğin, kuş dışkısındaki beyazımsı materyal). Bir ürikotelik hayvan, azotlu atıklarını dışarıya atarken çok az su kaybeder.

### Çoğu tür birden daha fazla çeşitte azotlu atık üretir

İnsanlar, üreoteliktir; fakat, biz aynı zamanda ürik asit de atarız. İnsan idrarındaki ürik asit, büyük ölçüde nükleik asit metabolizmasından ve kafeinden gelir. Eğer hücre dışı sıvıdaki ürik asit düzeyi çok yükseğe çıkacak olursa, ürik asit kristalleri eklemlerde çökelebilir ve gut adı verilen çok eski bir hastalığa neden olur. Çözülebilirlik sıcaklığın azalmasıyla azaldığından, ürik asit kristalleri ekseriyetle ilk olarak üyelerde çökelir (özellikle ayak başparmağında). Ayak başparmağındaki ağrı, gut hastalığının semptomudur.

İnsanlar, aynı zamanda, amonyak da atar; amonyak atılımı, hücre dışı sıvılarının pH'sını düzenlemek için önemli bir mekanizmadır. Bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi, boşaltım yoluyla atılan amonyak, idrarı tamponlar ve daha fazla hidrojen iyonu salgılanmasını sağlar.

Farklı gelişim evrelerinde farklı habitatlarda yaşayan türler, birden fazla sayıda azot atılım mekanizmasını kullanır. Örneğin su- ve kara kurbağalarının larvaları, solungaç zarlarından amonyak atar; fakat ergin su kurbağaları ve kara kurbağaları, genellikle üre atar. Kurak habitatlarda yaşayan bazı ergin kurbağalar, ürik asit atar.

## 52.2 ÖZET

**Amonyak, azot içeren moleküllerin ortak metabolik atık ürünüdür. Çoğu sucul hayvan, difüzyonla suya amonyak atar. Karasal hayvanlar ve bazı sucul hayvanlar, amonyağı üreye ve ürik aside dönüştürerek detoksifiye eder.**

- Kurak bir habitatta yaşayan bir türün birincil azotlu atık ürününün niçin ürik asit olabileceğini beklersiniz? **Bakınız s. 1095 ve Şekil 52.3**

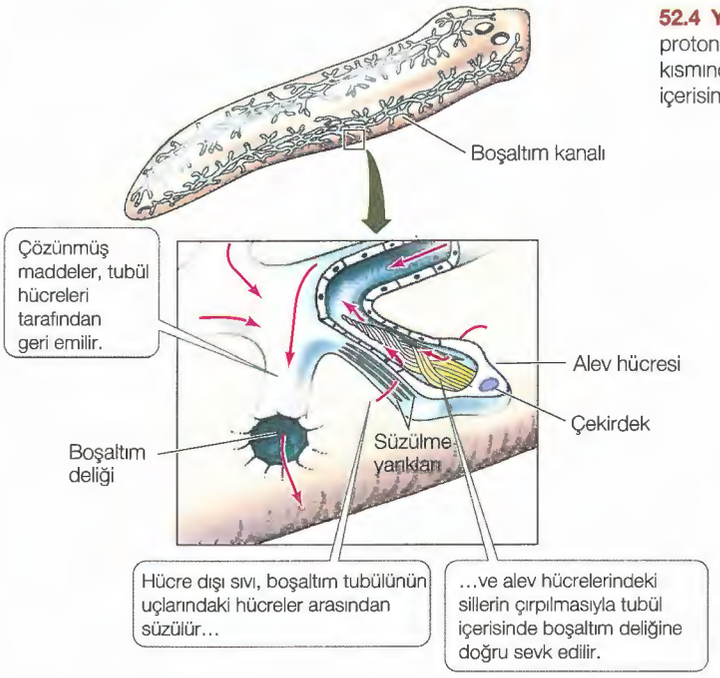
Hayvanlar, farklı ortamlardaki su ve tuz dengesini sağlamakla ilgili olarak çeşitli adaptasyonlar sergilerler. Bununla birlikte, bu adaptasyonların tümü, iki temel mekanizma üzerine dayanır – yani, süzülme ve çözünmüş olan bazı maddeleri korumak ve diğerlerini atmak için tubüllerde süzüntüyü işlemden geçirme.

## 52.3 Omurgasız Hayvanların Boşaltım Sistemleri Nasıl Çalışır?

Tatlısularda ve karasal ortamda yaşayan omurgasızlar, tuz ve su dengesini korumak ve azotlu atıkları atmak için çok çeşitli adaptasyonlara sahiptir. Bu kısımda, omurgasız boşaltım sistemlerinin üç örneğini inceleyeceğiz: *protonefridyumlar, metanefridyumlar* ve *Malpighi tubülleri*. Bu sistemlerin her biri, büyük moleküllerden yoksun interstitial sıvı ekstratı üretir. Daha sonra, onalar, bu sıvının çözünen madde kompozisyonunu (iyonlar ve küçük moleküller) değiştirmek suretiyle, boşaltım ürününü meydana getirirler.

### Yassı solucanların protonefridyumları, suyu dışarıya atarken tuzları korur

*Planaria* gibi birçok yassı solucan, tatlısularda yaşar. Bu hayvanlar, vücutları boyunca uzanan oldukça kapsamlı bir tubül




**52.4 Yassısolucanlardaki Protonefridyumlar** Bir yassısolucan olan *Planaria*'nın protonefridyumları, alev hücreleriyle sonlanan tubüllerden oluşmuştur. Alev hücreleri kısmındaki vücut sıvısı, tubül hücreleri arasından süzülür. Süzüntünün bileşimi, tubül içerisinde akarken değiştirilir.

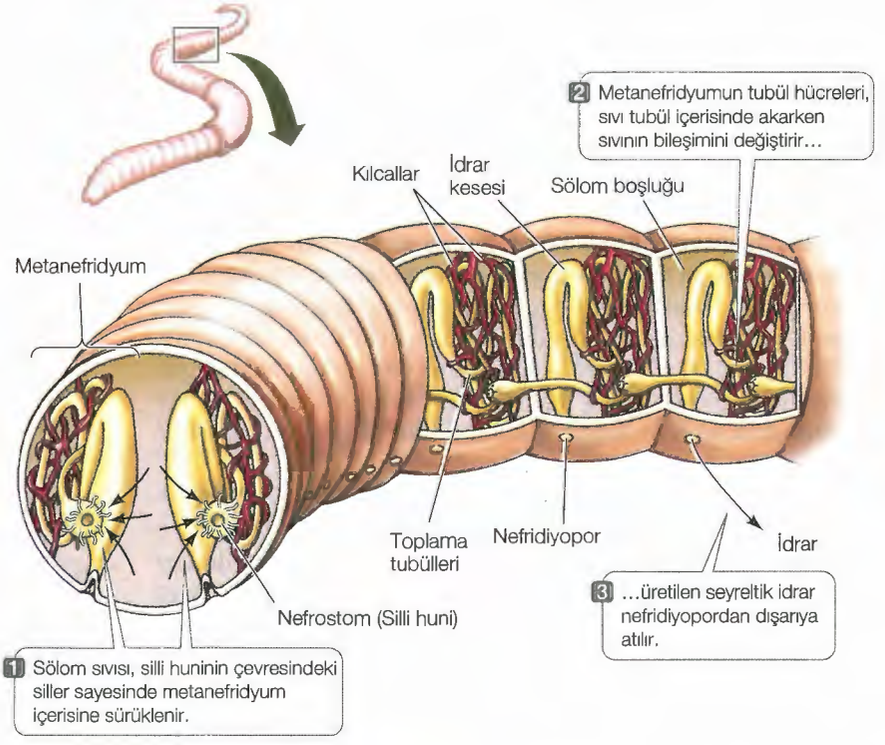
ağı sayesinde suyu dışarıya atarlar. Tubüller, *alev hücrelerinde* sonlanır; bu hücrelerin her biri, tubül içerisine uzanan sil demetine sahip olduğundan bu şekilde isimlendirilmiştir (**Şekil 52.4**). Sillerin çırpılması, titreyen alev görüntüsü verir. Alev hücresi ve tubül birlikte **protonefridyumu** (çoğulu protonefridia; Yunanca *proto*, "önce", ve *nephos*, "böbrek" demek) oluşturur.

Hücre dışı sıvı, süzülmeyle tubüllerin içerisine girer. Sillerin çırpılması, tubül içerisinde hafif bir negatif basınca neden olur; hayvanın hareketleri ise hücre dışı sıvı üzerinde pozitif basınç yaratır. Bu basınç farkı, hücre dışı sıvının tubül hücreleri arasındaki küçük boşluklardan süzülmesine neden olur. Süzüntü, hayvanın boşaltım deliğine doğru akar ve tubülün hücreleri tubül boyunca akan sıvıdaki özgül iyonların ve moleküllerin geri emilimini gerçekleştirerek ve bazılarını tubül içerisindeki sıvıya salgılayarak sıvının bileşimini değiştirir. Salgılanandan daha fazla miktarda iyon geri emildiğinden, yassı solucanın vücudundan ayrılan sıvı, hücre dışı sıvıdan daha az konsantredir. Böylece, protonefridyumlar iyonları korurken suyu ve atıkları dışarıya atar.

## Halkalı solucanların metanefridyumları sölom sıvısını işler

Vücut sıvılarının süzülmesi ve tubüller tarafından idrarın değişikliye uğratılması, toprak solucanı gibi halkalı solucanlarda, oldukça gelişmiş bir işlemdir. Annelida üyeleri, segmentli vücuda sahiptir ve her bir segmentte içerisi sıvı dolu *sölom* adı verilen bir boşluk yer alır (bakınız Şekil 32.2). Halkalı solucanlar, içerisinden kanın basınç altında pompalandığı bir kapalı dolaşım sistemine sahiptir. Bu basınç, kanın, ince ve geçirgen olan kılcal damar duvarlarından sölom içerisine süzülmesine yol açar. Amonyak gibi bazı atık ürünler, dokulardan doğrudan sölom içerisine difüze olur. Bu sölom sıvısı, nereye gider?

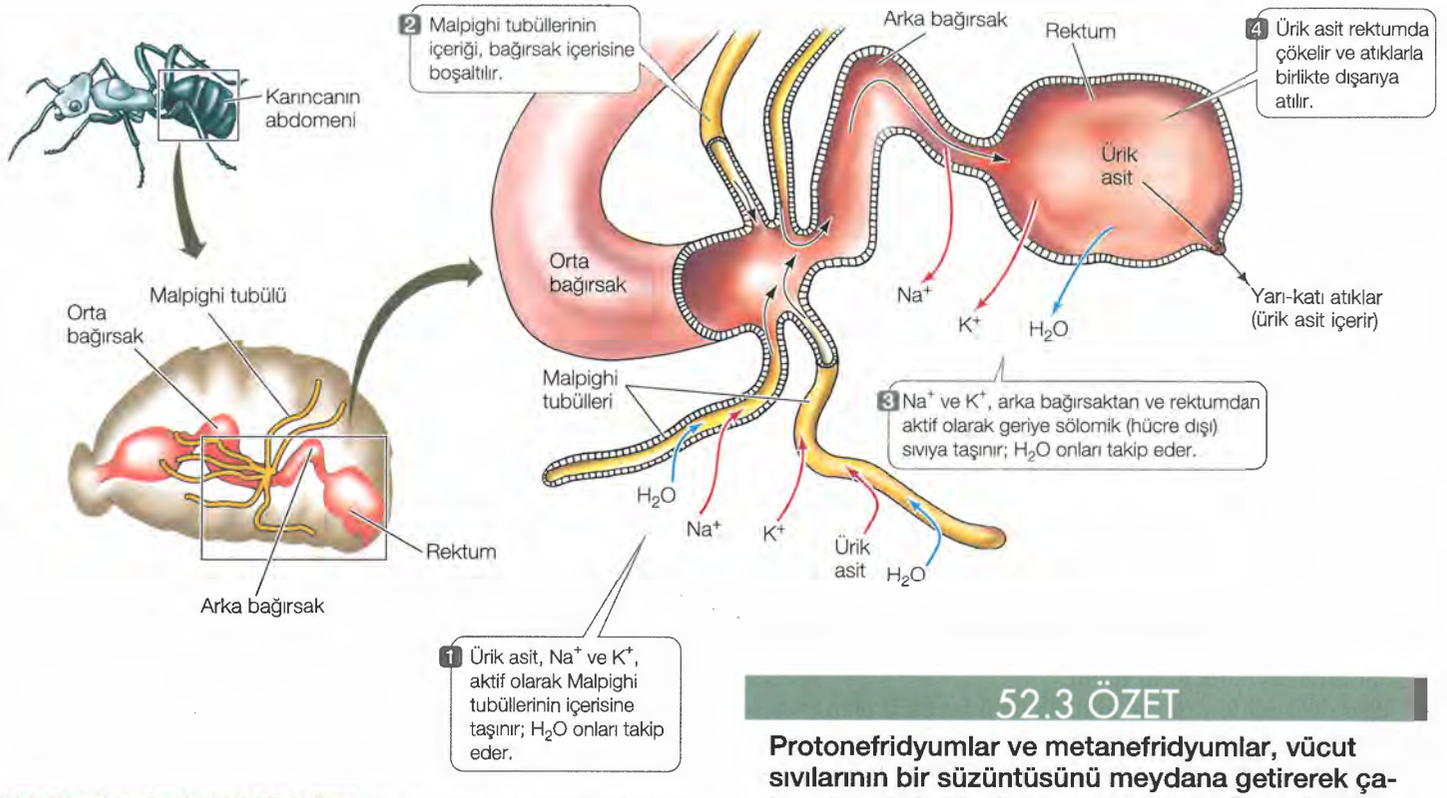
Toprak solucanının her segmenti, bir çift **metanefridyum** (çoğulu metanefridia; Yunanca *meta*, "benzer, yakın" ve *nefros*, "böbrek" demek) içerir. Her metanefridyum, *nefrostom* adı verilen silli huni-benzeri bir açıklıkla başlar. Nefrostom bir segmentte ve onu izleyen tubül bir sonraki segmentte yer alır. Tubül, hayvanın dış tarafına açılan *nefridiyopor* adı verilen bir delikte sonlanır (**Şekil 52.5**). Sölom sıvısı, silli nefrostomdan metanefridyum içerisine çekilir. Bu sıvı, tubül boyunca ilerledikçe tubülün hücreleri belirli molekülleri sıvıdan geri emer ve diğer molekülleri aktif olarak sıvı içerisine salgılar. Hayvanı nefridiyopordan terk eden sıvı, azotlu atıkları ve çözünmüş olan diğer maddeleri içeren seyreltik idrardır.




**52.5 Toprak Solucanlarında Metanefridyumlar** Halkalı solucanların metanefridyumları, segmental olarak dizilmiştir. Sol uçtaki enine kesit, bir çift metanefridyumu göstermektedir. Boyuna kesit kısmında (sağda) ise üç segmentin her birindeki iki metanefridyumun sadece birer tanesi gösterilmiştir. Sölom sıvısı, nefrostoma girer, tubül içerisinde akarak nefridiyopora gider. Tubüllerin kılcal damarlar ile yakından ilişki kurmuş olması, kan ve tubül sıvısı arasındaki aktif madde alışverişini kolaylaştırır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 52.1 • Halkalı Solucan Metanefridyumları**




**52.6 Böceklerde Malpighi Tubülleri** Bir ucu kapalı ve ince duvarlı olan Malpighi tubülleri, böceğin orta bağırsağı ile arka bağırsağının birleşme yerine bağlanırlar ve hücre dışı sıvıyı içeren boşlukların içerisine uzanırlar. Bu sistemin, çok az su kaybıyla atıkları dışarı atması olasıdır.

### Böceklerin Malpighi tubülleri, aktif taşımaya bağlıdır

Böcekler, çok az su kaybıyla azotlu atıkları atabilir; onun için böcekler, Dünyadaki çok kurak habitatlarda yaşayabilir. Böceklerin boşaltım sistemi, **Malpighi tubüllerinden** meydana gelmiştir. Bireysel olarak bir böcek, orta bağırsakla son bağırsak arasındaki bağırsak kısmına açılan ve sayıları 2-100 arasında değişen bu kör uçlu tubüllere sahiptir (Şekil 52.6).

Böcekler açık dolaşım sistemine sahiptir, onun için hücre dışı sıvıyı süzülme işlemiyle Malpighi tubüllerinin içerisine sokacak bir basınç farkını kullanamaz. Bunun yerine, tubüllerin hücreleri, ürik asidi, potasyum iyonlarını ve sodyum iyonlarını hücre dışı sıvıdan alıp tubüllerin aktif taşımayla içerisine nakleder. Tubüller içerisinde bulunan çözünmüş maddelerin yüksek konsantrasyonu, suyun ozmotik olarak bunu takip etmesine neden olur ve tubülün içeriğini temizleyerek bağırsağa doğru akar.

Son bağırsağın ve rektumun epitel hücreleri, sodyum ve potasyum iyonlarını bağırsaktan alarak hücre dışı sıvı içerisine aktif olarak taşır. Tuzların bu lokal taşınımı, suyu rektumdaki içerikten vücut içerisine çeken bir ozmotik gradiyent yaratır. Rektumdaki içeriğin konsantrasyonu arttığında, ürik asit bir koloidal süspansiyon meydana getirir ve geri emilebilecek daha fazla suyu serbest bırakır. Rektumda arta kalan ürik asittir ve diğer atıklarla karışır; böcek, bu yarı katı materyali dışarıya atar. Malpighi tubül sistemi, azotlu atıkları ve bazı tuzları fazla su kaybetmeksizin dışarıya atmak için oldukça etkili bir mekanizmadır.

## 52.3 ÖZET

**Protonefridyumlar ve metanefridyumlar, vücut sıvılarının bir süzüntüsünü meydana getirerek çalışır; bu süzüntü, dışarıya atılmadan önce özgül maddelerin salgılanması ve geri emilmesi suretiyle değişikliğe uğratılır. Bir ucu kapalı olan böcek Malpighi tubüllerinin içerisine, ürik asit ve çözünmüş diğer maddeler aktif olarak salgılanır.**

- Bir toprak solucanının kanını nasıl süzdüğünü ve nasıl idrar ürettiğini tanımlayınız. **Bakınız s. 1096 ve Şekil 52.5**
- Malpighi tubülleri nasıl işlev yapar ve bu sistem, bazı böcek türlerinin çöllerde yaşam sürmesine nasıl olanak sağlar? **Bakınız s. 1097 ve Şekil 52.6**

Bazı omurgasız gruplarının azotlu atıkların atılımını nasıl gerçekleştirdiklerini tanımladık; şimdi nefronu –omurgalı boşaltım sisteminin temel birimi- ele alacağız ve onun, evrimsel süreçte, iç ortamın nispeten kararlı kalmasını sağlamak için çeşitli su ve tuz dengesi sorunlarına nasıl cevaplar geliştirebildiğini inceleyeceğiz.

## 52.4 Omurgalılar Su ve Tuz Dengesini Nasıl Korur?

Omurgalıların asıl boşaltım organı, **böbrektir**, böbreğin işlevsel birimine **nefron** adı verilir. Nefron, eleman olarak, kan damarına ve tubüle sahiptir. Geçirgenliği oldukça fazla olan kılcal damar yumağı ile başlayan damar eleman, kanı, tubül eleman içerisine süzer. Kan damarları, aynı zamanda, maddelerin salgılanması için tubüllere taşır ve tubül hücreleri tarafından geri emilen maddeleri alıp götürür. Nefronlar, büyük hacimlerde kanı süzüp tuzların ve glukoz gibi diğer kıymetli moleküllerin topluca geri emilimini sağlayarak, fazla suyun dışarıya atılması için omurgalı böbreğini iyi bir şekilde adapte eder.

Eğer omurgalıların ataları, tatlısuda evrimleşmiş olsaydı, paleontologların ileri sürdüğü gibi, omurgalıların boşaltım sistemleri fazla suyu atmak için gelişmiş olacaktı. O zaman, omurgalılar, suyun korunması ve tuzların atılmasının gerekli olduğu ortamlara nasıl uyum sağladı? Bu soruya cevap, omurgalı grupları arasında farklılık gösterir. Hatta deniz balıkları arasında bile, kemikli balıkların boşaltımla ilgili adaptasyonları, kıkırdaklı balıklarınkinden farklıdır. Sürüngenler, kuşlar ve memeliler, suyu koruyan boşaltım sistemlerine sahiptir. Sürüngenler ve kuşlar, bunu esasen ürikotelik olmakla ve çok az su içeren yarı katı boşaltım ürünü atmakla başarırlar. Bunun aksine memeliler, üreotelik olup sıvı atık atarlar; fakat oldukça konsantre idrar üretebilme yeteneği geliştirmişlerdir.

### Deniz balıkları suyu korumalıdır

Denizlerde yaşayan kemikli balıklar, ozmoregülayonla hücre dışı sıvılarının ozmolaritelerini deniz suyunun ozmolaritesinin üçte biri ya da yarısı düzeyinde tutarlar. Onların yegane su kaynağı içinde bulundukları denizdir; onu için suyu korumak ve fazla tuzu atmak zorundadırlar. Denizlerde yaşayan kemikli balıklar, hücre dışı sıvılarından daha konsantre idrar üretemezler; onun için, çok az idrar üretmek suretiyle su kaybını minimuma indirirler. Bunun aksine, tatlısu balıkları fazla miktarlarda seyreltik idrar üretir.

Eğer denizlerde yaşayan kemikli balıklar, fazla olan çözünmüş maddeleri idrarlarıyla atamıyorlarsa, yedikleri yiyeceklerden almış oldukları büyük tuz yükünün üstesinden nasıl gelmektedirler? Denizlerde yaşayan kemikli balıklar, içeriye aldıkları $Mg^{2+}$ ya da $SO_4^{2-}$ gibi iki değerlikli bazı iyonları bağırsaklarından absorblamazlar; yenilerek alınan tuzların büyük çoğunluğu solungaç zarlarından aktif olarak dışarıya atılır. Daha önce de bahsetmiş olduğumuz gibi, kemikli balıklar, azotlu atıklarını solungaç zarlarından difüzyonla kaybedebilirler.

Kıkırdaklı balıklar (köpekbalıkları ve vatozlar), ozmokonformerdir; fakat iyonik konformer değildir. Onların vücut sıvılarının ozmolaritesi, kendilerine özgün bir şekilde yükselir. Kemikli balıkların aksine, bu balıklar, azotlu atıkları üreye ve trimetilamin okside dönüştürürler ve vücut sıvılarında bu bileşikleri büyük miktarlarda alıkoyarlar. Sonuç olarak, onların vücut sıvıları, deniz suyununkine yakın ozmolariteye sahiptir; böylece onlar, osmozla çevreye vücutlarından su kaybetmezler ve aslında çevreden su kazanabilirler. Bu türler, vücut sıvılarında bulunan, diğer omurgalılar için toksik olabilecek düzeydeki üre konsantrasyonuna uyum sağlamıştır.

Köpekbalıkları ve vatozlar, yine de, yiyecekleriyle aldıkları büyük miktarlardaki tuzu atma problemiyle karşı karşıyadırlar. Onlar bu sorunu, deniz kuşlarının nazal tuz bezlerininkine benzer bir mekanizmayla aktif olarak NaCl salgılayan rektal bezler ile çözerler.

### Karasal ortamlarda yaşayan amfibiler ve sürüngenler su kaybedip kurumaktan kaçınmalıdır

Çoğu amfibi, tatlısuyun içerisinde ya da yakınında yaşar; ve bu hayvanlar, sudan ayrılma girişiminde bulunduklarında nemli habitatlarda kalırlar. Tatlısu balıkları gibi, çoğu amfibi, fazla miktarda seyreltik idrar oluşturur ve tuzları korur. Bununla birlikte, bazı amfibiler, suyun korunmasını gerektiren habitatlarda yaşamaya uyum sağlamıştır.

Kurak karasal ortamlarda yaşayan amfibiler, derilerinin suya karşı geçirgenliklerini azaltmıştır. Bazıları, deri yüzeyine deriyi suya karşı geçirimsiz kılan mumsu bir madde salgılar. Avustralya'nın kurak bölgelerinde yaşayan bazı kurbağa türleri, zeminde derin oyuklar açarlar ve uzun süren kurak periyotları orada geçirirler. Onlar, **estivasyona** girerler; estivasyon, metabolik aktivitenin çok düşük olması durumudur ve böylece su kaybı da düşüktür. Yağmur yağdığında, kurbağalar estivasyondan çıkarlar, beslenirler ve ürerler. Onların en ilginç adaptasyonu, sahip oldukları muazzam idrar kesesidir. Estivasyona girmeden önce, idrar keselerini seyreltik idrar ile doldururlar; bu idrarın miktarı, hayvanın vücut ağırlığının üçte biri kadar olabilir. Bu seyreltik idrar, uzun süren estivasyon periyodu boyunca kana yavaş yavaş geri emilen su rezervi olarak hizmet eder.

Sürüngenler, sucul ortamlardan aşırı derecede sıcak ve kurak olan habitatlara kadar değişen çeşitli habitatları işgal ederler. Gerçektende, yılanlar, kertenkeleler ve kuşlar, birçok çöl faunasının en göze çarpan üyeleri arasında yer alırlar. Üç büyük adaptasyon, çoğu amfibinin suya yakın olmasını zorunlu kılan gerekçelerden sürüngenlerin bağımsız olmasını sağlamıştır (bakınız Kısım 33.4). Birincisi, sürüngenler *amniyont* olup üremek için suya gereksinim duymazlar; çünkü bu hayvanlar, iç döllenme yaparlar ve buharlaşmayla su kaybını engelleyen kabuklu yumurtalar bırakırlar. İkinci olarak, bu hayvanlar, buharlaşma yoluyla su kaybını engelleyen kuru epidermise (deri) sahiptirler. Üçüncü olarak, bu hayvanlar, azotlu atıklarını yarı katı haldeki ürik asit şeklinde atarlar ve bu süreçte çok az su kaybederler.

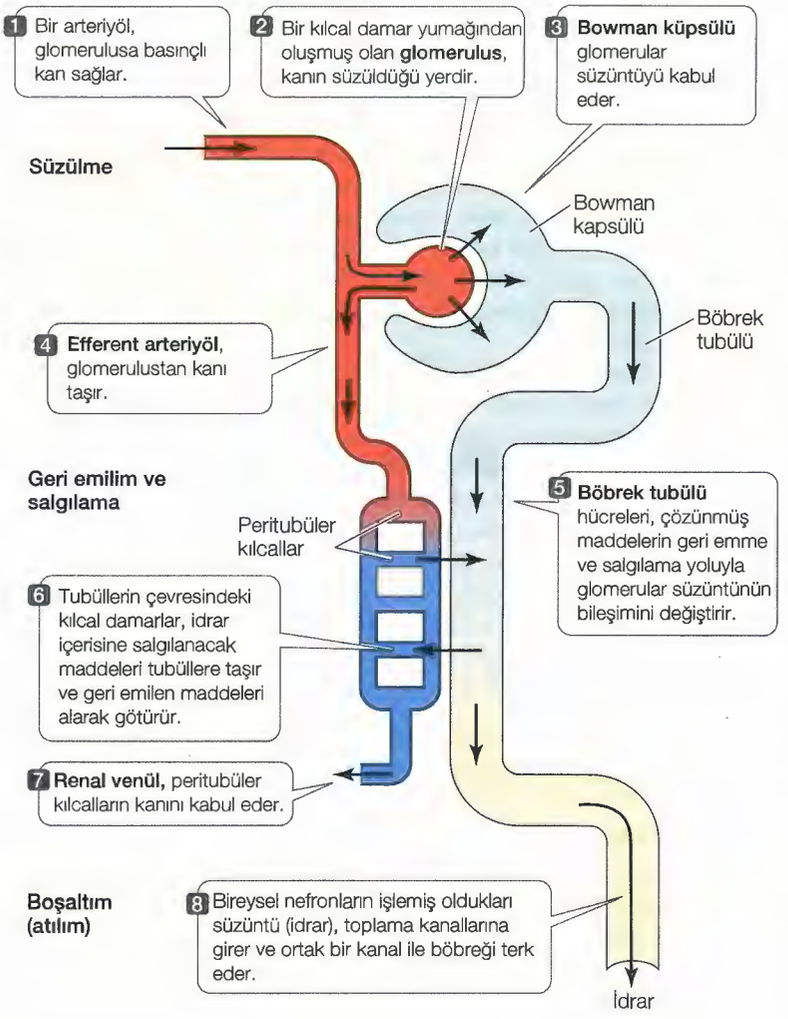
### Memeliler yüksek oranda konsantre edilmiş idrar üretebilir

Memeliler çok çeşitli habitatları işgal eder; bu habitatların çoğu, boşaltım sistemiyle ilgili özel sorunlar sunar. En zorlu ortamlar, suyun çok sınırlı miktarlarda bulunduğu ortamlardır. Memeliler, suyu korumak için çeşitli adaptasyonlara sahiptir; fakat onlar arasında en önemli olan, kendi vücut sıvılarına göre daha konsantre idrar üretebilme yeteneğine sahip olmalarıdır. Memeliler, Kısım 52.5'de ayrıntısıyla inceleyeceğimiz üzere, böbreklerinin adaptasyonlarından dolayı idrarlarını yoğunlaştırabilirler. Bununla birlikte, bu adaptasyonların nasıl çalıştığını anlamak için, ilk önce omurgalı nefronunun yapısını ve işlevini tanımlamalıyız.

### Nefron omurgalı böbreğinin işlevsel birimidir

Omurgalı nefronunda idrar oluşumu, üç ana süreci içerir (**Şekil 52.7**).

- *Süzülme.* Her nefron, **glomerulus** (çoğulu glomeruli) adı verilen yoğun bir kılcal damar yumağına sahiptir. Glomerulusun suya, iyonlara ve küçük moleküllere karşı geçirgenliği yüksektir; fakat büyük moleküllere karşı geçirgen değildir. Kan basıncı, suyu ve küçük molekül ağırlıklı çözünmüş maddeleri glomerulus kılcallarından dışarıya çıkması için zorlar.
- *Tubüler reabsorpsiyon* (*geri emilim*). Glomeruluslardan gelen süzüntü **renal tubül** içerisine akar. Renal tubüldeki hücreler, belirli iyonları, besin maddelerini ve suyu geriye emerek kana verir ve böylece süzüntüyü değişikliğe uğratır; geride ise konsantre edilmiş durumdaki fazla iyonlar ve üre gibi atık maddeler kalır.
- *Tubüler sekresyon* (*salgılama*). Renal tubüldeki süzüntü, tubül hücreleri tarafından tubül içerisine madde taşınmasıyla daha da değiştirilir. Bunlar, vücudun dışarıya atması gereken maddelerdir.




**52.7 Omurgalı Nefronu** Omurgalı nefronu, glomerulus ve peritubüler kılcal damarların oluşturmuş olduğu iki kılcal damar yatağı ile yakından ilişki kurmuş bir böbrek tubülünden oluşmuştur.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 52.2 • Omurgalı Nefronu**

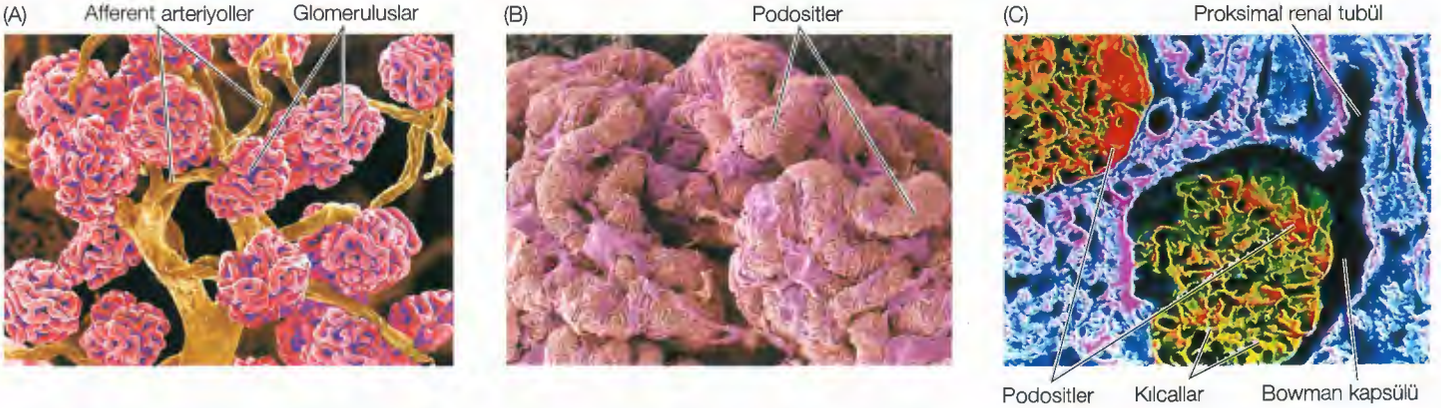
### Kan Bowman kapsülü içerisine süzülür

Renal tubül, glomerulusu çevreleyen **Bowman kapsülü** (bakınız Şekil 52.7) ile başlar. Glomerulus, şişmiş bir balonun içerisine sokulmuş yumruğa benzer şekilde Bowman kapsülünün içerisine sokuşturulmuş gibi görünür. Glomerulus kılcallarıyla doğrudan temasta olan kapsül hücrelerine, **podosit** adı verilir (**Şekil 52.8B**). Çok fazla özelleşmiş olan bu hücreler, kol şeklinde çok sayıda uzantıya ve bu uzantıların her biri parmak şeklinde yüzlerce ince çıkıntıya sahiptir. Podositler, kılcal damarların etrafını sarmalar; böylece onların uzantıları birbiriyle kenetlenir ve kılcal damarları yakından kaplar.

Glomerulus, hücrelerden ve büyük moleküllerden yoksun bir sıvıyı (renal süzüntü) üretmek üzere kanı süzer. Kılcal damarların duvarları, kılcal damar endotelinin bazal laminası ve Bowman kapsülünün podositleri süzülme işlemine katılır. Kılcalların duvarında *pencere şeklinde deliklerin olması*, suyun ve çözünmüş durumdaki birçok molekülün geçişine izin verir; fakat kırmızı kan hücreleri bu deliklerden geçemez. Bazal laminanın ağı ve podositlerin uzantıları arasındaki boşluklar, daha da incedir ve büyük moleküllerin kılcal damardan çıkmasını önlerler (**Şekil 52.8C**). Geçirgen özelliğe sahip olan kılcallara giren kanın arteriyal basıncı, suyun ve küçük moleküllerin glomerulusta süzülmesine neden olur. Glomerular süzülme hızı, yüksektir; çünkü glomerulus kılcallarındaki kan

Kan, **afferent arteriyol** ile glomerulus kılcallarına girer ve glomerulusu **efferent arteriyol** ile terk eder. Bu kısa damar, arteriyol olarak adlandırılır; çünkü bu damar, **böbrek tubüllerini** çok yakından çevreleyen **peritubüler kılcal damarlar** adı verilen başka bir kılcal damar yatağını besler (**Şekil 52.8A**). Peritubüler kılcal damarlar, idrar içerisine madde salgılayacak olan böbrek tubül hücrelerine maddeleri iletir; ve bu hücrelerin idrardan absorblamış olduğu maddeleri alıp götürür.

**52.8 Nefron** Buradaki taramalı elektron mikroskop fotoğrafları, böbrekler tarafından kanın süzülmesi için anatomik temeli göstermektedir. (A) Bu fotoğraf, sadece kan damarlarını göstermektedir (tubüler doku ortadan kaldırılmıştır) ve glomeruluslar, kendilerine hizmet eden arteriyoller ile birlikte kılcal damarların oluşturduğu toplar şeklinde görülmektedir. (B) Sağlam tubül hücreleri olan bir glomerulusun daha yüksek büyültmesi, glomerular kılcalların etrafını sarmalayan podositleri göstermektedir. (C) Bir sağlam glomerulusun bu enine kesiti, Bowman kapsülünü oluşturan tubül hücrelerini göstermektedir.



basıncı alışılmadık şekilde yüksektir; ve glomerulus kılcalları ile onların podositlerden oluşan örtüsü, vücuttaki diğer kılcal damarlara göre suyu karşı daha fazla geçirgendir.

### Böbrek tubülleri glomerular süzüntüyü idrara dönüştürür

Böbrek tubülüne giren süzüntünün bileşimi, proteinler gibi moleküler ağırlıklı yüksek olan çözünenler dışında, kan plazmasınınkine benzerlik gösterir. Bu sıvı renal tubül içerisinde ilerledikçe, geri emilim ve salgılama olaylarıyla bileşimi değiştirilir. Tubül hücreleri, belirli molekülleri tubül sıvısından aktif olarak absorblar (bu maddeler, peritubüler kılcal damarlardan geçen kana verilerek geri kazanılır). Örneğin, glukoz ve amino asitler, geri emilir. Çoğu NaCl, geri emilir. Peritubüler kılcal damarların kanındaki diğer maddeler, aktif olarak tubül sıvısı içerisine salgılanır. Bir örnek, paraminohipurik asittir (PAH); bu madde, yaygın olarak besin koruyucusu olarak kullanılan benzoik asitten karaciğerde üretilir. Dışarıya atılan idrar, böbrek tubüllerinin eylemlerinden dolayı, orijinal süzüntüden çok farklıdır.

## 52.4 ÖZET

**Böbrek, omurgalıların ana boşaltım organıdır. Böbreğin işlevsel birimi nefrondur; nefron, kanı süzen glomerulusu ve çözünmüş maddeleri salgılayarak ve geri emilim gerçekleştirmek suretiyle idrarı oluşturmak için süzüntüyü değiştiren böbrek tubülünü içerir. Nefron, kıymetli olan çözünenleri korumak ve aşırı suyu atmak için bir mekanizmadır.**

- Denizlerde yaşayan kemikli ve kıkırdaklı balıkların ozmoregülasyonla ilgili adaptasyonlarındaki farklılıkları açıklayınız. **Bakınız s. 1098**
- Glomerulus ve peritubüler kılcal damarlar arasındaki işlevsel ilişkiler nelerdir? **Bakınız s. 1099 ve Şekil 52.7**
- Kanın glomerulusta nasıl süzüldüğünü tanımlayınız **Bakınız s. 1099-1100**
- İdrarın bileşimi, kanın bileşiminden nasıl farklı kılınır? **Bakınız s. 1100**

Memeli böbreğine hücre dışı sıvınınkinden daha konsantre idrar üretme yeteneği veren adaptasyonlar, omurgalıların evriminde önemli adımlardır; ve onlar, büyük ölçüde böbrek tubüllerinin yapısındaki ve bölgesel işlevlerindeki değişikliklerle başarılmıştır.

## 52.5 Memeli Böbreği Konsantre İdrarı Nasıl Oluşturur?

Memeliler, yüksek vücut sıcaklığına ve yüksek metabolik hıza sahiptir; bu nedenle, yüksek oranda su kaybetme potansiyeline sahiptirler. Su kaybını en aza indiren boşaltım sistemine sahip olmak, bu yüksek aktiviteye sahip olan türlerin kurak habitatları işgal etmesini mümkün kılar.

### Böbrekler idrarı üretir ve idrar kesesi onu depolar

Memeli boşaltım sistemleri, birbirlerine benzerdir; onun için biz örnek olarak insanınkini kullanacağız. İnsanlar, karın boşluğunun üst bölgesinin sırt kısmında iki tane böbreğe sahiptir (**Şekil 52.9A**). Her böbrek, kanı süzer, süzüntüyü idrara dönüştürmek için işler ve onu, **üreter** adı verilen bir kanal içerisine idrar olarak salar. Her bir böbreğin üreteri, **idrar kesesine** uzanır; idrar, **üretra** yoluyla dışarıya atılıncaya kadar idrar kesesinde depolanır. Üretra, vücut dışına açılan kısa bir borudur.

Üretranın kaidesinde yer alan iki tane sfinkter kası, idrar çıkarmayı kontrol eder. Bu sfinkterlerden bir tanesi, düz kastır ve otonom sinir sistemi tarafından kontrol edilir. İdrar kesesi dolduğunda, kesenin duvarındaki gerilme reseptörleri, bu sfinkteri gevşeten spinal refleksi tetikler. Bu refleks, çocuklardaki idrar çıkarma olayının yegane kontrolüdür; dolayısıyla bu konuda sık sık "kaza" yaparlar. Diğer sfinkter, iskelet kasından yapılmıştır ve isteğe bağlı sinir sistemi tarafından kontrol edilir. İdrar kesesi *çok* dolduğu zaman, sadece bilinçli çaba harcanarak idrar çıkarma önlenir. Çocukların tuvalet eğitimi, bu sfinkteri kontrol etmeyi öğrenmelerini gerektirir.

**yourBioPortal.com**

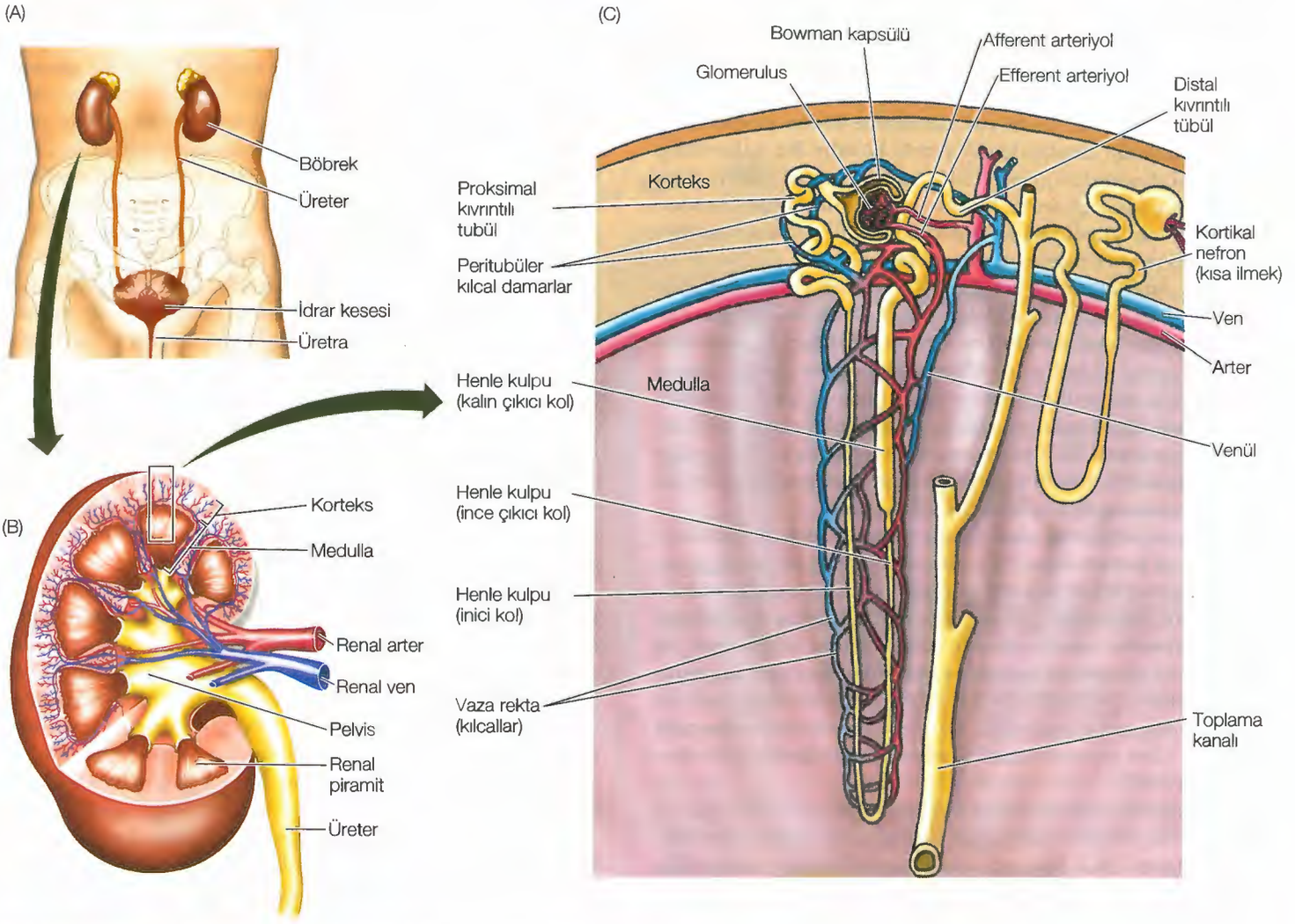
ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 52.1 • Memeli Böbreği

### Nefronlar böbrekte düzenli bir düzenlemeye sahiptir

Böbrek, fasulye şeklinde bir biçime sahiptir; uzun ekseni boyunca ikiye bölündüğünde onun belli başlı anatomik özellikleri ortaya çıkar (**Şekil 52.9B**). Üreter, **renal arter** ve **renal ven**, böbreğe konkav tarafından (içeriye göçük kısmından) girer. Üreter, böbrek içerisine birkaç dal şeklinde uzanır; bu dalların uçları, **renal piramit** adı verilen böbrek dokularını kuşatır. Renal piramitler, böbreğin **medulla** adı verilen içteki öz kısmını oluşturur. Medulla, **korteks** adı verilen dış tabakayla kaplanır; korteks granüllü görünüme sahiptir. Korteks ve medulla arasında, renal arter, nefronlara kan götüren çok sayıda arteriyole bölünür. Aynı bölgedeki renal ven, peritubüler kılcal damarlardan kanı alan birçok venülden kan toplar.

Böbrek içerisindeki nefronların organizasyonu, çok düzenlidir. Bowman kapsülleriyle birlikte glomerulusların tümü, kortekse yerleşmiştir. Renal tubülün başlangıçtaki kısmına, **proksimal kıvrıntılı tubül** adı verilir –glomerulusa en yakın kısım olduğundan "proksimal", bükülmüş olduğundan dolayı da "kıvrıntılı" denmektedir (**Şekil 52.9C**). Proksimal kıvrıntılı tubülün tümü, kortekste yer almaktadır.

Renal tubül, medulla içerisine girdiği noktada düzleşir ve medulla içerisine doğru iner. Tubül, medulla içerisinde keskin bir U şeklinde kıvrım meydana getirir ve geriye kortekse doğru çıkar; oluşturulan yapıya **Henle kulpu (Henle ilmeği)** adı verilir. Bazı nefronlar, diğerlerine göre daha uzun Henle ilmeğine sahiptir. İnsan nefronlarının yüzde 20-30 kadarı, korteksin daha derinlerinde (yani, medulla sınırına yakın) yer alan glomerulusla ve medullanın derinliklerine kadar uzanan uzun Henle kulplarına sahiptir. Glomerulusları korteks içerisinde daha yukarıda yer alan nefronlar, genellikle, medulla içerisine sadece kısa bir mesafe inen kısa Henle kulplarına sahiptirler. Daha sonra göreceğimiz gibi, uzun ilmekler, böbreğe idrarı konsantre etme yeteneği vermesi bakımından memeli nefronunun çok önemli adaptasyonudur.




**52.9 İnsan Boşaltım Sistemi** (A) İnsanın böbrekleri, karın boşluğunun orta geri bölgesinde olmak üzere sırt kısmına dayanmış olarak yer alırlar. (B) Oldukça organize olmuş iç yapı, böbrek fonksiyonunun temelini oluşturur. Nefronların belirli kısımları, organın korteks denen dış bölgesinde yer alır; diğer kısımları ise medulla denen iç kısmında yer alır. (C) Glomeruluslar, proksimal ve distal tubüller, böbreğin korteksine yerleşmiştir. Henle kulpları, birbirlerine paralel uzanırlar; ve önce aşağıya doğru medullaya ve daha sonra da geriye kortekse doğru düz bölümler olarak uzanırlar. Toplama kanalları, korteksten medullanın iç yüzeyine doğru uzanırlar; medullada üreter içerisine açılırlar. Vaza rekta, Henle kulplarına paralel uzanan peritubüler kılcal damarlardır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 52.3 • İnsan Boşaltım Sistemi**

Henle ilmeğinin *çıkıcı kolu* (*ascending kol*), kortekse ulaştığı zaman **distal kıvrıntılı tubül** haline gelir - glomerulustan uzak olduğundan "distal" denmektedir. Çok sayıda nefronun distal kıvrıntılı tubülleri, korteksteki ortak **toplama kanalına** birleşir. Toplama kanalları, renal piramit boyunca aşağıya doğru inerken Henle kulplarına paralel uzanır ve onların uçlarını geçerek içeriklerini huni biçimindeki *pelvis* içerisine boşaltır. Her bir renal piramidi çevreleyen pelvis bölümleri birleşir ve üreter olarak böbreği terk eder (bakınız Şekil 52.9B).

Böbreğin kan damarlarının organizasyonu, nefronların organizasyonuna yakından paralellik göstermektedir (bakınız Şekil 52.9C). Böbrek atardamarından daha küçük arterler dallanır; bunlar, korteks içerisine yayılarak her glomerulusa kan taşıyan afferent arteriyolleri oluşturur. Her glomerulusun kanını bir efferent arteriyol alır; efferent arteriyol, peritubüler kılcal damarları meydana getirir ve bu kılcal damarların çoğu, tubüllerin korteksteki kısımlarının çevresini sarar. Görmüş olduğumuz gibi, glomerular ve peritubüler kılcal damarlar arasındaki çok yakın ilişki, kan ve nefron tubüllerinin özelleşmiş bölgeleri arasındaki alış verişe izin verir.

Peritubüler kılcal damarların bazıları, Henle kulpuna ve toplama kanallarına paralel biçimde medulla içerisine doğru uzanarak **vasa recta** adı verilen damar ağını meydana getirir. Bir nefrondan gelen peritubüler kılcal damarların tümü, bir venülde tekrar birleşir; bu venül ise diğer nefronlardan gelen venüllerle birleşerek sonunda böbrek toplardamarına bağlanırlar. Biraz sonra göreceğimiz gibi, memeli böbreğinin idrarı yoğunlaştırma yeteneği, böbrek medullasında suyun geri emilmesine bağlıdır, vaza rekta, suyun renal medulladan çıkıp dolaşım sistemine girdiği bir bulvardır.

### Glomerular süzüntünün çoğu, proksimal kıvrıntılı tubül tarafından geri emilir

Glomerulus tarafından süzülen suyun ve çözünmüş maddelerin çoğu, geriye emilir ve idrarda ortaya çıkmaz. Biz, idrar

üretim hızını glomeruluslar tarafından gerçekleştirilen süzülme hızıyla karşılaştırarak bu sonuca varabiliriz. Böbrekler, dakikada yaklaşık olarak 1 litre ve günde yaklaşık olarak 1.500 litre kan kabul eder. Bu büyük hacmin ne kadarı glomeruluslardan süzülür? Yanıt yaklaşık yüzde 12'sidir. Bu, halen daha büyük bir hacimdir –günde 180 litre! Biz, normal olarak, günde 2-3 litre idrar çıkarırız, böylece glomeruluslardan süzülen sıvı hacminin yüzde 98'i kana geri döndürülür. Bu devasa sıvı hacmi, nerede ve nasıl geri emilmektedir?

Proksimal kıvrıntılı tubül (PCT), glomerular süzüntüden suyun ve çözünmüş maddelerin geri emiliminin çoğundan sorumludur. Renal tubülün bu kısmındaki hücreler, geri emilim için apikal (tubülün içerisine bakan) yüzey alanını artıran çok sayıda mikrovillusa sahiptir; bu hücreler aynı zamanda çok sayıda mitokondriye sahiptir – metabolik olarak aktif olduklarının işareti. PCT hücreleri, $Na^+$ iyonlarını ($Cl^-$ onu takip eder), glukoz ve amino asitler gibi diğer çözünmüş maddeleri tubül sıvısından aktif olarak dışarıya taşır.

Kandan süzülmüş olan glukoz ve amino asit moleküllerinin hemen hemen hepsi PCT hücreleri tarafından aktif olarak geri emilir ve hücre dışı sıvı içerisine taşınır. Proksimal tubülden doku (interstitial) sıvısı içerisine çözünmüş maddelerin aktif taşınması, suyun ozmotik olarak bunu izlemesine yol açar. Su ve çözünmüş maddeler interstitial sıvı içerisine hareket ettiğinde, peritubüler kılcal damarlar tarafından alınır ve venöz kana geri döndürülür. Bu işlem sayesinde, başlangıçta nefrona giren sıvının yüzde 75'inden daha fazlasının geri emilimi başarılır.

Proksimal kıvrıntılı tubül tarafından suyun ve çözünmüş maddelerin büyük bölümünün geri emilimi gerçekleştirilmesine rağmen, PCT boyunca akan sıvının genel ozmolaritesi değişmez. Bu nedenle, PCT'de gerçekleşen işleme *izozmotik reabsorpsiyon* adı verilir. Henle kulpuna giren sıvı, kan plazmasıyla aynı ozmolariteye sahiptir; fakat bileşimi farklıdır. O zaman, böbrek, kan plazmasından daha konsantre olan idrarı nasıl üretmektedir?

### Henle kulpu böbreğin medullasında bir konsantrasyon gradiyenti yaratır

İnsanlar, kan plazmalarından dört kat daha konsantre idrar üretebilirler. Bu bölümün başında anlatmış olduğumuz vampir yarasa, kendi kan plazmasından yirmi kat daha konsantre idrar üretebilir. Memeli böbreğinin konsantre etme yeteneği, Henle kulplarının anatomik düzenlenmesiyle mümkün hale gelen **ters akımla çoğaltama** işleminden doğmaktadır. "Ters akım" terimi, inici ve çıkıcı kollar içerisindeki tubül sıvısındaki akışın birbirine zıt yönde olduğuna işaret etmektedir. "Çoğaltma" terimi ise, bu sistemin, medulla içerisinde bir çözünmüş madde konsantrasyon gradiyenti yarattığını ifade etmektedir.

Henle kulpunun kendisi, konsantre idrar üretmez; onlar, daha ziyade, medulla içerisindeki hücre dışı sıvının ozmolaritesini kademeli bir şekilde artırır. Örneğin, insandaki hücre dışı sıvının ozmolaritesi, medullanın kortekse yakın üst kısmında 300 mosm/l (kan plazmasının konsantrasyonuna eşit) değerine sahipken bu değer artış göstererek Henle kulpunun U dönüşü yaptığı kısmın yakınında yaklaşık 1.200 mosm/l'ye ulaşır (bakınız Şekil 52.10). Henle kulpları bu etkiyi nasıl yaratır?

Henle kulpunun farklı bölümlerini meydana getiren hücreler, anatomik olarar ve işlevsel olarak farklılıklar gösterir. İnici kolun hücreleri ve çıkıcı kolun başlangıcında yer alan hücreler, incedir, mikrovillusları yoktur ve az sayıda mitokondri içerirler. Onlar, taşıma için özelleşmemişlerdir. Çıkıcı kolun yukarısına doğru, hücreler, aktif taşıma için özelleşir. Bu hücreler, kalındır ve çok sayıda mitokondri içerirler. Buna göre, Henle kulpunun bölümleri, *inici ince kol*, *çıkıcı ince kol* ve *çıkıcı kalın kol* olarak isimlendirilir (**Şekil 52.10**).

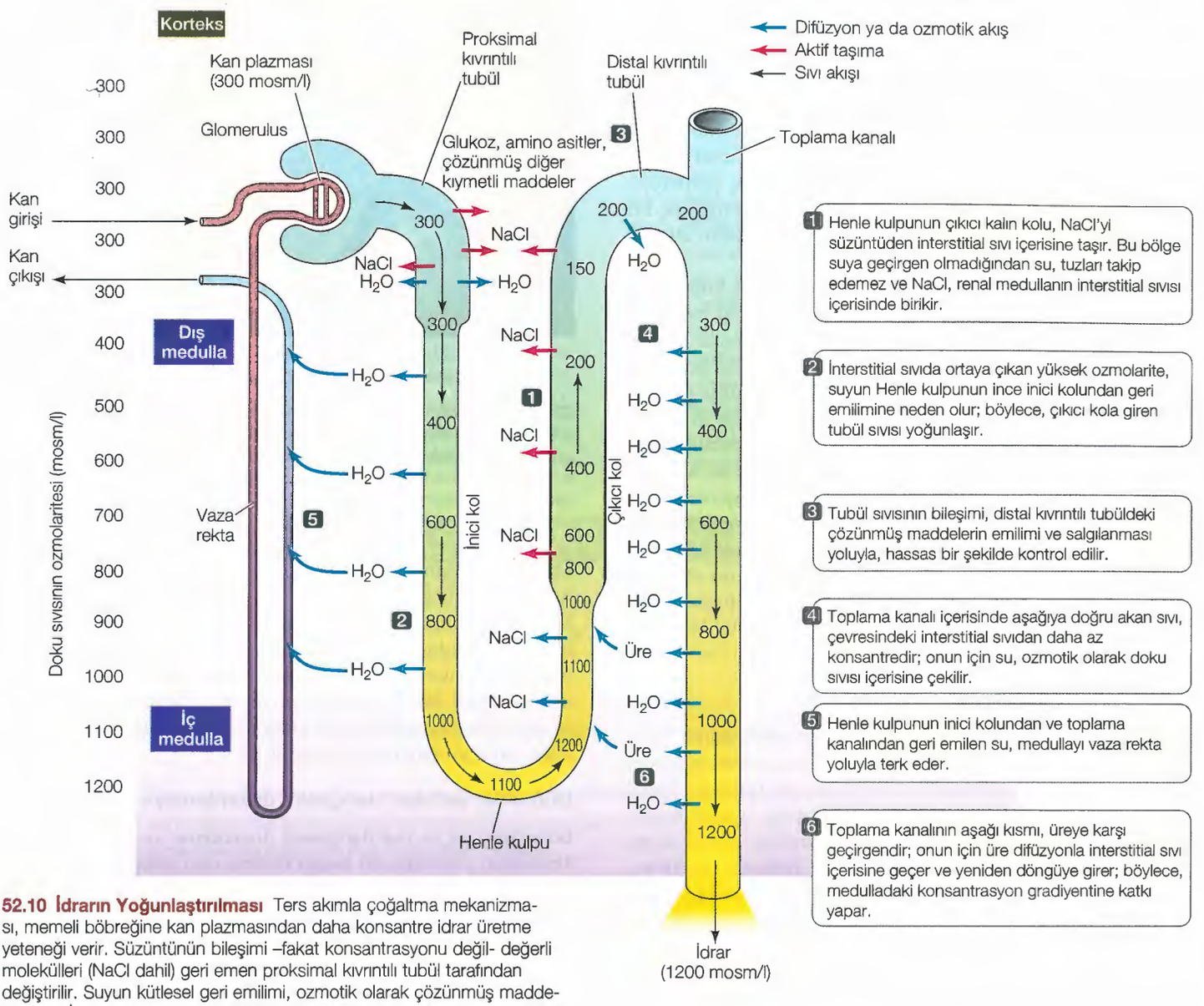
Ters akımla çoğaltma mekanizması, önce çıkıcı kalın kolda meydana gelen olayları göz önünde bulundurulursa daha kolay anlaşılabilir (Şekil 52.10, not 1). Çıkıcı kalın kolun hücreleri, $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonlarını tubül sıvısından geri absorblayarak doku sıvısı içerisine verir. (Takip eden tartışmada, hücre dışı sıvısının iki ögesi arasındaki ayrımı yapacağız –kan plazması ve interstitial sıvı). Çıkıcı kolun kalın kısmı, suya karşı geçirgen değildir; onun için $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonlarının tubül sıvısından geri emilmesi, çevredeki doku sıvısı içerisinde bu çözünenlerin konsantrasyonunu yükseltirken distal kıvrıntılı tubüle giren tubüldeki sıvının konsantrasyonunu azaltır.

Buna zıt olarak, ince inici kolun suya karşı geçirgenliği fazladır, fakat $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonlarına karşı fazla geçirgen değildir. Lokal interstitial sıvı, inici kola komşu olan kalın çıkıcı koldan geri emilen $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonları sayesinde daha konsantre hale getirildiğinden, bu sıvı inici kol içerisindeki tubül sıvısından ozmotik olarak su çeker. Onun için, inici koldaki sıvı, renal medullanın tabanında Henle kulpunun U harfi şeklinde dönüş yaptığı kısma doğru aktıkça daha konsantre hale gelir (şekil 52.10, not 2).

Çıkıcı ince kol, çıkıcı kalın kol gibi, suya karşı geçirgen değildir. Fakat, $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonlarına karşı geçirgendir. Konsantre durumdaki tubül sıvısı, çıkıcı ince kol içerisinde yukarı doğru aktıkça, çevredeki interstitial sıvıdan daha konsantre durumda olduğu için $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonları difüzyonla interstitial sıvıya geçer. Tubül sıvısı, çıkıcı kolun kalın kısmına ulaşınca, $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonlarının tubül sıvısından alınıp aktif taşımayla interstitial sıvı içerisine verilmesine devam edilir.

Distal kıvrıntılı tubüle ulaşan tubül sıvısı, yukarıda anlatılan işlemlerin sonucu olarak, kan plazmasından daha az konsantredir (Şekil 52.10, not 3); ve renal medulla içerisinde kalmış olan çözünmüş maddeler, medullanın interstitial sıvısı içerisinde bir konsantrasyon gradiyenti yaratmıştır (Şekil 52.10'deki zemin rengindeki ton farklılığı buna işaret etmektedir).

Medulla içerisindeki kan akışının Henle kulpları tarafından yaratılan konsantrasyon gradiyentini niçin alıp götürmediğini merak edebilirsiniz. İnici ve çıkıcı peritubüler kılcalların –vasa recta- medulla içerisinde birbirlerine paralel düzenlenmiş olmaları, medulla içerisindeki konsantrasyon gradiyentinin korunmasına yardım eder. Bu kılcal damarlar, hem tuza ve hem de suya karşı geçirgendir. Onun için, kan vaza rektanın inici kolunda aşağıya doğru aktığında medullanın konsantre durumdaki interstitial sıvısıyla karşılaşır; bu durumda kan, su kaybeder ve tuz kazanır. Kan, vaza rektanın çıkıcı koluyla medullanın tabanından yukarıya doğru aktığında, az önce bahsedilenin zıttı ortaya çıkar (su kazanılır ve çözünenler kaybedilir); çünkü kan şimdi, çevredeki interstitial sıvıdan daha konsantredir (Şekil 52.10, not 4-6). Vaza rekta




**52.10 İdrarın Yoğunlaştırılması** Ters akımla çoğaltma mekanizması, memeli böbreğine kan plazmasından daha konsantre idrar üretme yeteneği verir. Süzüntünün bileşimi –fakat konsantrasyonu değil- değerli molekülleri (NaCl dahil) geri emen proksimal kıvrıntılı tubül tarafından değiştirilir. Suyun kütlesel geri emilimi, ozmotik olarak çözünmüş maddeleri izler. İdrarın yoğunlaştırılma işlemi, NaCl'yi aktif olarak geri emen fakat suya geçirgen olmayan Henle kulpunun çıkıcı kalın kolunda başlar. Geriye emilen NaCl'nin birazı, inici kola girer ve böylece renal medullada tutularak interstitial sıvıda bir konsantrasyon gradiyenti yaratır. Toplama kanalındaki idrar, bu konsantrasyon gradiyentinden geçtiğinde, ozmotik olarak su kaybeder ve oldukça konsantre hale gelir.

içerisindeki kan ile interstitial sıvı arasında tuzların ve suyun bu ters akımla alışveriş dinamiği, medulladaki interstitial sıvının bileşiminde net olarak çok küçük bir değişime yol açar.

## Böbrek tubüllerinin su geçirgenliği su kanallarına bağlıdır

Proksimal kıvrıntılı tubül gibi bazı tubül bölgelerinin suya karşı çok geçirgen olduğu halde Henle kulpunun çıkıcı kolunun kalın kısmı gibi başka kısımların suya karşı geçirgen olmadığını kaydettik. Nefronun farklı bölgelerinin su geçirgenliğindeki farklılıklar nasıl ortaya çıkmaktadır? Suya karşı fazla geçirgen olan nefron bölgeleri, çok miktarda *aquaporin* içerir; akuaporinler, su kanallarını oluşturan zar proteinlerinin bir sınıfıdır (bakınız Kısım 6.3). Akuaporinler, böbreğin proksimal kıvrıntılı tubül hücrelerinde ve Henle kulpunun inici kolunda bol miktarda bulunur; fakat Henle kulpunun çıkıcı kolunda yer almazlar. Akuaporinlerin keşfi, Johns Hopkins Üniversitesinden Peter Agre'ye 2003 yılında Kimya Dalında Nobel Ödülü kazandırmıştır.

Bir ilginç evrimsel not olarak akuaporinler, aynı zamanda, amfibilerde su dengesinin korunmasında önemlidir. Pekçok amfibi, sulu ortamda olmadığı zaman, nemli topraktan su kazanabilir; çünkü onlar karın kısmını kaplayan derilerinin epitel hücrelerinde akuaporinlere sahiptir. Böylece, su, onların derisinden osmozla interstitial sıvı içerisine geçebilir.

### Distal kıvrıntılı tubül idrarın kompozisyonu üzerinde ince ayar yapar

Distal kıvrıntılı tubülün ilk kısmı, Henle kulpunun çıkıcı kalın koluna benzer. $Na^+$ ve $Cl^-$ iyonları, tubül sıvısından dışarıya taşınır fakat su, onları takip edemez. Sonuç olarak, tubül sıvısı, daha da seyreltik hale gelir. Fakat, distal kıvrıntılı tubülün daha sonraki kısımları, suya karşı geçirgen olabilir; ve su, tubülden interstitial sıvı içerisine ozmotik olarak çekilebilir. Tubül sıvısı, distal tubülden toplama kanalına aktığında, bu sıvının ozmolaritesi, kan plazmasının ozmolaritesinin altında ya da ona eşit olabilir.

Distal tubülün bir önemli işlevi, idrarın iyon kompozisyonunun ince ayarıdır. Kalsiyum, fosfat, bikarbonat ve potasyum gibi maddelerin kütlesel geri emilimi proksimal kıvrıntılı tubülde gerçekleşmesine karşın, bu maddelerin konsantrasyonlarındaki değişiklikler, distal kıvrıntılı tubülde gerçekleştirilir. Örneğin potasyum olayında, eğer bir kişinin potasyumu tükenecek olursa, bu iyon, distal kıvrıntılı tubülde geri emilir; fakat eğer kişide potasyum miktarı fazlaysa, bu iyon distal kıvrıntılı tubül içerisine salgılanır. Aşağıda göreceğimiz gibi, $K^+$ iyonunun bu alış verişi *aldosteron* hormonu tarafından kontrol edilir. Başka bir örnek distal kıvrıntılı tubülde $Ca^{2+}$ iyonunun geri emilmesidir; bu olay, D vitamininin etkisiyle kontrol edilir. İdrar kompozisyonunun ince ayarı, toplama kanalında devam eder. Tahmin edeceğiniz gibi, distal kıvrıntılı tubüldeki iyon taşıyıcıların listesi geniştir.

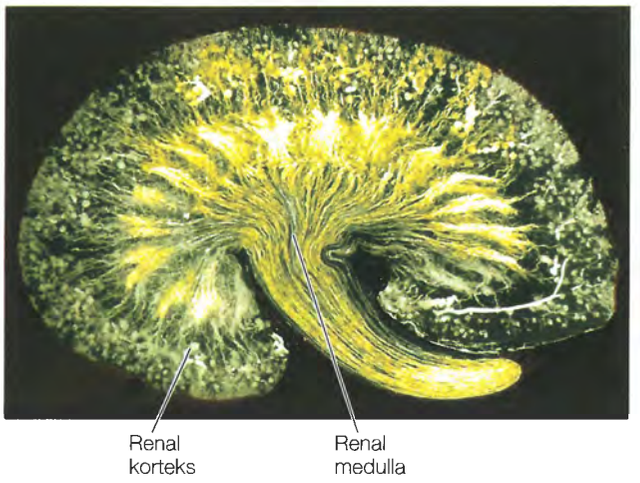
### İdrar, toplama kanalında yoğunlaştırılır

Toplama kanalına giren tubül sıvısı, kan plazmasıyla aynı çözünen *konsantrasyonuna* sahiptir; fakat bu sıvının çözünen *kompozisyonu* plazmanınkinden önemli ölçüde farklıdır. Tubül sıvısı içerisindeki ana çözünen, şimdi, üredir, çünkü tuzlar, nefron içerisinde daha önceden geri emilmiştir. Tubül sıvısı, toplama kanalında aşağıya doğru aktıkça, ozmotik olarak suyunu interstitial sıvıya verir; ve su, vaza rekta aracılığıyla dolaşım sistemine geri döner (bakınız Şekil 52.10).

Henle kulplarının ters akımla çoğaltma işlemi tarafından böbrek medullasında tesis edilen konsantrasyon gradiyenti, suyu toplama kanallarından çeken ozmotik potansiyel yaratır. Toplama kanalları renal kortekste başlar ve renal piramitlerin uçlarında üretere dökülmeden önce renal medullayı kat eder. Bu yolculuk sırasında, çevredeki interstitial sıvının çözünen konsantrasyonu artar; ve toplama kanalı içerisindeki idrardan gitgide daha fazla su geri emilebilir. İdrar üretere ulaştığı zaman, büyük ölçüde konsantre edilmiştir ve ana çözünen maddesi üredir.

Toplama kanalından su çekildiğinde, bir miktar üre de medulladaki interstitial sıvının içerisine sızarak onun ozmotik potansiyeline katkı yapar. Bu üre, Henle kulpunun içersisine geriye difüze olur ve toplama kanalına geri döndürülür. Renal medulladaki ürenin geri dönüşümü, konsantrasyon gradiyentine ve böylece, böbreğin toplama kanalındaki üreyi konsantre etme yeteneğine önemli ölçüde katkı yapar.

Genel olarak, bir memelinin idrarını konsantre etme yeteneği, kendi renal medullasında tesis edebildiği maksimum konsantrasyon gradiyenti tarafından belirlenir. Konsantrasyon gradiyentini artırmak için önemli bir adaptasyon, Henle kulpunun uzunluğunu genel böbrek büyüklüğüne göre artırmaktır. Örneğin, küçük çöl sıçanı, son derece uzun Henle kulplarına sahiptir ve renal piramidi (onun böbreklerinin her biri, bizimkinin aksine, sadece bir tane renal piramit içerir), böbreğin konkav yüzeyinin dışından üreterin içerisine kadar uzanır (**Şekil 52.11**). Bu hayvanlar, suyu korumada öylesine verimlidirler ki sadece yiyeceklerinin metabolizmasından salınan suyu kullanarak yaşayabilirler.




**52.11 Yoğunlaştırma Yeteneği** Memeli böbreğinin idrarı yoğunlaştırma yeteneği, Henle kulpunun uzunluğunun böbreğin genel büyüklüğüne göre uzunluğuna bağlıdır. Bir çöl faresinin böbreği, tek bir renal piramide sahiptir; buradaki Henle kulpları öylesine uzundur ki piramit üreterin içerisine kadar uzanır (üreter gösterilmemiş).

### Böbrekler asit-baz dengesini düzenlemeye yardım eder

Böbrekler, su ve tuz dengesini düzenleme ve azotlu atıkları atmasının yanı sıra, bir başka önemli role sahiptir: hücre dışı sıvıların hidrojen iyonu konsantrasyonunu (pH) düzenlerler. pH, önemli bir değişkendir, çünkü pH, proteinlerin yapısını ve işlevini etkiler.

Kimyasal bir çözeltideki pH değişikliklerini en aza indirmenin bir yolu, bir *tampon* –yani, hidrojen iyonlarını absorblayabilen ya da salabilen bir madde- eklemektir (bakınız Kısım 2.4). Kandaki ana tamponlar, karbonik asidin ayrışmasından oluşan bikarbonat iyonlarıdır ($HCO_3^-$; bakınız Şekil 49.14); karbonik asit ise $CO_2$'ye su ilave edilerek aşağıdaki denge reaksiyonuna göre oluşturulur:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

Bu eşitlikten, eğer bu reaksiyona fazla hidrojen iyonu ilave edilecek olursa, reaksiyonun sola doğru kayacağını ve fazla olan $H^+$ iyonlarını absorblayacağını görebilirsiniz. Ancak eğer hidrojen iyonları reaksiyon karışımından uzaklaştırılacak olursa, reaksiyonun sağa doğru kayacak ve daha fazla $H^+$ iyonu verecektir.

$HCO_3^-$ tampon sistemi, kanın pH'sını ve dolayısıyla interstitial sıvınınkini kontrol etmek için önemlidir; çünkü reaksiyon, fizyolojik olarak sağa doğru itilebilir ve sola doğru çekilebilir. Kandaki $CO_2$ düzeylerini akciğerler kontrol eder; böylece reaksiyonun asit kısmını değiştirir. $CO_2$, reaksiyonun asit kısmı olarak düşünülür; çünkü eğer siz ilave $CO_2$ ekleye-

cek olursanız, daha fazla $H^+$ iyonu üretilerek reaksiyon sağa kayar. Reaksiyonun baz kısmını, böbrekler kontrol eder; böbrekler, kandan $H^+$ iyonlarını uzaklaştırır ve $HCO_3^-$ iyonlarını kana geri döndürür. $H^+$ iyonları, kandan nasıl uzaklaştırılır?

$H^+$ iyonlarını salgılama ve $HCO_3^-$ iyonlarını geri emmek için bir mekanizma, amonyak ($NH_3$) ve amonyum iyonları ($NH_4^+$)gerektirir. Tubül hücrelerindeki glutamin metabolizması, $NH_3$ ve $HCO_3^-$ üretir. $HCO_3^-$, interstitial sıvı içerisine geri emilir. $NH_3$, tubül sıvısının içerisine bir $NH_4^+$ taşıyıcısı vasıtasıyla taşınır; $NH_4^+$ taşıyıcısı, insanın ve diğer genomların sekanslarının belirlenmesinden gelen yeni proteinleri tanımlamak için gösterilen çabayla yakın zamanda karakterize edilmiştir (**Şekil 52.12**).

$H^+$ salgılama ve $HCO_3^-$ iyonlarını geri emmek için başka bir mekanizma, **Şekil 52.13**'de gösterilmiştir. $H^+$, tubül sıvısı içerisine $Na^+$ iyonu ile değiş tokuş yapılarak taşınır. $H^+$ iyonu glomerulustan süzülmüş olan $HCO_3^-$ ile birleşerek $H_2CO_3$ üretir; karbonik asit, $H_2O$ ve $CO_2$'te ayrışır. Karbon dioksit, tubül hücresinin içerisine difüze olur; tubül hücresi, bünyesinde bulunan karbonik anhidraz enzimi sayesinde $HCO_3^-$ üretir; bu $HCO_3^-$, interstitial sıvıya ve oradan da kana taşınır.

### Böbrek yetmezliği diyalizle tedavi edilir

Böbrek fonksiyon kaybı ya da *böbrek yetmezliği*, tuzların ve suyun atılamaması (onun için yüksek kan basıncı), ürenin atılamaması (üremi zehirlenmesi) ve pH'nın düşmesiyle (asidozis) sonuçlanır. Tam böbrek yetmezliği olan bir kişi, eğer tedavi edilmezse 2 hafta içerisinde ölecektir. Ağır fakat oldukça başarılı bir tedavi, böbrek naklidir; fakat, ekseriyetle uygun bir böbrek temini için epeyce bir süre sabırla beklemek gerekir. Onun için, yapay böbrekler ya da böbrek diyaliz makineleri, gerekli tedavi tarzlarıdır.

Diyaliz makinesinde hastanın kanı, yarı geçirgen zarlardan yapılmış çok sayıda küçük kanaldan akar (**Şekil 52.14**). Diyaliz çözeltisi, kendisinden küçük moleküllerin difüzyonla geçebildiği bu zarların diğer tarafında akar. Moleküller ve iyonlar, yüksek konsantrasyonda bulundukları alandan düşük konsantrasyonda bulundukları alana difüzyon yaparlar;

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 52.12 Böbrek Tubüllerindeki Bir Amonyum Taşıyıcısı?

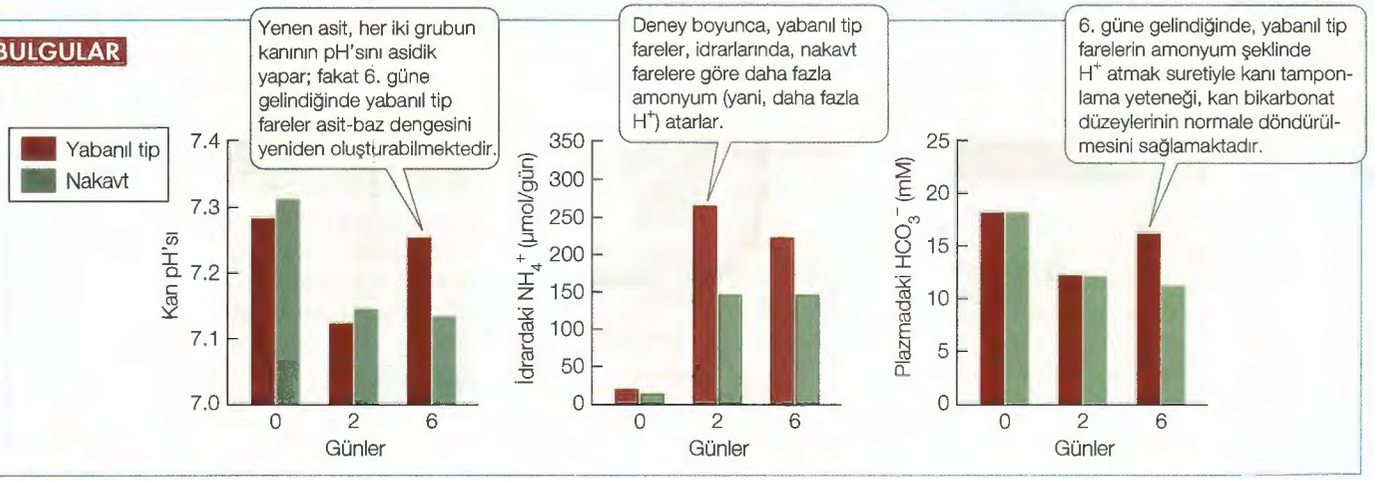
Böbreklerin hidrojen iyonlarını atmaları ve kanı tamponlamalarının önemli bir yolu, böbrek tubülleri içerisine amonyak ($NH_3$) salgılamaktır. Rh kan antijeni ailesinden bir protein olan Rhcg'nin işlevi saptanıncaya kadar, amonyağın basitçe tubüllerin içerisine difüzyonla geçtiği sanılıyordu. Bu deney, bir farede *Rhcg* geninin kaybedilmesinin aşırı miktarda $H^+$ atarak (amonyum formunda) kanlarını tamponlama yeteneğinin bozulduğunu ispatladı.

**HİPOTEZ** **Rhcg proteini, bir amonyum taşıyıcısıdır ve böbreğin asit-baz dengesindeki rolü için önemlidir.**

**YÖNTEM**

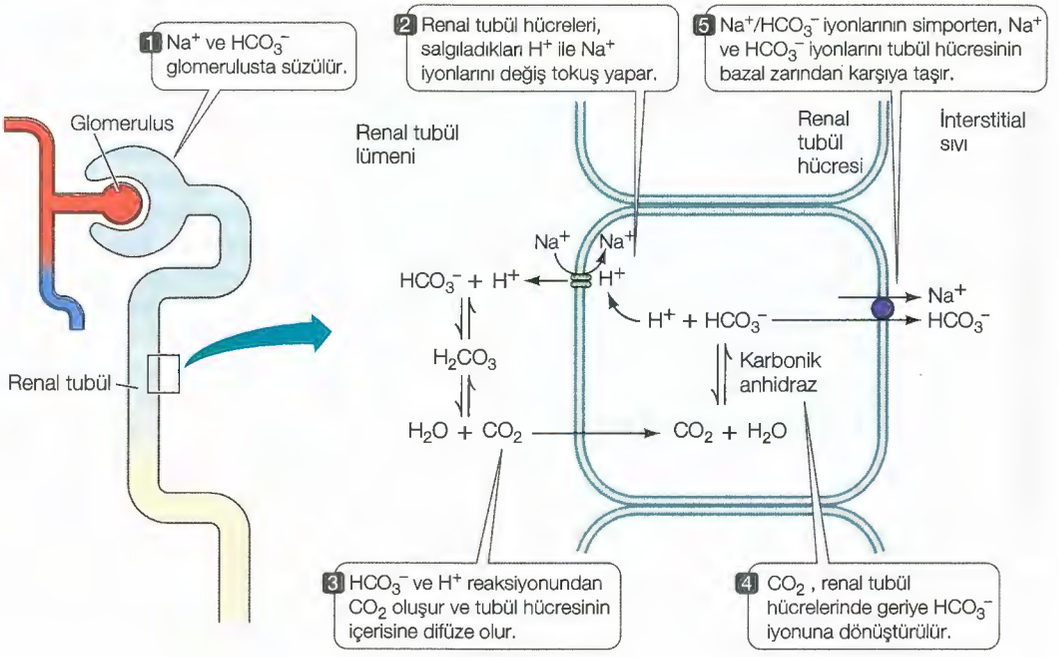
1. Rhcg proteininden sorumlu geni çalışmayan (nakavt) bir fare soyu yaratınız (bakınız Kısım 18.4).
2. Deney ve kontrol grubu (yabanıl tip) farelerinde kanın başlangıç pH'sını, plazma bikarbonat ($HCO_3^-$) düzeyini ve üre amonyum ($NH_4^+$) düzeylerini ölçünüz.
3. Kontrol farelerine ve Rhcg nakavt farelere, 6 gün boyunca, $NH_4Cl$ (amonyum klorür, hafif bir asit) içeren su içiriniz.
4. Üç değişkeni (yukarıdaki madde 2'ye bakınız) 2 ve 6. günlerde ölçünüz.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **İşlevsel Rhcg proteininin yokluğu, farenin amonyum iyonlarını idrarı içerisine salgılama yeteneği bozulur; böylece asit-baz dengesini düzenleme kapasitesi sınırlanır. Bu protein, muhtemelen, böbrek tubüllerinde bir amonyak taşıyıcısıdır.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

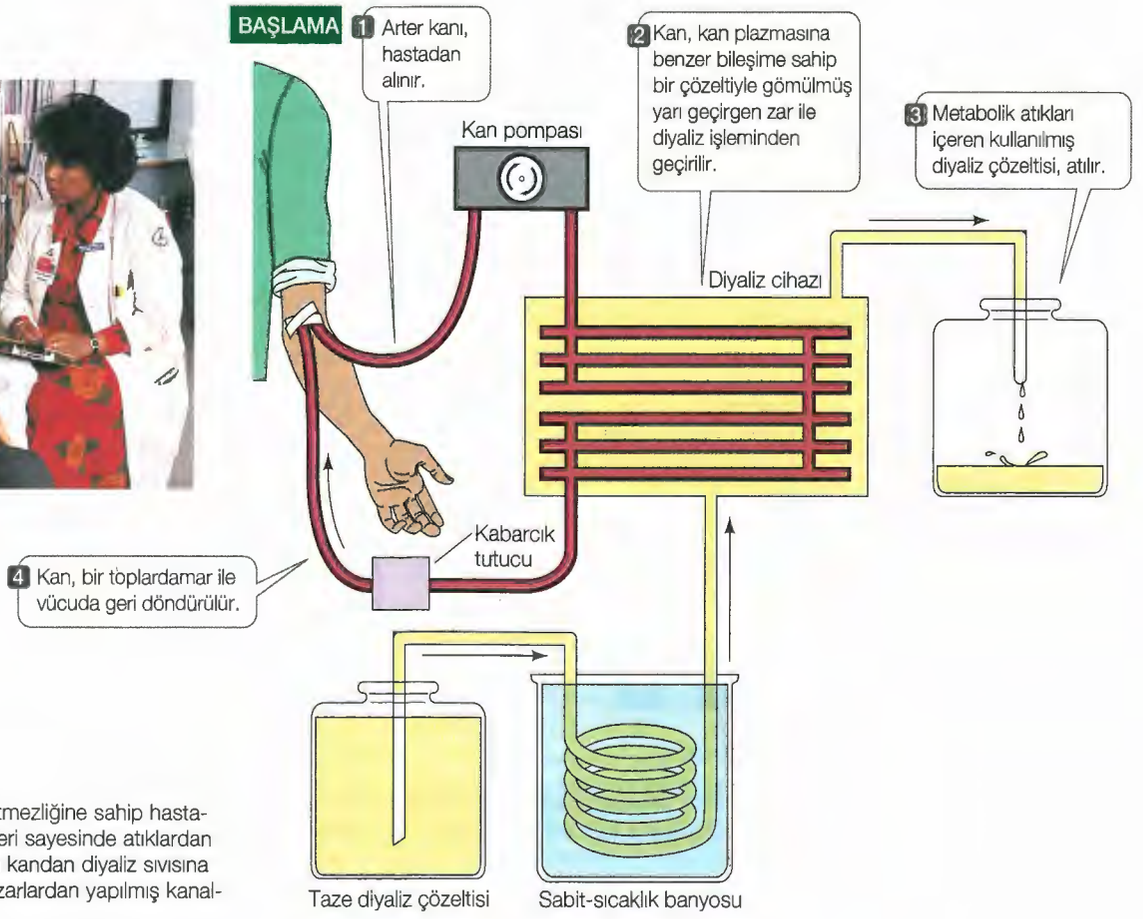



**52.13 Böbrek Asitleri Atar ve Bazları Korur** Bikarbonat iyonları, glomerulustan süzülen kandan dışarıya alınır; renal tubül hücreleri, hidrojen iyonlarını tubül sıvısı içerisine salgılar. Renal tübül içerisindeki süzülmüş olan bikarbonat, salgılanan hidrojen iyonların tamponlayarak idrarın çok asidik olmasını önler. Bikarbonat ve hidrojen iyonlarının reaksiyonundan oluşan $CO_2$, renal tubül hücreleri tarafından geriye bikarbonat iyonlarına dönüştürülür ve doku sıvısına geri verilir.

onun için diyaliz sıvısının bileşimi çok önemlidir. Korunmasına gereksinim duyulan moleküllerin ve iyonların konsantrasyonları, kan içerisinde oldukları gibi, diyaliz sıvısında aynı konsantrasyonda olmalıdır. Kandan uzaklaştırılması gereken moleküllerin ve iyonların konsantrasyonları, diyaliz sıvısında sıfırdır. Diyaliz sıvısının toplam ozmotik basıncı, plazmanınkine eşit olmalıdır.

Hastanın kanının yaklaşık 500 ml'si herhangi bir anda diyaliz makinesindedir; ve ünite, dakikada birkaç yüz mililitre kanı işler. Böbrek fonksiyonundan yoksun olan bir hasta,






**52.14 Böbrek Diyalizi** Böbrek yetmezliğine sahip hastalar, kanlarını, böbrek diyaliz makineleri sayesinde atıklardan arındırabilirler. Kan, atık moleküllerin kandan diyaliz sıvısına geçmesine izin veren yarı geçirgen zarlardan yapılmış kanallardan akar.

haftada üç kez 4-6 saat diyaliz makinesine girmek zorundadır.

## 52.5 ÖZET

**Nefronların anatomik organizasyonu, memeli böbreğinin kandan daha yoğun olan idrar üretme yeteneği verir; dolayısıyla suyu korumak suretiyle hücre dışı sıvı hacminin korunmasını sağlar. Tuzların, çözünmüş diğer kıymetli maddelerin ve suyun kitlesel geri emilimi proksimal kıvrıntılı tubülde gerçekleşir. Henle kulpu, ters akımla çoğaltıcı olarak davranarak renal medulladaki interstitial sıvının konsantrasyon gradiyentini yaratır. Toplama kanalları, renal medullada uzanır ve suyu ozmotik olarak çevredeki interstitial sıvıya vererek idrarı yoğunlaştırır.**

- Nefronun ters akımla çoğaltma mekanizması, böbreğin konsantre idrar oluşturmasını nasıl olası kıldığını açıklayınız. **Bakınız s. 1102 ve Şekil 52.10**
- Böbrek, asit-baz dengesine nasıl katkı yapar? **Bakınız ss. 1104-1105, Şekil 52.13**

Böbrekler, homeostasise çeşitli şekillerde katkı yapar; bunlar arasında hücre dışı sıvısının hacmini düzenleme, hücre dışı sıvısının ozmotik konsantrasyonunu ve iyon kompozisyonunu koruma ve pH'yı ayarlama yer alır. Daha sonra göreceğimiz gibi, böbrekler aynı zamanda kan basıncının düzenlenmesinde de büyük rol oynar.

# 52.6 Böbrek Fonksiyonları Nasıl Düzenlenir?

Birkaç düzenleyici mekanizma, kan basıncını, kanın ozmolaritesini ve kanın bileşimini koruması için böbrekler üzerine etki eder. Bu mekanizmaları ayrı ayrı tartışacağız; fakat onların her zaman birlikte çalıştığını akılda tutacağız.

### Glomerular süzülme hızı düzenlenir

Eğer böbrekler süzme işini durdurursa, diğer işlevlerinin hiçbirisini yerine getiremez. Sabit bir **glomerular süzülme hızının (GFR)** sürdürülmesi, böbreklere yeterli bir kan basıncında yeterli miktarda kan sağlanmasına bağlıdır. Böbrek atardamarları, böbreklere ekseriyetle yüksek basınçta kan getirir, çünkü onlar aort damarından erken dallanırlar. Ayrıca, *otoregülator mekanizmalar*, vücutta başka bir yerde ne olduğuna bakmaksızın böbrek fonksiyonları için yeterli miktarda kan ve kan basıncı olmasını garantiye alır. Böbreğin otoregülatör ayarlamaları, GFR'nin belirli bir düzeyde sürdürülmesini sağlamak için kalp debisindeki düşüşleri ya da kan basıncındaki düşüşleri telafi eder.

Bir otoregülatör mekanizma, kan basıncı düştüğü zaman afferent renal arteriyolun genişlemesidir. Bu genişleme, arteriyollerdeki direnci azaltır ve glomerulustaki kan basıncını korumaya yardım eder. Eğer arteriyol genişlemesi, GFR'yi düşmekten koruyamayacak olursa, böbrekler kana **renin** adı verilen bir enzim salar. Renin, kan dolaşımında yer alan anjiotensinojen adı verilen bir proteini anjiotensin I'e dönüştürür; daha sonra anjiotensin I, anjiotensin dönüştürücü enzim (ACE) tarafından aktif hormon olan anjiotensin II'ye ya da basitçe **anjiotensine** dönüştürür (**Şekil 52.15**). Anjiotensin, GFR'yi normale döndürmeye yardım eden birkaç etkiye sahiptir:

- Anjiotensin, efferent renal arteriyolleri daraltarak, glomerulusu terk eden kan için direnci yükseltir. Bir bahçe hortumunun ağzını parmakla kapatmaya benzer olarak, drenajın bu şekilde kısıtlanması glomerulus kılcallarındaki kan basıncını yükseltir.
- Anjiotensin, vücudun her yerindeki çevresel kan damarlarını daraltır; bu eylem, merkezi kan basıncını yükseltir.
- Anjiotensin, **aldosteron** hormonunu salması için adrenal korteksi uyarır. Aldosteron, böbreklerden sodyumun geri emilmesini uyarır; onun geri emilmesi, suyun daha etkili bir şekilde geri emilimine neden olur. Suyun geri emiliminin artırılması, kan hacminin korunmasına ve onun için de merkezi kan basıncının korunmasına yardım eder.
- Anjiotensin, susamayı uyarmak için beyin üzerine etki eder. Susamaya cevap olarak artan su alımı, kan hacmini ve kan basıncını artırır.

Böylece renin-anjiotensin-aldosteron sistemi ya da RAAS, kan basıncını ve böbrek fonksiyonunu sürdürmek için birçok cevabı koordine eder.

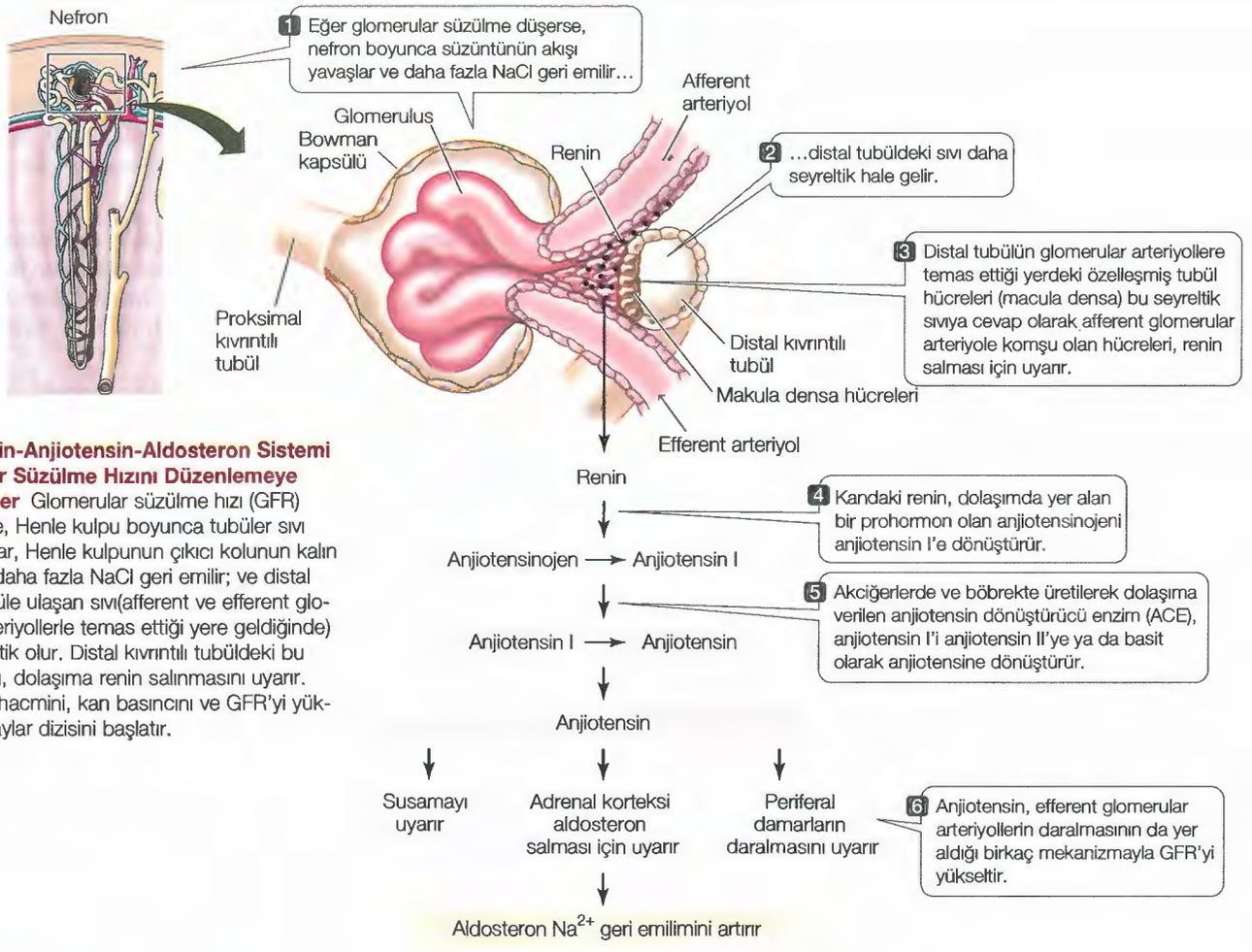
### Kanın ozmolaritesi ve kan basıncı ADH tarafından düzenlenir

Hipotalamustaki hücreler, posteriyör hipofizden *antidiüretik hormonun* (*ADH*, aynı zamanda *vazopressin* de denir) salınmasını uyarabilir; bu hormon, toplama kanallarının hücreleri üzerine etki ederek onların plazma zarlarının içerisine akuaporinlerin (su kanalları) sokulmasını tetikler. Akuaporinler, bu zarların suya karşı geçirgenliğini artırır, onun için daha fazla su, toplama kanallarındaki sıvıdan renal medullanın interstitial boşluğuna geri emilir. ADH'ın dolaşım sistemindeki düzeyi ne kadar yüksek olursa, zarlardaki akuaporin miktarı da o denli yüksek olur. Çeşitli faktörler, ADH salınmasını uyarabilir ya da inhibe edebilir. Böbrek fonksiyonu için büyük öneme sahip olan, kanın ozmolaritesini gözleyen ozmoreseptörler ve kanın basıncını izleyen gerilme reseptörleri vardır (**Şekil 52.16**).

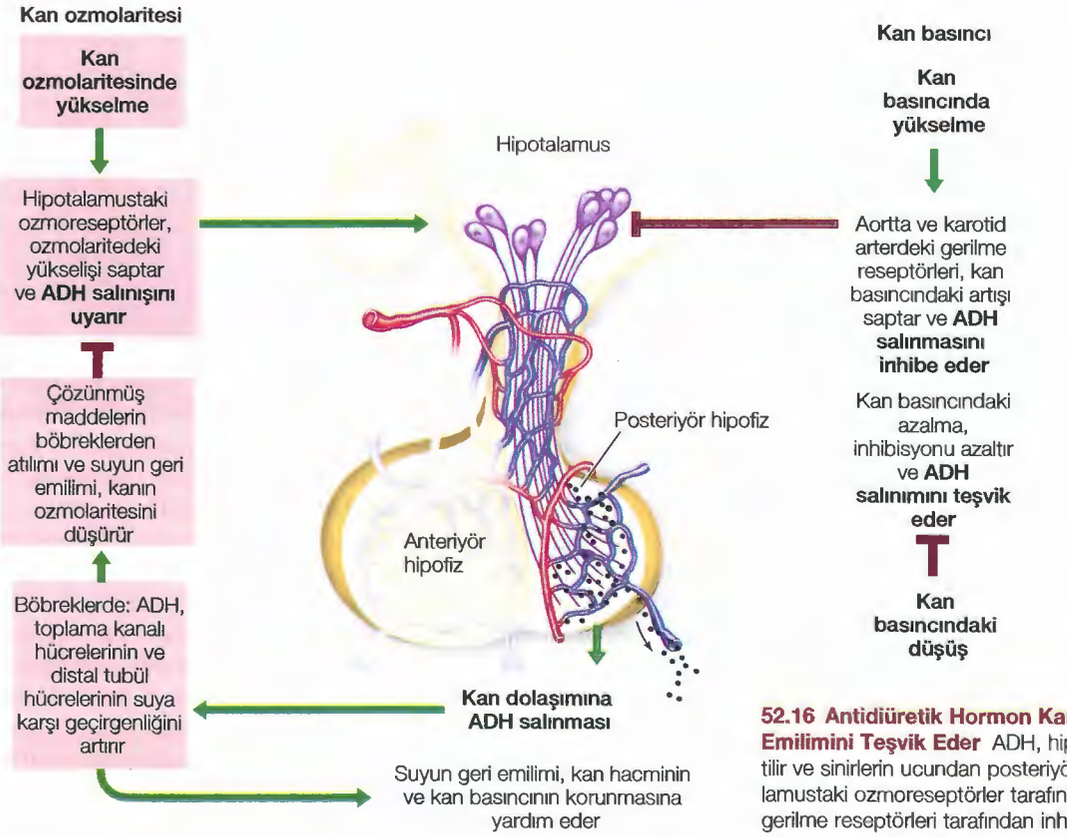
Hipotalamustaki ozmoreseptör nöronlar, kanın ozmolaritesindeki bir artışla aktive edilir; ve onlar, ADH salınmasını artırır. ADH, suyun geri emilimini kontrol ederek kanın ozmolaritesini düzenlemeye yardım eder. Ozmoreseptörler aynı zamanda susamayı uyarır. Sonuç olarak suyun korunması ve su alınması, kan hacmini artırarak kanı seyreltir.

Kan basıncında bir artışın olduğunu saptayan aort ve karotid arterlerin duvarlarındaki gerilme reseptörleri (bakınız Şekil 50.17), ADH salınmasını *inhibe* edecektir. Dolaşımda ADH düzeyi düşük olduğunda, daha az su geri emilir; bu olay, kan hacminin azalmasına ve kan basıncının düşmesine yol açar.

Kanama yoluyla kan kaybettiğinizde ya da buharlaşma yoluyla aşırı su kaybettiğinizde eğer kan basıncı düşerse, aort ve karotid arterler üzerindeki gerilme reseptörlerinin aktivitesi azalır. Bu nedenle bu gerilme reseptörlerinin impuls çıkarma hızı düştüğü zaman, bu reseptörlerden hipotalamusa kraniyal sinirlerle gönderilen uyarılar, ADH salınmasını inhi-




**52.15 Renin-Anjiotensin-Aldosteron Sistemi Glomerular Süzülme Hızını Düzenlemeye Yardım Eder** Glomerular süzülme hızı (GFR) düştüğünde, Henle kulpu boyunca tubüler sıvı akışı yavaşlar, Henle kulpunun çıkıcı kolunun kalın kısmından daha fazla NaCl geri emilir; ve distal kıvrıntılı tubüle ulaşan sıvı(afferent ve efferent glomerular arteriyollerle temas ettiği yere geldiğinde) daha seyreltik olur. Distal kıvrıntılı tubüldeki bu seyreltik sıvı, dolaşıma renin salınmasını uyarır. Renin, kan hacmini, kan basıncını ve GFR'yi yükseltecek olaylar dizisini başlatır.




**52.16 Antidiüretik Hormon Kan Basıncını Artırır ve Su Geri Emilimini Teşvik Eder** ADH, hipotalamustaki nöronlar tarafından üretilir ve sinirlerin ucundan posteriyör hipofize salınır. ADH salınışı, hipotalamustaki ozmoreseptörler tarafından uyarılır ve büyük atardamarlardaki gerilme reseptörleri tarafından inhibe edilir. Kırmızı çizgiler, inhibe edici eylemlere, yeşil çizgiler, uyarıcı eylemlere işaret etmektedir.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

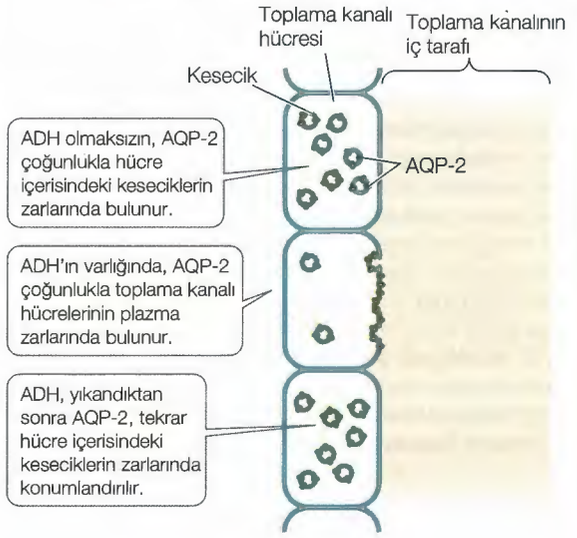
### 52.17 ADH, Akuaporinlerin Plazma Zarlarına Sokulmasını İndükler

Glomerular süzülme, böbrek fonksiyonu için gereklidir ve bu işlem, otoregülatör mekanizmalar tarafından sürdürülür. Kan basıncını ve kan ozmolaritesini gözetleyen sensorlar, böbrek fonksiyonunu düzenleyen hormonların salınmasını uyarabilir ya da inhibe edebilir.

**HİPOTEZ** **Antidiüretik hormon (ADH), akuaporin proteinlerin yerleşimini kontrol eder.**

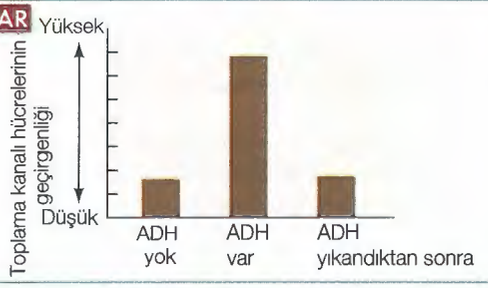
**YÖNTEM**

1. Sıçan böbreğinden toplama kanallarını izole et.
2. Hem ADH'ın varlığında hem de yokluğunda toplama kanalı hücrelerinde AQP-2 akuaporinlerin yerini belirlemek için immünokimyasal boyamayı kullan. ADH uyguladıktan sonra akuaporinlerin yerini belirle ve ondan sonra suyla yıkayarak temizle.




3. Aynı üç koşul altında toplama kanalı hücrelerinin su geçirgenliğini ölç.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **ADH'ın yokluğunda, AQP-2, hücre içerisinde hapsedilmiştir. ADH mevcut olduğu zaman, bu su kanallarının plazma zarlarına yerleştirilmesi bu hücreleri suya karşı daha geçirgen hale getirir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

be eder. Daha fazla ADH, suyun daha etkin bir şekilde geri emilmesiyle; ve onun için de kan hacminin ve kan basıncının korunmasıyla sonuçlanır.

Alkol, ADH salınmasını inhibe eder; bu olay, fazla miktarda bira içilmesi durumunda aşırı idrara çıkmaya ve su kaybına yol açmasının nedenini açıklar; bunlar, içki mahmurluğunun belirtilerine katkı yapar.

Daha önce de bahsedildiği gibi, plazma zarlarında akuaporinlerin bulunması, onların su geçirgenliğini belirler. Akuaporinler, toplama kanalında bir önemli ve özgün rol oynar. Su kanallarının akuaporin ailesinin birkaç üyesi, distal tubüllerdeki hücrelerin plazma zarlarında da bulunur. En azından iki akuaporin, bazolateral zarlarda (kan damarlarına bakan yüzde) konumlanmıştır. AQP-2, apikal plazma zarlarında (tubül içerisine bakan yüzde) bulunur. Fakat bu zarlarda AQP-2'nin varlığı, **Şekil 52.17**'de de tanımlandığı gibi, ADH tarafından kontrol edilir.

Bazen AQP-2, hücre içerisindeki keseciklerin zarlarında olmak üzere ayrı tutulur; böyle olduğu zaman, toplama kanalının suya karşı geçirgenliği çok düşüktür. ADH, bu keseciklerin kendi AQP-2 kanallarını apikal plazma zarına sokmasına neden olur; ve böylece o zarı (ve dolayısıyla hücreyi) suya karşı geçirgen kılar. ADH, aynı zamanda, yeni AQP-2 proteinlerinin sentezini de uyarır. Böylece, dolaşımdaki ADH, toplama kanalı hücrelerinin plazma zarlarındaki AQP-2 su kanallarının sayısını ve dolayısıyla onların su geçirgenliğini kontrol eder.

### Kalp kan basıncının düşmesine yardım eden bir hormon üretir

Kalbin bir endokrin organ olduğunu düşünmemiş olabilirsiniz; fakat öyledir. Kan hacmi fazla olduğunda, kan basıncı yüksektir ve kalp üzerine baskı yapar. Bu koşullar altında, artış gösteren venöz dönüş, kalbin kulakçıkları gerer. Kulakçık kas lifleri, aşırı gerildiklerinde, **atrial natriüretik peptid (ANP)** adı verilen bir hormon salar. Bu peptid hormon kan dolaşımına girer ve böbreklerde sodyumun geri emilimini azaltır. Eğer daha az miktarda sodyum geri emilirse, daha az miktarda su geri emilir ve daha fazla su idrara geçer. Böylece ANP, kan hacmini düşürmek suretiyle kan basıncını azaltıcı yönde etki etmektedir.

## 52.6 ÖZET

**Glomerular süzülme, böbrek fonksiyonu için gereklidir ve bu işlem, otoregülatör mekanizmalar tarafından sürdürülür. Kan basıncını ve kan ozmolaritesini gözetleyen sensorlar, böbrek fonksiyonunu düzenleyen hormonların salınmasını uyarabilir ya da inhibe edebilir.**

- GFR'nin düşmesinin dolaşımdaki anjiotensin miktarında bir artışa nasıl yol açtığını ve anjiotensinin GFR'yi tekrar normal düzeyine nasıl dönüştürdüğünü açıklayınız. **Bakınız s. 1107**
- Kan basıncının düşmesinin ya da kanın ozmolaritesinin artışının, toplama kanallarındaki geçirgenlikte değişikliklere nasıl yol açtığını açıklayınız. **Bakınız Şekil 52.16**

# BÖLÜM ÖZETİ

## 52.1 Boşaltım Sistemleri Homeostasisi Nasıl Korur?

- **Boşaltım sistemleri,** hücre dışı sıvıların ozmolaritesini ve hacmini korur; azot metabolizmasının atık ürünlerini süzülme, geri emilim ve salgılama işlemlerinden sonra vücuttan atar. **İdrar,** boşaltım sistemlerinin dışarıya verdiği maddedir.
- Su için aktif taşıma yoktur; su, zarlardan ya **ozmolaritedeki** farklılık sayesinde ya da basınç sayesinde geçer.
- Su, hücrelere ya osmozla girer ya da hücreyi osmozla terk eder. Hücredeki su dengesini sağlamak için, hayvanlar, hücre dışı sıvılarının ozmolaritelerini kabul edilir sınırlar içerisinde tutmaları gerekir.
- Denizlerde yaşayan hayvanlar, **ozmokonformer** ya da **ozmoregülatör** olabilirler. Tatlısu hayvanları, ozmoregülatör olmak zorundadır ve sürekli olarak suyu atıp tuzları korumaları gerekir. Çoğu hayvan, bir derece iyonik regülatördür.
- Hücrelerin ve hücre dışı sıvıların ozmolaritelerini düzenlemekten başka, çoğu hayvan, aynı zamanda, bazı iyonları koruyarak ve diğerlerini salgılayarak iyon kompozisyonunu düzenlemelidir. Tuz bezleri, NaCl salgılamak için adaptasyonlardır. **İnceleyiniz Şekil 52.2**

## 52.2 Hayvanlar Azotu Boşaltım Yoluyla Nasıl Atar?

- Suyla solunum yapan sucul hayvanlar, azotlu atık olarak **amonyak** atarlar ve amonyağı solungaç zarlarından difüzyonla dış ortama verirler. Karasal ortamlarda yaşayan hayvanlar ve bazı sucul hayvanlar, amonyağı atmadan önce **üreye** ya da **ürik aside** dönüştürerek detoksifiye etmek zorundadırlar. **İnceleyiniz Şekil 52.3**
- Hayvanlar attıkları azotlu atık formuna göre, **amonotelik, üreotelik** ya da **ürikotelik** olarak sınıflandırılırlar.

## 52.3 Omurgasız Hayvanların Boşaltım Sistemleri Nasıl Çalışır?

- Yassısolucanların **protonefridyumları**, alev hücrelerinden ve tubül hücrelerinden oluşur. Tubüllerin içerisine süzülen hücre dışı sıvı, tubül tarafından işlemeden geçirilerek seyreltik idrar oluşturulur. **İnceleyiniz Şekil 52.4**
- Halkalı solucanlarda, kan basıncı sayesinde kılcal damarların duvarından kanın süzülme işlemi gerçekleştirilir. Süzüntü, sölom boşluğuna girer ve orada **metanefridyumlar** tarafından alınır; metanefridyumlar aktif taşıma mekanizmalarıyla süzüntünün bileşimini değiştirir. **İnceleyiniz Şekil 52.5, WEB AKTİVİTESİ 52.1**
- Böceklerin **Malpighi tubülleri**, tubül hücrelerinin gerçekleştirdiği aktif taşımayla iyonları ve azotlu atıkları alır. Su, ozmosla bu maddeleri takip eder. İyonlar ve su, rektumdan geri emilir; onun için böcekler, boşaltım ürünlerini yarı katı atık şeklinde atarlar. **İnceleyiniz Şekil 52.6**

## 52.4 Omurgalılar Su ve Tuz Dengesini Nasıl Korur?

- Denizlerde ve karalarda yaşayan hayvanlar, suyu çeşitli şekillerde korurlar. Deniz kemikli balıkları az idrar çıkarır. Kıkırdaklı balıklar, vücut sıvılarının ozmolaritesi deniz suyununkine yakın olsun diye vücutlarında üre biriktirirler. Amfibiler, sulara yakın kalmayı sürdürürler. Sürüngenler, suyu geçirimsiz olan deriye sahiptirler, kabuklu yumurta koyarlar ve azotlu atık olarak ürik asit atarlar.
- Memeliler, hücre dışı sıvılarından daha konsantre olan idrar üretirler.
- Omurgalı **böbreğinin** işlevsel birimi olan **nefron**, kanın süzüldüğü **glomerulusu,** süzüntüyü işleyerek atılacak olan idrara dönüştüren **böbrek tubülünü**, tubülün etrafında yer alan ve hem salgılama hem de geri emilimde işlev gören **peritubüler kılcal damarları** içerir. **İnceleyiniz Şekil 52.7, WEB AKTİVİTESİ 52.2**

## 52.5 Memeli Böbreği Konsantre İdrarı Nasıl Oluşturur?

- Memeli böbreğinin idrarı yoğunlaştırma yeteneği, onun anatomisinin bir fonksiyonudur; yapısı, ter akımla alış veriş için idealdir. **İnceleyiniz Şekil 52.9, ANİMASYONLA ÖĞRENME 52.1**
- Glomeruluslar, **proksimal** ve **distal tubüller**, böbreğin **korteksinde** yer alırlar. Belirli moleküller, glomerular süzüntüden aktif taşımayla geri emilirler; ve diğer moleküller aktif taşımayla salgılanırlar. Böbrek tubüllerinin düz kısımlarını oluşturan **Henle kulpları** ve **toplama kanalları**, böbreğin medullası içerisinde birbirlerine paralel uzanırlar. **BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 52.3**
- Tuzlar ve su, proksimal kıvrıntılı tubülden geri emilir; ancak bu işlem sırasında renal süzüntünün bileşimi değişikliğe uğramasına karşın süzüntü konsantre hale gelmez.
- Henle kulpları, **ters akımla çoğaltıcı** mekanizma sayesinde renal medullanın interstitial sıvısında konsantrasyon gradiyenti meydana getirir. İdrar, toplama kanallarından **üretere** doğru akarken, çevredeki interstitial sıvının konsantrasyon gradiyentinin yol açtığı suyun ozmotik geri emilimiyle konsantre duruma getirilir. **İnceleyiniz Şekil 52.10**
- Böbrek tubüllerinden salgılanan hidrojen iyonları, bikarbonat ve diğer kimyasal tampon sistemleri tarafından idrar içerisinde tamponlanır. **İnceleyiniz Şekil 52.12 ve 52.13**

## 52.6 Böbrek Fonksiyonları Nasıl Düzenlenir?

- Memelilerdeki böbrek fonksiyonları, kan basıncı değişse bile, sabit bir **glomerular süzülme hızını (GFR)** koruyan otoregülatör mekanizmalar tarafından kontrol edilir.
- Önemli bir otoregülatör mekanizma, kan basıncı düştüğü zaman böbreklerden **renin** salınmasıdır. Renin, efferent glomerular arteriyollerin ve çevresel kan damarlarının büzülmesine neden olan **anjiotensini** aktive eder, **aldosteronun** (bu hormon, su geri emilimini artırır) salınmasına neden olur ve susamayı uyarır.
- Kan basıncında ve ozmolaritedeki değişiklikler, toplama kanallarının suya karşı geçirgenliğini artırarak idrardan geri emilen su miktarını artıran antidiüretik hormonun (ADH) salınmasını etkiler. ADH, toplama kanalındaki hücrelerin zarlarındaki su kanalları olarak hizmet eden akuaporinlerin hücre içerisindeki yerleşimini kontrol eder ve onların ifade edilmesini uyarır. **İnceleyiniz Şekil 52.16 ve 52.17**
- Kalbe geri dönen kan hacmi arttığında ve kulakçıkların duvarları gerildiği zaman, **atrial natriüretik peptid (ANP)** salgılanır; atrial natriüretik peptid, tuz ve su atılımını artırıcı yönde etki eder. **İnsanın belli başlı organ sistemlerini incelemek için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 52.4**

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Çoğu deniz omurgasızı, ozmoregülatördür.
   *b.* Tüm tatlısu balıkları, osmokonformerdır.
   *c.* Denizel kemikli balıklar ve kıkırdaklı balıklar, benzer interstitial ozmolariteye sahiptir.
   *d.* Tatlısu balıkları, iyonik regülatördür.
   *e.* Deniz memelileri, ozmotik olarak su kazanırlar.
2. Azotu atıkların atılımı ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi doğrudur?
   *a.* İnsanda azotlu atıklar, üre ve ürik asit formunda olabilir.
   *b.* Memelilerde hiçbir zaman ürik asit oluşmaz.
   *c.* Denizlerde yaşayan balıklar, azotlu atıkları çoğunlukla üre formunda atar.
   *d.* Azotlu atıkların atılımı, idrarın ozmolaritesine katkı yapmaz.
   *e.* Eğer azotlu atıklar çözünmez ürik asit formunda atılacak olursa, daha fazla suya gereksinim duyulur.
3. Toprak solucanlarının metanefridyumları, memelilerin nefronlarına nasıl benzerlik gösterir?
   *a.* Her ikisi de sölom sıvısı üzerinde işlem yapar.
   *b.* Her ikisi de silli bir açıklıktan sıvıyı içeriye alır.
   *c.* Her ikisi de idrardan daha konsantre idrar üretir.
   *d.* Her ikisi de idrarın bileşimini kontrol etmek için tubüler salgılama ve geri emilim olaylarını gerçekleştirir.
   *e.* Her ikisinde de ters akımla çoğaltma olayı gözlenir.
4. Renal podositlerin rolü aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Onlar, kırmızı kan hücrelerinin ve büyük moleküllerin renal tubüle girmesini önler.
   *b.* Onlar, plazmadan süzülen glukozun çoğunu geri emer.
   *c.* Onlar, renal arteriyollerin direncini değiştirmek suretiyle, glomerular süzülme hızını kontrol eder.
   *d.* Onlar, tubüler salgılama ve geri emilim olayları için büyük bir yüzey alanı sağlar.
   *e.* Onlar, glomerular süzülme hızı düştüğünde renin salarlar.
5. Aşağıdakilerden hangisi, renal piramitte *bulunmaz*?
   *a.* Toplama kanalları
   *b.* Vaza rekta
   *c.* Peritubüler kılcal damarlar
   *d.* Kıvrıntılı tubüller
   *e.* Henle kulpu
6. Nefronun hangi kısmı, memelilerde glomerular süzülme hızı ve idrar üretim hızı arasındaki farklılığın büyük bölümünden sorumludur?
   *a.* Glomerulus
   *b.* Proksimal kıvrıntılı tubül
   *c.* Henle kulpu
   *d.* Distal kıvrıntılı tubül
   *e.* Toplama kanalı
7. Aynı vücut büyüklüğüne sahip memeliler için, boşaltım sistemlerinin hangi özelliği, onlara idrarlarını yoğunlaştırmak için büyük yetenek verir?
   *a.* Daha yüksek glomerular süzme hızı
   *b.* Daha uzun kıvrıntılı tubüller
   *c.* Daha fazla nefron sayısı
   *d.* Daha geçirgen toplama kanalları
   *e.* Daha uzun Henle kulpları
8. Aşağıdakilerden hangisi, kan basıncındaki büyük bir düşüşe karşı verilen bir cevap *değildir*?
   *a.* Afferent renal arteriyollerin daraltılması
   *b.* Renin salınmasının artması
   *c.* Antidiüretik hormon salınmasının artması
   *d.* Susamanın artması
   *e.* Efferent renal arteriyollerin daraltılması
9. Anjiotensin ile ilgili olarak aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Glomerular süzülme hızı düştüğünde böbreklerden salgılanır.
   *b.* Kan basıncı düştüğü zaman posteriyör hipofizden salınır.
   *c.* Susamayı uyarır.
   *d.* Toplama kanallarının suya karşı geçirgenliğini artırır.
   *e.* Kan basıncı yükseldiği zaman glomerular süzülme hızını azaltır.
10. Deniz hayvanları üzerinde beslenen kuşlar, çok miktarda tuz yerler; bu tuzların çoğunu aşağıdakilerden hangisi sayesinde vücutlarından dışarıya atarlar?
    *a.* Malpighi tubülleri.
    *b.* Rektal tuz bezleri.
    *c.* Solungaç zarları.
    *d.* Yoğunlaştırılmış idrar şeklinde.
    *e.* Nazal tuz bezleri.

## TARTIŞMA

1. Okyanusların niçin fizyolojik bir çöl olduğu söylenir? Hangi hayvanlar için bu uygulanır?
2. Şeker hastalığı kontrol altında olmayan bir kişinin kanındaki glukoz düzeyi çok yüksek olabilir. Böyle bireyler, niçin fazla miktarda idrar üretirler?
3. İnulin, glomeruluslardan süzülen fakat böbrek tubüllerinden ne geri emilen ne de salgılanmayan bir moleküldür. Eğer bir hayvana inulin enjekte edip kısa bir süre sonra hayvanın kanındaki ve idrarındaki inulin konsantrasyonunu ölçerseniz, hayvanın glomerular süzülme hızını nasıl belirleyebilirsiniz? İdrar üretim hızının, dakikada 1 mililitre olduğunu varsayınız.
4. Glomerular süzülme hızını ölçen inulin deneyini yaptıktan sonra, bu bilgiyi, başka bir maddenin salgılanıp salgılanmadığını ya da geriye emilip emilmediğini belirlemede nasıl kullanırsınız? O maddenin kandaki ve idrardaki konsantrasyonlarını ölçebildiğinizi varsayın. İdrar üretimi, halen daha dakikada 1 mililitredir.
5. Çok tuzlu mısır gevreği yediğinizde tuz ve su dengenizin kontrolü ve düzenlenmesi bakımından neler olacağını açıklayınız.
6. Şekil 52.2'yi inceleyecek olursanız, venüllerin ve salgı tubüllerinin bir yöndeki kan akışına paralel olarak dizildiğini ve tubülün içeriğinin zıt yönde aktığını görürsünüz. Bu şekildeki düzenlenmenin avantajı nedir?

## EK ARAŞTIRMA

Sayfa 1107'de bahsetmiş olduğumuz glomerular süzülme hızı (GFR), otoregülasyonla düzenlenir; ve bu düzenlenme, afferent ve efferent renal arteriyollerin daraltılıp/genişletilmelerinin kontrol edilmesiyle başarılır. Bu süreçte, hangi bilgiler kullanılabilir? Bir ipucu, nefronun anatomisinden gelir. Henle kulpunun çıkıcı kolu kortekse ulaştığı zaman, belirli bir nefronda akan süzüntüyü üreten glomerulusun afferent ve efferent arteriyolleri ile doğrudan temas kurar. Distal kıvrıntılı tubülün ilk kısmındaki tubüler sıvının hangi yönleri, nefrona giren süzüntü hacmindeki değişiklikleri yansıtacaktır? Distal kıvrıntılı tubülün ilk kısmındaki hücreler, arteriyollerin düz kas hücreleriyle nasıl iletişim kurar?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Böbreğin Hangi Özellikleri İdrarı Yoğunlaştırma Yeteneğini Belirler?** Henle kulpu böbreğin medullasında konsantrasyon gradiyenti yarattığından, daha uzun Henle kulplarının daha büyük konsantrasyon gradiyenti yaratabileceği ve onun için idrarı yoğun hale getirme yeteneğini artıracağı mantıklı gelecektir. Ancak, memeliler çok farklı büyüklüklerde olduklarından ve bu iş böbreklerle yapıldığından, tüm büyük memelilerin küçük memelilere göre idrarlarını daha fazla konsantre edebileceklerini bekleyebilirsiniz. Bu uygulamada, onların böbreklerinin idrarlarını yoğunlaştırma yetenekleriyle ilişkili özelliklerinin neler olduğunu görmek için, birçok türe ait üre yoğunlaştırma verilerini ve anatomik verileri inceleyeceğiz.

# 53 Hayvan Davranışları

## Mukallit maymunlar

Yıllar önce, Japonya'nın Koshima adasında bir makak (*Macaca fuscata*) grubunu araştırmakta olan bilim insanları, hareket halindeki bir tekneden kıyıya tatlı patates parçaları atarak maymunları açık alanlara çekiyorlardı. Maymunlar patateslerin üzerindeki kumları temizlemeye çalışıyor ancak parçalar kirli kalıyordu. Günün birinde, Imo adlı genç bir dişi, patatesini suya batırıp kumundan arındırdı. Çok geçmeden, kardeşleri ve oyun arkadaşları olan diğer gençler Imo'nun bu yeni davranışını taklit etti. Ardından anneleri de patateslerini yıkamaya başladı. Ergin erkeklerden hiçbirisi bu davranışı taklit etmezken, genç erkekler davranışı annelerinden ve kardeşlerinden öğrendiler ve büyüdüklerinde de patateslerini yıkamaya devam ettiler.

Bilim insanları Imo'nun yaratıcı davranışının populasyondaki yayılma şekline hayran kalmışlardı. Maymunlara, başa çıkmaları gereken yeni bir problem sundular ve kıyıya buğday serptiler. Buğday tanelerini kumdan ayıklamak zor ve yorucuydu. Makak dünyasının dâhisi gibi görünen Imo, buna da bir çözüm buldu: Bir avuç kumlu buğdayı götürüp suya attı. Kum çökerken buğday su yüzünde kaldı; böylece taneleri su yüzünden sıyırıp yeme imkânı buldu. Bu etkili beslenme davranışı da tıpkı patates yıkama gibi, populasyonda önce diğer gençler, ardından anneler arasında, sonra da annelerden erkek ve dişi yavrulara aktarılarak yayıldı.

Bu gruptaki makaklar şimdi yiyeceklerini rutin şekilde yıkıyorlar. Onlar, aynı zamanda, daha önceden hiç yapmadıkları şekilde okyanusta oynuyorlardı; ve denizden elde ettikleri yiyecekleri, diyetlerine eklemişti. Belirli ki, bu maymun populasyonunda bir *kültür*, yani populasyon üyeleri tarafından paylaşılan ve sosyal öğrenme yoluyla aktarılan sonradan icat edilmiş bir dizi davranış söz konusu.

Öte yandan hayvanlar, öğrenmiş olmadıkları incelikli davranışlar sergilerler. Örneğin, örümceklerin ağ örmesi, alıştırma yapmayı ya da önceden deneyim edinmeyi gerektirmez. Birçok örümcek türünde, dişiler yumurtlamalarının hemen ardından ölürler; yumurtadan çıkan örümcek yavruları, annelerini, onun ya da başka örümceklerin ördüğü ağı hiç görmezler. Yine de, ilk kez ördükleri kendi ağları, deneyimlerinin yardımı ya da örnek alacakları bir model olmadan da, kusursuz olur.



**Paylaşılan Öğrenilmiş Davranışlar Kültür Halini Alır** Tek bir kuşak içerisinde, bir Japon makağı (*Macaca fuscata*) populasyonu, aralarında yiyecekleri yıkama, suda oynama ve deniz ürünlerini yemenin bulunduğu bir dizi davranışı öğrenerek aktardı. Bu, suyla ilgili davranışları kapsayan yeni bir "kültür" demekti.



**Örümcekler Doğuştan Ağ Tasarımcısıdır** Her bir örümceğin yaptığı bir dizi basmakalıp hareket, o örümceğe özgü bir ağ tasarımının ortaya çıkmasına neden olur. Şeritli bahçe örümceği (*Argiope trifasciata*) gibi örümcekler bu yetenekle dünyaya gelirler, deneyimlerle öğrenmelerine ya da ebeveynlerinin hareketlerini model almalarına ihtiyaç yoktur.

Ağ örmek için, doğru sırayla yapılan binlerce hareket gerekir. Bu sıranın büyük kısmı basmakalıptır, yani her seferinde aynı şekilde yapılır. Farklı örümcek türleri, farklı hareket sıralamalarına başvurarak farklı tasarımlarda ağlar örerler. Ancak, her bir örümcek kendi türüne özgü ağı ne şekilde öreceğini daha dünyaya gelirken bilmektedir; bu davranış kendi genetik kalıtımının bir parçasıdır.

Hayvan davranışlarının büyük kısmı genetik kalıtım ile öğrenme arasındaki etkileşimden kaynaklanır. Günümüzde hayvan davranış araştırmaları bu her iki mekanizmaya odaklanır. Davranışın evrimi de büyük ilgi gören bir konu olup, bu konudaki araştırmalar belirli birtakım davranışların belirli ortamlarda ne şekilde uyumsal oldukları sorusuyla ilgilenir. Kısacası, davranış biyolojisi, biyolojinin bu kitaptan öğrenmiş olduğunuz hemen hemen bütün alt disiplinlerindeki yaklaşımlarla işbirliği içerisinde olan, son derece bütünleştirici bir alandır.

**BU BÖLÜMDE** Günümüzde hayvan davranışları biyolojisinin, öğrenmeye ya da kalıtım yoluyla aktarılan davranışlara odaklanan daha önceki araştırmalardan hareketle nasıl ortaya çıktığı açıklanacaktır. Genetik, moleküler genetik, fizyoloji, nörobiyoloji, ekoloji ve evrimin, (kendimizinkiler de dâhil olmak üzere) hayvan davranışlarının anlaşılmasına ne şekilde katkılarda bulunduğuna örnekler verilecektir.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


53.1 Davranış Biyolojisinin Kökeni Nedir?
53.2 Genler Davranışı Nasıl Etkileyebilir?
53.3 Davranış Nasıl Gelişir?
53.4 Davranış Nasıl Evrimleşir?
53.5 Davranışın Altında Hangi Fizyolojik Mekanizmalar Yatar?
53.6 Sosyal Davranışlar Nasıl Evrimleşir?


# 53.1 Davranış Biyolojisinin Kökeni Nedir?

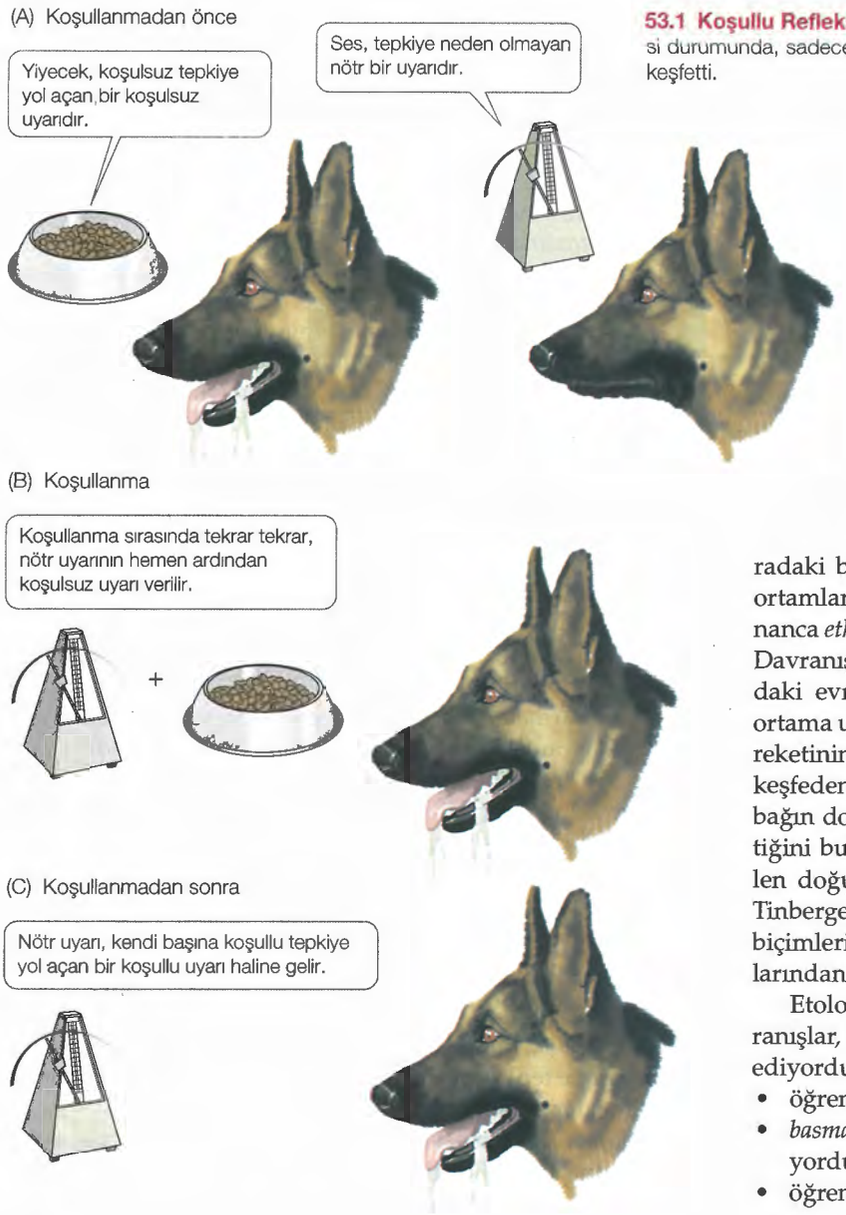
İnsanlar hayvan davranışlarını tarih öncesi devirlerden beri araştırmaktadır. Yırtıcıların olduğu gibi, olası avların da alışkanlıklarını anlamak, avcılar açısından büyük önem taşıyordu. Davranış özelliklerinin değerlendirilmesiyle hayvan türlerinin evcilleştirilmesi mümkün oldu. Hayvanların görülmeye başlamaları ya da ortadan kaybolmaları, çiftleşme gösterileri, saldırganlıkları, av yakalamaları gibi çarpıcı, hatta yavru bakımı, iletişim ve uyuma gibi pek göze çarpmayan hayvan davranışları tarihsel kayıtlar arasında hep karşımıza çıkmaktadır. Ancak hayvan davranışlarının bilimsel olarak araştırılması aslında ancak 1900'lerin başlarından itibaren başlamıştır.

### Davranışçıların ilgi odağında koşullanma konusu vardı

Bin sekizyüzlü yılların sonlarında Rus fizyolog Ivan Pavlov tarafından, basit bir öğrenme biçimi olan *koşullu refleks*in keşfedilmesi, yeni ufuklar açan bir gelişme oldu. Pavlov, sindirim sıvılarının salgılanmasında sinirsel kontrolü araştırmaktaydı ve bir köpeğin, yiyecek kokusu aldığında salya salgıladığını gözledi. Aynı zamanda, köpeğin, normal olarak kendisine yiyecek veren teknisyen odaya girdiğinde, ortada yiyecek bir şey olmasa da salya salgıladığını fark etti. Bu gözlemin ardından, teknisyenin yerine bir ses uyarısı kullandı. Köpeğe yiyecek verildiği zaman, bir metronom tıkırtı sesi çıkarıyordu. Birkaç denemeden sonra, köpek, metronomu duyduğunda, kendisine yiyecek verilmese de salya salgılamaya başladı. Pavlov başka seslerin de aynı şekilde gayet iyi iş gördüğünü gösterdi; bunlar arasında, genellikle bu çalışmayla birlikte anılan zil sesi de vardı.

Yiyeceğin görüntüsüne, kokusuna ya da tadına tepki olarak salya salgılama bir uyarı karşısında doğal bir refleks iken, bir sese karşılık salya salgılama öğrenilmiş bir tepkiydi. Bir sesin yiyecek alma deneyimiyle eşleştirilmesi, köpeğin sinir sistemini bir tepki vermeye *koşulluyordu*; Pavlov bunu **koşullu refleks** diye tanımladı. Yiyecek *koşulsuz uyarı* (US), ses ise *koşullu uyarı* (CS) olarak adlandırılıldı (**Şekil 53.1**). Böylece Pavlov, sinir sisteminin kontrolündeki basit bir davranışın, deneyimlere bağlı olarak değişime uğratılabileceğini göstermiş oldu.

Pavlov 1904 yılında Nobel ödülü aldı ve çalışması çok sayıda yeni araştırmayı teşvik etti, çünkü deneysel bir öğrenme modeli oluşturmuştu. Koşullu ve koşulsuz uyarılar arasındaki ilişkide her türlü değişim araştırılıyordu. Özellikle ilgi çekici bir çeşitleme, psikolog B. F. Skinner tarafından geliştirildi. Skinner, bir süreliğine uyarı ve tepki ile bir ödülün ilişkilendirilmesi durumunda, hayvanın gelişigüzel bir eyleminin uyarı-




**53.1 Koşullu Refleks** Ivan Pavlov, normal bir uyarının yapay bir uyarıyla eşleştirilmesi durumunda, sadece yapay uyarı verilse bile hayvanın tepki oluşturmayı öğrendiğini keşfetti.

ya karşı gösterilen koşullu bir tepki haline gelebildiğini ortaya koydu. Sözgelimi, bir sıçan, deneycinin arzu ettiği şekilde davrandığında ödül alması durumunda, uyarıya tepki olarak bir kola basmaya koşullandırılabiliyordu. Hayvan, bulunduğu ortamda bir işlemi (edimi) yerine getirmek üzere koşullandırıldığı için, bu deney protokolüne, **edimsel koşullanma** adı verildi ve bir başka öğrenme modeli olarak kabul edildi.

Pavlov ve Skinner tarafından başlatılan deneysel davranış yaklaşımının, hayvan davranış araştırmalarının niteliği üzerinde güçlü etkileri oldu. Bu yaklaşımı benimseyen bilim insanlarının odaklandığı konular oldukça özgündü:

- Doğal koşullar yerine laboratuvar koşullarına yoğunlaşıyorlardı, çünkü laboratuvarda, koşullanma deneylerindeki değişkenler tam olarak kontrol edilebiliyordu.
- Model sistemleri olarak, doğadaki çok çeşitli türler üzerine değil, yalnızca birkaç türe (daha çok albino sıçan) odaklanıyorlardı.
- Öğrenme ve belleğe ilişkin sorulara odaklanıyor, (çiftleşme, beslenme, iletişim kurma gibi) diğer davranış biçimleriniyse büyük ölçüde göz ardı ediyorlardı.

Bu şekilde tanımlanan hayvan davranışlarını araştırma alanı **davranışçılık** (**behaviorizm**) adıyla anılmaya başlandı. Davranışçılık, büyük ölçüde psikologların etkisindeydi.

### Etologların ilgi odağında doğuştan getirilmiş davranışlar vardı

Hayvan davranışlarının araştırılmasında alternatif bir yaklaşım, davranışçılıkla aynı dönemde fakat büyük ölçüde Avrupa'da ortaya çıktı. Buradaki bilim insanları hayvanların özelliklerini kendi doğal ortamlarında tanımlamaya odaklandılar ve buna **etoloji** (Yunanca *ethos*, "karakter"; *logos*, "bilim") adı verilmeye başlandı. Davranışçıların aksine, Etologlar çok çeşitli türlerle, aralarındaki evrimsel akrabalıklarla ve davranışlarının yaşadıkları ortama uyum sağlama biçimleriyle ilgileniyorlardı. Etoloji hareketinin önde gelen isimleri, bal arılarında danslarla iletişimi keşfeden Karl von Frisch, ebeveyn ile yavru arasındaki güçlü bağın doğumdan sonraki bir "kritik dönem" içerisinde geliştiğini bulan Konrad Lorenz ve genel olarak içgüdü adı verilen doğuştan getirilmiş davranış biçimlerini araştıran Niko Tinbergen'di. Bu üç bilim adamı "bireysel ve sosyal davranış biçimlerinin organizasyonu ve aydınlatılmasıyla ilgili buluşlarından dolayı" 1973 yılında Nobel ödülünü paylaştılar.

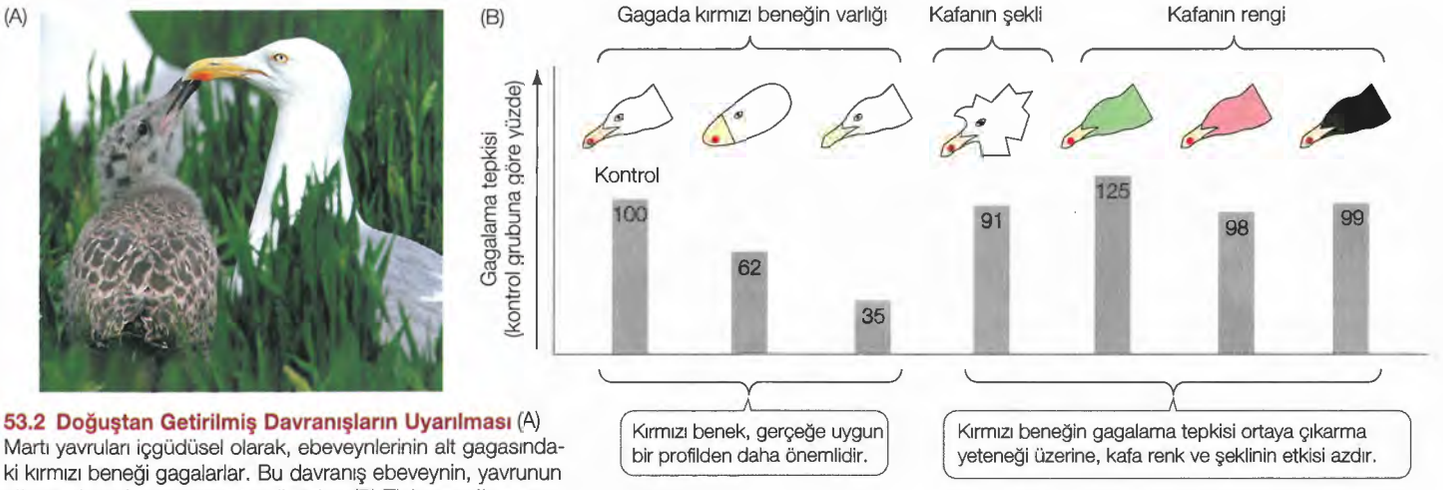
Etologların ilgilendikleri başlıca konu olan içgüdüsel davranışlar, genetik olarak belirlenmiş davranış biçimlerini ifade ediyordu. Genetik olarak belirlenmiş davranışlar,

- öğrenme olmadan gerçekleşiyordu
- *basmakalıp* idi (yani, her seferinde aynı şekilde gerçekleşiyordu)
- öğrenme yoluyla değiştirilemiyordu

Etologlar, bu tür davranışları **doğuştan getirilmiş davranışlar** diye tanımladılar.

Bir davranışın genetik temelli olduğunu göstermek için, etologlar **yoksun bırakma deneyleri** uyguluyorlardı. Söz konusu deneylerde hayvan, kendi türüne özgü davranışları öğrenme olanağından yoksun bir ortamda büyütülüyordu. Doğal yoksun bırakma deneyinin bir örneği, bu bölümün başında bahsi geçen, örümceğin ağ örmesidir. Kendisi henüz yumurtadan çıkmamışken, genç örümceğin ebeveyni ölür; dolayısıyla ilk ağını ördüğü dönemde ortamda örnek alacağı hiçbir model yoktur; fakat o buna karşın her defasındaki gibi ilk seferinde de, türüne özgü kusursuz bir ağ oluşturur.

Doğuştan getirilmiş davranışlar, genel olarak, özgül uyarılara verilen tepkilerdir. Etologlar, **uyarıcı** adını verdikleri bu tür uyarıları özenle belirlerler. Uyarıcılar genellikle, o ortamda bulunan çok basit bilgi parçalarından oluşur. Örneğin, Tinbergen martı yavrularının yiyecek isteme davranışını araştırdı. Yetişkin martıların gagasında kırmızı bir benek vardır.




**53.2 Doğuştan Getirilmiş Davranışların Uyarılması** (A) Martı yavruları içgüdüsel olarak, ebeveynlerinin alt gagasındaki kırmızı beneği gagalarlar. Bu davranış ebeveynin, yavrunun ağzına yiyecek kusmasını teşvik eder. (B) Tinbergen'in araştırması, ebeveynin gagasındaki kırmızı beneğin, gagalama tepkisini uyaran en önemli bileşen olduğunu gösterdi.

Ebeveyn martılardan biri yavruları beslemek üzere yuvaya geldiğinde yavrular bu kırmızı beneği gagalarlar. Bu, ebeveynin yiyeceği kusmasını sağlayan bir uyarı oluşturur (**Şekil 53.2A**). Deneyciler, yavruların, ebeveynlerinin gagasını gagalamasını neyin uyardığını araştırdılar. Çeşitli şekil ve boyutlardaki martı kafası modellerinin yanı sıra başı olmayan gaga modelleri de sınandı (**Şekil 53.2B**). Sonuçlar, yavruların gagalama davranışının uyarılması için kırmızı beneğin gerekli olduğunu gösterdi. Aslında, kırmızı silgili bir kurşunkalem, kırmızı beneği olmayan tam bir martı kafasından daha güçlü bir gagalama tepkisine yol açıyordu.

## Etologlar davranışın nedenlerine indiler

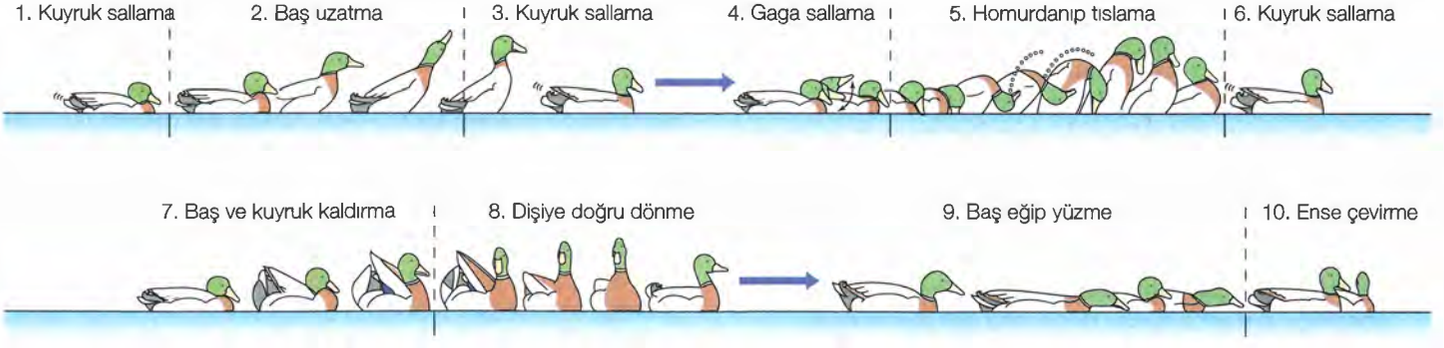
Etologlar, yakın akraba türleri çaprazlayarak doğuştan getirilmiş davranışların genetik temellerini ortaya koydular. Konrad Lorenz, su yüzünden beslenen çeşitli ördek türlerini araştırdı. Bu türlerden bazıları, örneğin yeşilbaş, çamurcun, kılkuyruk ve boz ördek birbiriyle yakın akrabadır ve melezleşebilirler, ancak doğada bu nadiren olur. Her bir erkek ördek, kendi türüne özgü, değişmez bir dizi hareketten oluşan bir kur yapma gösterisi sergiler (**Şekil 53.3**). Bütün bir gösteri başarıyla ve doğru bir şekilde tamamlanmadıkça, bir dişinin kendisini kabul etmesi olası değildir.

Lorenz bu ördek türlerini çaprazladığında, melez yavrular ebeveynlerinden her birine ait kur yapma gösterilerinden bazı birimleri sergilediler, ancak bunları yeni kombinasyonlar halinde bir araya getirdiler. Dahası, Lorenz melezlerin zaman zaman, ebeveynlerden hiçbirinin davranış dağarcığında bulunmayan, ama diğer yüzey ördeği türlerinde görülen kur yapma birimleri sergilediklerini gözledi. Lorenz'in çaprazlama araştırmaları, kur yapma gösterilerindeki basmakalıp motor davranış biçimlerinin kalıtım yoluyla aktarıldığını ortaya koydu. Melez gösteriler sergileyen erkeklere dişilerin ilgi göstermediklerinin gözlenmesi, genetik olarak belirlenmiş bu davranışların *eşeysel seçilim* (bakınız Kısım 21.3) tarafından biçimlendirildiğini gösteriyordu.

Etologlar davranışta gelişimin ve güdülenmenin öneminin farkına vardılar ve biyolojideki çağdaş yöntemlerin hayvan davranış araştırmalarında uygulanmasının temellerini attılar. Tinbergen, araştırmacıların görevini dört soruyla özetliyordu:

- *Nedensellik*: Bu davranışı harekete geçiren uyarı nedir; uyarı ile tepki arasındaki ilişki, öğrenmeyle nasıl bir değişime uğramıştır?
- *Gelişim*: Davranış, yaşla birlikte nasıl değişmektedir; sergilenmesi için hangi deneyimlere ihtiyaç vardır?

**53.3 Kur Yapma Gösterileri İleri Ölçüde Özgüldür** Erkek yeşilbaşın (*Anas platyrhynchos*) kur gösterisi, burada resimlerle gösterilen 10 ayrı birimden oluşur. Ona yakın akraba olan diğer yüzey ördeklerinin gösterileri bu birimlerden bazılarını barındırsa da, yeşilbaşlar tarafından sergilenmeyen başka birimleri de içerirler.



- *İşlev*: Davranış hayvanın hayatta kalma olasılığını ve üremesini nasıl etkilemektedir?
- *Evrim*: Davranış, akraba türlerdeki benzer davranışlarla ne gibi benzerlikler göstermektedir ve nasıl evrimleşmiş olabilir?

İlk iki soru, davranışın **fiilî nedeni** ile ilgilidir, yani bireyin belirli bir zamanda nasıl davranacağını belirleyen dolaysız genetik, fizyolojik, nörolojik ve gelişimsel mekanizmalara atıfta bulunur. Üçüncü ve dördüncü sorularsa, davranışın **nihaî nedeni** ile ilgilidir ve bu da hayvanın belirli bir şekilde davranma yetenek ve eğilimini ortaya çıkaran evrimsel süreçleri ifade eder. Daha sonraki bölümlerde, hayvan davranışlarına ilişkin birçok deneyden söz edeceğiz. Bu deneylerden her birinin, Tinbergen'in bu dört sorusundan hangisiyle ilgili olduğunu ve davranışın fiilî mi yoksa nihaî mi nedenine odaklanıldığını kendi kendinize sorunuz.

## 53.1 ÖZET

**Hayvan davranışlarına ilişkin ilk bilimsel araştırmalar, iki yaklaşımı esas alıyordu. Davranışçılar, az sayıda türden laboratuvar hayvanı üzerinde koşullu davranışın araştırılmasına odaklanıyor ve öğrenmeye ilişkin sorular soruyorlardı. Etologlar ise, kendi doğal ortamlarındaki birçok türde genetik olarak belirli davranışları araştırıyorlar ve evrimle ilgili sorulara yöneliyorlardı.**

- Koşullu refleks ile edimsel koşullanma arasındaki farkı açıklayınız. **Bakınız ss. 1114-1115 ve Şekil 53.1**
- Uyarıcı ile doğuştan getirilmiş davranış arasında nasıl bir ilişki vardır? **Bakınız s. 1115 ve Şekil 53.2**
- Davranışın fiilî ve nihaî nedenleri arasındaki farkı açıklayınız. Tinbergen'in soruları bu iki çeşit nedeni ne şekilde ele almaktadır? **Bakınız ss. 1116-1117**

Etologların çalışmaları, davranışın genetik olarak belirlenebildiğine kuşku bırakmadı. İyi ama nasıl? Genler, proteinleri kodlar. Davranışlar, işin içinde duyusal girdilerin ve bu girdilere verilen tepkiler üzerinde dolambaçlı kontrol biçimlerinin olduğu, ileri ölçüde karmaşık özelliklerdir. Bir davranış üzerinde tek bir genin özel bir etkide bulunabileceğini düşünmek acaba mantıklı olur mu?

# 53.2 Genler Davranışı Nasıl Etkileyebilir?

Davranışlar, çok sayıda gene bağlı olan karmaşık özelliklerdir. Bununla birlikte, çoklu yaklaşımlardan elde edilen bulgular, tek bir gende ortaya çıkan değişikliklerin farklı davranışsal fenotiplere yol açabildiğini göstermekte, doğal seçilim işte bu fenotipler üzerinde işleyebilmektedir.

### Yetiştirme deneyleri davranışsal fenotiplerin genetik temelli olup olmadığını ortaya koyabilir

Davranış genetikçileri, olağan dışı davranışsal fenotiplere sahip bireyleri tanımlar ve bu özelliklerin kalıtım yoluyla aktarılıp aktarılmadığını anlamak için yetiştirme deneylerine başvururlar. Bir özelliğin kalıtımı, eğer Mendel kalıtım şemalarını (bakınız Kısım 12.1) gösteriyorsa, o zaman söz konusu özellik muhtemelen az sayıda gen tarafından kontrol edilmektedir. Bunun klasik bir örneği, bal arılarında kovan temizlemenin genetiğidir.

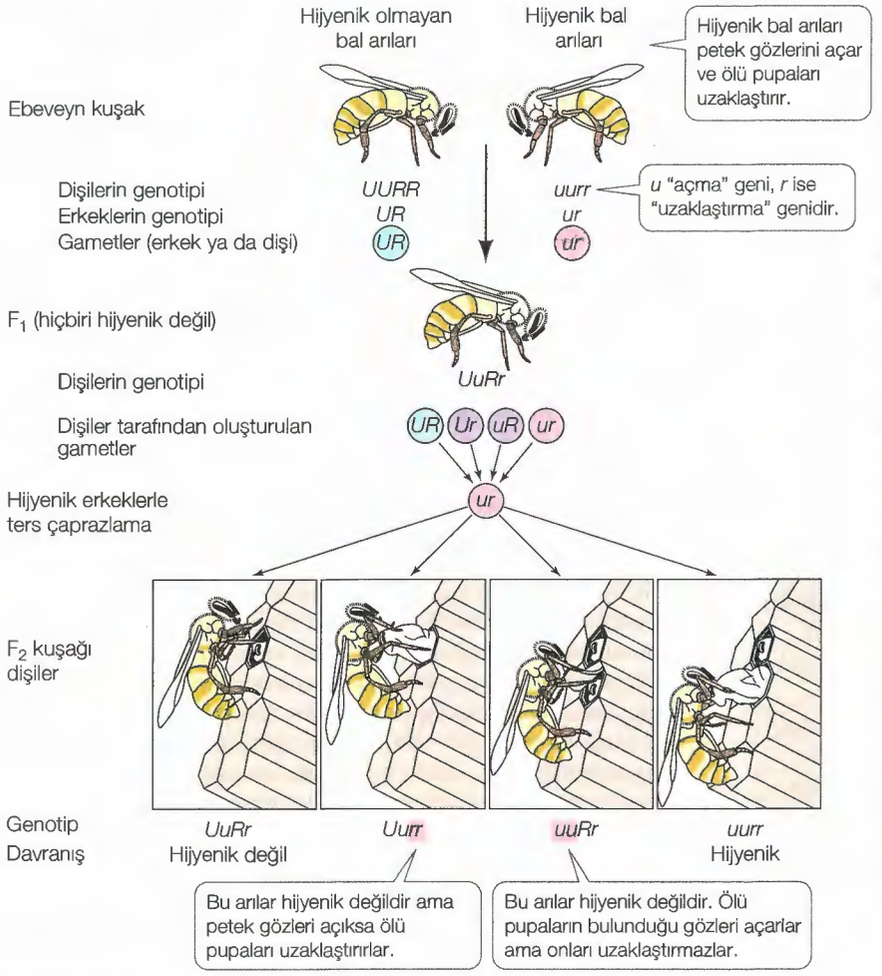
Daha önce Bölüm 43'ün başlangıcında gördüğümüz gibi, bir bal arısı kolonisi üretken bir kraliçe arı ile üretken olmayan muazzam sayıda işçiden oluşur. İşçi arıların yerine getirmesi gereken birçok görev vardır. Kraliçe, yumurtaları, işçilerin inşa ettiği peteklere bırakır. Yumurtalardan larvalar çıkar ve bunlar bulundukları petek gözleri içerisinde işçiler tarafından beslenirler. Larvalar pupa oluşturacak hale geldiklerinde, işçiler onların bulundukları gözleri kapatarak mühürlerler. Eğer pupa yetişkin hale gelip çıkmadan ölecek olursa, işçiler normal olarak o gözü açar ve ölü vücudu kovandan dışarı çıkarırlar. Bu *hijyenik* davranış, bal arısı larvalarına bulaşarak onları öldüren bir bakteriye karşı kovanın direncini artırır. Bazı kovanlar bu davranışı göstermez; *hijyenik olmayan* bu kovanlar söz konusu hastalığın yayılmasına daha açıktır.

Hijyenik olmayan bir dişi bal arısı, hijyenik bir erkekle çaprazlandığında, yavruların tamamı hijyenik olmayan arılardan oluşmuş, bu da hijyenik olmayan davranışa ilişkin genetik belirleyicinin baskın olduğunu göstermiştir. Ne var ki, hijyenik olmayan bu $F_1$ yavruları hijyenik erkeklerle tersine çaprazlandığında, dört ayrı fenotip ortaya çıkmıştır. İki fenotip, tıpkı ebeveynleri gibi, ya hijyenik olma ya da olmama şeklindeyken, diğer ikisi ilginç kusurlar gösteriyordu. Fenotiplerden biri, ölü pupaların bulunduğu gözleri açıyor ama onları uzaklaştırmıyordu. Öteki fenotipse, bu gözleri açmıyor, ama eğer göz açık durumdaysa ölü pupayı ortadan kaldırıyordu (**Şekil 53.4**). Dolayısıyla bu karmaşık hijyen davranışının, ayrı ayrı genler tarafından kontrol edilen en az iki bileşeni vardır. Ancak bu genlerin fiziksel kimliği ve davranışı ne şekilde etkilediği, yetiştirme deneyleriyle ortaya konulamamıştır.

### Devre dışı bırakma deneyleri özgül genlerin rollerini ortaya çıkarabilir

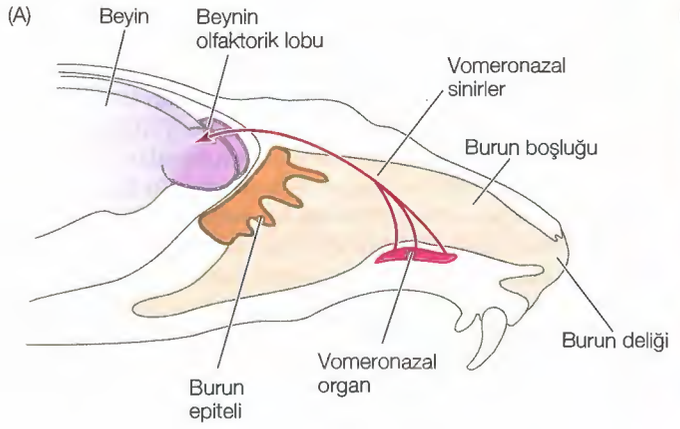
Günümüzde bazı moleküler genetik yaklaşımlar belirlenmiş genlerle işe başlar ve bunların elimine edilmelerinin davranışsal fenotip üzerine ne gibi etkilerinin olacağını anlamak için onları ortadan kaldırır ya da susturur (bakınız Kısım 18.4). Beklenebileceği üzere, duyu yollarında işlev gören genlerin devre dışı bırakılması davranış üzerinde belirgin etkiler yapabilir. Bunun bir örneği, farelerde özgül bir koku reseptörü genidir.

Daha önce Kısım 46.2'de gördüğümüz gibi, farelerde iki ayrı koku organı bulunur; bunlar, bütün memeli hayvanlarda yaygın olan burun koku epiteli ile burun yolunda yer alan küçük bir *vomeronazal organ*dır (VNO) (**Şekil 53.5**). Harvard Üniversitesi'nden Catherine Dulac, bu organda çok sayıda feromon reseptörünün ifade edildiğini keşfetti. (Kısım 46.2'de açıklandığı üzere, *feromon*lar ortama salınan sinyal moleküleridir.) Dulac'ın hipotezine göre, erkeğin VNO'sundaki reseptörler, dişi fare tarafından üretilen feromonlara bağlandığında bunlar çiftleşme davranışını uyarıyordu. Bu hipotezi sınamak için, Dulac, genetik mühendisliği yoluyla bir erkek fare oluşturdu; bu farede, VNO reseptör sinyalinin alınması için gerekli olan bir iyon kanalı geni, devre dışı bırakılmıştı. Hipotezin öngördüğünün aksine, genleri devre dışı bırakılmış erkekler, kafeslerindeki dişilerin peşinden koşuyor ve onlarla çiftleşiyorlardı. Ne var ki, kafeslerinde bulunan *erkeklerin* de peşinden koşuyor, onlarla da çiftleşmeye çalışıyorlardı. Normalde erkek bir fare yabancı bir erkeğe saldırganca tepki verir, oysa genleri devre dışı bırakılmış erkek, kafesindeki erkeklerle dişileri ayırt edemiyordu. Dolayısıyla öyle görünmektedir ki,




**53.4 Genler ve Hijyen Davranışı** Bazı işçi bal arıları, ölü pupaları petek gözlerinden çıkarıp uzaklaştırırlar. Bu davranışın iki bileşeni olan petek gözünü açma ve ölü vücudu uzaklaştırma, *u* ve *r* ile gösterilen ayrı ayrı çekinik genlerin kontrolü altındadır.

**53.5 Farelerde Vomeronazal Organ Eşeyleri Ayırt Eder** (A) Farelerde VNO burun kanallarının yanında yer alır. Girdisi koku alma soğancığındaki özel bir alana (yardımcı koku alma soğancığı) ulaşan feromon reseptörleri içerir. (B) Farelerde, VNO'dan alınan bilginin eşeyleri, dolayısıyla potansiyel bir eşeysel partneri ayırt etmede son derece önemli olduğu anlaşılmaktadır.





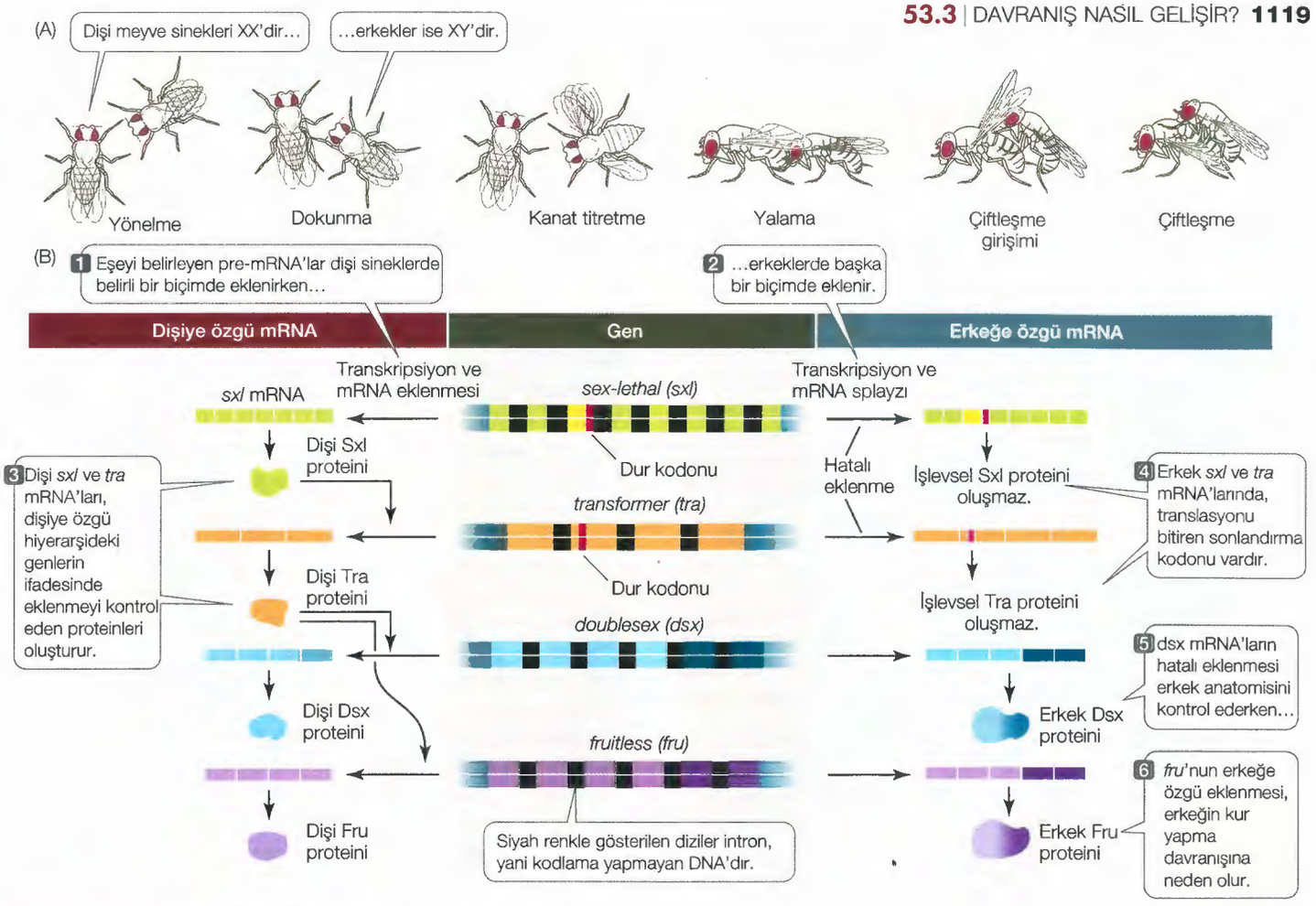


düzgün işlev gören VNO reseptörleri, yalnızca eşeysel çekicilik için değil, eşeyin ayırt edilmesi için de esastır. Bu tek bir gen üzerinde etkili olan seçilimin, erkekler arasındaki saldırganlığın şiddetini ne şekilde değiştirerek sosyal davranışlarda değişikliğe yol açmış olabileceğini tasavvur etmek mümkündür.

## Davranışlar gen dizisi tarafından kontrol edilir

Meyve sineği (*Drosophila melanogaster*) erkeğinin kur yapma davranışı, basmakalıp olup türe özgüdür ve öğrenmeyi gerektirmez, yani klasik bir doğuştan getirilmiş davranıştır. Erkek, potansiyel bir eşle karşılaştığı zaman, onu izler, ön bacaklarıyla ona dokunur, kanatlarından birini uzatıp titretir ve onun eşey organını yalar (**Şekil 53.6A**). Tıpkı erkekte anatomik gelişimin *doublesex* (*dsx*) adlı bir başka genin kontrolü altında olması gibi, erkeğin bu karmaşık kur yapma davranışının gelişimi, *fruitless* (*fru*) adı verilen tek bir genin kontrolü altındadır. Gerek erkeklerde gerekse dişilerde, bu her iki gen, erkeklerde ve dişilerde farklı *dsx* ve *fru* gen ürünleri veren bir gen ifade basamağının bileşenleridir (**Şekil 53.6B**). Dsx proteininin dişi versiyonu dişi anatomisinin gelişimini kontrol ederken, erkek sinir sisteminde *fru* geninin ifadesi, erkekte eşeysel davranışları kontrol eden sinir devrelerinin organizasyonuna neden olur.

Bu örnekten çıkarılacak iki ders vardır. Birincisi, çeşitli yönleriyle davranışı kontrol eden genler de diğer genler gibi gen basamakları içinde yerleşik durumdadır ve bunlar genel olarak, karmaşık davranışlarda bile fenotipi değiştiren basit gen değişimleri için birçok olanak sunarlar. İkincisi ise, *dsx* ve *fru* gibi belirli bazı genler, karmaşık davranışlarda katkısı olan gen dizilerini tümden etkilerler. Bu genlerin herhangi birinde ya da bunların ifade edilişinde ortaya çıkan değişimler davranışı değiştirebilir. Dolayısıyla, davranış tek bir genle kodlanmış olmasa bile, tek




**53.6 *fruitless* Geni** (A) Erkek meyve sinekleri basmakalıp, türe özgü kur yapma davranışları sergilerler. (B) *Drosophila*'da eşeysel farklılaşma bir gen basamağı tarafından kontrol edilir; söz konusu genler arasında, ifade edildiğinde erkek eşey davranışlarına neden olan *fru* geni de vardır.

tek genlerdeki değişiklikler davranışı, böylece o davranış da hayvanın uyum gücünü etkileyebilir.

## 53.2 ÖZET

**Yetiştirme deneyleri davranışsal fenotiplerin kalıtılabildiğini ve doğal seçilimle değişime uğrayabildiğini ortaya koyar. Davranışların büyük kısmı her ne kadar karmaşık gen dizisi tarafından kontrol edilse de, moleküler genetik yöntemleri, bu basamaklarda yer alan, ayırt edilebilir tek bir genin karmaşık bir davranışı kontrol edebildiğini göstermiştir.**

- Bal arıları üzerindeki yetiştirme deneyleri hijyenik davranışın genetik temelini nasıl ortaya çıkarmıştır? **Bakınız s. 1117 ve Şekil 53.4**
- Farelerde vomeronazal organın eşeyleri ayırt etmeden sorumlu olduğunu gösteren bulgular nelerdir? **Bakınız ss. 1117-1118**
- Karmaşık bir davranışın ortaya çıkmasını bir genin nasıl çeşitli şekillerde kontrol edebildiğini örneklerle gösteriniz. **Bakınız s. 1118 ve Şekil 53.6**

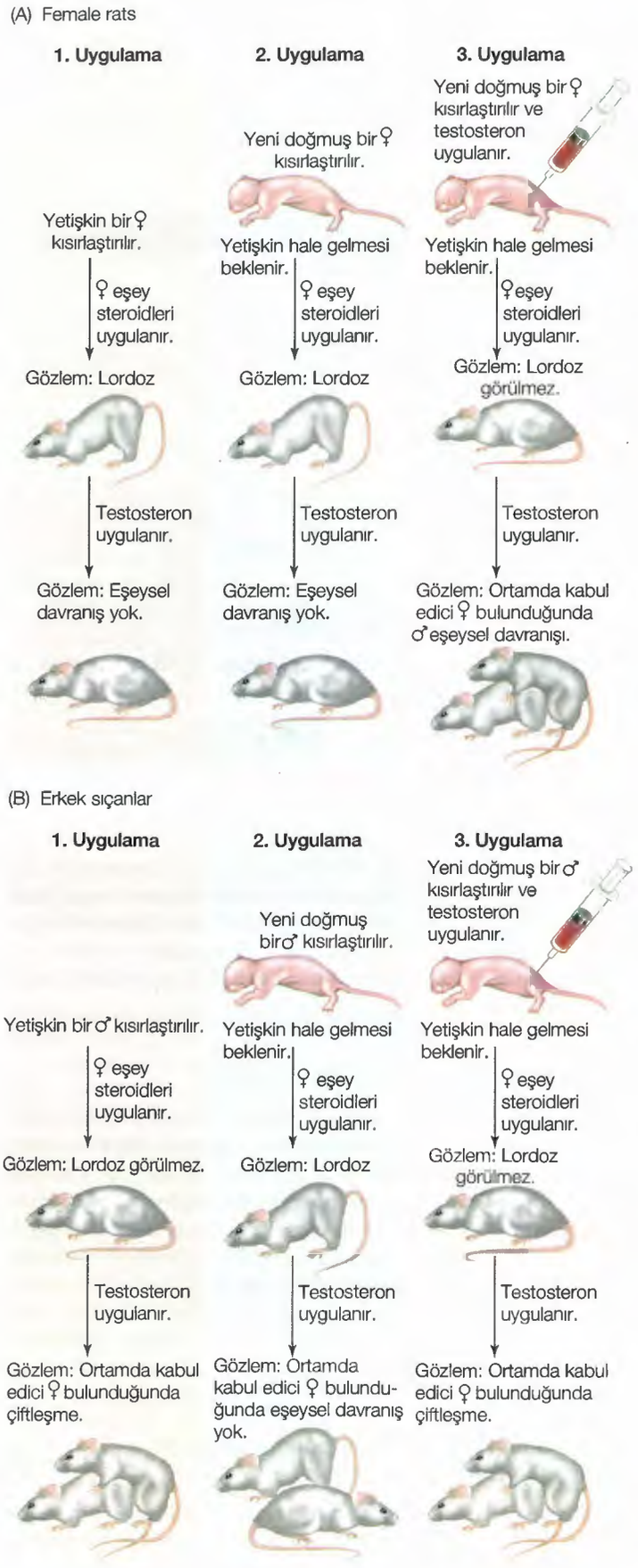
Karmaşık davranışların altında yatan genetik basamaklar, belirli uyarı dizilerine seçici şekilde yanıt vermeye nasıl programlanabilir? Bir hayvanın yaşamında ifade edilmeleri doğru zamanlarla nasıl sınırlandırılabilir? Bu soruların yanıtları, yaşam süresince davranışların nasıl geliştiği araştırılarak bulunabilir.

# 53.3 Davranış Nasıl Gelişir?

Gelişip olgunlaşan hayvanda davranışın ortaya çıkışı, sinir sisteminin gelişimine olduğu gibi, vücuttaki diğer sistemlerin büyüme ve olgunlaşmasına da bağlıdır. Bir kuş, kanatları büyüyüp kasları ve uçma tüyleri olgunlaşmadıkça uçamaz. Öte yandan, anatomik ve fizyolojik açıdan yeterli olunmasına karşın, belirli bazı davranışların ortaya çıkmaması da mümkündür. Hayvanın yaşamındaki belirli bir evrede uyumsal olan davranışlar başka evrelerde öyle olmayabilir. Genç hayvanlar için tipik olan, örneğin yiyecek isteme gibi davranışlar ortadan kalkabilir ve yetişkin bir bireyin, örneğin kur yapma gösterileri gibi yeni davranış biçimleri ortaya çıkar.

### Hormonlar, davranışların potansiyelini ve zamanlamasını belirleyebilir

Hormonlar erken yaşlarda bir davranış potansiyelinin gelişimini, ileri yaşlarda da o davranışın gösterilmesini belirleyebilir. Bunun kusursuz bir örneği, sıçanlarda eşey davranışlarıdır (**Şekil 53.7**). Normal olarak, yetişkin erkek ve dişi sıçanlar farklı




**53.7 Eşeysel Davranışın Hormonal Kontrolü** Sıçanlarda deneysel hormon uygulamaları, gelişimin erken dönemlerinde mevcut olan eşey steroidlerinin hangi eşeysel davranış kalıbının gelişeceğini belirlediğini, ergenlikte mevcut olan eşey steroidlerinin ise o davranış kalıplarının ortaya çıkışını kontrol ettiğini göstermiştir.

eşey davranışları sergilerler; dişiler, ortamda erkekler bulunduğunda, *lordoz* adı verilen, eşeysel açıdan kabul edici bir pozisyon alırken, erkekler de kabul edici dişilerle çiftleşirler. Ancak eşeylerden hiçbiri, ergenliğe ulaşmadan bu davranışları göstermez. Yeni doğmuş ve yetişkin sıçanların (doğal olarak eşey bezlerinde üretilen eşey steroidlerinin etkisini gidermek amacıyla) kısırlaştırıldığı ve hormonların yapay olarak uygulandığı deneyler sonucunda şu sonuçlara ulaşılmıştır:

- Erkekte eşey davranışının gelişmesi için, yeni doğmuş sıçanda beynin testosterona maruz kalması gerekir; oysa dişide eşeysel davranışın gelişimi östrojene maruz kalmayı gerektirmez.
- Testosteron, hem genetik erkeklerde hem de genetik dişilerde sinir sisteminin erkeksi özellik kazanmasına yol açar.
- Ergenlikte eşey steroidlerine maruz kalma, eşeysel davranışın ortaya çıkması için gereklidir, fakat testosteron erkek eşey davranışını yalnızca, yeni doğduklarında beyinleri erkeksi özellik kazanmış olan yetişkin sıçanlarda oluşturur. Aynı şekilde östrojen, dişi eşeysel davranışını yalnızca, yeni doğduklarında beyinleri erkeksi özellik kazanmamış olan yetişkin sıçanlarda oluşturur.

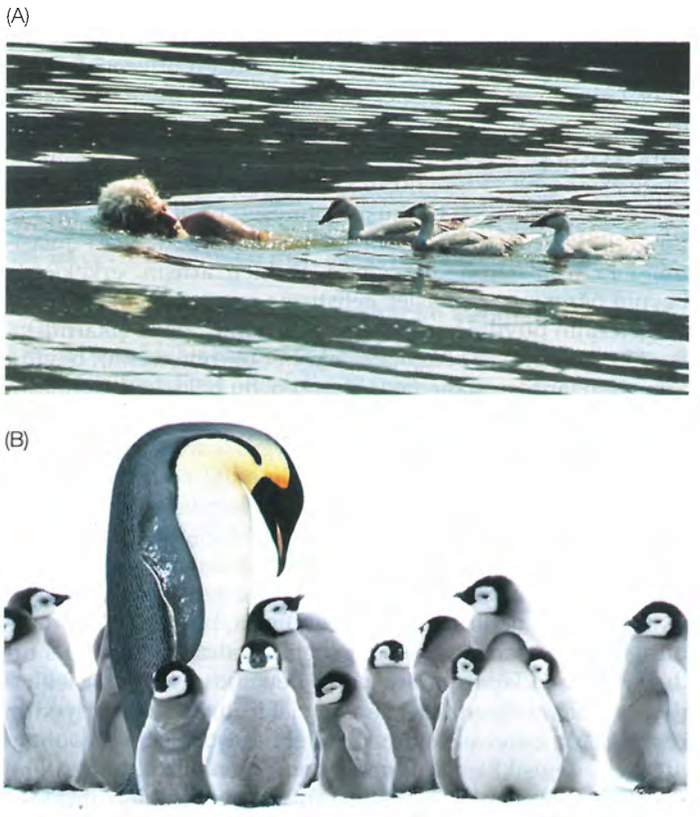
Dolayısıyla, doğum sırasında var olan eşey steroidleri hangi davranış kalıbının gelişeceğini belirlerken, ergenlikte mevcut olan eşey steroidleri de o davranış kalıbının ne zaman sergileneceğini belirler.

## Bazı davranışlar ancak belirli bir zamanda edinilebilir

Martı yavrularının yiyecek istemesi örneğindeki gibi belirli bazı davranışlar için basit uyarılara karşı duyarlı olma yeterli olsa da, diğer bazı davranışlar için, genetik olarak programlanması mümkün olmayan daha eksiksiz bilgiler gerekir. Bunun bir örneği, ebeveyn ile yavruların birbirlerini tanımasıdır. Hayvanlar, sürü ya da üreme kolonisi içerisinde olduğu gibi, diğer bireylerle iç içe yaşıyorlarsa, anne ile yavrularının doğumun hemen ardından birbirlerini ayırt etmeleri, kalabalıkta birbirlerini bulabilmeleri açısından önemlidir. Böyle birçok durumda, **basılanma** yoluyla bir ebeveyn-yavru bağı kurulur. Basılanmanın tipik özelliği, hayvanın bir dizi uyarıyı, **kritik dönem** ya da **duyarlı dönem** adı verilen sınırlı bir süre içerisinde öğrenmesidir.

Konrad Lorenz kaz yavrularının, yumurtadan çıktıktan sonraki 12 ile 16. saatler arasında ebeveynlerine basılandıklarını gösterdi. Bu kritik dönemde kendi kendisini ebeveyn yerine koyarak, Lorenz kaz yavrularının kendisine basılanmalarını sağladı. Basılanmış yavrular kendi ebeveynleriymiş gibi onun peşinden gidiyorlardı (**Şekil 53.8A**).

Basılanma için çok kısa bir maruz kalma süresi yeterlidir; buna karşılık etkileri çok güçlü ve uzun süre kalıcıdır. İmparator penguenler, Antarktika'da yılın en soğuk ve karanlık olduğu bir dönemde ürer. Ebeveynler kalabalık koloniler oluşturmak üzere kıtanın içlerine doğru 150 km'yi bulan mesafeyi yürürler ve dişi burada yumurtlar. Daha sonra, dişi bes-




**53.8 Basılanma Ebeveyn ile Yavruların Birbirlerini Tanımalarına Yardımcı Olur** (A) Yavruyken Konrad Lorenz'e basılanmış olan boz kaz, nereye gitse onun peşinden ayrılmıyordu. (B) Basılanma sayesinde erkek imparator penguen, diğer birçokları arasında kendi yavrusunu bulur.

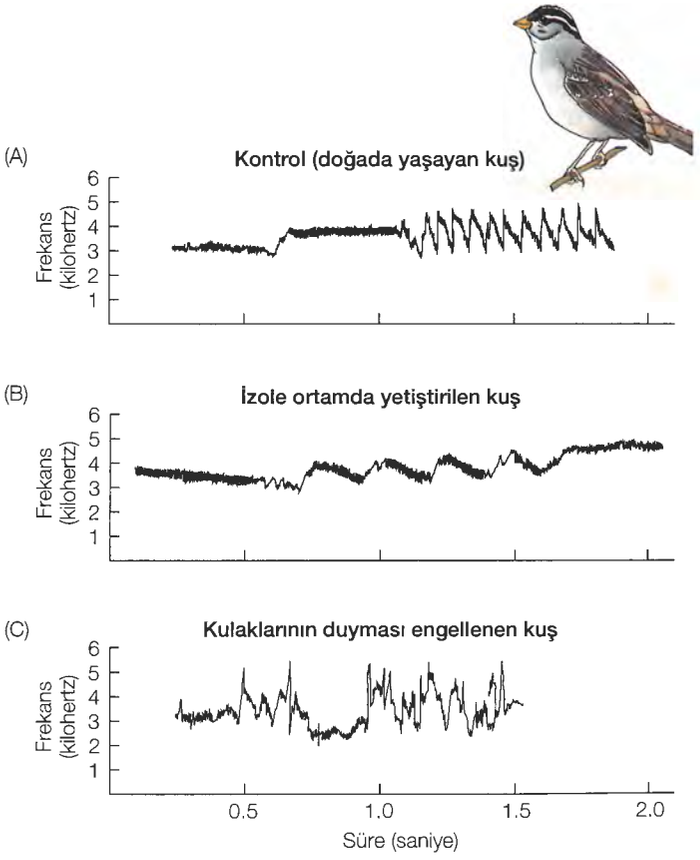
lenmek üzere denize dönerken, eşi kuluçkada oturur. O geri döndüğünde yavru yumurtadan çıkmış olur. O zaman yavrunun bakım ve beslenmesini dişi devralır ve baba beslenmek üzere denize döner. Genel olarak, erkek, annenin de açlıktan ölmemek için yiyecek bulmak üzere oradan ayrılmak zorunda olduğu bir süre boyunca uzakta kalır. Dolayısıyla, haftalarca uzak kaldıktan sonra babanın, hepsi kendi ebeveynini çağıran yavruların oluşturduğu tıklım tıkış kalabalık kolonide kendi yavrusunu bulması gerekir (**Şekil 53.8B**). Yine de kendi yavrusunu, beslenmeye gitmeden önce öğrenmiş olduğu sesinden tanır ve yanılmadan onu bulur.

Basılanma için kritik ya da duyarlı dönemin kısa bir gelişimsel ya da hormonal evre tarafından belirlenmesi mümkündür. Örneğin, anne olan bir keçi, yavrusunu doğurduktan sonraki 10 dakika içerisinde onu koklayıp yalamazsa, daha sonra onu öz yavrusu olarak tanımaz. Keçilerde duyarlı dönem, doğum yaptığı sırada annenin dolaşım sisteminde oksitosin hormonunun çıktığı en üst düzeye ve yeni doğan yavrunun yaydığı kokularla alınan duyulara bağlıdır. Doğumdan önce koku alamaz hale getirilen dişi keçi, doğumdan sonra başka yavrular arasından kendi yavrusunu ayırt edemez.

## Kuş ötüşlerinin öğrenilmesinde genetik, basılanma ve hormonal zamanlama rol oynar

Erkek ötücü kuşlar, bir kuluçka savunağını sahiplenip çevrelerine duyururken, diğer erkeklerle rekabete girdiklerinde ve kendilerinin baskın olduğunu ilan ederken türe özgü ötüşlere başvururlar. Ötüşleri ayrıca dişileri cezp etmede de kullanırlar; dişiler her ne kadar kendileri ötmeseler de, kendi türlerinin ötüşünü tanırlar. Akbaşlı serçe örneğinde olduğu gibi, birçok türün erkeği için ötüşün edinilmesinde esas adımı öğrenme oluşturur, ancak neyi öğrenebilecekleri göründüğü kadarıyla genlerden etkilenir ve öğrenmenin olabilmesi için *gelişim açısından sınırlı bir süre* söz konusudur. Doğal koşullarda, yumurtadan çıkan yavru kendi babasının yanı sıra öten diğer akbaşlı serçelerin sesini duyar. Ayrıca daha başka birçok kuş türünün de ötüşünü işitir. Ancak, aradan yaklaşık bir yıl geçip kendisi eşeysel olgunluğa ermedikçe ötmez; öttüğünde ise babasının öttüğü gibi öter.

Bu türde ötüşlerin öğrenilmesine ilişkin araştırmalar 1960'lı yıllarda, Berkeley'deki California Üniversitesi'nden Peter Marler tarafından başlatılmıştır. Marler akbaşlı serçe yumurtalarını laboratuvarda kuluçkaya koymuş ve çıkan yavruları kapalı ortamda büyütmüştü. Böylece, banda kaydedilmiş çeşitli ötüşleri, gelişimlerinin farklı dönemlerinde yavrulara dinletebiliyordu. Araştırmacı, erkek kuşların yavruyken, yaşamlarının ilk iki ayı boyunca kendi türlerine özgü ötüşleri dinlemedikleri zaman, yetişkin olduklarında bu sesleri çıkaramadıklarını keşfetti (**Şekil 53.9**). Yavrular ilk iki ay boyunca akbaşlı serçe ötüşlerini banttan dinlemişlerse, eşeysel olgun-




**53.9 Ötüşlerin Öğrenildiği Duyarlı Dönemler** (A) Yetişkin bir akbaşlı serçenin (*Zonotrichia leucophrys*) türe özgü ötüş biçimini gösteren sonogram. (B) İzole ortamda (yavruyken bu ötüşü hiç duymadan) büyütülmüş yetişkin bir erkeğin ötüşü. (C) Yavruyken bu ötüşü duymuş ancak kendisi henüz hiç ötmeden kulaklarının duyması engellenmiş yetişkin bir erkeğin ötüşü. Marler'in deneyleri kuşun önce, yavruyken bu ötüşü dinleyerek bir ötüş belleği edinmek zorunda olduğunu, sonra da, bu ötüş belleğiyle eşleştirebilmesi için kendi sesini duyabilmesi gerektiğini göstermiştir.

luğa eriştiklerinde ötmeye başlar ama daha zayıf şekilde öterler. Kuşlar deneme yanılma yoluyla ötüşlerini belleklerindeki ötüş kaydına uydurur ve ondan sonra türlerine özgü ötüşleri çıkarırlar. Bu noktaya ulaşabilmesi için, genç kuşun kendi ötüşünü duyabilmesi gerekir. Ötmeye başlamadan hemen önce kulakları duymaz hale getirilecek olursa, sesini kendi belleğinde kayıtlı ötüşle eşleştiremeyecektir. Kendi türüne özgü ötüşü doğru bir şekilde çıkarmaya başladıktan sonra duyması engellendiğinde ise, normal bir kuş gibi ötmeye devam edecektir. Bu noktadan itibaren ötme davranış kalıbının *nihaî şeklini almış* olduğu söylenebilir. Dolayısıyla, ötüşlerin öğrenilmesinde iki ayrı duyarlı dönem söz konusudur; bunlardan ilki, bir ötüş belleğinin basılandığı yavruluk evresinde, ikincisiyse bu ötüş belleğini eşleştirmenin öğrenildiği, eşeysel olgunluğa erişme dönemindedir.

Doğal koşullarda, akbaşlı serçe yavrusu birçok türün ötüşünü duyar, öyleyse neden yalnızca kendi türünün ötüşünü öğrenir? Marler bu soruyu, yavrulara başka ötüş kayıtlarını banttan dinlettiği izolasyon deneyleriyle araştırdı. Genç erkek serçeler, defalarca dinledikleri halde diğer türlerin ötüşlerini öğrenmediler; oysa kendi türlerinin ötüşünü sadece birkaç kez duymaları basılanmaları için yeterliydi. Dolayısıyla, erkek serçeler kendi ötüşlerini öğrenmek zorunda olsalar bile, görünüşe göre, başka türlerinkini değil kendi ötüşlerini öğrenmeye genetik bir yatkınlık söz konusudur. Marler bu olguyu "öğrenme içgüdüsü" diye adlandırdı. Erkek akbaşlı serçenin yalnızca kendi türünün ötüşünü öğrenmesinin önemli bir nedeni vardı: Dişi akbaşlı serçeler de aynı şekilde babalarının ötüşünü dinleyerek büyüyorlardı ve yetişkin olduklarında, babaları gibi öten eşler seçiyorlardı.

Marler'in öncü çalışmalarının ardından gerçekleştirilen araştırmalar akbaşlı serçenin ötüş öğrenme yeteneğinin daha da karmaşık olduğunu ortaya çıkardı. Öncelikle, her akbaşlı serçe populasyonunun kendi lehçesinin olduğu ve bir populasyona ait bir erkeğin başka bir populasyonun lehçesini öğrenebildiği gösterildi. Daha sonra, akbaşlıların doğada zaman zaman başka türlerin ötüşünü sergiledikleri gözlendi. Yoksa Marler'in laboratuvar deneyleri doğadaki çok önemli bir değişkeni gözden kaçırmış mıydı?

California Bilimler Akademisi kuşlar birimi sorumlularından Luis Baptista, akbaşlı serçelerin ötüşü öğrenmelerinde sosyal etkileşimlerin rolünü ortaya çıkarmayı amaçlayan bir araştırma yaptı. Kapalı ortamda yetiştirilen bir akbaşlı serçe yavrusuna komşu kafeste yakın akraba bir tür gösterilip sesi dinletilirken, arka planda banttan da kendi türünün ötüşü dinletildiğinde, yetişkin hale geldiğinde, serçenin öteki türe ait ötüş seslerini çıkardığını buldu. Bu, genç kuşun neyi öğreneceği ve ne öğrenebileceği üzerine sosyal yaşantıların güçlü bir etkisi olduğunu gösteriyordu.

### Kuşlarda ötüşün zamanlaması ve ortaya çıkışı hormonal kontrol altındadır

Gördüğümüz gibi, gerek erkek gerekse dişi ötücü kuşlar yavruyken kendi türlerine özgü ötüşleri duyarlar; fakat yetişkin hale geldiklerinde çoğu türde yalnızca erkek öter ve bunu yalnızca ilkbaharda yapar. Gerek ötüşlerin ortaya çıkışı açısından erkek ile dişi arasındaki farkın, gerekse ötüşlerin zamanlamasının ardında hormonlar vardır.

Ötücü kuşlarda dişilerin ötmemesinin başlıca nedeninin testosteron yokluğu olup olmadığını belirlemek için, araştırmacılar yetişkin dişi ötücü kuşlara ilkbaharda testosteron enjekte ettiler. Bu enjeksiyonlara tepki olarak, dişiler, tıpkı erkeklerin yaptığı gibi, kendi türlerine özgü ötüşleri sergilediler. Görünüşe göre, dişiler yavru oldukları dönemde kendi türlerine özgü bir bellek oluşturmaktadırlar ve fiziksel açıdan ötme yeteneğine sahiptirler ama normal koşullarda kendilerinde eksik olan sadece hormonal uyarılmadır.

Testosteron ötücü bir kuşun ötmesini nasıl sağlar? Bu konuda dikkat çekici bir araştırma, her ilkbaharda, kan dolaşımındaki testosteron düzeyinde görülen artışın, erkeklerde beynin öğrenme ve ötüşler geliştirme için gerekli olan belirli bölgelerinin büyümesine neden olduğunu ortaya çıkarmıştır. Beynin söz konusu bölgelerindeki her bir nöronunun boyutu artar ve uzantıları daha fazla uzarken, bu bölgelerdeki nöronların sayısı da artar. Kuşlarda ötüşün nörobiyolojisine ilişkin bu tür araştırmalar, bir zamanlar yaygın olan, yetişkin omurgalıların beyninde yeni nöron üretilmediği yönündeki görüşün aksine, beyin yapı ve işlevini, gerek gelişime ve gerekse çevreden alınan sinyallere bağlı olarak değiştirmek suretiyle, hormonların davranışı kontrol edebildiğini ortaya çıkarmıştır.

Peki, baharın gelmesiyle birlikte testosteronun salınmasını tetikleyen şey nedir? Takashi Yoshimura, bir başka kuş türünün, kuşlar üzerinde yapılan genetik analizler için model tür durumundaki Japon bıldırcınının beyninden aldığı örneklerde bir DNA mikrodizi analizi gerçekleştirdi. Fotoperiyodun çevresel bir işaret olduğunu bilerek, araştırmacı, gün uzunluğunda değişiklik olduğunda hangi genlerin etkinleştiğini belirlemek amacıyla, 38.000 genin verdiği tepkileri inceledi. Ötme davranışını teşvik eden kritik fotoperiyodun uygulandığı ilk gün, gündoğumundan 14 saat sonra, beyinde tiroit uyarıcı hormonu kodlayan genler açılmıştı. Bu hormon hipofiz bezi üzerine etki eder, bu da, testislerin büyümesini ve testosteronun üretilmesini uyaran başka hormonların üretimini ayarlar (bakınız Şekil 43.10).

## 53.3 ÖZET

**Hormonlar, beyinde ne gibi davranış kalıplarının programlanacağını, bu davranışların sergilenmesinin çok öncesinden kontrol edebilirler. Davranışların öğrenilmesi ve sergilenmesi de aynı şekilde hormonlarca kontrol edilebilir, dolayısıyla yaşam döngüsünün belirli evrelerinde gösterilecek şekilde zamanlanmaları ayarlanabilir.**

- Erkek ve dişi sıçanlarda eşey davranışlarının gelişimi için ne gibi hormonal koşullar gereklidir? **Bakınız ss. 1119-1120 ve Şekil 53.7**
- Basılanmanın uyum açısından önemi nedir? **Bakınız ss. 1120-1121**
- Bir akbaşlı serçe erkeğinin ilkbaharda kendi türüne özgü ötüşler sergilemesi için gerekli olan olaylar dizisini açıklayınız. **Bakınız ss. 1121-1122 ve Şekil 53.9**

Karmaşık davranışlar genetik, psikolojik ve çevresel etkenler arasındaki etkileşimlerin ürünüdür. Davranışın şekillenmesinde çok sayıda gen işlev görür, dolayısıyla davranışların değişimini destekleyecek seçilim için çok çeşitli olanaklar söz konusudur. Davranıştaki değişikliğin hayvanları çevresel koşullara nasıl uyarladığı, *davranış ekolojisi* adı verilen, evrim temelli uzmanlık alanının ilgilendiği sorulardandır.

# 53.4 Davranış Nasıl Evrimleşir?

Çevresel koşullar, hem zaman hem de mekan açısından büyük bir değişkenlik gösterir. Hayvan davranışları da tür içinde ve türler arasında değişkendir. Davranış ekologları, davranışın ardındaki evrimsel mekanizmaları anlamak amacıyla, davranış ile çevre arasındaki ilişkileri ortaya çıkarmaya çalışırlar.

## Hayvanlar birçok davranışsal seçim yapmak zorundadır

Ömrü boyunca bir hayvanın gösterdiği davranışlar, büyük ölçüde bir tercihler dizisi oluşturur: Ne zaman nereye gideceğini, nerede yuva kuracağını, ne yiyeceğini, ne zaman uçup ne zaman kaçacağını, kiminle işbirliği yapacağını, kiminle eşleşeceğini hep seçmek durumundadır. Seçim yapamayan bir hayvanın hayatta kalması zor olacak, yanlış seçimler yapmaksa onun uyum gücünü azaltacaktır. Davranış ekologları, hayvanların davranışlarını seçerken hangi bilgileri kullandıklarını ve bu bilgilerin, çevredeki, kendilerinin uyum gücünü etkileyen özelliklerle nasıl bir ilgisinin olduğunu ortaya çıkarmaya çalışırlar.

Sözgelimi, yaşanacak bir yerin seçimi, bir hayvan için birçok sonuç doğuran bir seçimdir. Bir hayvanın içinde yaşadığı ortam, kendisinin **habitat**ıdır. Habitat kendisine çoğu zaman, yalnız korunaklı bir yuva yeri değil, yiyecek ve eşe erişim olanağı da sağlar. Birçok durumda, hayvanların habitat seçimi yaparken başvurdukları çevresel ipuçları oldukça basittir. Örneğin, deniz kuşları dik kayalıkları ya da kıyıdan uzak kayalıkları seçer, çünkü buralar yırtıcılara karşı korunma olanağı sunar. Çok özel besin gereksinimleri olan hayvanlar belirgin bir şekilde bu besinlerin bol olduğu habitatları seçerler. Davranış ekologlarına yol gösteren genel hipotez, hayvanların habitat seçerken kullandıkları ipuçlarının, kendilerine *gelecekte hayatta kalmaları ve üremeleri için uygun koşullara ilişkin güvenilir öngörüler* sundukları şeklindedir.

Birçok tür için, **türdeşlerin** –aynı türden başka bireylerin– varlığı, belirli bir yerin yaşamın devamlılığı açısından uygun olduğunu gösteren güvenilir bir işarettir. Her şeye rağmen, başarı tartışılmaz. Denizlerde yaşayan canlıların, suda serbest bir şekilde oradan oraya sürüklenen planktonik larvalarını ele alalım. Bunlar sonunda bir *yerleşme tepkisi* vererek zemine yerleşir, genellikle yaşamlarının geri kalan süresi boyunca olmak üzere kendilerini oraya bağlarlar. Türdeşlerince suya salınan moleküller, larvaların elverişli bir zemin bulmalarına yardımcı olur; birçok türde bu moleküller, bir yerleşme tepkisine neden olurlar.

Türdeşlerin gözlenmesi, hayvanlara bir habitatın niteliğine ilişkin bilgileri başka türlü de sağlayabilir. İlkbaharda, halkalı sinekkapanlar (*Ficedula albicollis*) üreme bölgelerinde "meraklı komşu" gibi davranır, türdeşlerinin yuvalarını sık sık ziyaret ederler. Araştırmacıların hipotezine göre, bu davranış sinekkapanlara, komşularının ne ölçüde beslenmekte olduklarına bakarak habitatın niteliğini belirlemelerine olanak sağlamaktaydı. Bu hipotezi sınamak amacıyla, bazı yuvalardan yavru kuşları alıp başka bir bölgedeki yuvalara eklemek suretiyle, bazı "büyük boy" bölgeler oluşturdular (normalde yavru sayısının fazla olması, orada besinin bol olduğunu gösterir). Sinekkapanlar, ertesi yıl, yuvadaki yavru sayılarının yapay olarak artırılmış olduğu bölgelere yerleşmeyi daha fazla tercih ettiler (**Şekil 53.10**).

## Davranışların bir maliyeti bir de sağladığı yararlar vardır

Davranış, çevre ve uyum gücü arasındaki ilişkiyi araştırırken, davranış ekologları çoğu zaman bir maliyet-yarar yaklaşımına başvururlar. **Maliyet-fayda yaklaşımı**, bir hayvanın sınırlı zaman ve enerjiye sahip olduğunu, dolayısıyla, getireceği yararlardan daha fazla maliyeti olan davranışlara kalkışmaya güç yetiremeyeceğini kabul eder. Maliyet-fayda yaklaşımı, davranış biçimlerinin niçin o şekilde evrimleştiğini araştıran davranış ekologlarının, gözlem yaparken, hipotez kurarken ve deneyler tasarlarken kullanabilecekleri bir çerçeve oluşturur.

Bir davranışın sağladığı yarar, hayvanın o davranışı göstermekle uyum gücünde sağladığı artış ile ölçülebilir. Bir davranışın maliyetinde ise tipik olarak üç ayrı bileşen söz konusudur:

- **Enerji maliyeti**, hayvan o davranışı gösterdiğinde ve göstermediğinde harcadığı enerji arasındaki farkı ifade eder.

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 53.10 Sinekkapanlar Habitatın Kalitesini Değerlendirirken Komşularının Başarısını Dikkate Alırlar

Halkalı sinekkapanlar (*Ficedula albicollis*) üreme alanlarındaki diğer sinekkapanların yuvalarını düzenli olarak "gözetlerler". Araştırmacılar, bu kuşların, nereye yerleşip üreyeceklerine karar verirken, hâlihazırda bir arada bulunan çiftlerin üreme başarılarına ilişkin bilgi elde ettikleri hipotezini ortaya attılar.

**HİPOTEZ**

**Halkalı sinekkapanlar, türdeşlerinin başarılı şekilde üremiş gibi göründükleri bölgelerde daha yoğun şekilde yuvalanacaklardır.**

**YÖNTEM**

1. Bir bölgedeki yavruları başka bir bölgedeki yuvalara aktar, böylece bazı bölgelerde (besinin bol olduğunun bir göstergesi olarak) "büyük boy", bazı bölgelerde küçük boy kuluçkalar oluştur. Üçüncü bir araştırma bölgesini ise, kontrol amacıyla, değiştirmeden bırak.
2. Ertesi yıl, üreme mevsiminin başında, her bir bölgedeki yerleşme oranlarını (yani, yuva kuran çift sayısını) gözle.

**BULGULAR**




**SONUÇ**

**Halkalı sinekkapanlar, bir bölgenin üremek için ne ölçüde elverişli olduğunu değerlendirirken, hâlihazırda yerleşmiş olan türdeşlerinin kuluçka boyutlarından yararlanırlar.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

- **Risk maliyeti**, o davranışı göstermenin bir sonucu olarak, artan yaralanma ya da ölme olasılığını ifade eder.
- **Fırsat maliyeti**, hayvanın aynı zaman aralığında başka davranışlar gösteremeyecek durumda olmasından dolayı, sağlamaktan feragat ettiği yararı ifade eder.

Maliyet-fayda analizleri, **savunak davranışları** araştırmalarında yoğun olarak kullanılmıştır. Bu davranışlar, diğer hayvanların bir habitat ya da kaynağa erişimini etkin bir şekilde engellemek üzere, bir hayvanın başvurduğu saldırganlık davranışlarıdır. En uygun habitat ve kaynaklar çoğu zaman kısıtlı miktarlarda olurlar, bu yüzden türdeşlerin onlar için rekabet etmeleri gerekir. Birçok hayvan (genelde erkekler) kendilerine yuva yeri, besin ve eş edinme olanağı sağlayan çok amaçlı savunakları savunurlar. Savunak sahibi, komşularıyla saldırgan etkileşimler içine girerek kendi sınırlarını belirler; sonra da bu sınırlarda sürekli nöbet tutarak ihlalcilere müdahale etmesi gerekir. Bu saldırganca etkileşimler, kuş ötüşlerinde olduğu gibi, genellikle son derece basmakalıp, türe özgü gösterilerden oluşur. Savunak davranışları sırasında erkek, üreme başarısı için gereksinimi olan kaynakları elde ederken, bunun karşılığı olan bedeli de öder.

Savunak gösterileri hatırı sayılır miktarda enerji harcamayı gerektirir, erkeği yırtıcılara karşı daha savunmasız hale getirir ve beslenmesi için ya da yavru bakım davranışı gösterebilmesi için sahip olduğu zamanı kısaltmış olur. Arizona Devlet Üniversitesi'nden Michael Moore ve Catherine Marler, Yarrow dikenli kertenkelesinde (*Sceloporus jarrovii*), bir savunak sahiplenmenin erkeğe olan maliyetini tahmin etmek amacıyla bir deney yaptı (**Şekil 53.11**). Bu kertenkeleler, içerisinde birçok dişinin yaşadığı habitatların bulunduğu savunaklar edinirler. Savunak davranışları, normal olarak en fazla, erkeklerin kanlarında testosteron düzeyinin yüksek olduğu, dişilerinse çiftleşmeye en çok hazır oldukları Eylül ve Ekim aylarında yoğunlaşır. Araştırmacılar, normalde pek de savunakçı olmadıkları yaz aylarında bazı erkeklere testosteron kapsülleri yerleştirerek, bu kertenkelelerin savunak davranışlarının şiddetini değiştirdiler.

Testosteron uygulanan erkekler savunaklarında nöbet tutarak daha fazla zaman geçirdiler, daha fazla gösteri sergilediler ve kontrol erkeklerine göre yaklaşık olarak üçte bir daha fazla enerji harcadılar (enerji maliyeti). Buna bağlı olarak, beslenmeye daha az zamanları oldu (fırsat maliyeti), daha az sayıda böcek avladılar, daha az enerji depoladılar ve ölüm oranları daha yüksek oldu (risk maliyeti). Dişilerin normal olarak çiftleşmeye hazır olmadığı yaz aylarında, coşkulu alan savunmanın bu yüksek maliyeti, savunak edinmenin sağladığı üreme yararından daha ağır basıyordu. Dolayısıyla, doğal seçilim, bu türde savunak davranışını kontrol eden hormon düzeyinin mevsimsel değişimler göstermesi yönünde işlemişti.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 53.1 • Savunak Edinmenin Maliyeti

Maliyet-fayda yaklaşımı, çeşitli türlerde görülen savunak davranışlarının çeşitliliğini açıklar. Bir hayvan için bir kaynak tümüyle vazgeçilmez olsa bile, savunulması ekonomik açıdan mümkün olmadığında, o hayvan savunak davranışları gösteremez. Yiyecek, bütün hayvanlar için vazgeçilmez bir şeydir, fakat eğer yiyecek geniş alanlara dağıl-

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 53.11 Savunak Edinmenin Maliyeti

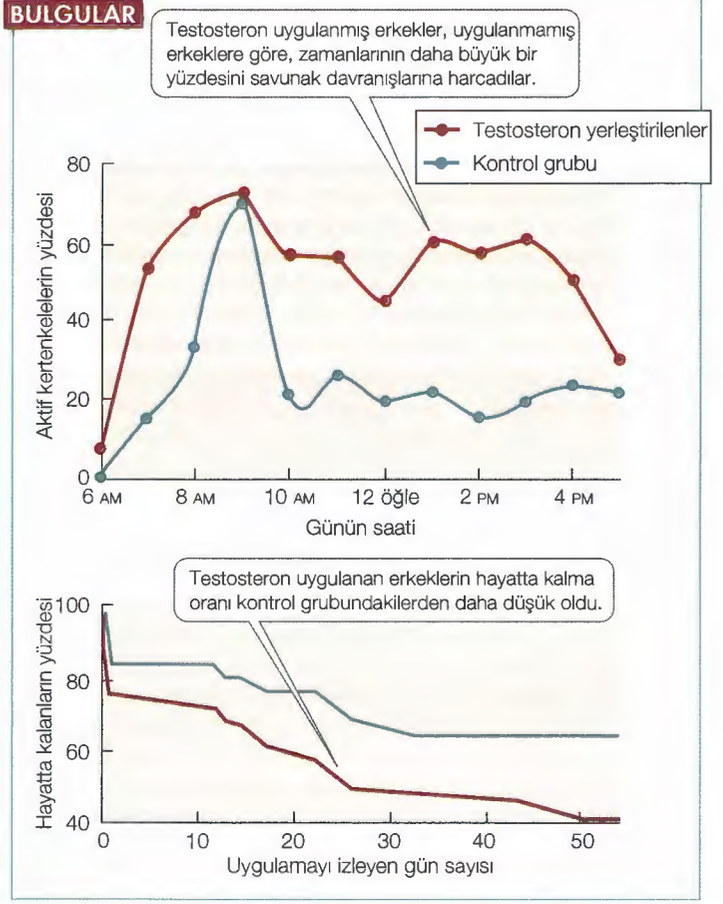
Yarrow dikenli kertenkelesinin (*Sceloporus jarrovii*) vücuduna testosteron kapsülleri yerleştirerek savunak davranışlarının artmasını sağlayan Moore ve Marler, bu hayvanların normalde öyle yapmadıkları bir mevsim olan yaz aylarında, savunak edinmenin erkek için maliyetini ölçtü.

**HİPOTEZ** **Yarrow dikenli kertenkeleleri, yazın savunak davranışlarının enerji maliyeti elde edilen yarardan daha fazla olduğu için, bu mevsimde savunak edinmezler.**

**YÖNTEM**

1. Dişi kertenkelelerin eşeysel açıdan kabul edici olmadıkları yaz mevsiminde, bazı erkeklerin derileri altına testosteron kapsülleri yerleştir; diğer erkekleri kontrol amacıyla, olduğu gibi bırak.
2. Savunak davranışlarını ve her iki grup erkeğin hayatta kalma oranlarını gözle.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **Bu kertenkelelerde, yazın savunak edinmenin maliyeti hayatta kalma oranlarını anlamlı derecede azaltırken, üreme başarılarında artışa neden olmaz.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

(A) *Diomedea melanophris*



(B) *Mirounga angustirostris*





(C) *Centrocercus urophasianus*

**53.12 Hayvanlar Çeşitli Genişliklerde Savunaklar Edinirler** (A) Çoğu deniz kuşunun yuvalanma savunakları, ancak yuvadan ayrılmaksızın sahip çıkabilecekleri kadarlık bir alan kaplar. (B) Erkek deniz filleri, dişilerin yavrularını doğurmak üzere karaya çıktıkları kumsal alanlarını savunmak için birbirleriyle şiddetli kavgalara tutuşurlar. (C) Erkek çalı tavuğu Colorado'da (ABD), dişileri etkileyip onlarla çiftleşme şansı yakalamak için gösteriler yapabileceği, lek adı verilen alanları savunur.

mış durumdaysa ya da zaman zaman bollaşıp zaman zaman kıtlaşıyorsa, ona sahip çıkmaya çalışmanın getireceği yüksek bedeli karşılayacak ölçüde fayda sağlamaz. Sözgelimi, besinlerini sağladıkları okyanusların açık kesimlerini deniz kuşlarının sahiplenmesi olası değildir. Buna karşılık adalarda ya da kayalık yamaçlarda güvenli yuva alanları kısıtlı miktardadır ve bu yüzden savunulabilirler. Bu yüzden, deniz kuşlarının savunakları, kuşların yuvalarında otururken uzanabilecekleri mesafeden daha geniş olmaz (**Şekil 53.12A**).

Bazen, sahip çıkılan kaynak, dişinin bizzat kendisidir. Deniz filleri, ömürlerinin büyük bölümünü denizde geçirirken, dişiler, yavrularını dünyaya getirmek üzere, öteden beri kullandıkları kumsal alanlarında karaya çıkarlar. Erkek deniz filleri önceden buralara gelir ve birbirleriyle şiddetli kavgalar ederek belirli alanları sahiplenirler (**Şekil 53.12B**). Dişiler kumsallara ulaştıklarında, erkeklerin savunaklarına girmiş olurlar. Savunak sahibi erkek, rakiplerini oradan kovabildiği sürece, kumsalın elinde tuttuğu bölümünü kullanan tüm dişilerle çiftleşebilecektir.

Erkeklerde savunak davranışlarının en alışılmadık şekli, ne yiyeceğe, ne yuva yerine ne de dişilere sahip çıkmanın söz konusu olduğu durumlarda ortaya çıkar. Dişileri etkileyip onlarla çiftleşme şansı yakalamak için, erkeklerin alan sahiplenmeyle ilgili hünerlerini toplu gösterilerle sergilemek üzere edindikleri alanlara **lek** adı verilir. Alan kısıtlı olmasa bile, her bir erkek arazinin küçük bir parçasını sahiplenir ve gösterisini burada yapar (**Şekil 53.12C**). Lekin merkezine yakın olan savunak parçaları en gözde yerlerdir ve erkekler buralar için yoğun bir şekilde rekabete girerler. Dişiler lek içlerinde dolaşır, erkekleri gözetler ve genellikle gözde yerleri elinde bulunduran erkeklerle çiftleşirler. Bu sistemin dişiye sağladığı yarar, rekabette başarılı bir erkek tarafından döllenmesi, böylece kendi yavrularının da, erkeğin başarısında katkısı olan genleri taşıyacak olmasıdır. Lek oluşturmanın erkeklere olan maliyeti yüksektir, çünkü gösterdikleri sürekli ve yoğun savunak davranışları, oradan ayrılıncaya dek kendilerini yemek, içmek ve uyumaktan alıkoyar. Faydası ise, birden fazla dişiyle çiftleşmek suretiyle, uyum güçlerini maksimum düzeye çıkarma şansına sahip olmalarıdır.

### Maliyet-fayda analizi beslenme davranışına uygulanabilir

Maliyet-fayda analizleri hayvanların besin tercihlerinin araştırılmasında da kullanılmıştır. Bir hayvan beslenirken (besinini ararken), vermesi gereken kararlar arasında, her bir yerde, orayı bırakıp başka yere gidinceye dek ne kadar zaman harcayacağı, yine her bir yerde, o sırada hangi kaynakların yenebilir nitelikte olduğu ve çeşitli potansiyel besinlerden hangilerinin yenmesi hangilerininse yenmemesi gerektiği vardır. Maliyet-fayda yaklaşımının uygulanmasında, bilim insanları, beslenme tercihlerinin uyum gücü açısından değerini tanımlamalarını sağlayan ve **optimal beslenme kuramı** adı verilen bir bilgiler bütünü oluşturmuşlardır.

Beslenmeden sağlanan yarar her şeyden önce, elde edilen yiyeceğin besin değeri, yani içerdiği enerji, mineraller ve vitaminlerdir (bakınız Kısım 51.1). Beslenmenin maliyeti ise diğer davranışlarınki gibidir, yani harcanan enerji, uyum gücünü artırabilecek etkinliklerde bulunmamış olmaktan dolayı kaybedilen zaman ve yırtıcılarla karşılaşma riskinin artmasıdır.

Hayvanlar çoğu zaman, yalnızca enerji içeriği açısından değil, bolluk ya da işleme kolaylığı açısından da farklılık gösterebilen yiyecekler arasında seçim yapmak zorunda kalırlar. Optimal beslenme kuramı, böyle durumlarda hayvanların, enerji elde etme hızlarını en fazla artıracak tercihlerde bulunacaklarını öngörür. Beslenmekte olan bir hayvan enerji gereksinimlerini ne kadar hızlı bir şekilde karşılarsa, beslenmesinin fırsat ve risk maliyetlerini o kadar azaltmış olur.

Michigan Devlet Üniversitesi'nden Earl Werner ve Donald Hall, enerjiyi maksimize etmeye ilişkin hipotezlerini sınamak üzere mavi solungaçlı güneşbalıkları üzerinde laboratuvar deneyleri yaptılar. Deneylere hazırlık olarak, (farklı yiyecek çeşitlerini temsilen) çeşitli boylardaki supirelerinin (*Daphnia*) enerji içeriklerini, (beslenicileri temsilen) mavi solungaçlı gü-

neşbalıklarının her bir yiyecek çeşidini kovalayıp yakalamak için ne kadar zamana ihtiyaç duyduklarını ve farklı yiyecek yoğunluklarında farklı yiyecek çeşitleriyle karşılaşma oranlarını ölçtüler. Werner ve Hall daha sonra, büyük, orta ve küçük boylu supirelerini çeşitli oran ve yoğunluklarda içeren deney ortamları oluşturdular. Enerji maksimizasyon hipotezinden hareketle araştırmacılar iki öngörüde bulundular. Bunlardan ilkine göre, büyük supirelerinin bol bulunduğu bir ortamda balık küçük su pirelerini göz ardı edecek, ikincisine göre ise, her üç boydaki supiresi yoğunluğunun az olduğu bir ortamda balık karşılaştığı her supiresini yiyecektir. Çeşitli koşullarda balıklar tarafından yenen büyük, orta ve küçük supirelerinin oranı, hipotezin öngördüğüne yakın çıktı (**Şekil 53.13**).

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme
53.2 • Beslenme Davranışı

Enerji maksimizasyon hipotezi yiyecek seçeneklerini, sağladıkları enerji açısından ele alır, oysa hayvanların enerjiden başka, besinsel gereksinimleri de vardır ve beslenme davranışlarının biçimlenmesinde bunların rolü olabilir. Örneğin, temel mineraller bazı hayvanların besinlerinde çok az bulunur ve bu hayvanlar bunları elde etmek uğruna yüksek enerji maliyetleri ve risklerle karşılaşabilirler. Yiyeceklerinde mineral besinler gereksinimlerine oranla düşük düzeylerde olan otçul ve tanecil hayvanların birçoğu bu besin maddelerini, mineralce zengin toprağın ortaya çıktığı belirli yerlerde toprak yiyerek elde ederler (**Şekil 53.14**).

Yiyecek seçiminde bunların tıbbi etkilerinin de rolü olabilir. Sözgelimi şempanzelerin *Vernonia amygdalina* adlı bir bitkinin özünü yedikleri gözlenmiştir. Bu bitkinin öz kısmında çok az miktarlarda, vernoniyosit B1 adı verilen bir sekonder metabolit bulunur. Yüksek konsantrasyonlarda olduğunda şempanzeler için öldürücü olan bu madde, düşük konsantrasyonlarda bağırsak parazitlerini öldürebilmektedir. Söz konusu bitki özlerini tüketen şempanzelerde daha az parazit bulunmaktadır.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 53.13 Mavi Solungaçlı Güneşbalıkları Enerjiyi Maksimize Ederler

Enerjiyi maksimize etme hesaplarına dayanarak, Werner ve Hall şu öngörülerde bulundular: (1) Büyük yiyeceklerin (yani supiresi *Daphnia*'nın) bol bulunduğu ortamda, mavi solungaçlı güneşbalıkları (*Lepomis macrochirus*) küçük yiyecekleri göz ardı edecek ve tercihen büyük su pireleriyle besleneceklerdir. (2) Her boydan *Daphnia*'nın kıt olduğu ortamda, balıklar her karşılaştıkları supiresini yiyeceklerdir. Böyle bir strateji, beslenme davranışında maliyet-fayda hipotezini destekler.

**HİPOTEZ**

**Mavi solungaçlı güneşbalıklarında yiyecek seçimi, maliyet-yarar analizinin enerjiyi maksimize etme öngörülerine uygun biçimde olacaktır.**

**YÖNTEM**

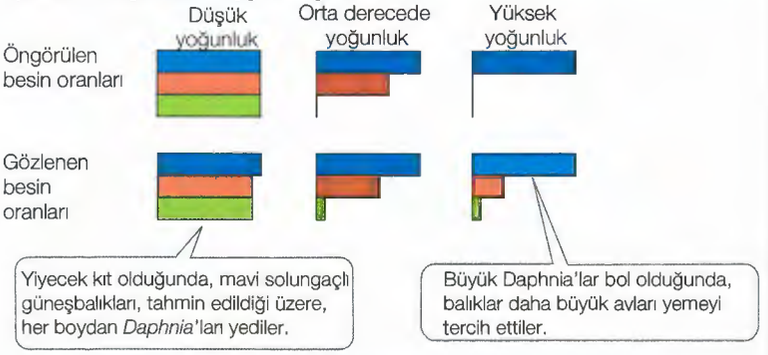
1. Büyük, orta ve küçük supirelerinin (*Daphnia*) enerji içeriklerini, bu üç grup için ayrı ayrı olmak üzere belirle.
2. Maliyet-yarar enerji maksimizasyon hesaplamalarını, mavi solungaçlı güneşbalıklarının farklı düzeylerdeki besin bolluklarında (yani supiresi yoğunluklarında) farklı boydaki supirelerini tüketme oranlarını tahmin etmek için kullan.
3. Mavi solungaçlı güneşbalıklarına farklı boylardaki Daphnia'ları çeşitli oranlarda (burada farklı renklerdeki çubuklarla gösterilmektedir) ve farklı yoğunluklarda olmak üzere ver.




4. Farklı koşullardaki balıklar tarafından yenen küçük, orta ve büyük *Daphnia*'ların oranını belirle ve bu oranları enerji maksimizasyon hipotezinin öngördükleriyle karşılaştır.

**BULGULAR**

Mavi solungaçlı güneşbalıklarının yaptığı yiyecek tercihleri, enerji maksimizasyon hipotezinin öngörülerine uygunluk gösterdi.




**SONUÇ**

**Mavi solungaçlı güneşbalıkları yiyeceği, enerji maksimizasyon hesaplamalarının öngörülerine uyumlu olacak şekilde seçerler.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

(A)



(B)



**53.14 Otçullar Alışılmadık Mineral Kaynaklarına Yönelirler** (A) Amazon cengellerinde yaşayan yeşil-kırmızı papağanlar temel mineralleri kuru kil yiyerek temin ederler. (B) Pieridae familyasından kelebekler, gereksinimleri olan tuzları Güney Amerika timsahlarının derisi ve burun deliklerindeki salgılardan alırlar.

## 53.4 ÖZET

**Davranış ekologları, davranış çeşitlilikleri ile ortam çeşitlilikleri arasındaki ilişkileri açıklamaya çalışırlar. Davranışsal seçimler yaparken hayvanların hangi bilgileri kullandıklarını ve bu bilgilerin, kendi uyum güçlerini etkileyen ortam özellikleriyle ne gibi bir ilgisinin olduğunu keşfetmeye çalışırlar. Maliyet-fayda analizi savunak edinme ve beslenme davranışına uygulanmıştır.**

- Bir habitatta türdeşlerin var olması bir hayvan için o habitatla ilgili ne anlama gelebilir? **Bakınız s. 1123 ve Şekil 53.10**
- Üç çeşit savunak davranışı tanımlayarak, bunlardan her birinin maliyet ve yararlarını açıklayınız. **Bakınız ss. 1124-1125 ve Şekil 53.11**
- Maliyet-yarar analizi beslenme davranışına nasıl uygulanabilir? **Bakınız ss. 1125-1126 ve Şekil 53.13**

Davranış ekologları, davranışsal seçimlerin uyum gücü açısından değerini –Tinbergen'in deyişiyle, söz konusu davranışın nihaî nedenlerini) doğal ortamın ne şekilde etkilediğini anlamaya çalışırken, diğer bazı davranış biyologları da, davranışın altında yatan fizyolojik mekanizma ve ilkeler– yani fiilî nedenler- üzerinde dururlar.

## 53.5 Davranışın Altında Hangi Fizyolojik Mekanizmalar Yatar?

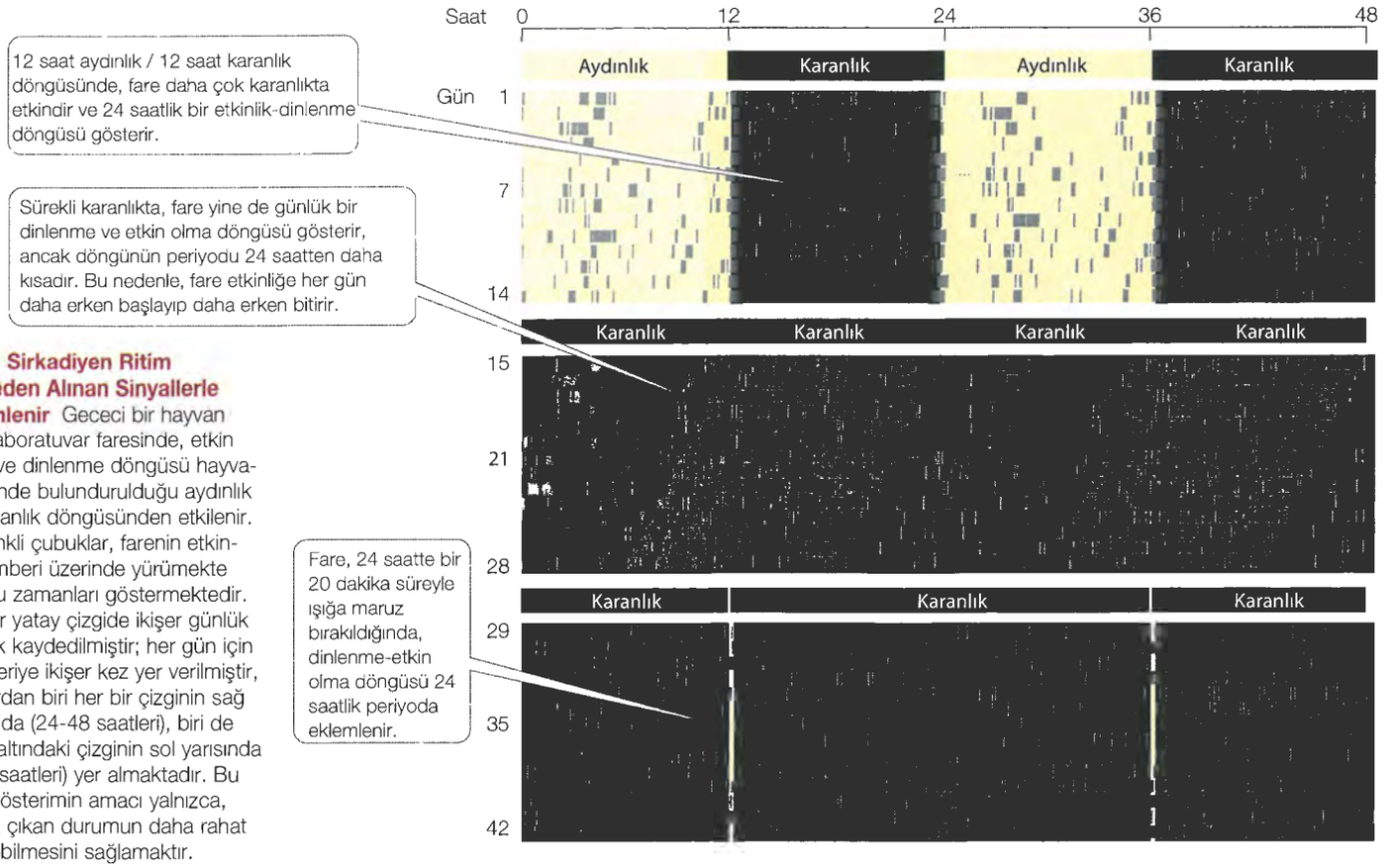
Davranışın kontrolünde sinir ve endokrin sistemleri işlev görür. Davranışın gerçekleşmesinde kas ve iskelet sisteminin yanı sıra, örneğin salgı üretimine, renk değişikliklerine ve elektriksel uyartı, ses, hatta ışık oluşumuna neden olan başka bazı *efektör mekanizmalar* da rol oynar. Bu süreçlere katılan birçok fizyolojik sistemi, örneğin endokrin, üreme, sinir ve duyu sistemlerini ve besleme mekanizmalarını daha önce görmüştük. Bütün bu sistemleri çok çeşitli açılardan içeren davranış fizyolojisi alanı çok geniş olduğundan, burada yalnızca, davranış fizyologlarınca araştırılmış üç ayrı fenomeni derinlemesine inceleyeceğiz; bunlar, davranışın zamanlaması, navigasyon ve iletişimdir.

### Biyolojik ritimler davranışları çevresel döngülerle koordine eder

Dünya, ekseni çevresinde her 24 saatte bir kez döner ve böylece günlük aydınlık ve karanlık, sıcaklık, nem ve gelgit döngüleri oluşturur. Ayrıca, ekseninin belirli bir yalpa yapmasına bağlı olarak, Dünya güneşin etrafında döndükçe aydınlık-karanlık döngüsü değişir. Günlük ve mevsimsel olan bu döngüler, hayvanların fizyoloji ve davranışlarını derinden etkiler. Hayvanlar ya gündüzleri (gündüzcü) ya da geceleri etkin (gececi) olma eğilimindedirler ve sahip oldukları duyusal yetenekleri buna uygun durumdadır. Dolayısıyla davranışın, ortamdaki aydınlık ve karanlık döngüsüne uygun bir döngü halinde düzenlenmesi uyumsaldır. Benzer şekilde, yılın belirli bir zamanı için uyumsal olan bir davranış, başka zamanları için öyle olmayabilir. Bu yüzden, davranışlarını günün ya da yılın uygun dönemlerine göre zamanlayabilmek ve bu dönemleri önceden kestirebilmek, hayvanlar açısından önemlidir.

**GÜNLÜK RİTİMLER** Besin ve suyun her zaman mevcut olduğu, sürekli karanlıkta ve sabit sıcaklıkta tutulan deney hayvanları yine de, uyuma, yeme, içme gibi etkinlikler ve ölçülebilecek ne varsa hemen her şey açısından günlük döngüler gösterirler. Çevreden alınan zamana ilişkin ipuçları olmadan da bu günlük döngülerin devam etmesi hayvanlarda bir içsel saatin var olduğunu gösterir. Bu günlük döngüler tamı tamına 24 saat sürmediğinden, bunlara **sirkadiyen ritimler** (Latinceden geçen *circadian* sözcüğündeki *circa* "yaklaşık," *dies* ise "gün" demektir) (**günlük ritim**) adı verilir.

Daha önce Kısım 37.5'de belirtildiği gibi, herhangi bir biyolojik ritim, bir dizi döngü gibi kabul edilebilir. Bu döngülerden her birinin süresine, o ritmin *periyodu* denir. Döngünün her bir noktası ise o döngünün *evre*sidir. Dolayısıyla, iki ritim eğer birbiriyle tam olarak uyuşuyorsa, bunlar *eş evreli* olarak tanımlanır. Eğer bir ritim, tıpkı saati ayarlarken olduğu gibi, belirli bir kayma gösteriyorsa, o zaman *ileri evreli* ya da *geri evreli* şeklinde tanımlanır. Bir sirkadiyen ritmin periyodu tam olarak 24 saat




**53.15 Sirkadiyen Ritim Çevreden Alınan Sinyallerle Eklemlenir** Gececi bir hayvan olan laboratuvar faresinde, etkin olma ve dinlenme döngüsü hayvanın içinde bulundurulduğu aydınlık ve karanlık döngüsünden etkilenir. Gri renkli çubuklar, farenin etkinlik çemberi üzerinde yürümekte olduğu zamanları göstermektedir. Her bir yatay çizgide ikişer günlük etkinlik kaydedilmiştir; her gün için aynı veriye ikişer kez yer verilmiştir, bunlardan biri her bir çizginin sağ yarısında (24-48 saatleri), biri de onun altındaki çizginin sol yarısında (0-24 saatleri) yer almaktadır. Bu çifte gösterimin amacı yalnızca, ortaya çıkan durumun daha rahat görülebilmesini sağlamaktır.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 53.3 • Sirkadiyen Ritimler**

olmadığı için, ortamın günlük ritmiyle eş evreli kalabilmesi için, kendisinin her gün ya ileri ya da geri evreli olması gerekir. Bir başka deyişle, ritim, hayvanın içinde bulunduğu ortamdaki aydınlık-karanlık döngüsüne **eklemlenmek** zorundadır.

Sabit koşullarda tutulan bir hayvan, çevredeki aydınlık-karanlık döngüsüne eklemlenmeyecek ve sahip olduğu sirkadiyen saat kendi doğal periyoduna uygun olarak, *serbest* şekilde işleyecektir. Bu periyot eğer 24 saatten daha kısaysa, hayvan etkinliğine her gün biraz daha erken başlayacaktır (**Şekil 53.15**). Serbest işleyen günlük ritmin periyodu genetik kontrol altındadır. Farklı türlerde farklı ortalama periyotlar görülebilirken, belirli bir tür içerisinde de mutasyonlara bağlı olarak farklı uzunluklarda periyotlar söz konusu olabilir.

Doğal koşullarda, havanın aydınlanması ya da kararması örneğinde olduğu gibi çevreden alınan zamana ilişkin sinyaller, serbest işleyen ritmi, çevrenin aydınlık-karanlık döngüsüne eklemler. Laboratuvar koşullarında, serbest işleyen hayvanların günlük ritmini, 24 saatte bir, çok kısa süreyle aydınlık ya da karanlık uygulayarak eklemlemek mümkündür (Şekil 53.15'in alttaki kısmına bakınız).

Memeli hayvanlarda, ana sirkadiyen "saat", optik kiyazmanın (beyinde optik sinirlerin buluştuğu bölge) hemen yukarısında yer alan iki nöron kümesinden oluşur. Bu yapılar, **suprakiyazmatik çekirdekler** (**SCN**) olarak isimlendirilir. Bunlar tahrip olurlarsa hayvanlarda *ritim bozukluğu* (*aritmi*) ortaya çıkar; bu hayvanların gün içerisinde ne zaman yiyip içecekleri, ne zaman uyuyup uyanacakları hiç belirli olmaz.

Martin Ralph (şu anda Toronto Üniversitesi'ndedir) ve o zaman Virginia Üniversitesi'ndeki arkadaşları, hamsterlerde, biri kısa diğeriyse uzun sirkadiyen periyotlu iki ayrı soy oluşturmak amacıyla yapay seçilime başvurdular. Yetişkin hamsterlerde SCN tahrip edilirse, hayvanlar aritmik oluyorlardı. Bundan birkaç hafta sonra, araştırmacılar hamster fetüsünden aldıkları SCN dokusunu aritmik hamsterlerin beynine aktardı. Uzun periyotlu yetişkin hamsterler kısa periyotlu fetüslerden, kısa periyotlu yetişkinler ise uzun periyotlu fetüslerden dokular aldı. Bu deneyden iki önemli sonuç çıktı. Birincisi, SCN dokusunun aktarılmasıyla sirkadiyen ritim yeniden oluşuyordu ve bu, sirkadiyen ritmin oluşması için SCN'nin yeterli olduğunu gösteriyordu. Bu, sinirsel aktarım yoluyla bir davranışın yeniden oluşturulmasının tek örneğidir. İkincisi, yeniden oluşturulan sirkadiyen ritim, verici soyun periyot süresinde oluyordu ve bu da, davranışın spesifik fenotipinin, vericiye ait sinir dokusunun bir özelliği olduğunu gösteriyordu.

Sirkadiyen saatin moleküler mekanizmasında negatif geribildirim çevrimleri rol oynar. Burada etkili olan birçok gen söz konusu olmakla birlikte, mekanizma için genel olarak şunları söyleyebiliriz: SCN hücrelerinde belirli bazı saat genleri ifade edildiği zaman, mRNA, translasyona uğrayacağı yer olan sitoplazmaya geçer. Sonuçta ortaya çıkan proteinler bir araya gelir ve ikili (dimer), saat genlerinin ifade edilmesini sona erdiren bir transkripsiyon faktörü olarak çekirdeğe döner. Bu döngünün periyodu yaklaşık olarak bir gündür. Bu bulgular, davranışta sirkadiyen ritmi, moleküler ritim oluşturuculardan, bunları günlük aydınlık-karanlık döngüsüne eklemleyen çevresel uyarılara varıncaya dek, her düzeyde anlamanın mümkün olduğunu göstermektedir.

**YILLIK RİTİMLER** Çevredeki mevsimsel değişiklikler birçok tür için çeşitli zorluklar ortaya çıkarır. Hayvanların çoğu için üreme açısından en yüksek başarıyı elde etmenin koşulu, yıl içerisinde üreme davranışlarını, yavrularının hayatta kalabilecekleri en uygun dönemle çakışacak şekilde zamanlamaktır. Birçok türde üreme önemli ölçüde ön hazırlık gerektirir. Göçmen hayvanlar üreme alanlarına doğru zamanda ulaşmak zorundadır. Karaca, geyik, sığın gibi hayvanların boynuzları örneğinde olduğu gibi, kur gösterileri sırasında kullandıkları özel yapılara sahip olan hayvanlarda, bu yapıların daha üreme mevsimi gelmeden gelişmiş olması gerekir.

Birçok tür için, gün uzunluğunda *–fotoperiyot–* ortaya çıkan değişiklikler, yaklaşan mevsimsel değişikliklerin güvenilir bir habercisidir. Ancak, diğer bazı türler için, gün uzunluğunun değişmesi güvenilir bir mevsimsel işaret olmaz. Örneğin kış uykusuna yatan hayvanlar, aylarca yer altındaki karanlık oyuklarda kalırlar ama neredeyse ilkbaharda ortaya çıkar çıkmaz, fizyolojik açıdan üremeye hazır durumda olmak zorundadırlar. Ekvatora yakın bölgelerde kışı geçiren bir kuş, ılıman bölgelerdeki üreme bölgesine gitmek üzere göç etmesini zamanlarken ipucu olarak fotoperiyottaki değişimlerden yararlanamaz. Sabit laboratuvar koşullarında tutulduklarında, bu hayvanlar içsel (endojen) **sirkannual (yıllık) ritimler** gösterirler; bu ritimler, yılın hangi zamanında bulunulduğunun izini süren, vücutta yerleşik sinirsel takvimlerdir. Günlük ritimlerden farklı olarak, yıllık ritimlerin sinirsel kaynağı bilinmemektedir.

## Hayvanlar yaşadıkları çevrede yollarını bulmak zorundadır

Elverişli habitatlara yerleşmek, yiyecek ve eş bulmak, yırtıcılardan ve olumsuz hava koşullarından uzaklaşmak için bir hayvanın, içinde yaşadığı ortamda yolunu bulabilmesi gerekir. Bir hayvanın, kendi bölgesel habitatı içerisinde yeryüzü işaretlerine göre yönlenerek mekana ilişkin davranışını düzenlemesi mümkün olabilir. Fakat eğer, varacağı yer hatırı sayılır bir mesafedeyse ne olacaktır?

**KILAVUZLAMA: YERYÜZÜ İŞARETLERİNE BAKARAK YÖN BULMA** Hayvanların çoğu, yaşadıkları çevrenin yapısını bilerek ve anımsayarak yol bulurlar. Bu şekildeki navigasyona **kılavuzlama** adı verilir. Sözgelimi, gri balinalar Bering Denizi ile Meksika kıyıları arasında mevsimsel göçler yaparlar (**Şekil 53.16**). Bu sırada yollarını kısmen, Kuzey Amerika kıyılarını izleyerek bulurlar. Kıyı çizgileri, dağ sıraları, nehirler, su akıntıları ve düzenli esen rüzgârların hepsi balinalara kılavuzluk eden ipuçları olabilir. Ne var ki, uzun mesafeli yön bulma ve yer değiştirme hareketlerinin dikkat çekici bazı örneklerini kılavuzlama ile açıklamak olası değildir.

**YUVAYA DÖNME: BELLİ BİR YERE GERİ DÖNME** Bir yuvaya, oyuğa ya da belirli başka bir yere geri dönebilme yeteneğine **yuvaya dönme** denir. Bilinen bir çevrede yuvaya dönme, kılavuzlama yoluyla olabilirse de, yabancısı oldukları bölgelerden geçerek uzun mesafelerde seyahat eden bazı hayvanlar, çok daha incelikli yuvaya dönme biçimleri gerçekleştirirler. Güvercinlerin, götürüldükleri uzak yerlerden bile yuvalarına geri dönme yetenekleri iyi bilinir. Peki, bu hayvanlar yuvaya dönüş yolunu nasıl bulurlar? Deneyler, güvercinlerin güneşi bir pusula gibi kullandıklarını göstermiş olsa da, güneş görünürde olmadığı zamanlar yuvaya dönüş yollarını yine de bulabilirler. Diğer bazı deneyler, gözlerine buzlu kontakt lens takılan güvercinlerin yuvaya dönüş yolunu bulabildiklerini ortaya koymuş, bu da görsel işaretlerin belirleyici önem taşımadığını göstermiştir. En ilginci, güvercinlerin Dünya'nın manyetik alanını tespit edebildiklerinin ve tıpkı insanın pusula yardımıyla yön bulmasındaki gibi yön bulduklarının ortaya çıkması olmuştur. Bütün bunları bir araya topladığımızda, güvercinlerde yuva yerinin bulunmasına ilişkin araştırmalar, bu kuşların gereğinden daha fazla sayıdaki çoklu yönlendirici bilgi kaynaklarını kullanabildiklerini ve duruma göre bu kaynaklar arasında geçiş yapabildiklerini göstermektedir.




**53.16 Kılavuzlama** Gri balina (*Eschrichtius robustus*) kışın Bering Denizi'nden güneye, Baja California kıyılarına göçerken Kuzey Amerika'nın batı kıyılarını kısmen kendisine kılavuz alır.

**UZAK MESAFELERDE GÖÇ VE NAVİGASYON** Ilıman enlemlere yerleşmiş olduğu sürece insanoğlu, başta kuşlar olmak üzere bütün bir hayvan populasyonunun mevsimlere bağlı olarak ortadan kaybolduğunun ve ortaya çıktığının farkında olmuştur. Ne var ki, kuşların, ayaklarına takılan ayırt edici bantlarla tek tek işaretlenerek göç şemalarının izlenmesi ancak on dokuzuncu yüzyılın başlarında gerçekleşmiştir. Ancak bireylerin hatasız şekilde ayırt edilebilmesiyle, aynı kuşun ve onun yavrularının ardı ardına her yıl aynı üreme yerlerine döndüklerini ve aynı kuşların üreme mevsimi dışında, kuluçka yaptıkları bölgelerden yüzlerce hatta binlerce kilometre uzakta bulunabildiklerini göstermek mümkün oldu.

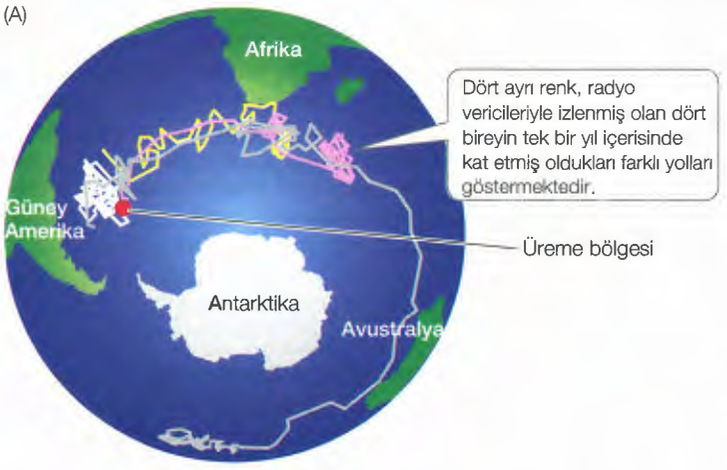
Yuvaya dönen ve göç eden birçok türün, doğrudan hedeflerine giden ve daha önce hiç bulunmadıkları yerlerden geçen rotaları izlemeleri olasıdır; çünkü bunlar kılavuzlamadan daha farklı navigasyon mekanizmalarından yararlanırlar. İnsanların kullandığı belirli başlı iki çeşit navigasyon vardır:

- *Mesafe-yön navigasyonu*, ulaşılacak hedefin hangi yönde ve ne mesafede bulunduğunu bilmeyi gerektirir. Yönü belirlemeye yarayan bir pusula ve bir mesafe ölçme aracı sayesinde, insanın navigasyonu mümkün olur.
- *Gerçek navigasyon* olarak da bilinen *çift koordinatlı navigasyon* için, hem bulunulan yerin hem de ulaşılması hedefle-

nen yerin enlem ve boylamının (harita koordinatlarının) bilinmesine, ayrıca bir de yönü belirlemek için bir pusulaya ihtiyaç vardır.

Başka hayvanlarda tabii ne pusula ne de GPS alıcıları vardır; fakat birçoğunda, yönü belirlemek üzere çevresel işaretleri kullanmalarını sağlayan bir *pusula algısı* bulunur; bazılarında ise, anlaşıldığı kadarıyla, bulundukları konumu belirlemeye yarayan bir *harita algısı* söz konusudur.

Birçok hayvanın davranışı, bunların çift koordinatlı navigasyon yeteneğinde olduklarını göstermektedir. Sözgelimi, gri başlı albatroslar Güney Yarımküre'deki okyanus adalarında kuluçka yapar. Genç bir gri başlı albatros, ebeveyninin yuvasından ilk ayrıldığında, üreme olgunluğuna ulaşmadan önceki sekiz dokuz yıl boyunca güney okyanuslarındaki geniş bir bölgede dolaşır (**Şekil 53.17**). Bu süre sonunda, bir eş seçip yuva yapmak üzere, dünyaya gelmiş olduğu adaya geri döner. Peki, yıllarca gezip dolaştıktan sonra, muazzam genişlikteki bir okyanusta yer alan küçücük bir adayı nasıl bulabilir? Muhtemelen bir sirkadiyen saat albatrosa günün hangi saatinde olunduğu konusunda bilgi sağlarken, güneşin konumundan alınan bilgi de harita koordinatlarını belirlemesini olası kılar; nitekim küresel konumlanma uyduları kullanılmaya başlamadan önce denizciler de aynen böyle yaparlardı.




(B) *Thalassarche chrysostoma*



**53.17 Yuvaya Dönüş** (A) Gri başlı albatroslar Güney Kutbuna yakın okyanus adalarında dünyaya gelirler. Genç kuşlar güneydeki okyanuslarda sekiz dokuz yıl boyunca dolaşırlar. (B) Erginliğe ulaştıklarında, kuşlar, eşleşip kendi yavrularını büyütmek üzere, dünyaya gözlerini açmış oldukları adalara dönerler. Burada, kur gösterisi yapmakta olan bir çift görülmektedir.

Günün belirli zamanlarında güneş ya da yıldızlar gibi gök cisimleri ile ufuk arasındaki açıları hesaplayarak konum belirleme yeteneğine *gökyüzü navigasyonu* adı verilir. Bu yeteneğe sahip türlerde, gün boyunca güneş, sahip oldukları sirkadiyen saat aracılığıyla, kendilerine günün zamanını bildiren bir pusula gibi işlev görebilir. Böyle bir yeteneğin varlığı "saat kaydırma" deneyleriyle gösterilmiştir.

Araştırmacılar güvercinleri yuvarlak bir kafese, güneşi ve gökyüzünü görebilecekleri fakat başka hiçbir görsel ipucu alamayacakları şekilde yerleştirdiler. Yem kapları kafesin kenarlarına çepeçevre dağıtılmıştı ve kuşlar belirli bir yöndeki (sözgelimi, güneydeki) kaptan yem almayı bekleyecek şekilde eğitilmişlerdi. Eğitimin sonunda, kendilerine ne zaman yem verildiği fark etmeksizin, hatta yem vermeler arasında kafes döndürülse bile, kuşlar yem almak için her defasında kafesin güney tarafındaki kaba yöneliyorlardı ve o kapta hiç yiyecek bulunmasa bile bu durum değişmiyordu (**Şekil 53.18**).

Ardından kuşlar, ışık döngüsünün kontrol altında tutulduğu bir odaya konuldu; öyle ki ışık gece yarısı açılıp öğle vakti kapatılmaktaydı. İki haftalık uygulama sonrasında, kuşların sirkadiyen ritmi 6 saat ileri evreli hale geldi. Kuşlar daha sonra, güneşin sabah saat 06:00'da doğduğu doğal ışık koşullarındaki yuvarlak kafese geri götürüldü. Gündoğumunda, kuşların güneydeki kapta yiyecek bulması beklendiğine göre, bunların güneş yönünün 90 derece sağındaki kapta yiyecek araması gerekiyordu. Oysa sirkadiyen saatleri kendilerine vaktin öğle olduğunu söylediği için, kendileri güneş yönündeki (yani doğudaki) kapta yiyecek aradılar. Sirkadiyen saatlerindeki altı saatlik kayma, yönelmelerinde 90 derecelik hataya yol açmıştı ve bu, gerçekten de güneşi pusula olarak kullandıklarını gösteriyordu. Benzer deneyler birçok hayvan türünün *zamana göre ayarlanan güneş pusulası* aracılığıyla yön bulabildiğini ortaya koymuştur.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 53.4 • Zamana Göre Ayarlanan Güneş Pusulası

Birçok hayvan normal olarak gececidir; ayrıca, birçok gündüzcü kuş türü gece göç eder, dolayısıyla yön belirlemede güneşi kullanamaz. Yıldızlar yön konusunda, biri yer değiştiren takımyıldızlar diğeri sabit bir nokta olmak üzere iki ayrı bilgi kaynağı sunar. Dünya'nın dönmesine bağlı olarak, takımyıldızların konumu (güneş için de söz konusu olduğu gibi) değişir. Takımyıldızlardan biri kullanılarak, bir yıldız haritası ve bir saat yardımıyla yön belirlemek olasıdır. Ancak gece boyunca konumunu değiştirmeyen bir nokta, Dünya'nın etrafında döndüğü eksenin tam üzerinde yer alan noktadır. Kuzey Yarımkürede Kutup Yıldızı -"Kuzey Yıldızı"- gökyüzünün işte bu bölgesinde yer alır ve kuzeyi güvenilir bir şekilde gösterir.

Cornell Üniversitesi'nden Stephen Emlen, kuşların yön bulmada yıldızlardan yararlanmayı öğrenebildiklerini gösterdi. Yıl içerisinde genç kuşların normal olarak kışlama bölgelerine göç ettikleri dönem yaklaşırken, kapalı ortamda tutulan genç kuşlar daha aktif hale gelir ve bu etkinliklerini uçacakları yöne doğru gösterirler. Fakat, o yönü nereden bilirler? Doğal görünümde, ama dönmeyen bir yıldızlı gökyüzü görüntüsünün kullanıldığı bir planetaryumda büyütülürlerse, kuşlar yön bulmayı öğrenemezler ve göç öncesi etkinlikleri gelişigüzel şekilde olur. Ancak, planetaryumdaki gökyüzü görüntüsü döndüğünde, hatta Kutup Yıldızı'nın değil de başka bir noktanın etrafında döndüğünde, kuşlar göç öncesi etkinliklerini, gökyüzündeki o sabit nokta sanki kuzeymiş gibi yönlendirirler.

# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

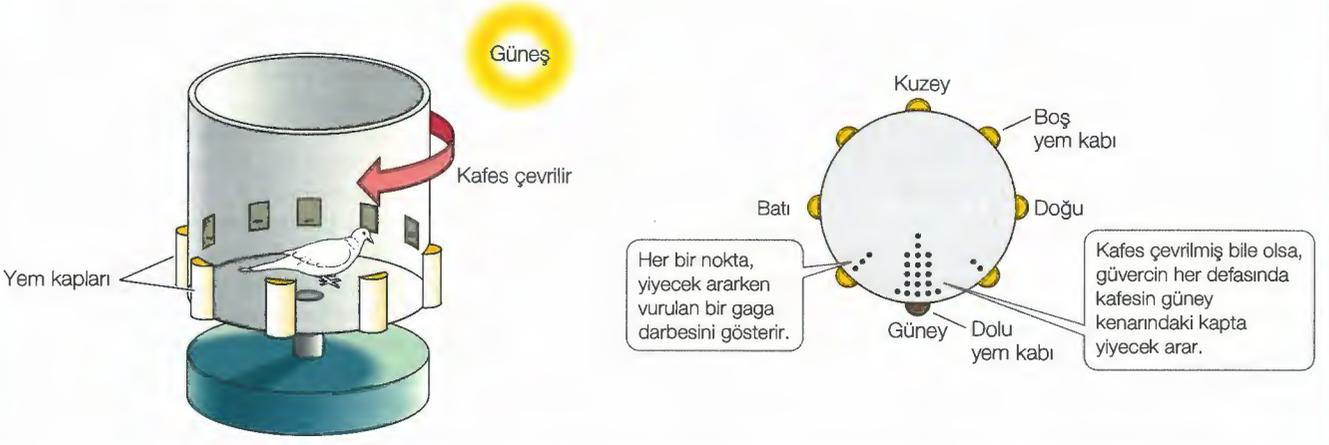
## 53.18 Zamana Göre Ayarlanan Güneş Pusulası

Deneyler, güvercinlerin navigasyon sırasında ve yiyecek ararken güneşi kullandıklarını göstermektedir. "Saat kaydırma" deneyleri, kuşların, güneşin konumunu esas alarak yönlerini doğru şekilde belirleme yetenekleri ile sirkadiyen saatleri arasında bağlantı kurduklarını ortaya koymaktadır.

**HİPOTEZ** **Güvercinler pusula yönünü, içsel sirkadiyen saatlerini dikkate alarak, güneşin konumuyla belirlerler.**

**YÖNTEM**

1. Bir güvercini, güneşi ve gökyüzünü görebileceği ama ufku ve herhangi bir görsel ipucunu göremeyeceği yuvarlak bir kafese koy.
2. Kafesin etrafına çok sayıda yem kabı yerleştir, ama yalnızca en güneydeki kaba yiyecek koy, böylece kuşu güneyde yiyecek arayacak şekilde eğit. (Kafesi çevirmek ama her defasında en güneydeki kaba yem bırakmak, kuşun güneyi bulmak üzere navigasyon yaptığını doğrulamış olur.)




3. Eğitilmiş güvercini iki hafta süreyle, kontrollü ışık döngüsü olan bir odaya koy. Işıkları gece yarısı açıp tam öğle vakti kapat, böylece kuşun sirkadiyen ritminin 6 saat ileri evreli hale gelmesini sağla (yani kuş sabahın altısını öğleymiş gibi algılasın).
4. Güvercini doğal ışık alan yuvarlak kafese geri getir ve yiyecek arama

**BULGULAR** Sirkadiyen saatteki altı saatlik kayma, güvercinin yöneliminde 90 derecelik hataya neden oldu.




**SONUÇ** **Güvercinler, güneşi bir pusula gibi kullanarak yön belirleme yeteneğine sahiptir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

### Hayvanlar iletişim kurarken çoklu yöntemlere başvururlar

Hayvanların birbirleriyle etkileşim içinde olması demek, bilgi alışverişinde bulundukları anlamına gelir. Dolayısıyla, hayvan davranışı bilgi alışverişi, yani **iletişim** sistemlerine evrimleşebilir. Bireylerin davranışı incelikli iletişim sinyallerine dönüşebilir; ancak bunun koşulu, bilgi aktarımının gerek alıcı gerekse vericinin yararına olmasıdır. Bu koşulun neden sağlanmak zorunda olduğunu anlamak için, örneğin Şekil 53.3'de görülen bir yeşilbaş erkeğinin kur yapma gösterisini ele alalım. Bu gösteri, vericinin eşleşme ve kendi genlerini aktarma olasılıklarını artırması durumunda yararlı olacaktır. Ayrıca eşeysel seçilim de, gösterinin bir dişiye (alıcıya), yavruları için potansiyel bir baba olarak kendisinin niteliğine ilişkin bilgi aktarması durumunda ortaya çıkacaktır.

Hayvanlar çok çeşitli duyusal yöntemler kullanarak iletişimde bulunurlar; bunlar, oluşturulan sinyalin nasıl bir şey olduğuna, aktarılan bilginin ne ölçüde özgül olduğuna, sinyalin hızına ve kalıcılığına, ayrıca farklı ortamlara olan uygunluğuna bağlı olarak değişir. İletişim konusuyla ilgilenen davranış fizyologlarının, araştırdıkları hayvanların duyusal ve motor karakteristiklerinin yanı sıra kullandıkları iletişim yöntemlerinin fiziğini ve iletişimin gerçekleştiği ortamı da dikkate almaları gerekir.

**KİMYASAL SİNYALLER** Molekül yapılarındaki çeşitlilikten dolayı, feromonlar çok özgül, bilgi içeriği zengin mesajlar iletebilirler (bakınız Kısım 46.2). Feromonlar hem geceleri hem gündüzleri etkili olurlar, ayrıca geniş bir aktarım mesafesine ulaşırlar. Çeşitli iletişim biçimlerinde kullanılan feromonlar, uçuculukları (ne kadar kolay buharlaştıkları) ve yayılabilirlikleri açısından çeşitlilik gösterirler. Söz konusu kimyasal özellikler feromon molekülünün yapısından ve büyüklüğünden kaynaklanır. Örneğin, alarm sinyali olarak rol oynayan feromonlar çok uçucu ve yayılıcıdır, böylece ilettikleri mesaj hızlı bir şekilde yayılır; ama yine hızlı bir şekilde ortadan kalkar. Savunağı ya da geçilen yolu işaretlemede kullanılan feromonların uçuculukları ve yayılabilirlikleri düşüktür, bu yüzden uzun süre etkili olmayı sürdürür, dolayısıyla da yönle ilgili bilgi aktarabilirler. Örneğin ağaç güvesininki (bakınız Şekil 46.3) gibi eşey feromonları ise bu özellikler açısından ortalarda yer alırlar; uzak mesafelere yayılabilir, buna karşılık çabucak silinmezler.

Feromonlar türe özgü bilgi alışverişi için etkili bir yöntemdir. Üstelik alıcıda o feromonu yakalamaya uygun alıcı molekülün bulunması gerektiğinden, yırtıcılar tarafından kolayca yakalanan bir sinyal değildir. Feromon sinyalleri hızlı bir şekilde değiştirilemeseler de, durağan ve karmaşık bilgileri aktarabilirler. Savunaklarını feromonlarla işaretleyen memeli hayvanlar, kendilerine ilişkin bol miktarda bilgiyi ortaya koymuş olurlar; bunlar, hangi türden oldukları, bireysel kimlikleri, üreme durumları, boyları (işaretlerin konulduğu yerin yüksekliğinden belirli olur) ve hayvanın ne kadar zaman önce orada bulunduğudur (kokunun şiddetinden belirli olur).

**GÖRSEL SİNYALLER** Görsel sinyaller bilginin hızlı bir şekilde (ortama ve alıcının görsel algısının ne ölçüde keskin olduğuna bağlı olarak) uzak mesafelere aktarılması açısından avantajlıdır; ayrıca sinyalcinin konumu, anlam karışıklığına yol açmaksızın aktarılmış olur. Kur gösterileri örneğinde olduğu gibi, hareketlerle ya da çeşitli duruş şekilleriyle, sinyalin içeriğini zenginleştirmek mümkündür. Buna karşılık, görsel sinyallerin etkili olabilmesi için yeterli miktarda ışığa ihtiyaç vardır; ayrıca alıcının doğrudan doğruya sinyal vericiye bakıyor olması gerekir. Bu yüzden, görsel iletişim özellikle geceleri ya da ışığın az olduğu mağara ya da deniz dibi gibi ortamlarda kullanışlı olmaz. Bazı türler, ışık yayma mekanizmaları sayesinde bu kısıtlamanın üstesinden gelmişlerdir. Sözgelimi ateşböcekleri, ışık çakmaları oluşturan bir enzim mekanizmasına başvururlar. Türe özgü bir düzende yanıp sönmelerle, ateşböcekleri, geceleri kendilerini eş bulmak üzere sergilemiş olurlar.

Görsel sinyallerin bir diğer sakıncası, başka türler tarafından algılanabilmeleridir. Örneğin, başka türden dişilerin yanıp sönme düzenlerini taklit eden yırtıcı ateşböceği türleri de vardır. Taklit bir "dişiye" yaklaşan erkek, eş değil yem olur. Bu yüzden, aldatma, tıpkı insanlardaki gibi, hayvanlardaki iletişim sistemlerinin de bir parçası olabilir.

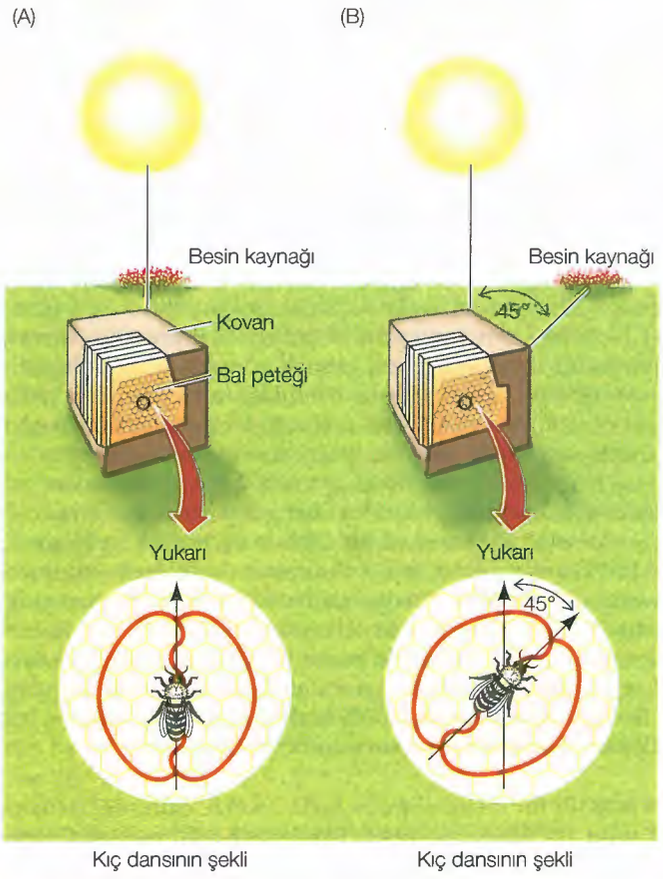
**İŞİTSEL SİNYALLER** Sesler, karmaşık bilgileri görsel sinyaller kadar hızlı şekilde aktaramazlar. Ama işitsel sinyaller, görsel sinyallerden farklı olarak, geceleri ve karanlık ortamlarda da kullanılabilirler. Görsel sinyalleri perdeleyebilecek çeşitli nesneler sesleri engellemezler; bu yüzden seslerin orman gibi karmaşık ortamlarda iletilmesi mümkün olur. Alıcının dikkatini çekme açısından da genellikle görsel sinyallerden daha iyidirler, çünkü alıcının, alınacak mesaj için sinyali gönderene bakıyor olması şart değildir. Sesler, uzun mesafelerden iletişim kurmak açısından da kullanışlıdır. Kaynağından uzaklaştıkça sesin şiddeti azalmakla birlikte, yüksek sesler görsel sinyallerin başarabileceğinden çok daha uzak mesafelere bilgi gönderebilir. Örneğin, kambur balinaların karmaşık şarkıları, okyanusun yaklaşık 1.000 metre derinlerinde oluşturulduğunda, yüzlerce kilometre uzaktan duyulabilir. Kambur balinalar uçsuz bucaksız okyanusta birbirlerini bu şekilde bulurlar.

İşitsel sinyallerin bilgi içeriği, frekansını çeşitlendirme yoluyla artırılabilir; bunun bir örneğini Şekil 53.9'daki, kuşların türe özgü ötüşlerini gösteren sonogramlarda görmek mümkündür. Ayrıca aynı şeyi konuşurken biz de yaparız. Ne var ki, işitsel sinyaller sinyalciyi yırtıcılar tarafından algılanma açısından riske atar. Bu tehlike frekans ve sinyal yapısı ayarlanarak en aza indirgenebilir; bu durumda, sinyalcinin yönüne ilişkin olarak alıcının sinyalden çıkarabileceği bilgi azalmış olur. Alarm sesleri daha çok, zamansal yapılar (başlangıç ve bitişler) içermeyen saf tonlar (tek bir frekans) şeklindedir. Bu seslerin kaynağını belirlemek çok zordur. Buna karşılık, savunakla ilgili sesler genellikle geniş bir frekans aralığına yayılır ve zamansal yapılar barındırır. Bu seslerin yerini belirlemekse kolaydır. İşitsel sinyallerin frekans ve yapıları özgül habitatlarla da uyumludur. Örneğin, çeşitli bitki örtülerinde sesi absorbe etme özelliği birbirinden farklıdır; düşük frekanslı saf tonlar ormanlarda daha iyi yayılırken, daha yüksek frekanslı daha karmaşık sesler açık habitatlarda daha iyi yol alır.

**MEKANİK DUYUSAL SİNYALLER** Birbirleriyle yakın temas halinde olan hayvanlar, özellikle görsel iletişimin zor olduğu koşullarda, dokunsal yolla iletişim kurarlar. Mekanik duyusal iletişimin kullanımı en iyi şekilde, ilk olarak Karl von Frisch tarafından tanımlanmış olan bal arısı danslarında araştırılmıştır. Bal arılarında şaşırtıcı bir yön bulma ve (kovandan uzaklığı 2,5 km'yi bulabilen) besin kaynaklarının yerine ilişkin güvenilir bir iletişim kurma yeteneği vardır. Bir bal arısı besin bulduğunda, kovana dönerek keşfini kovandaşlarıyla paylaşır; bunun için, karanlık kovanda düşey konumdaki bal petekleri üzerinde bir dans yapar. Öteki arılar danscı arıyı izler ve aktardığı mesajı alırlar.

Besin kaynağının kovana yaklaşık 100 metreden daha uzakta yer alması durumunda, kâşif arı *kıç dansı* yapar (**Şekil 53.19**). Bu dansla besin kaynağının hem mesafesine hem de yönüne ilişkin bilgi aktarılır. Arı peteklerin üzerinde yürürken tekrar tekrar, sekiz şeklinde bir yol izler. Dönüşümlü olarak sağa ve sola yarım çemberler çizerken, dönüşler arasındaki kısa düz yolu yürüyüşü sırasında vücudunun arka bölümünü (abdomeni) canlı bir şekilde sallar. Bal arıları güneşi pusula olarak kullanırlar ve yürüdükleri düz yolun açısı, güneşin konumunun ufuktaki izdüşümüne göre besin kaynağının yönünü gösterir. Hava bulutlu olduğunda bile, polarize ışığı görebildiği için, kâşif arı besin kaynağının yönünü algılayabilir. İçsel saati sayesinde, danscı bal arısı dansını, güneşin kendisi kovana döndüğü sıradaki hareketini dikkate alarak ayarlayabilir. Dansın hızı besin kaynağının uzaklığını gösterir; besin ne kadar uzaktaysa her bir kıç sallama yürüyüşü de o kadar uzun sürer.

Bal arısının bulmuş olduğu besin kovana 80 metreden daha yakındaysa, kâşif arı *çember dansı* yapar; bu sırada çember şek-




**53.19 Bal arısının Kış Dansı** (A) Bal arısı karanlık kovandaki peteklerin düşey yüzeyi üzerinde düz bir şekilde yukarı doğru yürürken vücudunun arkasını sallar; böylece kovandaşlarına, güneş yönünde bir besin kaynağı bulunduğu bilgisini aktarmış olur. (B) Bal arısının yaptığı kıç sallama yürüyüşü düşeye göre belirli bir açıyla olduğunda, öteki arılar, besin kaynağının yönü ile güneş yönünün aynı açıyla ayrıldığını bilirler.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Web Aktivitesi 53.1 • Bal arılarında Danslarla İletişim**

linde hızlıca yürür ve her çemberin sonunda yönünü değiştirir. Vücudunun kokusu ile çember dansı dokunsal ve kimyasal ipuçlarını bir araya getirir; koku aranacak çiçeği belirtirken dans da besin kaynağının kovana yakın olduğunu haber verir.

**ÇOKLU DUYUSAL YÖNTEMLERLE İLETİŞİM** Anlam karışıklığından kaçınmak her sinyal sisteminin en önemli önceliğidir. Birden fazla duyusal yöntem kullanıldığında sinyalin özgüllüğü artmış olur. Örneğin, meyve sineklerinde kur yapma davranışında dokunsal, kimyasal, görsel ve işitsel sinyaller işlev görür (bakınız Şekil 53.6A). Erkek meyve sineği yönünü dişiye dönerek ön ayaklarıyla ona dokunur (dokunma). Kütikulasındaki feromonları (kimyasal) algılaması üzerine, erkek kanatlarından birini titretmeye, böylece türe özgü bir "kur şarkısı" (işitsel) oluşturmaya başlar. Erkek daha sonra ağız parçalarını uzatarak dişinin eşey organlarını yoklar (kimyasal ve dokunsal); dişi eğer çiftleşmeye hazır durumdaysa erkek çiftleşmeyi başlatır. Herhangi bir noktada, herhangi bir duyusal tepkinin erkeğe ya da dişiye, çiftleşmelerinin uygun olmadığını işaret etmesi durumunda, kur yapma orada kesilir ve son bulur.

## 53.5 ÖZET

**Biyolojik ritimler hayvanın, yaşadığı ortamdaki değişiklikleri önceden tahmin etmesini olası kılar. Memeli hayvanlarda, suprakiyazmatik çekirdeklerde yerleşik bir sirkadiyen saat, çevreden alınan bilgilere eklemlenebilen bir ritim oluşturur. Hayvanların navigasyon yetenekleri basit bir şekilde yeryüzü işaretlerini kılavuz almadan, mesafe-yön navigasyonuna ve çift koordinatlı navigasyona kadar değişiklik gösterir. Bilgi aktarımı hem alıcının hem de vericinin yararına olduğunda, davranışlar evrimleşerek iletişim sinyallerine dönüşebilir.**

- "Serbest işleyen" ritim dendiğinde kast edilen şey nedir? Söz konusu ritmin 24 saate nasıl eklemlendiğini açıklayınız. **Bakınız ss. 1127-1128 ve Şekil 53.15**
- Kılavuzlama, mesafe-yön navigasyonu ve çift koordinatlı navigasyon arasında ne gibi farklar vardır? **Bakınız ss. 1129-1130**
- Üç iletişim yönteminden her birinin avantaj ve dezavantajlarına birer örnek veriniz. **Bakınız ss. 1131-1133**

Erkek meyve sineğinin kur yapma davranışının bir davranış fizyologunun gözünde ne anlama geldiğini görmüş olduk. Bu davranışa bir davranış ekologu belki de daha farklı bir biçimde yaklaşır, söz konusu davranışın gerek erkek meyve sineğinin gerekse onun çiftleşeceği dişinin uyum gücünü ne şekilde etkilediği sorusunu sorardı. Hayvanlar arasında, özellikle çiftleşme ve yavru bakımı sırasında gözlenen etkileşimlerin uyum gücüyle doğrudan bağlantılı olduğunu kabul edersek, bunların davranış araştırmalarında önemli bir odak noktası oluşturmaları hiç de şaşırtıcı olmaz.

# 53.6 Sosyal Davranışlar Nasıl Evrimleşir?

Sosyal davranışların evrimi, 1975 yılında E. O. Wilson'un kilometre taşı niteliğindeki *Sosyobiyoloji* kitabının yayımlanmasıyla, başlı başına bir araştırma alanı haline dönüştü. Bu muazzam alanı ele almaya, işin içinde tek bir erkek ile tek bir dişinin bulunduğu basit etkileşimlerle başladık ama çeşitliliği şimdiden görüyoruz. Türler, tek eşlilikten ayrım gözetmeden her bireyle çiftleşmeye kadar değişen çiftleşme sistemleri, yavrularına sundukları bakımın miktarı ve yavru büyütmede erkeğin katkı derecesi bakımlarından birbirlerinden farklıdırlar. Bu nispeten basit çiftleşme sistemlerinden başka, daha fazla sayıda üretken bireyin işbirliği yaptığı, bir erkeğin birden fazla dişiyle çiftleştiği *poligini* çiftleşme sistemi ya da bir dişinin birden fazla erkekle çiftleştiği *poliandri* çiftleşme sistemi de vardır. Yavru bakımına katılan geniş ailelerin daha da karmaşık etkileşimleri ve nihayet üretken olmayan çok sayıda bireyin tek bir üretken bireye yardımcı olduğu bal arısı kolonisi gibi topluluklar söz konusudur. Sosyobiyoloji, bütün bu çeşitlenmelerin evrimini, sosyal davranışların, bu davranışları gösteren *bireylerin* uyum gücüne ne şekilde katkıda bulunduğuna bakarak anlamanın mümkün olduğunu öne sürer.

### Çiftleşme sistemleri her iki eşin uyum gücünü maksimize eder

Bölüm 7'nin başında, iki tarla faresi türünün çiftleşme davranışlarını öğrendik. Çayır tarla faresi (*Microtus ochrogaster*) *monogam* olup, eşler arasında ömür boyu süren sıkı bağlar oluşur, ayrıca yavru bakımını yalnızca dişi yapar. Dağ tarla faresinde (*M. montanus*) ise *promisküite* görülür; yani erkekler çok sayıda dişiyle çiftleşir ve yavru bakımını tek başına dişi yapar. Davranış fizyologları bu kesin davranışsal farkın ardındaki fiilî mekanizmaları salgılanan nörohormonlarla ve bu hormonlara ilişkin reseptörlerin her iki türün beynindeki dağılımlarıyla açıklamışlardır. Burada da sorulan nihaî soru ise, birbirine bu kadar yakın akraba olan iki türde birbirinden bu kadar farklı çiftleşme sistemlerinin niçin evrimleştiğidir.

Her şeyden önce, erkeğin ve dişinin yavrulara olan katkıları açısından döllenme sırasında bir asimetri olduğunu ön kabul olarak alacağız. Bölüm 44.1'de gördüğümüz gibi, dişiler sınırlı sayıda yumurta oluştururlar ve her bir yumurtada bol miktarda kaynak stoklanmış durumdadır. Erkekler ise neredeyse sınırsız sayıda sperm oluştururlar ve bu spermler neredeyse hiç kaynak içermezler. Dolayısıyla, üremenin dişiye olan enerji ve fırsat maliyetleri erkeğe olanınkinden daha yüksektir. Memeli hayvanlarda, maliyetin büyük kısmını dişi üstlendiği için, gebelik sırasında bu asimetri büyür. Doğum ya da yumurtadan çıkma sırasında, dişinin yavruya olan yatırımı erkeğinkinden çok daha fazla durumdadır ve dişi için kendi uyum gücünü maksimize etmenin başlıca yolu yavruların sağlıklı olduklarından ve kendisine ait genleri aktarmak üzere hayatta kaldıklarından emin olmaktır.

Uyum gücünü maksimize etmesi için erkeğin önünde çeşitli seçenekler vardır. Dişiyi dölledikten sonra çekip gidebilir ve kendi üreme başarısını artırmanın aracı olarak başka eşler arayabilir; nitekim dağ tarla faresi de öyle yapmaktadır. Ya da, çayır tarla faresinin yaptığı gibi, döllediği dişiyle bir arada kalabilir, onu koruyabilir ve yavrulara bakmasına yardımcı olabilir. Onun uyum gücünü hangi stratejinin maksimize edeceği, türün yaşadığı ortamın etkisindeki birçok faktöre bağlıdır; bir dişi ile onun yavrularının erkeğin yardımı olmadan hayatta kalmaları olasılığı ile erkeğin başka bir üretken dişi bulma olasılığı, söz konusu faktörler arasında yer alır. Bu yüzden sosyobiyologlar, çiftleşme sistemlerinde gözlenen farkları açıklamanın bir aracı olarak, bu faktörleri doğada nicel şekilde ortaya koymaya çalışırlar.

**POLİGİNİ** Bir erkeğin birden fazla eşinin bulunduğu **poligin** çiftleşme sistemleri, farklı bir asimetri barındırır. Bir erkeğin bir grup dişiyi elinde bulundurup diğer erkeklerden ayrı tutabildiği durumlarda, grubundaki dişi sayısını artırmakla, erkeğin kendi uyum gücünü artırması mümkün olur. Daha önce Kısım 53.4'de gördüğümüz gibi, erkek deniz filleri bunu, dişilerin doğum yaptıkları bir kumsal alanını koruyarak sağlarlar. Erkek babunlar ise bunun için dişiler grubuna sahip çıkar, onları yönlendirirler. Kızılkanatlı karatavuk erkekleri, yüksek kaliteli yuva savunaklarını ellerinde bulundurarak birden fazla eş edinebilirler; bu durumda kendi bölgelerinde birden fazla yuva yapar, dişileri bu yuvalara çekerler. Bütün bu türlerde eşey oranları hep yüzde 50'ye 50 civarında olduğu için, erkeklerin uyum gücü açısından büyük bir fark ortaya çıkar; bazı erkeklerin üreme başarısı yüksek olurken bazılarının hiç olmaz. Bu nedenle seçilim, birden fazla dişiyle çiftleşme fırsatı elde etme ve bunu elinde tutma açısından diğer erkeklerle rekabette başarılı olan erkeklerin lehine işler. Kazananlar genellikle, daha büyük, daha güçlü erkekler olur, böylece vücut büyüklüğü açısından eşeysel dimorfizm evrimleşir. Deniz fili bir uç örnek oluşturur. Bu türde erkeklerin dişilerden üç kat ya da daha da ağır olmaları mümkündür. Poligin çiftleşme sistemine sahip türler karşılaştırıldığında, bir erkeğin kontrolünde olan dişilerin sayısı ile eşeysel dimorfizmin derecesi arasında güçlü bir korelasyonun olduğu görülür.

Peki, bu poligin çiftleşme sistemlerine dişiler neden katılır? Bir dişi neden rekabetçi olmayan güzel ve nazik bir erkek aramaz? Kimi durumlarda başka seçeneği yoktur da ondan. Dişi deniz fili yavrusunu güvenli bir kıyıda dünyaya getirmek istiyorsa bir erkeğin alanına girmek zorundadır. Kızılkanatlı karatavuk dişisi eğer optimal özelliklerde bir savunak içerisinde yuva kurmak istiyorsa, savunak sahibinin ilgisini başka dişilerle paylaşmak zorunda kalacaktır. Ancak, dişi eşini seçebilse bile, onun kendi uyum gücünü maksimize etmesi, bir grup dişiyi kontrol edebilecek kadar güçlü ve baskın bir erkek sayesinde olur. Peki ama niçin? Dişinin eşi baskın bir erkekse, kendi erkek yavrularında babalarına ait özelliklerin bulunma olasılığı yüksek olur, dolayısıyla baskın erkekler haline gelir ve dişiye daha fazla sayıda torun verirler. Dişilerin erkekleri, erkekler arası rekabetteki maharetlerine ve baskınlıklarına bakarak seçmesinin nihaî sonucu, erkeğin dişiye sunduğu *tek* şeyin diğer erkekler üzerindeki baskınlık gösterisi olduğu, lek çiftleşme sistemidir (bakınız Şekil 53.12C).

**POLİANDRİ** Bir dişinin birden fazla erkekle çiftleştiği sisteme **poliandri** adı verilir. Bu çeşit çiftleşme sistemi nispeten nadir olup ancak bazı kuşlarda ve az sayıda memeli hayvan türünde görülür; bunlarda babanın yavru bakımına katkısı uyum gücünü büyük ölçüde etkiler. Nitekim Brezilya'nın tropikal ormanlarında yaşayan altın aslan tamarininde (*Leontopithecus rosalia*) durum böyledir (**Şekil 53.20**). Diğer primatlarla karşılaştırıldığında, tamarinler küçük yapılı hayvanlardır – ağırlıkları 1 kg'ı bulmaz– ve bu yüzden ağır bir yırtıcı baskısı altındadırlar. Dişiler genellikle iki yavru doğurur, dolayısıyla diğer primatlara oranla, yavrular anne ağırlığının büyük bir yüzdesini oluştururlar. Yavrular aynı zamanda daha hızlı bü-

*Leontopithecus rosalia*



**53.20 Küçük Bir Primat Türünde Poliandri** Brezilya'nın tehlike altındaki altın aslan tamarinleri küçük yapılı primatlardır. Yavru yetiştirmede erkeklerin önemli rol oynadığı eşsiz yaşam biçimleri dolayısıyla bazı gruplarda poliandri ortaya çıkmıştır.

yüdüklerinden, bakımları daha yüksek bir maliyet oluşturur. Bütün bu nedenlerden dolayı, yalnızca anneleri tarafından bakılan genç tamarinlerin yaşaması pek mümkün olmaz.

Erkek tamarin, kendi üreme başarısını garanti etmeye katkıda bulunacak neler yapabilir? Somut katkılardan bir tanesi yırtıcıları gözlemek, bir diğeri ise dişiye ve yavrusuna yiyecek temin etmektir. Diğer primat anne babaları gibi, tamarinler çoğu zaman yavrularını taşırlar, ama diğer primatların büyük bölümünün tek bir yavrusu vardır. Anne tamarin iki yavru taşıdığında, zamanının yüzde 92'sini dinlenerek geçirir, oysa yavru taşımadığında dinlenme süresi yalnızca yüzde 58 olur. Dinlenme sırasında beslenme, dolayısıyla annenin yüksek olan enerji gereksiniminin karşılanması söz konusu olmaz. Oysa bir erkek mevcut olduğunda, yavruyu yaklaşık üçte birlik süre boyunca o taşır, böylece annenin yiyecek aramaya ve beslenmeye çok daha fazla zamanı olur.

Yavruları koruyup yetiştirmeye bir erkeğin katkısı olduğuna göre, iki tanesinin daha da fazla katkısı olmalıdır. Bazı dişiler, eşeysel açıdan kabul edici olur, böylece ikinci bir erkeği cezp edebilirler. Erkeklerden hiçbiri yavrunun kendisinden olduğundan emin olamadığı için, her ikisinin de çıkarı açısından en iyisi onların büyütülmesine katkıda bulunmaktır. Doğal ortamda gerçekleştirilen araştırmalarda gözlenen sosyal gruplardan yalnızca yüzde 22'sinde yalnızca birer erkek ile dişi bulunmakta, yüzde 61'inde ise çok sayıda erkek ile tek bir dişi yer almaktadır.

### Uyum gücü yavru vermeden ibaret olmayabilir

İnsan olarak bizler geniş ailenin (kız ve erkek kardeşler, teyzeler ve halalar, amcalar ve dayılar, yeğenler vs.) ne demek olduğunu gayet iyi biliriz. Geniş aile, diğer türlerde de yaygın bir sosyal örgütlenme biçimidir; bu gibi ailelerin üyeleri savunağı sahiplenme, yırtıcılardan sakınma, yiyecek arama ve yavru yetiştirme konularında işbirliği yapabilirler. Davranış, onu gösteren bireyin uyum gücünü artırması durumunda tercih edildiğine göre, davranışı sergileyenin daha fazla yavru sahibi olmasına neden olmayan, hatta **fedakârlık** -yani davranışı gösterenin zararı pahasına başka bir bireyin yararına- gibi görünen, sosyal davranışların evrimi nasıl açıklanabilir?

Bireyin uyum gücünün artması yavru sahibi olmakla olasıdır; çünkü bu yavrular ebeveynin genlerini bir sonraki kuşağa taşırlar. Yavru yapma yoluyla sağlanan uyum gücüne **bireysel uyum gücü** adı verilir. Ancak, bireyin genleri bir sonraki kuşağa kendi yavrularından daha başkaları tarafından da aktarılır. Diploid canlılarda ortalama olarak, belirli bir ebeveyne ait iki yavruda alellerin yüzde 50'si ortak, bir bireyin allerini kardeşinin yavrusuyla (yeğeniyle) paylaşma olasılığı ise yüzde 25'tir. Dolayısıyla, yavru yetiştirmeleri için ebeveyne ve diğer akrabalara yardımcı olmakla, birey bu ortak alellerin bir sonraki kuşağa aktarılmasına katkıda bulunmuş olur. Bireyin kendi üreme başarısından başka akrabalarının da üreme başarısı yoluyla elde edilen uyum gücünün hepsine birden **kapsamlı uyum gücü** adı verilir.

Kapsamlı uyum gücünün maksimize edilmesi, **soy seçiliminin (kin seleksiyon)** ardındaki mekanizmayı oluşturur; soy seçilimi, davranışı gösterenin zararına bile olsa, akrabaların üreme başarısını artıran davranışların seçilimini ifade eder. Bunun bir örneği, *yuvada yardımcı olma*dır. Bu olgu Glen Woolfenden tarafından Florida çalı alakargalarında geniş şekilde araştırılmıştır. Çalı alakargası çiftleri ömür boyu bir arada kalır ve saldırganca savundukları geniş egemenlik alanları oluştururlar. Çiftleşen eşler yavrularını yetiştirirken kendilerine 3 ila 5 bireyin yardımcı olduğu olur (**Şekil 53.21**). Yardımcılar yırtıcılara karşı nöbet tutar, yavruları besler, yuvayı temizler ve yuvadan ayrılan yavrulara eşlik ederler. Peki, bu kuşlar neden kendi yavrularını yetiştirmeyip başkalarına yardım etmektedirler? Uzun süreli araştırmalar sonunda, Woolfenden önemli bazı durumları saptamayı başarmıştır:

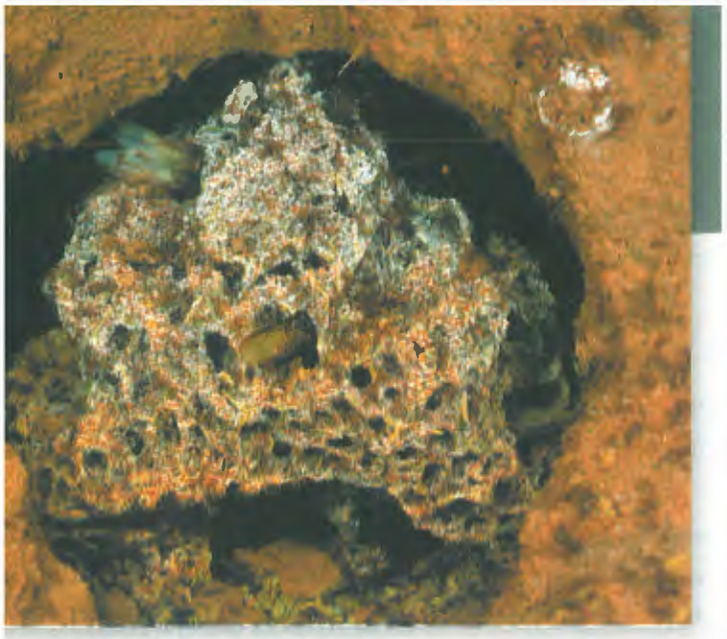
- Yardımcılar yuva sahibi çiftin, genellikle 1 ile 3 yaşlarında olan, daha önceki yavrularıdır.
- Kendileri kuluçka yapma girişiminde bulunan genç kuşların üreme başarısı sıfıra yakındır.
- Yardımcıları olan çiftlerin üreme başarısı, yardımcısı olmayanlarınkinden yaklaşık üç kat daha yüksektir.

Bu sonuçlar, yardımcı çalı alakargalarının, kendileri makul bir başarı olasılığıyla yavru yetiştirecek kadar büyüyüp olgunlaşıncaya dek, kardeşlerini yetiştirmeleri için ebeveynlerine yardımcı olmakla kendi kapsamlı uyum güçlerini maksimize ettikleri yönündeki çıkarsamayı desteklemektedir.

Soy seçilimi kavramı, W. D. Hamilton tarafından formüle edilmiş ve **Hamilton kuralı** diye adlandırılmıştır. Hamilton, açık bir fedakârlık davranışının uyumsal olabilmesi için, o davranışın uyum gücü açısından yararlanıcıya sağladığı yarar ile davranışı gösteren ve ondan yarar gören bireyler arasındaki akrabalık derecesinin çarpımının, davranışın onu gösterene olan maliyetinden daha büyük olması gerektiğini öne sürmüştü. Bu ilişki yıllar önce, önde gelen genetikçilerden J. B. S. Haldane tarafından açıkça ifade edilmiş, kendisi, fedakârlığın gerekçelerine ilişkin olarak, kardeşini kurtarmak için kendi hayatını tehlikeye atmayacağını, ama iki kardeşi ya da sekiz yeğeni için bunu düşünebileceğini söylemişti.



**53.21 Yuvadaki Yardımcılar** Florida çalı alakargası (*Aphelocoma coerulescens*) gençleri çoğu zaman, ergenliğe ulaştıktan sonraki ilk birkaç yıl boyunca kendileri üremez, kardeşlerini büyütmeleri için ebeveynlerine yardım ederler. Bu genç kuşlar, yavruların beslenmesinde, yuva alanının savunulmasında ve yuvanın yırtıcılardan korunmasında ebeveynlerine yardımcı olurlar.



**Bir Mantar Bahçesi** Mantar ile doldurulmuş Güney Amerika yaprak kesici karınca yuvası odasının kesiti. Bazı kanatlı karıncalar (*Atta colombica*), mantar yığınının oyuklarında görülmektedir.

Hispaniola'da turunçgil ve manyok tarımına engel olmaları sebebiyle onları zararlı olarak tanımlamıştır. Bu karıncaların yuvalarında beyaz mantar yetiştirdikleri ve bunları yedikleri 1874 yılında doğa bilimci Thomas Belt'e kadar kimse tarafından ortaya çıkarılamadı. Dost bakteriler ve davetsiz yeşil küflerin varlığı ve rolleri bundan 125 yıl sonra yani 1999'a dek fark edilemedi. Bu sistem içerisinde yer alan ve henüz ortaya çıkarılmamış türler arasındaki etkileşimlerin varlığı artık şüphe götürmemektedir.

**BU BÖLÜMDE** Bir türün zarara uğradığında, diğer türün nasıl fayda sağladığını anlatan antagonistik etkileşimleri, birbiriyle ilişkisi olan iki ya da daha fazla türün birbirinden yarar sağladığı mutualist ilişkinin ne olduğunu, aynı kaynaklarda görülen rekabetin türleri nasıl etkilediğini inceleyeceğiz. Bu tartışmalar boyunca, sadece bu etkileşimlerin organizmaların yaşamlarını nasıl etkilediğini değil, aynı zamanda türlerin evrimini uzun süreçte nasıl şekillendirdiğini göreceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


56.1 Ekologlar Ne Tür Etkileşimleri Çalışırlar?
56.2 Antagonistik Etkileşimler Nasıl Evrimleşir?
56.3 Mutualistik Etkileşimler Nasıl Evrimleşir?
56.4 Rekabetin Sonuçları Nelerdir?


# 56.1 Ekologlar Ne Tür Etkileşimleri Çalışırlar?

Yaşamın gerçeklerinden biri de, doğum ve ölüm arasında bir yerde, her organizmanın diğer türlerin bireyleriyle karşılaşacağı ve etkileşim içinde olacağıdır. Bu etkileşimler bireylerin uyum yeteneğini etkileyecek sonuçlara sahiptir. Bu yüzden, bu etkileşimler populasyonların yoğunluğunu, türlerin dağılımını etkiler ve uzun süreçte, etkileşen türlerin birinde ya da her ikisinde evrimsel değişikliğe neden olur.

### Türler arası etkileşimler birkaç kategori içinde gruplara ayrılabilir

Yeryüzündeki canlılar arasındaki etkileşimler her ne kadar sınırsız olsa da, ekologlar türler arası etkileşimleri belli temel kategorilere ayırırlar. Bu kategoriler, etkileşimlerin sonucunun, etkilenen her tür için pozitif (+), negatif (-) ya da nötr (0) olup olmadığını işaret eder (**Şekil 56.1**). Bu bölümde anlatılan tür etkileşimlerinin beş ana kategorisi şunlardır: *antagonistik etkileşimler*, *mutualizm*, *rekabet*, *kommensalizm* ve *amensalizm*.

**Antagonistik etkileşimler,** bir türün fayda sağladığı, diğerinin ise bu etkileşimden zarar gördüğü ilişkilerdir. Antagonistik ilişkiler, bir türün bireyinin yaşamı boyunca diğer türün birçok bireyini öldürmesi ve tüketmesi olan *avcılığı*; diğer bir türün bireyinin bir bitkinin bir kısmını ya da nadiren de olsa tamamını tüketmesi olan *otçul beslenmeyi*; ve bir türün *konak* olarak da adlandırılan diğer türün bir ya da birden çok bireyini belirli dokularını öldürmeye gerek kalmadan tüketmesi olan *parazitizmi* kapsar. Bazı parazitler, aynı zamanda konaklarında hastalık belirtilerine sebep olan *patojen*dirler.

**Mutualizm**, her iki türün de fayda sağladığı bir etkileşim tipidir. Bu bölümün başında bahsedilen yaprak-kesici karıncalar ve mantarlar arasındaki etkileşim mutualizme örnek olarak verilebilir: karıncalar mantarı besler ve yetiştirir, mantar karşılığında karıncalara besin sağlar. Mutualizm sadece hayvanlar ve mantarlar arasında değil, aynı zamanda hayvanlar ve bitkiler, bitkiler ve mantarlar, hayvanlar ve hayvanlar, hatta mikroplar ve diğer tüm organizmaları içeren çok çeşitli canlılar arasında da görülebilir.

**Rekabet** iki ya da daha fazla türün aynı kaynağı kullanması sonucunda oluşur. Bu etkileşimlerin sonucu kaynakların ulaşılabilirliğine bağlıdır. Rekabet neredeyse diğer tüm etkileşimlerle birlikte görülebilir. Örneğin; aynı av peşindeki avcılar arasında, aynı konak bitkiye bağlı olan herbivorlar arasında ya da aynı konağa saldıran patojenik mikroplar arasında görülebilir. Sınırlı kaynak sadece besin olmak zorunda değildir. Türler su, alan ve hatta bitkilerdeki gibi güneş ışığı için bile rekabet edebilirler.

(A)

**Türler Arası Etkileşimlerin Ana Tipleri**

| | ETKİLEŞİMİN TİPİ | TÜR 1 ÜZERİNE ETKİSİ | TÜR 1 ÜZERİNE ETKİSİ |
|---|---|---|---|
| Antagonistik etkileşimler | Avcılık (av-avcı) | + | − |
| | Herbivor (bitki-herbivor) | − | + |
| | Parazitizm (patojen-konakçı) | + | − |
| | Mutualizm | + | + |
| | Rekabet | − | − |
| | Kommensalizm (kommensal-konakçı) | + | 0 |
| | Amensalizm | 0 | − |

(B)




**56.1 Etkileşim Tipleri** (A) Türler arası etkileşimler; etkileşen türlerin her birinin pozitif (+), negatif (-) veya nötr (0) etkilenip etkilenmemesine göre kategoriler ayrılabilir. Bu etkileşimler, geniş olarak antagonistik ve mutualistik olarak gruplanabilir. (B) Küçük bir alan bile birçok türler arası farklı etkileşimi kapsayabilir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 56.1 • Ekolojik Etkileşimler**

Avcılık, mutualizm ve rekabetin hepsi her iki katılımcının uyumunu da etkiler, ama sadece bir katılımcının etkilendiği başka iki tür etkileşim daha vardır. **Kommensalizm** bir taraf yarar sağlarken, diğerinin görünürde etkilenmediği bir etkileşim türüdür. Kommensalizmin (Latince "beraber yemek" anlamına gelir) birçok örneği, bir türün diğerinin içinde, üzerinde ya da etrafında beslenmesini içerir. Örneğin, bir tür diğer türlere göre, kendi beslenme davranışının üstünlüğüyle besine daha kolay ulaşabilir. Kahverengi başlı sığır kuşu adını, otlayan sığır sürüsünü takip etmesine ve sığırların toynakları ve dişleriyle eşeledikleri çayırdan uçuşan böcekleri yakalayabilme yeteneğine borçludur (Eskiden bu kuşlara, Kuzey Amerika kıtasında çok yaygın olan bizonları takip ettiklerinden dolayı buffalo kuşu denilirdi).

Diğer bir kommensalizm şekli ise, çoğu kez nadir ve kısa ömürlü olan besin kaynaklarına ulaşma amaçlı ortaklık kurmayı içerir. Ayrıştırıcılar için memeli dışkı yığınları, değerli bir kaynaktır, fakat bulunması zordur ve uzun süre dayanmazlar. Akarlar, nematodlar ve hatta bazı mantarlar gibi uçamayan birçok ayrıştırıcı kendilerini, sadece uçabilen değil aynı zamanda da taze dışkıların yerini saptamakta usta olan gübre böceklerinin gövdelerine tuttururlar (Bölüm 54'ün başında tanımlandığı üzere). Ne bu otostopçu böceklerin gübre böceklerinin uyumu üzerine, ne de sığır kuşlarının kendileri için böcek sağlayan sığırların uyumu üzerine bir etkisi vardır.

**Amensalizm** bir tarafın etkilenmediği, diğer tarafın ise zarar gördüğü bir etkileşim tipidir. Bir ormana doğru hareket eden bir fil sürüsü her adımında bitki ve böcekleri ezer fakat filler bu katliamdan etkilenmezler. Amensal etkileşimler, diğer etkileşimlere göre daha rastlantısal olmaya eğilimlidir, bu yüzden diğer etkileşimlere göre daha az tahmin edilebilir.

Ekologlar türler arası etkileşimleri birkaç temel kategorilere ayırmayı kullanışlı bulsalar bile, bu kategoriler arasındaki sınırlar her zaman belirgin değildir. Örneğin, Pasifik Okyanusundaki denizşakayıkları, küçük balıkları sokup yerler fakat anemonların içinde yaşayan bazı balık türleri (genellikle *Amphiprion* cinsi üyeleri) onların zehirli iğnelerinden etkilenmezler. Bu anemon balıkları, sölenter atıklarını toplamak için iğneleyici tentaküllerin arasında rahatça dolaşır ve hatta onların avlarını çalarlar (**Şekil 56.2**).

Anemon balıkları anemonun zehrine, anemon da karşılığında bu balıklara uyum sağlamak zorundadır. Alışma süreci mukus tabakasındaki bir değişimle oluşur; uyum sağlamış balıkların mukus tabakasının kaybolması hemen zehirli iğnelerle sokulmalarına neden olurken, bozulmamış mukus tabakasına sahip balıklar saldırıya maruz kalmazlar. Anemon balığının sağladığı yarar yeterince açık olmasına rağmen,



*Amphiprion ocellaris*

**56.2 Türler Arası Etkileşimler Her Zaman Kolay Anlaşılabilir Değildir** Ekologlar uzun süre deniz anemonu ve anemon balığı arasındaki ilişkinin bir komensalizm olduğunu düşündüler; çünkü anemon balığının deniz anemonun iğneleyici tentakülleri arasında yaşaması, onun avcılarından korunmasını sağlar. Ancak bu durum, eğer balıkların dışkıları deniz anemonuna yararlı besinleri sağlıyorsa bunun bir mutualizm, balık anemonun avını duruma bağlı olarak çalıyorsa, bunun da bir rekabet olabileceği fikrini akla getirir mi?

kendi avcılarından anemonun nematositleri arasına saklanarak kurtulabilir ve besin için dolaşmasına gerek kalmaz. Fakat anemonlar da bu ilişkiden yarar sağlayabilir. Anemon balıkları anemonların içindeyken dışkılayarak onlara azot bakımından zengin besin sağlayabilir.

Bu kısımda bahsedilen etkileşim türleri gerçekte bir sürecin parçasıdır ve bu etkileşimlerin sonuçları diğer ilişkili grupların etkisini ve varlığını içeren hem ekolojik hem de evrimsel koşullara bağlıdır.

### Etkileşimlerin bazı türleri birlikte evrimle sonuçlanır

Bütün etkileşimler, etkileşimdeki türlerin populasyon yoğunluklarını etkileme potansiyeline sahiptir. Etkileşimler, genotiplerin üreme ve hayatta kalabilirliklerindeki farklılıkların da katkısıyla, populasyonlardaki gen frekanslarını da değiştirebilir. Bu etkileşimler adaptasyona yol açan evrimsel sonuçların yanı sıra, bir türün bireylerinin dağılımı ve bolluğunu etkileyen ekolojik sonuçlara da sahiptir. Bazı durumlarda bir tür içindeki bir adaptasyon, o türle etkileşimdeki başka bir türde **karşılıklı adaptasyon** ya da **birlikte evrim** olarak bilinen bir adaptasyonun evrimine yol açabilir.

Darwin, bir canlının diğer türle etkileşiminden kazandığının ya da kaybettiğinin bir ölçüsü olarak o canlının uyumunu gördü. Darwin, evrimsel değişikliğin sadece fiziksel şartlara bağlı olarak değil, Kısım 54.2 de gördüğümüz gibi, aynı zamanda organizmalar arasındaki etkileşimlere bağlı olarak da oluştuğunu belirtti. Darwin *Türlerin Kökeni* kitabının girişinde, ağaçkakanların avları olan böcekler ile uzun süren etkileşimlerinin bir sonucu olarak, hayran olunacak şekilde ağaç kabuklarının altındaki böcekleri yakalamaya uyumlu ayakları, kuyrukları, gagaları ve dilleri olduğuna dikkat çekti. Buradan hareketle, canlılar etkileşimde oldukları organizmaların evrimine etki edebilirler.

Abiyotik etmenler de biyotik etmenler gibi seleksiyon ajanı olarak davranırken, etkileşim sonunda değişikliğe uğramadan kalmaları gibi temel bir yolla biyotik etmenlerden ayrılırlar. Kar ve buzun, soğuğa dayanıklı organizmalarla karşılaşması sonucu öldürücü gücü artmaz; fakat bir avcı evrimsel süreç boyunca daha hızlı, daha güçlü ya da avını yakalamada daha etkili olabilir. Buna karşılık bir av da, evrimsel süreç boyunca daha atik, daha güçlü, daha az dikkat çekici ya da kendisinin yenilmesini azaltacak şekilde daha zehirli olabilir. Örneğin Darwin'in ağaçkakanlarının avını oluşturan böceklerin, ağaçkakanların onları bulup yakalamasını daha zor hale getiren özellikleri evrimleşebilir.

Bir dizi karşılıklı adaptasyon, birlikte evrimin **silahlanma yarışı** adı verilen olayına neden olabilir. Bu silahlanma yarışı benzetmesi, ilk olarak otçullar ve bitkiler arasındaki etkileşimler için kullanıldı. İlk kez herbivorlar ve bitkiler arasındaki etkileşimler için kullanılan silahlanma yarışı benzetmesi birçok antagonist etkileşim için de kullanılabilir. Bir avcı ya da bir parazit türün uyumunu arttıran özelliklerin evrimi, o türün avının ya da tüketicinin adaptasyonuna karşı koyan konakçı türün üzerine seçilim baskısı uygular. Buna karşılık, avın ya da konakçının adaptasyonu, bir silahlanma yarışı olarak artarak devam eden uyumu artırmak için tüketici üzerine seçilim baskısı uygular. Genellikle birlikte evrime yol açan etkileşim türleri zaman içinde yüksek frekanslarla ortaya çıkar. Etkileşen türler üzerinde güçlü bir etkiye sahiptir; böylece çoğu amensal ve kommensal etkileşimler, çoğu bitki-herbivor, av-avcı ve mutualistik etkileşimlerden daha az oranda birlikte evrimleşme gösterir.

## 56.1 ÖZET

**Tür etkileşimleri, içerdikleri türlere yarar sağlamalarına ya da zarar vermelerine göre beş grupta toplanabilirler. Bazı tür etkileşimleri karşılıklı adaptasyonlara ya da birlikte evrime neden olabilir.**

- Türler arası etkileşimin beş ana kategorisini tanımlayınız. **Bakınız ss. 1186-1187 ve Şekil 56.1.**
- Birlikte evrimsel bir silahlanma yarışı kavramını açıklayınız. **Bakınız s. 1188** Şimdi antagonistik etkileşimlere daha yakından bakalım. Kısım 31.3'de beslenme stratejilerinin bir kısmına tüketici açısından baktık. Bu bölümde tüketicilerin kaynak türlerle etkileşimlerinin her iki türü nasıl etkilediğini göreceğiz.

## 56.2 Ekologlar Ne Tür Etkileşimleri Çalışırlar?

Her tür, birçok farklı yolla en azından başka bir türün besin kaynağını teşkil eder. Tüketiciler besin elde ederek, kaynak türler ise tüketilmekten kaçınarak uyum yeteneklerini artırırlar. Böylece tüketici ve kaynak türlerin ortaklığı, evrimsel silahlanma yarışına yol açan antagonistik etkileşimleri ortaya çıkarır. Fakat bu tüketim ilişkileri ölümcül olmak zorunda değildir, organizmalardan biri diğerinden çok farklı şekillerde besin sağlayabilir.

(A) *Panthera tigris*



(B) *Cicindela campestris*



**56.3 Avcılar Birçok Güçlerini Kullanırlar** (A)Kaplanlar avını yakalamak için hız, güç, diş ve pençelerini kullanan büyük-avcı hayvanlardır (B)1.3-cm yeşil kaplan böceği de küçük tırtılları da içeren avı için korku verici bir avcısıdır. Bu böceğin neredeyse gövde büyüklüğü kadar uzun bir çenesi vardır ve böceklerin en çevik olanları arasında yer alır. (C) Tanganika Gölü'nün *Platythelphusa* yengeçleri, salyangoz avlarını ezmek için güçlü dişli kıskaçlara sahiptir. Evrimsel silahlanma yarışında salyangozlarda kalın kabuklar gelişmiştir.

(C) *Platythelphusa* sp.



## Av-avcı etkileşimleri çeşitli adaptasyonlara neden olur

Av-avcı etkileşimleri, büyük olasılıkla en bilinen ve en çarpıcı antagonistik etkileşimdir. Avcılar *av* olarak adlandırılan tükettikleri bireyleri devamlı suretle öldürürler. Bir avcı yaşamı boyunca birçok av bireyi öldürür ve onları tüketir. Avcı türler, diğer tüketici türlere göre daha az özelleşmiş olma eğilimindedir.

Avcıların uyum yeteneği; yakaladıkları avı tükettiklerinde elde edecekleri enerji miktarı ile o avı takip etme, yakalama ve etkisiz hale getirmeleri için harcayacakları enerji miktarı arasındaki dengeye bağlıdır. Bu yüzden çoğu avcı, avlarından daha büyük bir yapıya sahiptir ve avlarını yakalamak için güçlerini ve daha çevik olma yeteneklerini kullanırlar. Bu durum her büyüklükteki avcı için geçerlidir: şöyle ki, geyik kovalayan kaplanlardan küçük böcekleri kovalayan kaplan böceklerine kadar hepsi avından daha hızlı, daha güçlü ve daha gelişmiş bir çene yapısına sahiptirler (**Şekil 56.3A,B**). Avlarından daha küçük vücut yapısına sahip çok az sayıda avcı tür ise; etkinliklerini artıran başka yöntemlere başvururlar. Örneğin, örümcekler avlarını ağları ile yakalarlar. En küçük memeli avcılardan olan kısa kuyruklu kır faresi, sadece solucan ve salyangozları değil, aynı zamanda kendisinden epeyce büyük olan fare ve küçük kuşları da felç edebilen zehirli salya üretir.

Av türlerinin avcılara karşı birçok savunma yöntemi vardır. Birçok hayvan türü, bulunduğu ortamı avcı türlerden hızlıca terk ederek kaçabilir. Diğerleri ise bazı morfolojik savunma yöntemlerine sahiptir. Kalın deri, kabuk, dikenler ya da kıl gibi yapılar azimli bir avcının bile hevesini kaçırabilir. Av ve avcı arasındaki evrimsel silahlanma yarışı, büyük kıskaç kuvvetine sahip yumru-kıskaçlı yengeçlerin neden en sert ve ezilmeye dayanıklı kabuklara sahip olan salyangozların etrafında sıklıkla bulunduğunu açıklayabilir (**Şekil 56.3C**).

**KİMYASAL SAVUNMA** Birçok hayvan avlarından kaçmak ve onları kendilerinden uzaklaştırmak için kimyasal savunma yolları kullanır. Kimyasal savunmalar genellikle küçük, güçsüz, hareketsiz ya da korunmasız av türlerinin uzmanlık alanıdır. Örneğin; zayıf bir kabuğa sahip olan yumuşakçada, savunma büyük oranda kimyasal savunma şeklindedir (bakınız Şekil 56.4B). Ayrıca bazı omurgalılar da avcılarını kendilerinden uzaklaştırmak için kimyasal savunma yöntemlerini kullanırlar.

Çoğu böcek saldırıya uğradığında vücudundaki değişik sıvıları ortama salar ya da avcıya karşı püskürtür. Örneğin, bombardıman böcekleri anal açıklıklarının yakınında bir çift salgı bezine sahiptirler. Her bir salgı bezinin koruyucu kütikül tabaka ile kaplı iki bölmesi vardır. İçteki bölme hidrojen peroksit ile nispeten toksik olmayan kimyasal maddelerin bir karışımını içerir. Dıştaki bölme ise bazı enzimleri içerir. Böcek rahatsız edildiğinde, iç bölmedeki içerik dış bölmeye boşaltılır. Bu olay, bir anlık enerji ortaya çıkaran kimyasal bir reaksiyona yol açar. Oksijen, bu reaksiyon sonucu oluşan son ürünlerden birisidir ve oluşan basınç karışımının sesli bir "patlamayla" boşaltılmasına neden olur. Reaksiyon enerjisinden dolayı, püskürtülen salgının sıcaklığı yaklaşık 100 °C'dir. Bu sıcak ve patlayıcı salgıya, insanları da içeren avcıların tepkisini tahmin etmek pek de güç değildir ve bu nedenle bombardıman böceklerinin çok az düşmanı bulunur.

Fakat avcılar, avın koruyucu savunma toksinlerine karşı duyarsız olan sert-derili semender ve jartiyer yılanlarında olduğu gibi avın kimyasal savunmasının üstesinden gelmek için evrimleşebilir (bakınız Şekil 21.22). Bazı avcılar, sadece avlarının kimyasal savunma yöntemleriyle başa çıkmakla kalmaz, aynı zamanda avcılarına karşı da kendilerini korumak için avlarını yutar, avının savunma bileşiklerini kendi içinde tutarlar. Örneğin; bazı deniz salyangozları, kolayca yedikleri zehirli süngerlerden kendisinin de kullanabileceği savunma kimyasalları elde eder. Toksisite ile kendini savunan birçok av türü, *aposematizm* kavramının iyi örnekleridir.

**APOSEMATİZM** Bazı av türleri, avcıların belirli uyarı sinyallerinden kaçmasını kendi çıkarları için kullanırlar. Çoğu zehirli av, çekici ve parlak renkleriyle gösteriş yapar. Bu uyarıcı renk değişimi ya da diğer bir adıyla **aposematizm**,

(A)



*Danaus plexippus* larva



*Tetraopes tetraophthalamus*



*Aphis nerii*

**56.4 Bazı Av Türleri Üzerinde Uyarı Etiketleri ile Birlikte Bulunur** (A) İpekotu bitkileri toksiktir ve bu toksik kimyasalları vücutlarında toplayabilen kral kelebeği larvası, ipekotu böcekleri ve bazı afitler gibi birçok böcek türü bu bitkilerle beslenir. (B) Deniz salyangozları koruyucu kabukları olmayan yumuşakçalardır ancak onlar batıcı nematositlere sahip olabilirler (hidrozoan avlarından elde etmeleri ile) ve bu canlının renk değişimi avcıları için iyi bir uyarıcıdır. (C) Orta ve Güney Amerika'nın kırmızı sırtlı zehirli kurbağaları, parlak renkli derilerinde son derece toksik kimyasallar taşır.

(B) *Chromodoris* sp.



(C) *Dendrobates reticulatus*



avcı türe avını tanıması ve zehirli olan türlerden kaçabilmesi ihtimalinin artmasına yardımcı olur (**Şekil 56.4**). Özellikle omurgalılar gibi görsel avlanan bazı avcı türler belirli renkleri, daha önce yaşadıkları hoş olmayan bir yeme deneyimiyle ilişkilendirmeyi kolayca öğrenebilirler. Bu yüzden aposematik türler, avcısı ile kısa bir karşılaşma sonucunda hayatta kalacak kadar dayanıklıdırlar. Aposematik bireyin ölümüyle sonuçlanan her karşılaşma aposematik karakterin seçilimine neden olmaz. Aposematik kelebeklerin kanatları üzerinde avcı bir kuş tarafından yapılmış gaga izleri bulunabilir. Aslında bu izler onların deneyimsiz bir kuş saldırısını henüz atlattığını gösterir. Böylece toksik olmayan türlerin de, mimikri yolu ile bu uyarıcı renk değişiminden fayda sağlayabildiği ortaya çıkmıştır.

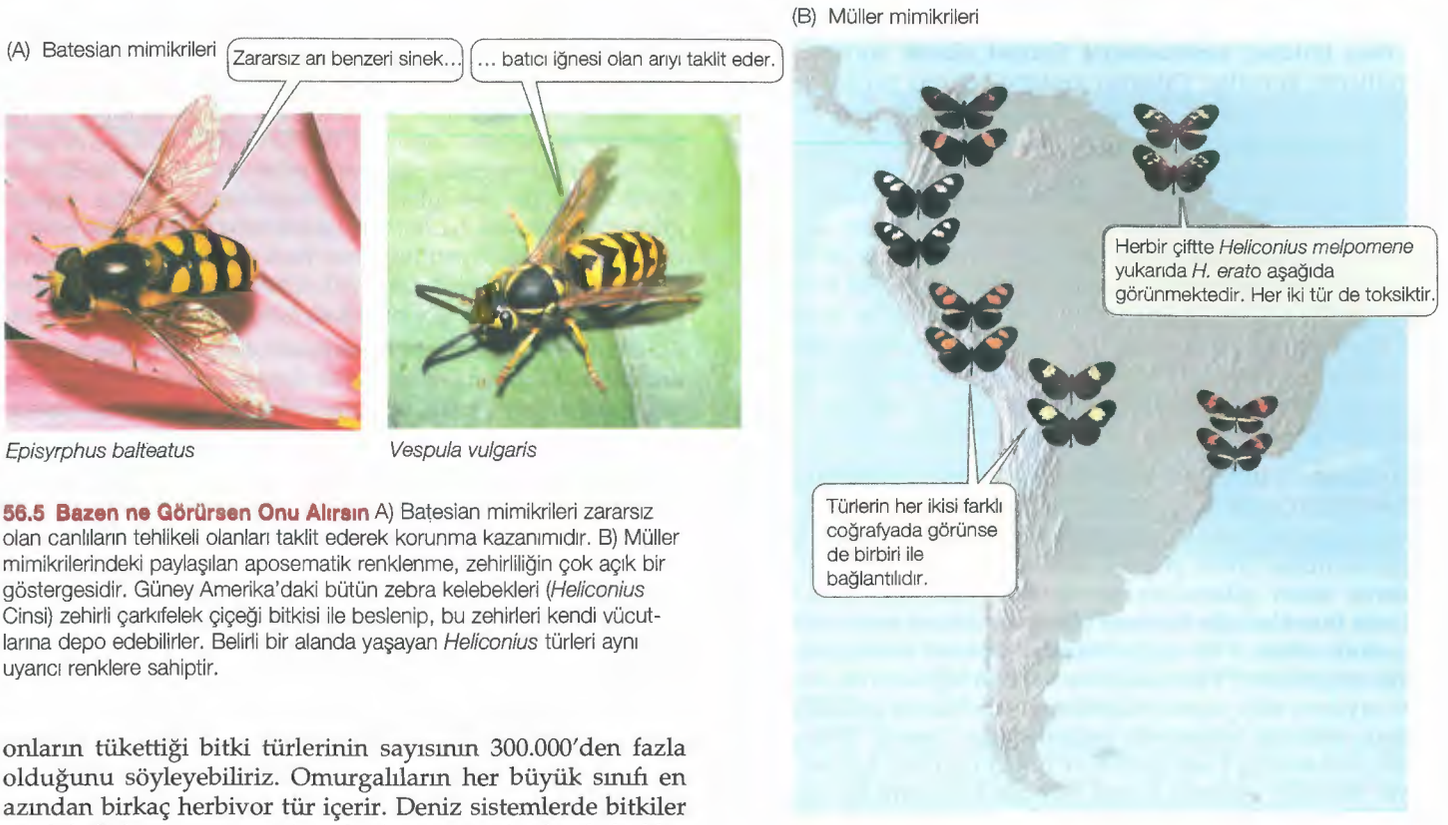
**MİMİKRİ SİSTEMLERİ** Yukarıda, bazı av türlerinin yenilmeyen nesneleri taklit ederek tüketilmekten kurtulduğunu gördük. Diğer bazı türlerse bunu aposematik türleri taklit ederek yapıyorlar. Bu strateji, iki tip mimikri sisteminin evrimleşmesine yol açmıştır. **Batesian mimikrisinde**, toksik olmayan tür (*mimik*) toksik olan bir türü (*model*) andırır ve avcı toksik model türüne karşı öğrenilmiş kaçınma davranışı ile kendine fayda sağlar. Örneğin zehirli arılar ve yaban arıları etraflarında uçan zararsız sinekler için model olan belirgin sarı ve siyah şeritlere sahiptirler (**Şekil 56.5A**). Mimikri, fiziksel görünümün ötesine de genişleyebilir; çoğu mimik, model olan canlıların belli davranışlarının da taklidini yapar. Örneğin, bazı havada duran sinekler, arı gibi vızıldamak için kanatlarını titretirler. **Müller mimikrisinde**, birkaç aposematik tür ortak bir renk deseninde birleşirler ve hepsi bu desenlerin avcılarına karşı güçlü bir tanıma sinyali vermesi özelliğinden faydalanmış olur. Zehirli çarkıfelek çiçeği bitkileriyle beslenen ve zehirleri vücutlarında toplayan Neotropik zebra kelebeklerinin çoğu Müller mimikrisidir (**Şekil 56.5B**).

**FARKEDİLMEKTEN KAÇINMAK** Çoğu av türü avcılarından saklanarak kurtulur. Bu saklanmanın bir türü kamuflaj ya da **kripsis** olarak adlandırılan bulunduğu ortamın renk ve desenine uyumdur (**Şekil 56.6A**). Bazı hayvanlar üzerinde bulundukları yüzeye uyum sağlamak için vücut renklerini bile değiştirebilirler. Bazı türlerin kamuflajı, sadece onları saklamak ile kalmaz aynı zamanda **homotipi** denen stratejiyle, avcılarına kendisinin yenilmeyen bir nesne olduğunu düşünmelerine olanak sağlar (**Şekil 56.6B**). Ölü yaprak kelebekleri, tıpkı ölü yapraklar üzerinde oluşan çürüme kaynaklı lekelere, kırlangıç kuyruk tırtılları ise kuş dışkılarına benzerler.

Birçok avcı türü görme yeteneği ile hareket halindeki avları kolaylıkla fark edebilir. Buna karşılık, birçok av türü de takip edildiğini anladığında hareketsiz kalır. Bazen bu strateji için kullanılan "ölmüş gibi yapma" terimi, keseli sıçanların (*Didelphis virginiana*) "ölü taklidi" yapma yeteneğini ifade eder.

### Herbivor beslenme yaygın bir etkileşimdir

Dünya üzerindeki en sık rastlanan etkileşim bitkiler ve onları tüketen herbivorlar arasındadır. Herbivorların besin elde etmesi nispeten kolaydır çünkü bitkiler hareketsiz, ısıramayan ya da kaçamayan canlılardır. İyimser bir tahminle, büyük çoğunluğu böcek olan herbivor türlerin sayısının 400.000 ve



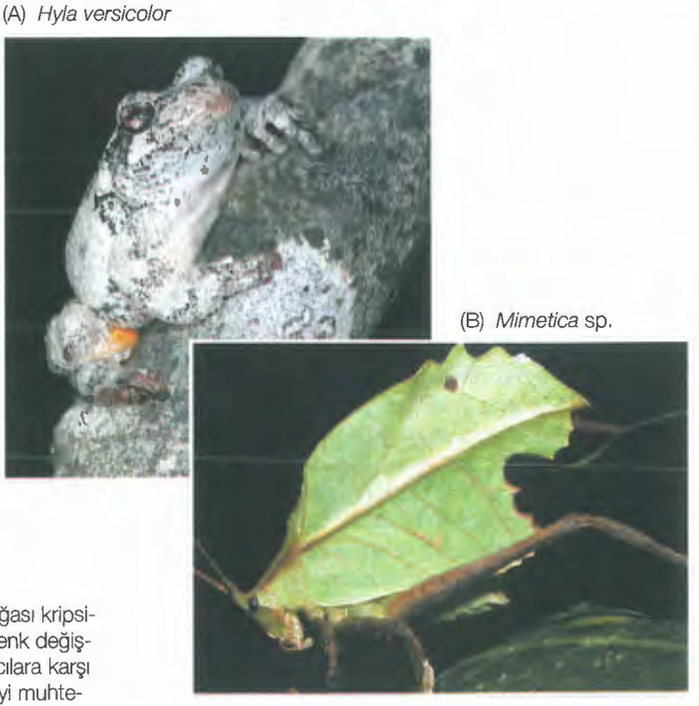

**56.5 Bazen ne Görürsen Onu Alırsın** A) Batesian mimikrileri zararsız olan canlıların tehlikeli olanları taklit ederek korunma kazanımıdır. B) Müller mimikrilerindeki paylaşılan aposematik renklenme, zehirliliğin çok açık bir göstergesidir. Güney Amerika'daki bütün zebra kelebekleri (*Heliconius* Cinsi) zehirli çarkıfelek çiçeği bitkisi ile beslenip, bu zehirleri kendi vücutlarına depo edebilirler. Belirli bir alanda yaşayan *Heliconius* türleri aynı uyarıcı renklere sahiptir.

onların tükettiği bitki türlerinin sayısının 300.000'den fazla olduğunu söyleyebiliriz. Omurgalıların her büyük sınıfı en azından birkaç herbivor tür içerir. Deniz sistemlerde bitkiler ve alglerle beslenen organizmalar ise yumuşakçalar, kabuklular, derisidikenliler ve solucanlardır.

Tür sayısının yanı sıra, birey sayısı bakımından da dünyadaki herbivorların çoğu böceklerdir. Bu böceklerin %90'ından fazlası sadece bir tür ya da bu türün taksonomik olarak yakın ilişkili olduğu diğer birkaç türle beslenen uzmanlaşmış *oligofag* canlılardır. *Polifag* türler ise bu durumun tam aksine, taksonomik olarak uzak olan düzinelerce farklı bitki türleriyle beslenebilir. Omurgalı herbivorlar genellikle polifagdır. Örneğin; çayırda otlayan bir sığır tek bir öğleden sonra birçok farklı bitki türlerini tüketebilir. Fakat bu durum için istisnalar da vardır: Avustralya koalaları, sadece okaliptüs ağaçlarının yapraklarıyla beslenirler ve dev pandaların diyetlerinin neredeyse tamamı bambulardan oluşturur.

Herbivorlar, özellikle böcek olanlar, çoğunlukla yiyecekleri bitkilerin sadece belli kısımlarını tüketir ve genellikle onları öldürmezler. Çoğu doğal ekosistemde, böcekler nadiren genel bitki biyokütlesinin %20'sinden fazlasını yok ederler. Bu olay, böceklerin bitki karakterleri üzerinde seçilime neden olup-olmadığı sorularını akla getiriyor. Fakat, ölüm evrimsel değişime yol açan tek bir seçilim türü değildir. Herbivorlar, tükettikleri bitkilerin daha az döl vermesine neden olarak bitkilerin uyum yeteneğini azaltabilirler.

**HERBİVORLARA KARŞI BİTKİ SAVUNMASI** Çeşitli tüketicilere karşı bitkilerin savunma sistemleri oldukça farklılık gösterir. Çoğu bitki türü için kimya, temel savunma mekanizmasıdır. Bu bölümün başında gördüğümüz gibi, bazı ağaçların yaprakları, mantarlar tarafından tüketilmelerini engelleyen kimyasallar içerir ve bu sayede, yaprak kesici karıncalar tarafından hasat edilmekten de şans eseri kurtulmuş olurlar. Bitkilerin kendilerini otçullara karşı savunmak için ürettikleri sekonder metabolitlerin şaşırtıcı çeşitliliği Kısım 39.2'nin konusudur. Birçok bitki, sekonder metabolitlerin yanısıra ek savunma sistemlerine de sahiptir.




**56.6 Farkedilmekten Kaçınarak Tüketilmekten Kurtulmak** (A) Gri ağaç kurbağası kripsisin bir örneği olarak, bulunduğu zemindeki arka plan rengine uyum sağlamak için renk değiştirir. (B) Yenilmeyen bir nesneye benzemek olan homotipi, görsel olarak avlanan avcılara karşı etkili bir savunma yöntemidir. Böcek avında olan kuşlar, yaprağa benzeyen çekirgeyi muhtemelen göremezler.

Bazı bitkiler, yenilmelerini fiziksel olarak zorlaştırarak kendilerini korurlar. Dikenler ve iğne benzeri yapılar gezici herbivor omurgalılar için etkili caydırıcılardır. Çok sayıda böceği içeren küçük herbivorlar, yapraklar üzerindeki küçük çengelsi tüyler tarafından engellenebilirler. Bu tüyler, yaprak pirelerinin narin vücutlarını delerek, böceğin kan kaybından ya da açlıktan orada ölünceye dek kalmasına neden olabilir. Kütiküla tabakası da fiziksel bir bariyer olarak iş görebilir. Çoğu çayır bitkisi, herbivorlarının keskin dişlerinin kenarlarını aşındıran silikat içerir. Sadece çayır bitkileri ile beslenen böcekler, yaprak dokusunu parçalamak için keski benzeri çene bulundurma eğilimdedirler. Ayrıca, bu böcekler besinlerini daha iyi parçalayabilmek için gereken geniş çene kaslarına uyum sağlasın diye iri kafa yapılarına sahiptirler.

**BİTKİLER VE HERBİVORLARDAKİ KARŞILIKLI ADAPTASYONLAR** Karşılıklı adaptasyon kavramı ilk kez, herbivorlar ve bitkiler arasındaki etkileşimler kapsamında tanımlanmıştır. 1959 yılında, entomolog Gottfried Fraenkel yıllarca süren çalışmaları sonucunda, tüm yeşil bitkilerin aslında böcekler için besinsel olarak eş değere sahip olduğu sonucuna ulaştı. Peki niçin böcekler yiyecek konusunda bu kadar seçicidirler? Fraenkel daha sonraki hipotezinde, böceklere caydırıcı etki yapan sekonder metabolitlerin çeşitliliğinin altında ekolojik faktörlerin yatabileceğini önerdi. Birkaç yıl sonra, entomolog Paul Ehrlich ve botanikçi Peter Raven, herbivor böcekler arasında konak bitkinin kullanımı ile ilgili şu evrimsel senaryoyu önerdiler (kendi çalışmalarında özellikle kelebek familyalarını kullanmışlardır):

- Bazı bitkiler, mutasyon ya da rekombinasyonla yeni bir sekonder metabolit ortaya çıkarabilirler.
- Eğer bir kimyasal, bitkinin herbivor için çekiciliğini azaltır ise, bu kimyasalı üreten genotipler tercih edilir.
- Herbivorlarla ilişkili ölümden kurtulmuş yeni kimyasala sahip bitkiler, uyumsal açılım geçirebilirler.
- Bazı herbivorlar, mutasyon ya da rekombinasyonla, kimyasala karşı direnç geliştirirler ve bu dirençli herbivorlar kendi uyumsal açılımlarını gerçekleştirirler.
- Yeterli seçim baskısıyla, dirençli bir herbivor, bir kimyasalı kendi avcılarına karşı bir savunma aracı olarak kullanmak üzere evrimleşebilir.

Bu adım adım geçirilen birlikte-evrim süreci, sadece çiçekli bitkilerin biyokimyasal çeşitliliği açıklamakla kalmaz, aynı zamanda herbivor böceklerin muazzam çeşitliliğini de açıklar. Ehrlich ve Raven tarafından açıklanan ekolojik senaryo, bu bölümde daha önce açıklanan birlikte silahlanma yarışının bir örneğidir.

Herbivorlar bitki savunma sistemlerine karşı muazzam çeşitlilikte adaptasyonlar geliştirmiştir. Birçok herbivor bitki savunmasını davranışsal yollarla aşmaktadır. Örneğin, binbirdelikotu (*Hypericum perforatum*) adlı bir bitki tarafından üretilen sekonder metabolitlerin optimum toksisiteye ulaşması için güneş ışığına maruz kalması gereklidir. Bu bitkiden beslenen böcekler, yaprakları ışık geçirmeyen silindir şeklinde kıvırıp, yaratılan karanlıkta rahat bir biçimde beslenirler. Kısım 39.2'de bahsedilen latisifer kesen kınkanatlı böcekler, yiyeceklerindeki zehrin etkisini gidermek için değişik bir yönteme sahiptir. Geyik ve at gibi birçok büyük polifag, herbivor geniş bir yelpazedeki bitki türleri üzerinden beslenir, çünkü bu durum spesifik bitki kimyasallarına maruz kalma olasılıklarını en aza indirgemelerini sağlar. Bu böcekler, uzun yaşam tecrübeleri ve önceki beslenme deneyimleri ile hoş olmayan, arzu edilmeyen tatlardan kaçınmayı öğrenebilirler.

Büyük memeli herbivorların aksine, tırtıllar ve diğer birçok herbivor böcek, tüm yaşamını tek bir bitkiyle beslenerek geçirebilir. Bu tür oligofag beslenme şekli, son derece özelleşmiş detoksifikasyon sistemleri ile donatılmıştır. Lahana yaprak güvesi tırtılı, toksik hardal yağı glikozitleri bakımından zengin olan lahanagiller üyesi bitkilerle beslenir. Bu tırtıl midesinde bulunan bir enzim sayesinde glikozitleri zararsız yan ürünlere parçalayabilir ve böylece bu toksik bitkileri rahatça tüketebilir.

Bazı herbivorlar bitki toksinlerini özelleşmiş doku ya da organlarında depolayarak ya da hapsederek kendilerine bir adım daha ileri direnç sağlamış olurlar. Bu şekilde, hastalık belirtileri göstermeden vücutlarında büyük miktarlarda zehirli madde depolayabilirler. Bu strateji, bitkiden el konulup depolanan kimyasalların, herbivorun kendi düşmanlarına karşı savunma mekanizması olarak da kullanılmasına imkan sağlar. Örneğin, kral kelebeklerinin tırtılları, ipekotu konak bitkilerinde bulunan nörotoksik glikozitlere karşı duyarsızdır. Fakat, böcek yiyen kuşlar da dahil olmak üzere düşmanlarının büyük çoğunluğu bu bileşikleri tolere etme yeteneğine sahip değildir.

Tüm bu yukarıda anlatılanlar olurken, bitkiler de kendilerince evrimsel silahlanma yarışına devam etmektedirler. Daha önce gördüğümüz üzere, çarkıfelek çiçeği bitkisinin asıl tüketicisi zebra kelebekleridir. Bu oligofag kelebekler yumurtalarını sadece çarkıfelek çiçeği bitkisi üzerine bırakırlar ve larvaları yapraklar üzerinde beslenirken, konak bitkinin toksinlerini de vücutlarında depolarlar. Fakat bazı çarkıfelek çiçeği türleri, kelebek yumurtalarını andıracak biçimde modifiye olmuş yaprak kısımlarına sahiptir. Dişi kelebekler daha önceden yumurta bırakılmış olan bitkilerin üzerine kendi yumurtalarını bırakmazlar. Böylece, yapılan yumurta taklidi o bitkinin tüketilme olasılığını azaltmış olur (**Şekil 56.7**).

### Mikroparazit-konak etkileşimleri patojenik olabilir

Virüsler, bakteriler ve tek hücreliler gibi *mikro parazitler* konaklarından belirgin derecede daha küçüktür ve genel-




**56.7 Bir Bitki Herbivorlardan Kaçınmak İçin Mimikriyi Kullanır.** Çarkıfelek çiçeğinin yaprakları, yumurta bulunan yaprağa yumurta bırakmayan temel herbivoru zebra kelebeklerinin (*Heliconius* spp.), yumurtalarına benzeyecek şekilde değişmiştir. Bitkinin bu yumurta taklidi, dişiyi yumurta bırakmaktan vazgeçirir, böylece kuluçkadaki tırtıllar tarafından yenilmekten kendini korumuş olur.

likle konaklarının içinde yaşayıp ürerler. Mikroparazitlerin birçok nesli, tek bir konak bireyin içinde yaşayabilir ve tek bir konak onların binlercesine hatta milyonlarcasına barınak olabilir. Çoğu mikroparazit, besin elde etme sürecinde konaklarını kaybetme pahasına hastalık belirtilerine sebep olur, bu yüzden *patojen* olarak adlandırılırlar. Kısım 39.1, bitkilerin kendilerini patojenlere karşı savunmak için ürettiği sekonder metabolitler geniş yelpazede anlatılırken, Bölüm 42'de hayvanların savunma yöntemleri açıklanmıştır.

Patojenlerin konağı enfekte etmesi, bazı durumlarda konağın ölümüyle sonuçlanabilir, fakat ölüm, bu etkileşimlerin kaçınılmaz bir sonucu değildir. Eğer bir patojen suşu bir konak populasyonunda tutunmak istiyorsa, sürekli yeni konakları enfekte etmek zorundadır. Konak bireylerin küçük bir kısmını öldüren daha az ölümcül bir suş, daha fazla sayıda yeni konağı enfekte etmekte başarılı olabilir. Böylece patojen ve konak, artan *konak dayanıklılığı* (patojenin etkilerine dayanabilme) ve azalan patojen *virülansı* (hastalık yapabilme) evrimleşirken, birlikte var olma durumuna ulaşabilirler. Hatta, silahlanma yarışının devam ettiğini aklımıza getiren virülant suşlar bile ortaya çıkabilir.

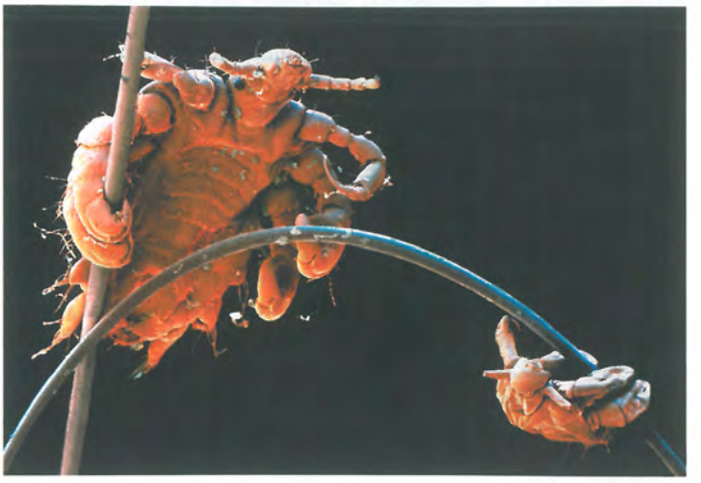
Patojenlerin konakları *duyarlı* (enfekte olma kapasiteli), *enfekte*, *iyileşmiş* (ve böylece çoğu durumda *bağışık* Bölüm 42› ye bakınız) olmak üzere üçe ayrılır. Bir patojen, duyarlı konakların hakim olduğu populasyonu kolayca istila edebilir; fakat enfeksiyon yayılırken, daha az duyarlı bireyler enfekte olmuş olarak kalır. Sonuç olarak, enfekte bireylerin enfeksiyonu artık duyarlı bireylere bulaştırmadığı bir noktaya ulaşılır. Böylece enfeksiyon oranı önce artar, daha sonra azalır ve duyarlı konak bireylerin büyük bir populasyonu yeterli derecede ortaya çıkana kadar tekrar artmaz.

### Çoğu ektoparazit konaklarının üzerinde tutunmak için adaptasyonlara sahiptir

Mikroparazitler genellikle konaklarının içinde yaşayıp ürerken, *makroparazit* denen büyük parazitler konaklarıyla kısmen daha az samimi bir ilişki içindedir. Makroparazitler, patojenik mikroparazitlerin sebep olduğu hastalık belirtilerine nadiren yol açmalarına rağmen, yine de konağın hayatta kalmasını ve üremesini etkilerler ve dolayısıyla konakları üzerine seçici bir ajan olarak bulunabilirler.

Sülükler, sivrisinekler gibi bazı ektoparazitler (dış parazitler) konaklarıyla üstünkörü bir ilişki kurarlar. Yeterince doyduktan sonra başka konaklara doğru yol alırlar. Diğerleri ise tüm yaşamlarını konakların üstünde ya da içinde geçirirler. Bu ektoparazitler konaklarına tutulu kalabilmek için birçok özellik geliştirmiştir. İnsanların genellikle kasık bölgesinde bulunan ve bir ektoparazit olan kasık bitleri, bacaklarının uçlarında onların kasık kıllarına sıkıca kenetlenmesini sağlayan pençeler bulundururlar (**Şekil 56.8**). Kasık bitini çekip çıkarmak, kıla sıkıca tutunan bacağın çoğu kez orada kalmasına neden olur. Ektoparazitler, rahatsız olan konağın onları kendilerinden uzaklaştırma kabiliyetini azaltmak için tasarlanmış, düzleşmiş vücut ve kalın, kaba bir kütikül tabakası gibi bazı adaptasyonlar edinmişlerdir. Birçok ektoparazit aynı zamanda hareketsiz yaşama uyum sağlamak için duyu organları ve kanatların kaybı gibi adaptasyonlara da sahiptir. Bazen tek bir konak türden beslenen çoğu ektoparazitik böcek, oldukça özelleşmiştir.

*Phthirus pubis*



0.5 µm

**56.8 Ektoparazitler Bir Konağı Rahatsız Edebilir** Bu taramalı elektron mikrografındaki insan kasık (yengeç) biti gibi ektoparazitler küçük, kanatsız, yassı ve konağa tutunmak için güçlü pençelerle donanmış olma eğilimindedir.

Birçok konak, ektoparazitlerinden kurtulmak için etkin olarak çabalar. Örneğin, Japon makak maymunu konağın sırtının, kollarının ve bacaklarının dış yüzeyine yumurtalarını bırakma eğiliminde olan iki çeşit bit türü tarafından istila edilmeye eğilimlidir. Bir makak bireyi 500'den fazla bit yumurtası barındırabilir ve hepsine ulaşmak ve hepsini yok etmek ona zor gelebilir. Bit populasyonunu kontrol altında tutmak için, makaklar kendilerini tımarlayan eşlerin sürekliliğini sağlamak için sosyal bağlar kurmalı ve bu sosyal bağları korumalıdır. Primatlardaki sosyal davranışların önemli bileşenlerinden biri olan tımar davranışı, ektoparazitlerin varlığından dolayı evrimleşmiş olabilir. Bazı biyologlar, başparmağın aynı eldeki diğer parmaklarla karşı karşıya gelebilme özelliğinin yanı sıra insanların kılsızlığını ve bipedal duruşun (elleri küçük nesneleri tutmak için serbest kalmasını sağlayan) ektoparazitlere karşı evrimsel bir yanıt olduğunu düşünmektedir.

## 56.2 ÖZET

**Av-avcı, herbivor-bitki ve parazit-konak ilişkilerinin hepsi antagonistiktir. Tüketiciler kaynak türlerini daha büyük verimlilikle kullanma ve bulmada çeşitli adaptasyonlara sahipler. Kaynak türler ise buna karşılık bulunmayı, yakalanmayı ve yenilme ihtimallerini azaltan adaptasyonlara sahiptir.**

- Av türlerinin avcı türler tarafından yakalanmasını engelleyen bazı adaptasyonlar nelerdir? Bakınız ss. 1189-1190
- Aposematizm ve mimikri birbiriyle nasıl bağlantılıdır? Bakınız ss. 1189-1190 ve Şekil 56.4-56.5
- Ehrlich ve Raven tarafından önerilen herbivor böcekler ve konak bitkiler arasındaki birlikte evrimi anlatan senaryoyu açıklayınız. Bakınız s. 1192

Antagonist etkileşimler gibi, türler arasındaki iki tarafa da fayda sağlayan etkileşimler, karşılıklı adaptasyonla sonuçlanabilir. Ürün ve hizmetlerin karşılıklı yarar sağlayan değiş tokuşu, evrimsel süreç ötesinde böyle etkileşimlerin öngörülebilirliği ve sıklığını sağlama alır, böylece çoğu mutualistik etkileşimler sıklıkla birlikte evrimleşir.

## 56.3 Mutualistik Etkileşimler Nasıl Evrimleşir?

Eğer varsa, mutualistik etkileşimlerin oluşumunda birkaç taksonomik sınırlama vardır; örneğin hayvanlar, diğer hayvanlarla, bitkilerle ve büyük çeşitlilikte mikroorganizmalar ile mutualistik ilişkiler oluşturabilirler. Mutualistik etkileşimler genellikle kaynak elde etmenin kısıtlı olduğu çevrelerde ortaya çıkar. Sonuç olarak, çoğu mutualizm barınma ya da savunma için besin değiş tokuşunu kapsamaktadır. Diğer bir mutualizm tipinde, aralarında özellikle çiçekli bitkilerin yer aldığı birçok hareketsiz canlı, çiftleşmek ya da yayılmak için daha hareketli türlere gereksinim duyarlar.

Çoğu mutualizm, *asimetriktir*; yani bir taraf diğer taraftan daha fazla yarar görür. Ortaklardan biri ya da her ikisi de, değişimin sağlayacağı yararı sağlama almak için çeşitli adaptasyonlar geliştirebilir. Eğer bir ortağa artan bağımlılık, etkileşimden sağlanan yararda bir artışa neden oluyorsa, karşılıklı adaptasyonlar büyük bir olasılıkla mutualistik etkileşimlerden ortaya çıkmıştır. Eğer artan bağımlılık hiç bir avantaj sağlamıyorsa, mutualistler (özellikle asimetrik mutualizmde) parazitlere dönüşebilir, bağımsız olabilmek için ortağını bırakabilirler ya da yok olabilir.

### Bitkiler ve tozlaştırıcılar polen taşınması için besin takas ederler

Gezegendeki 250.000 çiçekli bitki türünün dörtte üçü kadarı için üreme, bir hayvan ortak tarafından polen taşınmasını gerektirir. Mutualistik bir tozlaşma sistemi için birkaç özellik sağlanmalıdır:

- Bitkiyi ziyaret eden tozlaştırıcıyı baştan çıkaran bir *cezp edici* ya da ödül
- Tozlaştırıcıya, bir bitki türünün birden fazla bireyini ziyaret etmesini sağlayan bir *davranış biçimi*
- Tozlaştırıcıya, bitki polenini taşımasına olanak sağlayan *anatomik özellikler*

Çiçekler tozlaştırıcıyı (polinatör) birçok yolla kandırabilir. Tozlaştırıcılar için en doğrudan ödül, bazen besin olarak sunulan polenin kendisidir. Polen muhtemelen bitki-tozlaştırıcı etkileşimlerinin evrimsel tarihindeki ilk orijinal cezp ediciydi. Eğer tozlaştırıcılar bitkinin *tüm* polenini yiyecek olsalardı, bitki üremesi muhtemelen gerçekleşmezdi; bu sebeple bitkiler değiş tokuştan yarar sağlamalarını garanti altına almak amacıyla çeşitli adaptasyonlar geliştirmiştir. Örneğin, bazı bitkiler iki tip antere sahiptir: tozlaştırıcılara polen üretmek için besleme anterleri ve üreme için polen üreten üreme anterleri. Bu iki anter türü farklı şekilde konumlanır ve şekil alır. Bu yüzden tozlaştırıcı, besleme anterinden beslenirken, döllenme anterleri aynı türün başka bir çiçeğinin stigmasına polenleri transfer edecek bir vücut bölmesinde poleni depolar.



**56.9 Bitkiler Bazen Polinatörlerinden Yararlanırlar** Bu orkide (*Ophrysinsectifera*) dişi yaban arısı gibi kokan ve gözüken çiçeklere sahiptir. Erkek yaban arıları (*Argogorytes mystaceus*) çiçekle çiftleşmeye çalışırken çiçeği tozlaştırırlar.

Bitkiler, tozlaştırıcılar gibi ortaklarından yararlanabilir. Bazı türler belirli yaban arısı türlerinin dişilerine benzeyen çiçekler geliştirir (bazı durumlarda dişi arının eşeysel çekicilik feromonu olarak kullandığı aynı kimyasalı bile üretir). Erkek yaban arısı, beyhude bir çaba içinde çiçekle çiftleşeceğini zannederek, vücuda çiçekten polen alır ve ziyaret ettiği bir sonraki çiçeğe taşır (**Şekil 56.9**).

Polenle karşılaştırıldığında bazı angiospermler tarafından üretilen şekerce zengin çözelti olan *nektar*, nispeten yeni bir evrimsel gelişmedir. Tüm çiçek ödüllerinden, nektar en cezp edici olandır ve sadece böcekler değil aynı zamanda kuşlar (örneğin sinek kuşu) ve memeliler (örneğin yarasalar gibi) gibi tozlaşmayı sağlayan çok geniş hayvan grupları tarafından da tüketilir. Nektar, potansiyel tozlaştırıcıları çekmek için sunulurken, aynı zamanda *hırsızlar* tarafından da çalınmaya müsaittir: karıncalar gibi nektara ulaşabilen çiçek ziyaretçileri poleni taşımaksızın nektarı tüketebilir. Nektar hırsızları, gerçek tozlaştırıcıları cezp edecek olan nektarı tüketerek bitki uyumunu düşürürler.

TABLO 56.1

**Diffüz Birlikte Evrimden Kaynaklanan Tozlaşma Sendromları**

| TERCİH EDİLEN TOZLAŞTIRICI | UYGUN ANATOMİK ÖZELLİKLER[a] | | | |
|---|---|---|---|---|
| | ÇİÇEK BİÇİMİ | ÇİÇEK RENGİ | ÖDÜL | KOKU |
| Arılar | Düzensiz | Çok renkli | Nektar, polen | Tatlı |
| Leş sinekleri | Düzensiz | Morumsu | Hiçbiri | Leş |
| Böcekler | Kase | Beyaz ya da soluk | Polen | Zayıf |
| Kelebekler | Boru biçiminde | Çok renkli | Nektar | Zayıf |
| Güveler | Sıklıkla sarkık | Beyaz ya da soluk | Nektar | Ağır |
| Sinekkuşları | Boru biçiminde | Kırmızı | Nektar | Belirsiz |
| Yarasalar | Kupa biçiminde | Beyaz ya da soluk | Bol nektar | Küflü |

[a] Birçok bitki grubu içinde, yayılmış birlikte evrim uygun özelliklere (bir tek özelliğe karşıt olarak) öncülük etmeye sahiptir, bu özellikler bitkiler ve onların tercih ettikleri tozlaştırıcı arasındaki etkileşimlerin karakteristiğidir.

(A)



(B)



*Taraxacum officinale*

**56.10 Arı Gibi Görmek** Normal insan gözüne göre, karahindiba çiçeği sarı görünür. Morötesi fotoğraflamada, arıları etkileyen ve nektar ve polenin nerede bulunduğunu belirten desenler görülür. Bu desenler insan ve kuş gözüyle görülemez.

Bitkiler sadece tozlaştırıcıları kendine çekmek zorunda değil, aynı zamanda bu tozlaştırıcıların polenleri aynı türün diğer üyelerine taşıdığından emin olmak zorundadır. Tozlaştırıcının aynı türün farklı bireylerini tekrar tekrar ziyaret etmesi polenin uygun stigmaya ulaşması olasılığını artırır; bu yüzden bazı bitkilerin ziyaretçi hayvan çeşitliliğini sınırlayan adaptasyonları vardır. Çiçeğin derinliği ve genişliği tozlaştırıcıların nektara ulaşmaya yarayan ağız yapılarının şekil ve büyüklüğünü sınırlayabilir. Ayrıca çiçeklenme zamanı, potansiyel tozlaştırıcıların sayısını sınırlayabilir ve polinatör bağlılığını teşvik edebilir. Çiçek özellikleri, başlangıçta cezp edilen tozlaştırıcı tipini etkileyebilir. Örneğin, morötesi dalga boyu, arılar için son derece çekici olsa bile, kuşların çoğu için görünmezdir (**Şekil 56.10**).

Çoğu çiçek, birçok hayvan türü tarafından başarılı bir şeklide tozlaştırılabilir. Belirli tozlaştırıcı gruplarını cezp eden çiçek özelliklerinin geniş uyumunun evrimi **diffüz birlikte evrimleşmeye** örnektir: benzer seçilmiş baskılar denenen türlerin birbirine uyuşan yakın özelliklerin evrimi (**Tablo 56.1**). Rocky Dağları'nda yaygın bir yabani çiçek olan *Ipomopsis aggregata*, iki stratejiyi başarılı bir şekilde birleştirmiştir. Büyüme mevsiminin başlarında, sinekkuşlarını cezp eden kırmızı çiçekler üretirler; mevsimin sonunda, *Ipomopsis aggregata* beyaz çiçekler üretmeye geçer; çünkü yılın bu zamanında en çok bulunan tozlaştırıcılar güvelerdir ve bu güveler kırmızı rengi göremezler fakat beyazdan etkilenirler.

Birkaç bitki-tozlaştırıcı ilişkisi, çok daha özeldir; bu durum, diffüz birlikte evrimden ziyade daha özel bir birlikte evrime yol açar. Yukka bitkileri, larvaları sadece yukka tohumlarından beslenen ve bu yüzden yukka güveleri olarak bilinen bir grup güve tarafından tozlaştırılır. Yukka çiçeğinin stigması pistilin oldukça dibine yerleşmiştir ve polen oraya fiziksel olarak yerleştirilmediği sürece döllenme olmaz. Dişi yukka güvelerinin özelleşmiş ağız yapıları, güvelerin bir yukka çiçeğinden aldığı polen kütlesini daha sonra başka bir çiçeğe aktaracağı taşınabilir toplar halinde paketlemek için kullandığı belirgin uzun tentaküllere sahiptir (**Şekil 56.11**). Yumurtadan çıktıklarında, tırtıllar çiçeğin gelişen tohumlarının birazını tüketirler. Bu türlerin hiçbiri diğerlerinin yokluğunda üreyemez.

*Yucca filamentosa*



*Tegeticula yuccasella*




**56.11 Pistil Ambalajlayan Anne** Yukka çiçekleri sadece yukka güveleri ile tozlaşmaktadır. Yuka güvelerinin larvaları ise yukka bitkilerinin tohumları ile beslenirler. Güve *Tegeticula yuccasella*, *Yucca filamentosa*'nın özelleşmiş polinatörüdür.

### Bitkiler ve meyve yiyiciler tohum taşınımı için besin değiş tokuşu yaparlar

Meyve yiyen birçok hayvan, yayılan tohumlar tarafından üretilen bitkilere değerli bir hizmet sunar. Hayvanlar tarafından tohumun yayılımı, bitkiler için tohumların olası çimlenme yerlerine ulaştırılması ve tohumlar için organik gübre sağlanması demektir. Yine de bitkiler ve meyve ile beslenenler arasındaki etkileşimler her zaman karşılıklı değildir; çoğu durumda bir taraf diğer taraftan daha fazla fayda görür. Oysa ki meyve yiyiciler, önceden tohumun taşınması için "ödüllendirilmiş" olsalar bile, tohum çimlenme için uygun bir hedefe ulaşamayabilirler (örneğin, arabanızın ön camı gibi). Bitki açısından bakıldığında, meyve yiyicilerle yapılan ortaklık hassas bir denge gerektirir. Bu tohumlar çimlenmeden önce hayvanların meyveleri yemesini caydırma ve tohumlar hazır olduğunda ise hayvanların meyveleri yemesi için etkileme arasında bir dengedir. Buna ek olarak, bitkiler tohumların meyve yiyicilerin sindirim sisteminde yıkımını önlemek ve tohumlara zarar veren ya da dağıtırken hata yapan uygunsuz tüketicilere karşı korumak zorundadır.

Meyve olgunlaşmasının kimyasal süreci, tohumlar olgun ve yayılım için hazır olduğu zaman, meyve yiyiciler için en cazip durumda olmasını sağlar. Birçok meyvede olgunlaşma, olgunlaşmamış birçok meyveyi ekşi yapan organik asitlerde azalma ile meydana getirilmektedir. Klorofil kaybı ve diğer pigmentlerin birikmesinden dolayı oluşan renk değişikliği (biberlerin yeşilden kırmızıya dönmesi gibi), çoğu meyve yiyiciler için önemli bir sinyal değerine sahiptir. Yeşil, olgunlaşmamış meyveleri, yeşil yapraklar arasında görmek omurgalı meyve yiyiciler için genellikle zordur; kırmızı ve iki renkli (kırmızı ve siyah) meyveler ağaç yaprakları ile zıtlık oluşturduklarından görülebilmeleri daha kolaydır. Meyve olgunlaştıkça yumuşar, bu yumuşama meyvenin meyve yiyiciler tarafından daha kolay işlenmesine ve sindirim sisteminden hızlı geçmesine olanak sağlar. Şeker içeriğindeki artış olgunlaşan meyvelerdeki diğer bir çarpıcı özelliktir ve meyve yiyicilerin aradığı bir "ödüldür". Olgunlaşan meyvelerdeki bir başka bariz değişimle meyve yiyiciler tarafından en çok rağbet gören ödül olan şekerin içeriğindeki artıştır. Tohum kabuğu, meyve eti ve epidermisin tamamı, meyvenin uygun olmayan meyve yiyiciler tarafından tüketilmesini engellemek için, tasarlanmış sekonder kimyasallar içerebilir.

*Dicaeum hirundinaceum*



**56.12 Frugivor Bir Tohumu Aynı Anda Hem Eker Hem de Gübreler** Parazitik ökseotu bitkisinin meyvesini bir ökseotu kuşu yedikten sonra, meyvedeki tohum kuşun sindirim kanalı içinden bütünüyle geçer. Tohumlar çıkarken, yapışkan dış katman onları kuşun tüylerine yapıştırır. Kuş kendini başka bir dalda temizlemek için sürdüğünde, tohum dallara yapışır ve orada çimlenir.

Meyve yiyiciler ve bitkiler arasındaki mutualizmin asimetrik doğası gereği, özelleşmiş çok az meyve yiyici bulunmaktadır. En açık karşılıklı etkileşim ağaçlar üzerinde yaşayan parazitik bir bitki olan ökseotu ve bu bitkinin Asya ve Avustralya'da birincil yayılma ajanı olarak hizmet veren ökseotu kuşları arasındadır (**Şekil 56.12**). Bu kuşlar, genellikle ökseotlarının etli sulu meyveleriyle beslenirler. Yapışkan bir dış katman ile çevrili tohumlar, onları tüketen kuşların ince duvarlı bağırsak sisteminden geçerken çok az enzimatik ya da mekanik hasara maruz kalırlar. Tohumlar kuşların dışkısıyla birlikte atıldığında, yapışkansı dış katman tohumun kuşun kıç tüylerine yapışmasına neden olur. Bu durum kuşun tünediği ağaç dalına altını silmesiyle, tohum ağaç dal kabuğuna yapışır ve burası ökse otu tohumunun çimlenmesi için ideal bir ortamdır.

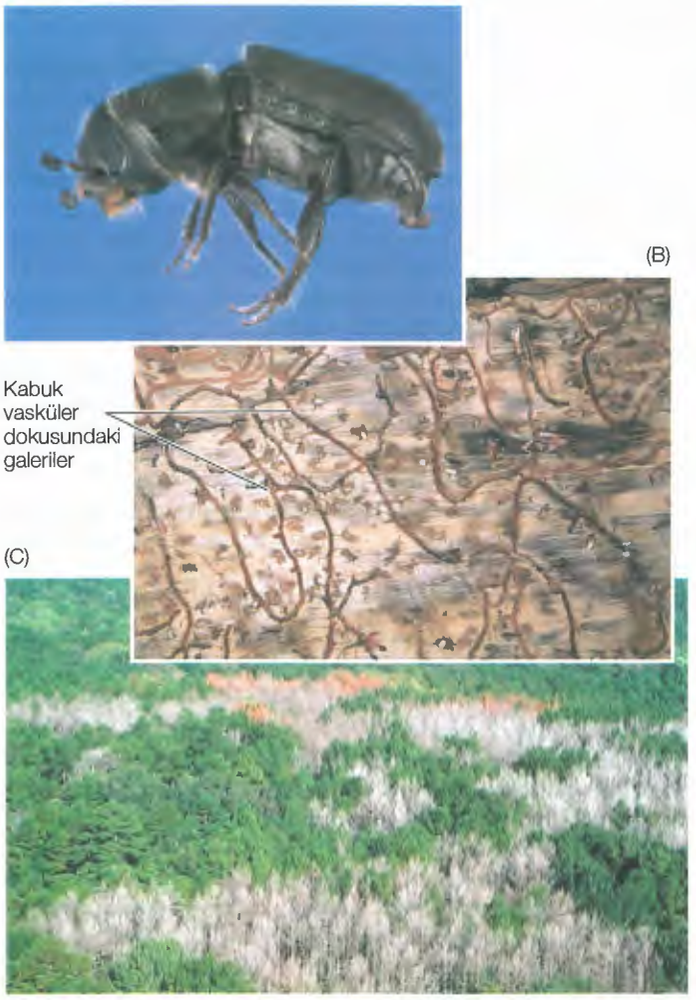
### Bazı mutualistik ortaklar korunma ya da taşınma için besin takas eder

Bu bölümün başında açıklanan yaprak kesici karıncalar gibi bazı canlılar, besinlerini "ekimini yaptıkları" mantarlardan alırlar. Mantar ekimi kabuk böceği, termitler ve hatta salyangozu bile içeren birçok türde açıkça gösterilmiştir. Çoğu kez, karıncalar mantar ortağına barınak, besin ve bakım gibi olanaklar sağlarken, buna karşılık olarak mantar türleri de bulundukları konak için besin temin ederler. Mantarlar, bitkinin proteinleri ve selülozunu parçalayabilen enzimler üreterek, karıncaların kendi başına sindiremedikleri bitki materyallerinin sindirebilecekleri bir forma dönüştürmesini sağlar.

Geçen 50 yıl süresince, mantar ekimi böceklerden biri olan güney çam kabuk böceği (*Dendroctonus frontal*), Birleşik Devlet'lerin güneydoğusundaki bir milyar dolardan fazla değeri olan çam ormanlarını yok etmiştir (**Şekil 56.13**). Böcek, verdiği bu zararın büyük bir kısmını mutualistik ortaklarına borçludur. Yetişkin böcekler, çam ağacının sahip olduğu savunma yeteneğini aşabilmek için aniden saldırır (ağacın savunması, böcek saldırısı sonrası büyük miktarda reçine salınımı şeklindedir). Böcekler daha sonra, dişilerinin yumurtalarını bırakacakları kabuk altındaki vasküler dokuya bir dizi galeri kazısı yaparlar. Dişi böcekler ayrıca ortakları olan mantarların sporlarını da bu galerilerin içine taşırlar. Mantar burada gelişir ve galerinin duvarlarını parçalar; böcekler doğrudan mantardan ya da kısmen sindirilmiş odundan beslenirler. Böcekler ayrıca zararlı bakterilerin mantara saldırmasını engelleyen antibiyotik üreten bakterileri de taşırlar. Bu böcek-mantar-bakteri ortaklığı, ağaçların otçullara karşı savunmalarının üstesinden gelerek, her bir ortak için fayda sağlamış olur.

### Bazı mutualistik ortaklar savunma için besinlerini ya da barınaklarını değişirler

Bazı bitkiler sadece besin kaynağı değil, aynı zamanda böcekler için mutualistik ortaklardır. Bu etkileşimlerin en iyi bilineni, Orta Amerika'daki karıncalar ve akasya ağaçları arasında olanıdır. Nikaragua'da doğa bilimci Thomas Belt, 1874'de, boğa boynuzu akasya ağacı (*Acacia cornigera*) ile yalnızca




**56.13 Mutualist Etkileşimler Çam Ağaçlarının Ölümüne Yol Açabilir** (A) Güney çam kabuk böceği, çam ağaçlarının vasküler dokusu içinde ekimi yapılan bir mantar ile mutualistik bir ilişkiye sahiptir. (B) Kabuk böceği ağaçların vasküler dokusu içinde galeriler açar. Böcek buraya yumurta bırakır ve mantar eker; mantar ağacın böceğe karşı olan savunmasını zayıflatır ve ayrıca böcek larvaları için besin sağlar. (C) Çam ormanlarındaki kabuk böceği istilası çam ağaçlarının büyük oranda yok olmasına neden olur.

akasyalarla etkileşimde olduğu için akasya karıncası olarak bilinen *Pseudomyrmex* karıncaları arasında tuhaf bir etkileşim gözlemlemiştir. Boğa boynuzu akasyaları karıncaların yuva yaptığı genişleyebilen boşluklu dikenlere sahiptir. Ağaçlar özelleşmiş ekstrafloral yapılarda ve değişikliğe uğramış yaprakçıkların uçlarında, karıncaların beslendiği yağca ve proteince zengin olan nektarı üretir. Bu yapıların karıncalar için besin sağlamak dışında gözlemlenen hiçbir amacı yoktur.

Belt, oldukça saldırgan akasya karıncalarının bitkiyi rekabetçileri ve herbivorlarına karşı koruması karşılığında, bitkiden barınak ve besin temin ettiğini savunuyordu. Fakat onun bu savı, 1966 yılında Daniel Janzen'in yaptığı bir deneye kadar test edilemedi. Janzen, insektisit uygulaması ile karıncaları bazı akasyalardan arındırdığında, karıncaların bulunmadığı ağaçların büyüme oranında bir azalma ve ölüm oranında da bir artış olduğunu gösterdi (**Şekil 56.14**). Karıncalar, aynı zamanda, bitki tabanının çevresindeki otları keserek besin maddeleri için rekabeti azalttılar.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 56.1 • Mutualizm



# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 56.14 Karıncalar ve Akasyalar mutualist midir?

Boğa boynuzlu akasya ağaçları (*Acacia cornigera*), *Pseudomyrmex* cinsi karıncalar (akasya karıncaları) için besin ve barınak sağlayan sayısız yapılar geliştirir. Daniel Janzen'in deneyleri ağaçların bu karıncalarla olan ortaklıktan büyük fayda sağladığını ve karınca çeken bu yapıların gelişmesi için harcanan enerjinin, artan büyüme oranı ve yüksek oranda hayatta kalma başarısı ile ödenmiş olduğunu göstermiştir.

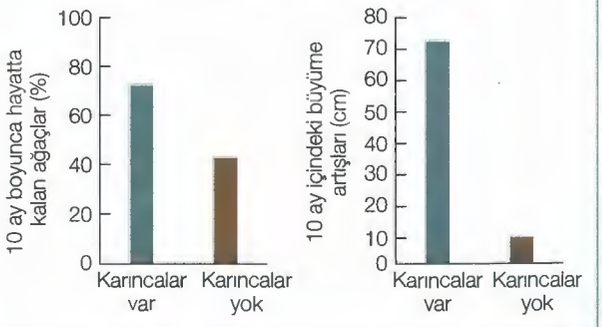
**HİPOTEZ** ***Pseudomyrmex* karıncalarından yoksun akasya ağaçlarının, karınca kolonilerine sahip olanlara göre daha iyi gelişme gösteremedikleri bulunmuştur.**




**YÖNTEM**

1. Bir akasya ağacı (*A. cornigera*) populasyonu tanımlayın. Bir kısmını kontrol, bir kısmını ise deney grubu olarak belirleyin.
2. Tüm *Pseudomyrmex* karıncalarını ortadan kaldırmak için deney grubu akasya ağaçlarını insektisit ile ilaçlayın.
3. Karıncaların tekrar kolonize olmalarını önlemek için ilaçlanmış deney ağaçlarının tabanına Tanglefoot® (yapışkan bir madde) uygulayın.
4. 10 aylık bir süre için, her iki gruptaki ağaçların hayatta kalma ve büyüme oranları kaydedin.

**BULGULAR** Yeniden kolonileşmeye karşı küçük engeller dahi bölünmüş yaşam alanında varlığını sürdüren alt populasyonların sayısını azaltır.




**EK ARAŞTIRMA** **Bu çalışmalar çok küçük organizmaların çok kısa zaman diliminde çok kısa mesafelere yayılmasını içermektedir. Engel koymanın uzun vadedeki etkileri nasıl incelenebilir?**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz..

## 56.3 ÖZET

**Mutualistik etkileşimler karşılıklı fayda konularını içine alır. Çoğu bitki, döllenme ve tohumların yayılması için hayvanlarla mutualistik etkileşim halindedir.**

- Bitkiler ve hayvanlar arasındaki mutualistik etkileşimlerden sağlanan karşılıklı faydalara en az iki örnek veriniz.
- Bir bitki- tozlaştırıcı mutualizmi için gerekli olan üç özellik nedir? Bakınız s. 1194
- Tozlaştırıcı-bitki etkileşimleri ile meyve yiyici -meyve arasında görülen etkileşimler birbirinden nasıl farklıdır? Bakınız ss. 1194-1195
- Bitkilerin meyve yiyicilerle olan ilişkilerindeki dengeyi sağlamak için yardımcı olan bazı adaptasyonlarını tanımlayınız. Bakınız s. 1196

Şimdi, iki tarafın da yarar sağladığı etkileşimlerden, her iki tarafın da herhangi bir fayda sağlamadığı bir konuya geçiyoruz: Rekabet çok yaygın görülen bir etkileşimdir; çünkü iki ya da daha fazla türün aynı kaynağa gereksinim duyduğu her yerde kolaylıkla ortaya çıkabilir.

# 56.4 Rekabetin Sonuçları Nelerdir?

Antagonistik etkileşimler oldukça dikkat çekici olabilir; bir aslanın bir ceylanı takip ettiği sahne tipik bir Afrika savanasını simgeler. Fakat, bir avcı avıyla etkileşim içindeyken, aynı zamanda aynı avın peşinde olan diğer avcılarla da etkileşim içinde olabilir. Ceylanların tek avcısı aslanlar değildir, çitalar, sırtlanlar ve hatta timsahlar bile ceylanları avlayarak, aslanlar için olan mevcut ceylan sayını azaltabilirler.

Herhangi bir kaynak tüm organizmaların ihtiyaçlarını karşılamak için yeterince bol değil ise, organizmalar bu kaynaktan yeterince faydalanabilmek ve hayatta kalabilmek için birbirleriyle rekabet etmek zorundadırlar. Bir sonraki bölümde de göreceğimiz üzere, rekabet sadece türlerin evrimini etkilemekle kalmaz aynı zamanda komünitelerin yapısını ve bileşimini belirlemede de önemli bir rol oynar.

### Bütün türler kaynakları paylaştığından, rekabet yaygın bir etkileşimdir

Hiçbir tür, herhangi bir kaynağa özel erişim hakkına sahip değildir. Türlerin büyük çoğunluğu, en azından bazı kaynakları, diğer türler ile paylaşmak zorundadır. Kısım 55.3'de gördüğümüz gibi, populasyonlar kaynakların sınırlı olmasından dolayı sınırsız şekilde büyüyüp gelişemezler. Elverişli kaynakların yokluğunda, populasyon içerisinde bulunan bireyler var olan kaynaklar için rekabete başlarlar. Bu şekildeki aynı türün bireyleri arasındaki görülen **tür içi rekabet**, bazı bireylerin büyüme ve üreme oranlarının azalmasına, daha iyi habitatlardan gelen bazı bireylerin dışlanmasına ya da bazılarının ölümlerine neden olabilir. Farklı türler arasında görülen **türler arası rekabet** ise, tüm bireyleri hemen hemen aynı şekilde etkiler. Ayrıca, türlerin sürekliliği ve evrimini etkileyebilmektedir.

*Rekabette dışlanma prensibi*, aynı sınırlı kaynağı paylaşan iki türün bir arada çok uzun süre kalamayacaklarını açıklamaktadır. Eğer bir tür diğer türün tüm üyelerinin var olan kaynağı kullanmasını önleyebilirse, engellenen rakibin soyu o alanda tükenme noktasına gelebilir. Bu olaya **rekabette dışlanma** denir. Diğer durumlarda, türler arası rekabetten kaynaklanan seçilim baskıları, rekabet eden türlerin kaynağı kullanım yollarında değişikliklere sebep olur. Eğer bu değişiklikler, türlerin bir arada yaşamasına izin verirse bu durum **kaynak paylaşımı** olarak adlandırılır.

İster tür içi ister türler arası rekabet olsun, rekabet iki ana mekanizma ile gerçekleşir. Bir tür rakibinin sınırlı bir kaynağa erişimini engelliyorsa **engelleme şeklinde rekabet** oluşur. Sınırlayıcı bir kaynak tüm yarışmacılar için kullanılabilir olduğu zaman **kaynak tüketimi yoluyla rekabet** oluşur. Rekabetin sonucu, türlerin kaynakları kullanmadaki etkinliklerine sıkı sıkıya bağlıdır.

### Engelleme rekabeti habitat kullanımını kısıtlayabilir

Engelleme rekabeti, birçok farklı biçimde olabilir. Çöl karıncası (*Conomyrma bicolor*) ve bal küpü karıncası (*Myrmecocystus mexicanus*) türleri bu rekabete iyi bir örnektir. Aynı besinlerle beslenen (yaprak bitlerinin, bitki özleriyle beslenen bazı böceklerin ve nadiren de bazı eklembacaklıların tedarik edilmesi kolay olmayan şekerli dışkıları) bu iki karınca türü, aynı tip habitatlarda (az bitki içeren kurak alanlar) bulunurlar. Çöl karıncası işçileri bir bal küpü karıncası yuvasının girişini bulduklarında, altçeneleriyle küçük taşlar toplayıp, onları yuvanın girişine taşırlar (5 dakikada 200 kadar taş taşıyabilirler). Giriş deliğinin kapanmasına neden olan bu olay, bal küpü karıncalarının beslenme amaçlı dışarıya çıkmalarını engeller. Haftalar sürebilen böylesine bir saldırıya maruz kalmış bazı bal küpü karıncaları açlıktan bitap düşebilirler.

Mikroorganizmalar bile birbirlerinin kaynakları kullanmasına müdahale ederler. Toprağın oldukça yapılandırılmış kısmı olan rizosferde ya da diğer bir deyişle "kök dünyasında", rekabet etkileşimleri yoğun olarak görülebilir. Birçok toprak bakterisi, diğer mikrobiyal rakiplerine boyun eğdirecek maddeler üretir. Örneğin aktinomisetler, bir bakterinin her yaşam sürecine müdahale eden kimyasallar üretirler. Bu iyi savunulan mikropların rakiplerini yenmek için ürettiği kimyasalların çoğu, insan farmakolojisinin yanı sıra Kısım 56.3'de anlatılan kabuk böcekleri gibi mutualistik ortaklar tarafından da antibiyotik olarak kullanılır.

### Kaynak tüketimi yoluyla rekabet bir arada yaşamaya neden olabilir

Birlikte var olmaya yol açabilen kaynak tüketimi yoluyla rekabet, kaynağın paylaşımı yolları evrimleştiği sürece aynı kaynağa bağımlı sömürücü rekabet türlerde bir arada yaşamaya neden olabilir. Kaynak paylaşma, aynı kaynağı farklı yollarla kullanarak kaynağa daha az talep olmasını sağlayan **niş gruplarının** oluşmasına neden olabilir. Örneğin, Rocky Dağları'ndaki birçok komünitede, en az üç arı türü *Agave schottii* bitkisinin nektarları ile beslenir. Bu üç arı türü, *Agave schottii* bitkisinin nektarını nereden ve ne zaman topladıklarına göre farklılık gösterir. Bal arıları *Agave schottii*'nin çiçeklerinin en çok bulunduğu yerlerde, yaban arıları ortalama sayıda çiçek olan yerlerde ve marangoz arıları ise çiçeklerin nadir olduğu yerlerde bulunma eğilimlidirler. Ayrıca bal arılarının

en etkin olduğu zaman nektar üretiminin en fazla olduğu dönemdir. Bal arıları, büyük yuvalarını ve fazla sayıdaki yavrularını desteklemek için, daha verimli olmaya ve daha fazla enerji almaya gereksinim duyarlar. Bu şartlara uymayan beslenme alanlarını diğer arılara bırakırlar.

Bazen canlılar, bu rekabete rakiplerini geride bırakarak ve yeni kaynak arayışına girerek cevap verirler. Robert Denno New Jersey'deki bataklıklardaki tuzlu bataklık çayırı üzerinde yaşayan yaprakbiti adı verilen bitki özü-emici böceklerin yedi türünü içeren bir niş grubunu incelemiştir. Yedi türden altısı, bitkinin farklı kısımlarını yiyerek ya da bitkiyi mevsimin farklı zamanlarında yiyerek paylaşırlar. Bu böcek türlerinden biri hariç hepsi kanatsızdır ve dolayısıyla uçamazlar. Tuzlu bataklık çayırlarının belirli bir kısmında şartlar uygunsuz hale gelmeye başlayınca, bu yedi türden işlevsel kanatlara sahip olan yedinci tür besin bulabilmek amacıyla yeni bir yer bulmak için uçarlar.

Bazen bir türün içindeki bireyler, kaynak için diğer türlerle rekabette olup olmamalarına bağlı olarak farklı davranışlar ve morfolojik özellikler gösterirler. Darwin'in, *Türlerin Kökeni*'nde söylediği gibi, "Doğal seçilim karakterlerin ayrımına neden olur: aynı alan üzerinde ne kadar fazla canlı destekleniyorsa yapıda, davranışta ve oluşumda o kadar çok ayrılma meydana gelir". Günümüzde **karakter kayması** olarak da adlandırılan bu "karakter ayrılımı", bir rekabetçi türün ortamda varlığına ya da yokluğuna bağlı olarak bir türün morfolojik özelliklerinin değiştiği durumlarda oldukça belirgindir. Galapagos takımadalarındaki bazı adalarda, bazı kaktüs türleri yalnızca ispinoz kuşları ile tozlaşabilir (**Şekil 56.15**). Diğer adalarda, bir marangoz arısı (*Xylocopa darwinii*), ispinozlar ile kaktüs nektarı için rekabet eder; ve bunun sonucunda, kuşlar arılara göre daha fazla miktarda tohum ve böcekle beslenirler. Arıların bulunmadığı adalarda, ispinozlar nektardan daha sık beslenebilir ve arılarla birlikte yaşadıkları adalardakine göre daha belirgin bir şekilde daha küçük kanat açıklığına sahiptirler. Arı bulunmayan adalarda, küçük kanat açıklığı, kuşun kaktüsün nektarına daha kolay ulaşabilmesini sağlayan küçük vücut boyutu anlamına gelmektedir.

### Türler bir kaynak için dolaylı olarak rekabet edebilir

Bazen türler aynı zamanda ve aynı ortamda bulunmasalar bile, bir kaynak için dolaylı olarak rekabet edebilir. Bazen bir tür, bir kaynağın kalitesini o kadar değiştirir ki, kaynak diğer türler için daha az kullanışlı hale gelebilir. Örneğin, bitki özü emen yaprak zararlılarının patates bitkilerinden büyüme mevsiminin başlarında beslenmesi, patates bitkisinin yapraklarının kıvrılmasına ve klorozise (klorofil kaybı) neden olur; daha sonra büyüme mevsiminde bu hasarlı yaprakları tüketen patates böceklerinin büyüme ve hayatta kalma oranlarında azalma gözlenir. Bu iki herbivor aynı zamanda beslenmeseler bile, bir tür aynı kaynağın diğer tür tarafından tüketilmesini etkiler.

### Tüketiciler rekabetin sonucunu etkileyebilir

Dolaylı rekabet, iki tür ortak bir avcıyı paylaştığında da gerçekleşebilir. Örneğin, parazitoid arı olan *Venturia canescens*, depolanmış besin ürünlerini istila eden iki farklı tırtıl türünün tüketicisidir: mısır unu güvesi tırtılı *Plodia interpunctella* ve Akdeniz un güvesi tırtılı *Ephestia kuehniella*. Bu iki tür, bir un çuvalında beraber yaşayabilirler, ancak ortamda yaban arısı bulunduğunda, yaban arısı un güvesi tırtıllarına saldırır ve onları öldürür. Bu yüzden, yaban arısı varlığında, iki tırtıl türü arasındaki rekabet dengesi bozulur. Bu tür rekabet dolaylıdır, çünkü yarışmanın sonucu iki rakibin paylaşılan kaynağı nasıl kullandığıyla değil ortak avcı varlığında iki türün nasıl etkileştiğiyle alakalıdır.

### Rekabet bir türün nişini belirleyebilir

Rekabet, bir türün nerede bulunabileceğinin önemli bir belirleyicisidir. Bir türün **nişi**, türün büyümesi, üremesi ve hayatta kalması için gereken fiziksel ve biyolojik şartların bütünüdür. Bu yüzden, bir türün nişi kısmen çevresindeki kaynaklara ulaşılabilirliği olarak tanımlanır. Bir tür her türlü kaynak şartları altında fizyolojik olarak yaşayabiliyor olsa da, rakipleri o türün belirli bir yerde kaynağı kullanmasını kısıtlayabilir. Bu yüzden her tür fizyolojik özellikleri ile tanımlanmış **bir temel**

*Geospiza fuliginosa*



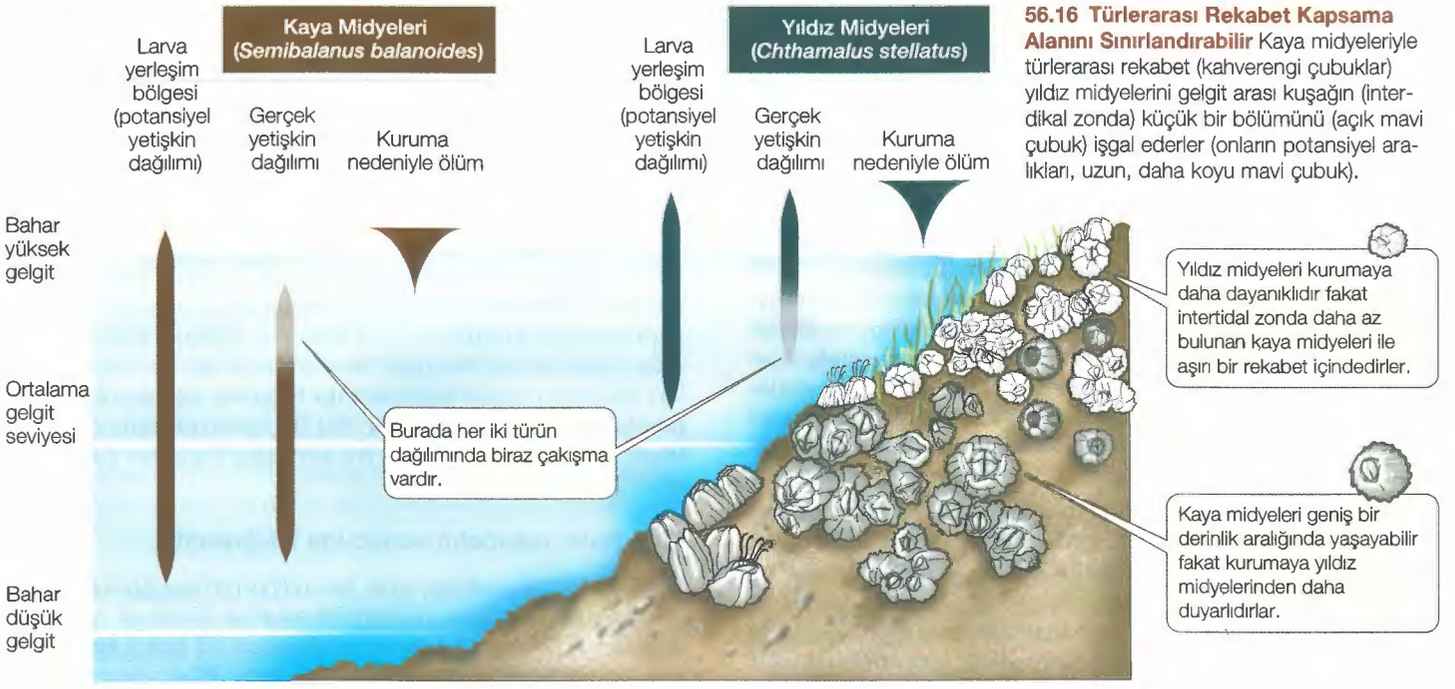
**56.15 Marangoz Arıları ile Rekabet Etmek İspinozların Morfolojilerini Etkiler** Galapagos takımadalarındaki kaktüs çiçeklerinin tek tozlaştırıcısı olan ispinozların küçük kanat açıklığı, onların çiçeklere ulaşabilme olasılığını artırır. Kaktüs nektarı için ispinozlar ile rekabet eden marangoz arılarının olduğu adalarda, kuşlar daha büyük kanat açıklığına sahiptir ve ayrıca diğer besinlerle de beslenebilirler.

***Geospiza fuliginosa*'nın nektar kullanımı ve kanat açıklığı**

| ADALAR | AÇIKLIĞI (MM) | ÇİÇEK NEKTARIYLA BESLENME İÇİN HARCANAN SÜRE(%) | KANAT ORTALAMASI |
|---|---|---|---|
| **ARI YOK** | | | |
| Pinta | | 10 | 59.8 |
| Marchena | | 28 | 58.2 |
| **ARI VAR** | | | |
| Fernandina | | 1 | 64.8 |
| Santa Cruz | | 14 | 64.0 |
| San Salvador | | 0 | 63.8 |
| Espanola | | 0 | 64.7 |
| Isabela | | 7 | 64.5 |

Kaynanadili çiçeği üzerinde bir *Xylocopa darwinii*






**56.16 Türlerarası Rekabet Kapsama Alanını Sınırlandırabilir** Kaya midyeleriyle türlerarası rekabet (kahverengi çubuklar) yıldız midyelerini gelgit arası kuşağın (interdikal zonda) küçük bir bölümünü (açık mavi çubuk) işgal ederler (onların potansiyel aralıkları, uzun, daha koyu mavi çubuk).

**nişe** ve diğer türler ile etkileşimleriyle tanımlanmış **gerçekleştirilen nişe** sahiptir.

İki kazmidye türü, kaya kazmidyesi (*Semibalanus balanoides*) ve Poll'ün yıldız kazmidyesi (*Chthamalus stellatus*), Kuzey Atlantik Okyanusunun kayalık sahillerinde yaşam alanı edinmek için rekabet ederler (**Şekil 56.16**). Her iki türün planktonik larvaları intertidal zona yerleşip, sesil (hareketsiz) yetişkinlere dönüşürler. Daha küçük olan yıldız kazmidyeleri genel olarak kaya kazmidyelerine göre daha uzun süre kurumaya maruz kaldıkları intertidal zonun daha yüksek seviyelerinde yaşarlar. İki türün yetişkinleri tarafından işgal edilen alanları arasında bir miktar çakışma durumu vardır. Bu iki türün intertidal zondaki dağılımı nasıl açıklanabilir?

50 yıl önce yapılmış ünlü bir çalışmada, Joseph Connell bu türlerden biri ya da diğerini karakteristik bölgesinden deneysel olarak kaldırmış ve sonuçları gözlemlemiştir. Yıldız kazmidyesi larvaları normalde kaya midyesi bulunan alt seviyeler de dahil olmak üzere, intertidal zonda çok sayıda yerleşirler. Fakat yıldız kazmidyeleri bu düşük düzeylerde sadece kaya kazmidyeleri yokken hayatta kalabilirler. Kaya kazmidyeleri o kadar hızlı büyür ki yıldız kazmidyesi larvalarını ezer, boğar ve kırarlar. Buna karşılık, yıldız kazmidyelerinin yüksek düzeylerden kaldırılması, kaya kazmidyelerinin onların yerine geçmesine neden olmaz. Yıldız kazmidyeleri etrafta olmasalar bile, kaya kazmidyeleri kurumayı daha az tolere edebildikleri için bu yüksek düzeylerde hayatta kalamazlar. Bu iki tür arasındaki rekabetçi etkileşimin sonucu *intertidal zonun* bölgelenmesinde bir düzen ortaya çıkar. Yıldız kazmidyeleri kendi bölgelerine rekabetle sınırlanırken, kaya kazmidyelerinin dağılımı fizyolojik olarak sınırlanmıştır.

## 56.4 ÖZET

**Rekabet iki ya da daha fazla tür aynı sınırlı kaynağa gereksinim duyduğunda gerçekleşir. Aynı sınırlı kaynağı paylaşan iki tür birlikte var olamaz. Rekabetin sonucu, rekabetçiyi dışlamak suretiyle yerel yok olma şeklinde olabilir; ya da kaynak paylaşma ve karakter kayması görülmesi suretiyle birlikte yaşam şeklinde olabilir.**

- Sömürücü rekabet engelleyici rekabetten nasıl ayırt edilir? **Bakınız ss.1198-1199**
- Rekabet karakter kaymasına nasıl yol açar? **Bakınız s.1199 ve Şekil 56.15**
- Bir canlının temel nişi ve gerçekleşen nişi arasındaki fark nedir? **Bakınız ss.1199 -1200 ve Şekil 56.16**

Bir komünite içerisindeki türler arasındaki etkileşimin incelenmesi bir sonraki bölümde göreceğimiz komünite ekolojisinin önemli bir kısmıdır. Bu ünitede gördüğümüz her etkileşim türü, komünitelerin doğasını ve yapısını etkiler. Rekabet, belirli bir kaynak ile kaç tane farklı türün destekleneceğinin belirlenmesinin yanı sıra hangisinin yok olacağının belirlenmesine de yardımcı olur. Benzer şekilde, antagonistik etkileşimler tüketici ve kaynak türlerin bolluğu ve dağılımı üzerinde önemli bir etkiye sahiptir. Ayrıca, mutualistik ortakların varlığı belirli bir türün komünite içinde var olup olamayacağını belirleyebilir.

# BÖLÜM ÖZETİ

## 56.1 Ekologlar ne tür etkileşimleri çalışırlar?

- Tür etkileşimleri beş ana kategoride gruplandırılabilir. **Antagonistik etkileşimler** tüketilen türe zarar verirken, tüketiciye fayda sağlar. **Mutualizm** her iki katılımcıya da fayda sağlar, hâlbuki **rekabet** her ikisine de zarar verir. **Kommensal** etkileşimlerde bir katılımcı, diğerinin hiç etkilenmemesiyle fayda görür; **amensal** etkileşimlerde bir katılımcı hiç etkilenmezken diğeri zarar görür. İnceleyiniz Şekil 56.1, WEB AKTİVİTESİ 56.1
- Bir türde bir adaptasyonun evrimi, o türün etkileşimde olduğu türde de herhangi adaptasyonunun evrimine neden olabilir. Bu durum **karşılıklı adaptasyon** ya da **birlikte evrimleşme** olarak bilinen bir süreçtir. Bir dizi karşılıklı adaptasyon, evrimsel bir **silahlanma yarışına** neden olabilir.

## 56.2 Antagonistik etkileşimler nasıl evrimleşir?

- Kendilerini kimyasallarla savunan hayvanlar sıklıkla **aposematizm** ya da uyarıcı renklenme ile zehirliliklerini gösterirler. İnceleyiniz Şekil 56.4
- **Batasian mimikrisinde**, yenilebilen bir tür, yenilemeyen bir türü taklit eder. **Müller mimikrisinde** ise iki ya da daha fazla yenilemeyen türden biri diğerine benzer. İnceleyiniz Şekil 56.5
- Bazı av türler gibi **saklanma** ya da **homotipi** aracılığıyla algılanmaktan kaçınırlar. Diğerleri ise fiziksel ya da kimyasal yöntemlerle kendilerini savunurlar. İnceleyiniz Şekil 56.6
- Sekonder metabolitler bitkilerin herbivorlara karşı kullandığı temel savunma yöntemidir ancak birçok bitkinin fiziksel savunma yöntemleri de vardır. Birçok herbivor bitkilerin sekonder metabolitlere karşı direnç geliştirmişlerdir ve bazıları onları avcılarına karşı kendi savunma yöntemlerine dahil etmiştir.
- Patojenik mikroparazitlerin konakları üç ana sınıfa ayrılır: duyarlı, enfekte ve iyileşmiş (ve böylece çoğu durumda enfeksiyona bağışıklı). Ektoparazitler konağıyla mikroparazitlerden daha az sıkı ilişkilidir ama yine de konağın uyumunu etkileyebilir.

## 56.3 Mutualistik etkileşimler nasıl evrimleşir?

- Mutualistik etkileşimler, yararların değiş tokuşundan oluşmaktadır. Çoğu mutualistik etkileşim kaynak elde etmenin sınırlı olduğu çevrelerde ortaya çıkar.
- Karşılıklı adaptasyonlar büyük ihtimalle, etkileşimden kazanılan faydalarda artış sağlayan bir ortağa bağlılıkta bir artış olduğunda da ortaya çıkar.
- Bitkiler ve hareket edebilen hayvanlar arasındaki birçok mutualistik etkileşim, taşınım için yiyecek değiş tokuşunu içerir. Bitki-tozlaştırıcı etkileşimlerinde, polenleri toplayan ve taşıyan hayvanlar polen, nektar ya da diğer besin ödülleri ile ödüllendirilirler.
- Belirli tozlaştırıcı türler için çekici gelen çiçekle ilgili karakterlerin geniş uyumları **diffüz birlikte evrime** örnektir. Fakat bazı bitki-tozlaştırıcı mutualizmleri daha özel ve seçkindir. İnceleyiniz Tablo 56.1 ve Şekil 56.11
- Tohumlarının yayılması meyve yiyicilere bağlı olan bitkiler, tohumlar olgunlaşmadan önce meyvelerin meyve yiyiciler tarafından yenilmesini, tohumlar olgunlaştığında meyve yiyicileri cezp etmeyi ve tohumların hayvanların sindirim kanalında parçalanmaktan korunmasını dengelemelidir.
- Bazı böcekler enerjiyi, bitki materyalini sindirmek için gerekli enzimlere sahip olan mantar türlerini "işleyerek" elde ederler. Diğer mutualizm çeşitleri, savunma için besin ya da barınma imkânlarının değiş tokuşunu içerir. İnceleyiniz Şekil 56.13 ve 56.14, ANİMASYONLA ÖĞRENME 56.1

## 56.4 Rekabetin sonuçları nelerdir?

- Rekabet, kaynağın o kaynakla ilgilenen tüm bireylerin ihtiyacını karşılamada yeterli olmadığı zamanlarda ortaya çıkar.
- Rekabet, iç rakibin bölgesel olarak yok olması ile sonuçlanabilir, bu sonuca **rekabette dışlanma** denir. Alternatif olarak, rekabetten dolayı ortaya çıkan seçilim baskısı rakiplerin sınırlı olan kaynağı kullanma yöntemlerini değiştirebilir, bu sonuca da **kaynak paylaştırma** denir.
- **Engelleyici rekabet** bir birey diğer rakibin sınırlı bir kaynağa ulaşmasını engellediği zaman gerçekleşir. **Kaynak tüketimi yoluyla rekabet** ise sınırlı bir kaynak tüm rakiplere ulaşılabilir olduğunda gerçekleşir ve sonuç, aynı kaynağı kullanan rakiplerle ilgili etkinliğe bağlıdır.
- Rekabet, bir rakibin var ya da yok olmasına bağlı olan coğrafik olarak türlerin morfolojik özelliklerini değiştiren **karakter kaymasına** yol açabilir. İnceleyiniz Şekil 56.15
- Bir türün **nişi**, o türün devamlılığı için gereken fiziksel ve biyolojik şartların bütünüdür. Bir tür geniş kaynak şartları aralığı altında devamlı olabilmesine rağmen (esas niş) rakipler belirli bir yerde kaynak kullanımını kısıtlayabilir (gerçekleşen niş). İnceleyiniz Şekil 56.16

# DENEME TESTİ

1. Avcılık, otçul beslenme ve parazitizm ..... birer örnektir.
   *a.* antagonistik etkileşimlere
   *b.* mutualistik etkileşimlere
   *c.* kommensal etkileşimlere
   *d.* amensal etkileşimlere
   *e.* rekabetçi etkileşimlere
2. Birlikte evrimsel silahlanma yarışında, bir bitki bir herbivora karşı yeni bir kimyasal savunma geliştirdikten sonra,
   *a.* herbivorun yok olması beklenir.
   *b.* herbivorun yeni habitatlara yayılması beklenir.
   *c.* herbivorun bitki savunmasına dayanıklılık geliştirmesi beklenebilir.
   *d.* bitkinin yeni habitatlara yerleşmesi beklenir.
   *e.* bitkinin aynı çevredeki diğer tüm bitkilere rekabet üstünlüğü sağlaması beklenir.
3. Aynı kısıtlı kaynağı kullanan iki canlıya ..... denir.
   *a.* avcılar
   *b.* rakipler
   *c.* mutualistler
   *d.* kommensalistler
   *e.* amensalistler

4. Ağaçların tepesinden düşen dalların, çalıların zarar görmesine neden olması ..... bir örneğidir.
   *a.* engellemeci rekabet
   *b.* kısmi avcılık
   *c.* amensalizm
   *d.* kommensalizm
   *e.* yayılmacı birlikte evrim

5. Bir sinek kuşu, bir bitki türünün çiçeklerinden nektar alır ve bu süreçte bu çiçekleri tozlaştırır. Bu etkileşim en iyi ..... olarak sınıflandırılır.
   *a.* parazitizm, çünkü sinek kuşu bitkinin tohumlarını yer.
   *b.* avcılık, çünkü sinek kuşu bitkinin tohumlarını yer.
   *c.* kommensalizm, çünkü sinek kuşu tükettiği nektardan fayda sağlar ve bitki etkilenmez.
   *d.* mutualistik, çünkü bitki sinek kuşu için nektar sağlar ve sinek kuşu bitki için polen taşır.
   *e.* bu etkileşimi sınıflandırmak için yeterli bilgi yoktur.

6. Avın toksisitesini gösteren, avcıyı uyaran parlak renklere ..... denir.
   *a.* aposematizm
   *b.* krpsis
   *c.* homotipi
   *d.* amensalizm
   *e.* karakter kayması

7. Yenilebilen bir türün, zehirli bir türe benzemesindeki mimikri türüne ..... denir.
   *a.* Müller
   *b.* Batasian
   *c.* difüz
   *d.* kommensal
   *e.* homotipi

8. Engellemeci rekabet aşağıdakilerden hangileri arasında olur?
   a. Kayalıklı intertidal zondaki midye türleri
   b. Kuzey Amerika çöllerindeki karınca türleri
   c. Antibiyotik üreten toprak bakterisi türleri
   d. Hepsi
   e. Hiçbiri

9. Bir türün gerçek nişini kısıtlayan faktör aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* göç
   *b.* aposematizm
   *c.* taklit
   *d.* parazitizm
   *e.* rekabet

10. Rekabette dışlanmanın temel prensibi aşağıdakilerden hangisidir?
    *a.* Eğer aynı kaynağı paylaşmıyorlarsa, iki tür birlikte var olamaz.
    *b.* Eğer iki tür aynı sınırlı kaynağı paylaşıyorsa, birlikte var olamaz.
    *c.* Eğer iki tür aynı kaynağı paylaşıyorsa, biri her zaman yok olur.
    *d.* İki tür arasındaki rekabet her zaman karakter değişimine yol açar.
    *e.* Hiçbiri

## TARTIŞMA

1. Birçok tür birbiriyle etkileşim içindedir, ancak tüm etkileşimler birlikte evrimle sonuçlanmaz. Belirli türlerin birlikte evrimleştiğini nasıl gösterirsiniz? Spesifik otçul bir böceğin etkisini azaltmak için bir bitki tarafından geliştirilen adaptasyonları nasıl açıklayabilirsiniz?
2. Aposematizm burada uyarıcı renklenme olarak tanımlandı, ancak uyarıcı renkler sadece avlarını bulmak için görselliği kullanan avcıları caydırmak için etkili olabilir. Görsellikten başka diğer duyusal ipuçları kullanan avcılar için gelişen uyarı sinyallerinin neler olduğunu düşünürsünüz? Böyle sinyallerin var olup olmadığını nasıl araştırırsınız?
3. Birçok ektoparazit son derece özelleşmiştir ve yalnızca belirli konaklardan beslenirler. Konakları yok olduğunda özgül konaklı parazitlere ne olduğunu düşünüyorsunuz? Nesli tehlikede olan türlerin parazitleri de koruma altına alınmalı mıdır?
4. Nektar, tozlaştırıcıları çekmek ve onlara ödül sunmaktan başka bir bitkinin yaşamında hiç işleve sahip olmasa bile zaman zaman bal arıları gibi tozlaştırıcılar bitki nektarı tarafından zehirlenebilir. Bazı bitkilerin zehirli nektar üretmesinin neden olduğunu düşünüyorsunuz? Ne şart altında zehirli nektarlar evrimleşmiş olabilir?

## EK ARAŞTIRMA

Güney çamı böcekleri gibi (Şekil 56.13) dağ çam böcekleri (*Dendroctonus ponderosae*) de konak ağaca bulaşan simbiyotik bir mantarın yardımıyla çam ağaçlarına saldırır. 2009'da, bu böcekler Montana, Wyoming, Colorado, Idaho, Utah, Oregon ve Washington boyunca yaklaşık 4 milyon akrelik çam ormanını istila ettiler. Hangi çam ağaçlarının dağ çamı böceği saldırısına duyarlı olduğunu nasıl belirlersiniz? Bu böceğin salgını yönetmek için yaklaşımlarını etkileyen simbiyotik bir ortağın olduğu gerçeği nasıl açıklanabilir

# 57 Komünite Ekolojisi

## Ölüm Zamanının Tahmini

Mart 1996'da Almanya'nın Köln şehrinde demiryolu hattının yakınındaki çalılıkların içerisinde intihar etmiş bir kişinin cesedi bulundu. Ceset çok fena bir şekilde bozunarak kokuşmuştu; ve iç organlarının çoğu tamamıyla ayrışmıştı. Bir otopsi gerçekleştirildiğinde, yaklaşık 8 mm uzunluğa sahip olan sinek larvalarının, geride kalan vücut boşluğunu doldurduğu saptandı; kurumuş derinin derimsi yamaları, hemen hemen tamamıyla, açık sarı renkli sinek yumurtalarının oluşturduğu bir tabakayla kaplıydı. Bir adli entomolog olan Mark Benecke, cesedi incelediğinde, tek bir tane ergin sinek elde etmeyi başardı ve onu, peynir sinekleri denen *Piophila casei* türü olarak teşhis etti.

Bir insanın cesedi üzerinde koloni oluşturan türlerin komünitesi, çeşitlilik gösterir; ve onun kompozisyonu, ayrıştırma işlemi ilerledikçe, zaman içerisinde tahmin edilebileceği gibi değişir. Ölü bedenleri istila eden birçok böcek türü arasında yer alan peynir sinekleri, geç gelenlerdendir –dişi sinekler, vücuttaki proteinler parçalanmaya başlayıncaya kadar bir cesedi çekici bulmazlar; bu, mevsime ve lokaliteye bağlı olmakla birlikte, tipik olarak ölümden sonraki 1-3 aylık bir süredir. *P. casei* yumurtalarının bolluğu, Benecke'de bu sineklerin çürümüş olan ceset üzerinde en azından iki kuşak geçirmiş olduğu fikrini uyandırdı. Lokal hava koşulları altında onların yumurtadan ergin evreye gelişiminin 11-19 günlük bir süreyi aldığı bilindiğinden Benecke, ilk ergin sineğin ölümden yaklaşık 90 gün sonra ceset üzerine geldiği ve yumurta bıraktığını hesapladı; ve iki kuşağın gelişimini tamamlayabilmesi için ilave olarak 22-38 günlük bir ilave olacaktı. Oysa, 38 yaşındaki bu kadının yaklaşık 4 ay önce kaybolmuş olduğu kaydedilmişti; tahmin edilen ölüm sonrası süre, araştırmacıların, onu demir yolu hattının yakınında bulunmuş intihar kurbanı olarak teşhis etmesine yardım etti.

Böcekler, birçok nedenden dolayı ayrışmakta olan cesetler üzerinde bulunurlar. Peynir sinekleri gibi bazı türler, ölü etleri tüketirler; Trogidae familyasına ait kınkanatlılar ise kılları ve tırnakları yerler. Diğerleri, cesetleri yiyen böcekleri avlar ya da onların dışkılarını yerler ve dış iskeletlerini değiştirirler. Böylece ölmüş bir ceset, içerisinde birlikte yaşayan organizmalar arasında karmaşık bağlantılar olan tüm bir komüniteyi destekleyebilir. Bir bireyin öldüğü yer nasıl öldüğü, o komünitenin bileşimini etkileyebilir; örneğin gömülmüş cesetler üzerinde zeminde tünel açan farklı böcek takımları kolonize olur.

Hangi türlerin ne zaman ve nerede bulundukları, komünite ekoloğlarının ilgi alanı içerisindedir. Komünitelerin kompozisyonu, zaman ve mekan içerisinde



**Ölüm Zamanının Tahmini** Çürümekte olan etin kokusuyla cezp edilen mavi sinekler, ölmüş olan bir köstebeğin kürkü üzerinde beslenmektedir. Adli entomologlar, ayrışmakta olan cesedin üzerindeki böcek türlerinin zaman içerisinde değişim göstermesinden yararlanarak, mevcut türleri teşhis etmek suretiyle, ölüm zamanını tahmin edebilirler.



Ova Çukurları Bu sulak alan komüniteleri, ortabatı Kuzey Amerika'nın ova ekosistemlerindeki çöküntülerde yer alır. Son buzul çağının buzulları geri çekilirken oluşmuş olan bu çukurlar, aralarında sazlıkların, hasırotlarının ve su sümbüllerinin yer aldığı birçok sucul bitki türü tarafından karakterize edilen komüniteleri desteklemektedir.

tahmin edilebilir şekilde değişebilir. Bu değişikliklerin mekansal ölçeği, küçük bir fundalıktaki ölmüş bir bedenden Amazon yağmur ormanlarındaki bir alana; ve zaman ölçeği de günlerden milenyumlara kadar değişir. Fakat bir komüniteyi etkileyen ekolojik süreçler, her ne ölçekte olursa olsun benzerdir. Leş komünitelerinin kompozisyonundaki değişikliğin görünüşte anlaşılması zor olan modellerinin çalışılması, ekologların sadece, kaybolmuş bir kişinin kimliğinin tespitine ya da bir katilin mahkum edilmesine yardım etmesine izin vermekle kalmamış, aynı zamanda ekolojik komüniteleri anlamamıza büyük ölçüde katkı yapmıştır.

BU BÖLÜMDE Biz, komüniteler içerisinde enerji akışının nasıl olduğunu ve bu enerji akışının, komünitelerin yapısını, karmaşıklığını ve kompozisyonunu nasıl etkilediğini inceleyeceğiz. Komünitelerin zaman içerisinde nasıl birleştiklerini ve bir bozunmadan sonra yeniden nasıl kurulduklarını inceleyeceğiz. Son olarak, komünitelerdeki tür çeşitliliği, verimlilik ve kararlılık arasındaki ilişkiyi düşüneceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


57.1 Ekolojik Komüniteler Nelerdir?

57.2 Türler Arasındaki Etkileşimler Komünite Yapısını Nasıl Etkiler?

57.3 Ekologlar Tür Çeşitliliğinin Hangi Modellerini Gözlemler?

57.4 Bozulmalar Ekolojik Komüniteleri Nasıl Etkiler?

57.5 Tür Zenginliği Komünite Kararlılığını Nasıl Etkiler?


# 57.1 Ekolojik Komüniteler Nelerdir?

Bir ekolojik **komünite**, belirli bir alan içerisinde birlikte bulunan ve etkileşim içerisinde olan bir grup türden oluşmuştur. Her bir tür, kendi komünitesindeki diğer türler ile özgün bir etkileşime sahip olmasına karşın, komünite içerisindeki biyokütle ve enerji akışı temel alınarak komünite, bir bütün olarak çalışılabilir.

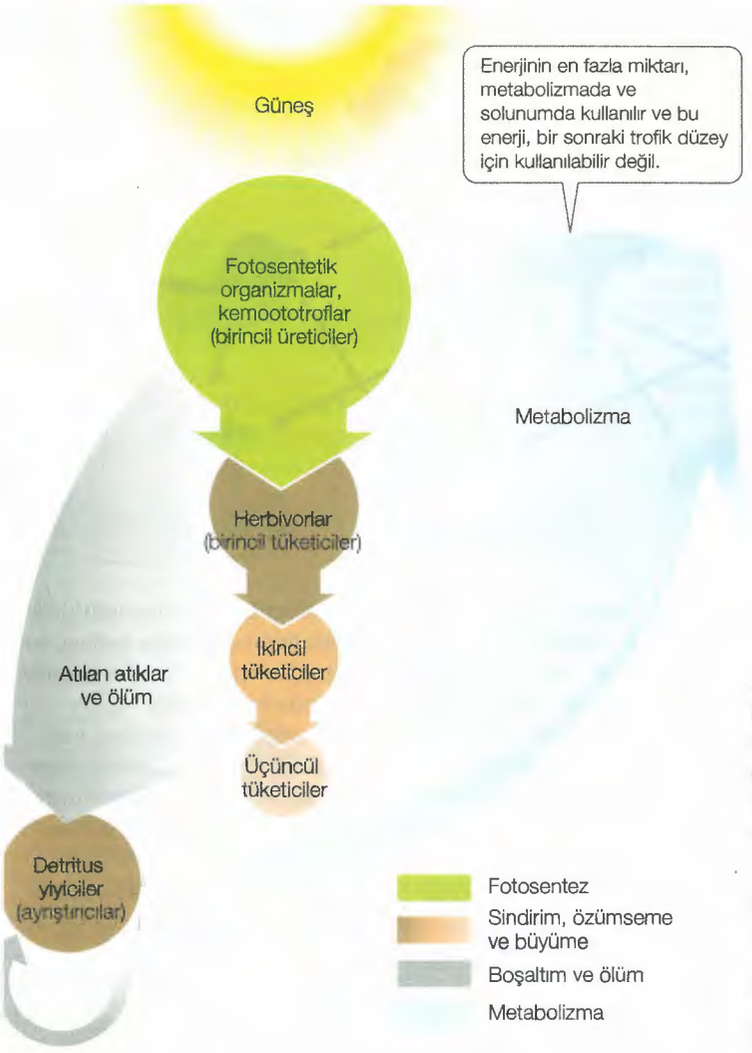
Komüniteler, büyüklük ve kapsam olarak büyük ölçüde değişir. Bir ekolog, bir ölmüş beden üzerinde yaşam süren türlerden oluşmuş bir komüniteyi çalışabilirken, bir diğeri Büyük Göllerin en büyüğü olan Superior Gölünde yaşayan türlerin oluşturduğu komüniteyi çalışabilir. Bir komüniteyi belirleyen sınırları belirlemek, her zaman çok kolay değildir. Örneğin bir göldeki organizmaların oluşturduğu komünite, bu gölün sınırlarıyla sınırlandırılmıştır. Bir göldeki türler, göl dışındaki türlere göre çok daha büyük ölçüde birbirleriyle etkileşirler. Diğer komünitelerin sınırları, böylesine kesin değildir. Örneğin, ova çukurlarındaki komüniteler (yukarıda solda), kendi kendine yeten müstakil komüniteler gibi görünebilir, ancak onların elemanlarının çoğu uzaklardan köken almıştır. Bu görece izole olmuş olan sulak alanlara, ördeklerin dışkısı aracılığıyla tohumlar ulaşmıştır. Yeşilbaşlar ve diğer ördekler, bir alandaki tohumları yer fakat onları sindiremez ve yedikleri tohumların sindirim kanalının bir ucundan diğer ucuna gitmesi 5-11 saatlik bir süreyi alır. Kuşlar bu süre içerisinde uçmak suretiyle 1.400 km yol alır ve tekrar beslenmek üzere alana indiklerinde sindiremedikleri tohumları dışkıyla alana bırakırlar.

Komüniteler, **tür zenginliği** –yani içerdikleri tür sayısı- bakımından birbirinden belirgin olarak farklı olabilir. Aynı tipte komüniteler bile, farklı yerlerde farklı sayıda tür içerebilir. Örneğin bu ova çukuru komünitelerindeki bitki türlerinin sayısı, üst Ortabatı genelinde iki kattan daha fazla değişebilir. Komüniteler, mertebe hesabıyla büyüklük ve karmaşıklık bakımından değişiklik göstermesine karşın, ekologlar, onların boyutuna bakmaksızın komünite yapısının ve organizasyonunun temel özelliklerini ölçmek için yöntemler geliştirmiştir. Bu yöntemler, komüniteyi kuran kuralları ve genel prensipleri yansıtan modelleri ortaya çıkarmıştır.

Belirli bir yerdeki bir komüniteyi kaç tane türün oluşturacağını ne belirler? Bir önemli faktör, organizmaların yaşamını sürdürebilmesi için gerekli olan enerji miktarıdır.

### Komünitelere enerji birincil üreticilerle girer

Güneş ışığı, yeryüzündeki komünitelerin çoğu için nihai enerji kaynağıdır. Güneş ışığı, fotosentezin yapılmasını olası kılar;




**57.1 Trofik Düzeyler Boyunca Enerji Akışı** Her trofik düzeydeki biyokütlenin enerjisinin çoğu, o düzeydeki organizmaların gerçekleştirdikleri metabolizma ve solunum nedeniyle çoğunlukla ısı olarak kaybedilir. Bu diyagramda, her okun genişliği o kanal boyunca akan enerji miktarıyla kabaca orantılıdır. Oklar, enerji akış yönlerine işaret etmektedir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 57.1 • Ekolojik Komünitede Enerji Akışı

ve fotosentez, komünitelerin büyük çoğunluğunda, enerjiyi diğer organizmalar için kullanılabilir enerji haline dönüştürür. Fotosentez yapamayan canlıların (*heterotroflar*) hepsi, enerjiyi güneş ışığından doğrudan alan bitkiler ve fotosentez yapan diğer organizmalar (*ototroflar*) tarafından üretilmiş olan enerjice zengin organik molekülleri doğrudan ya da dolaylı olarak tüketirler. Fotosentez yapan ototroflar, bir avuç *kemoototrofla* (kimyasal enerjiyi, ortamdaki inorganik maddelerden elde eden organizmalar) birlikte **birincil üretici** olarak bilinirler (**Şekil 57.1**).

**Brüt birincil verimlilik** (**GPP**), belirli bir komünitede bulunan birincil üreticilerin tümünün fotosentezle güneş enerjisini depolanmış kimyasal enerjiye dönüştürme oranıdır. Birikmiş olan enerji, **brüt birincil üretim** olarak ifade edilir. ("Verimlilik" ve "üretim" terimleri sıklıkla birbirinin yerine kullanılır; *verimlilik*, enerji birikimi oranını ölçer; *üretim* ise *ürün* olarak enerji birikimini ölçer.)

Birincil üreticiler, enerjinin bir kısmını solunum ve diğer metabolik işlemler için kullandığından brüt birincil üretimin tümü, heterotroflar için kullanılabilir değildir. **Net birincil verimlilik** (**NPP**), birincil üreticilerin bünyesine büyüme ve çoğalma yoluyla katılmış olan enerji oranıdır. Böylece **net birincil üretim**, birincil üreticilerin heterotroflar tarafından kullanımına hazır olan **biyokütle** (organik madde ağırlığı) miktarıdır. Bu ilişki, matematiksel olarak,

$$NPP = GPP - R$$

şeklinde ifade edilir. Eşitlikteki R, solunumla kaybedilen enerjiyi göstermektedir.

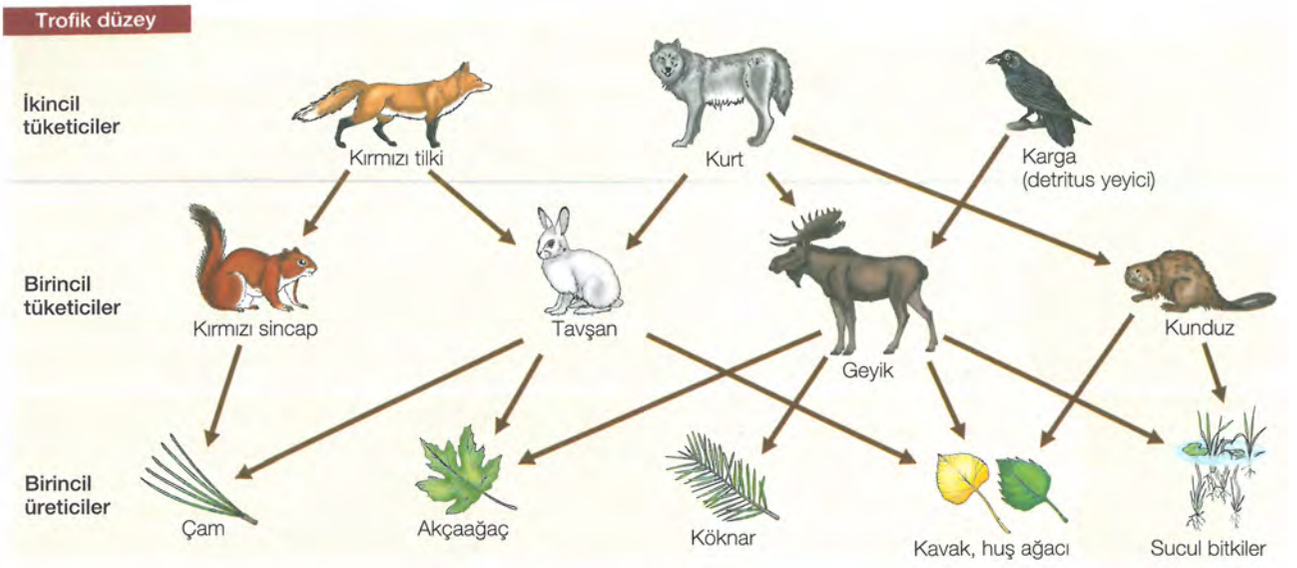
### Tüketiciler çeşitli enerji kaynaklarını kullanır

Bir organizmanın **trofik düzeyi**, onun enerjisini elde ettiği sıralamadaki yerine işaret eder (**Tablo 57.1**). Birincil üreticiler, trofik seviyeleri zincirini başlatır. Bir sonraki düzeyde **birincil tüketiciler** yer alır –bunlar, birincil üreticiler üzerinden beslenen herbivorlardır. Herbivorları yiyen **ikincil tüketiciler**, bir sonraki beslenme basamağında yer alır. İkincil tüketicileri yiyenler ise *üçüncül tüketicilerdir*. Canlıların atık ürünleri ve ölmüş bedenleri, bu bölümün başlangıcında gördüğümüz gibi, başka bir enerji kaynağı sağlar. Bu türden maddeleri tüketen organizmalar, *detritus yiyiciler* ya da *ayrıştırıcılar* olarak isimlendirilirler (bakınız Şekil 57.1).

## TABLO 57.1

### Belli Başlı Trofik Düzeyler

| TROFİK DÜZEY | ENERJİ KAYNAĞI | ÖRNEKLER |
|---|---|---|
| Fotosentez yapanlar (birincil üreticiler) | Güneş enerjisi | Yeşil bitkiler, fotosentetik bakteriler ve protistler |
| Herbivorlar (birincil tüketiciler) | Birincil üreticilerin dokuları | Termitler, çekirgeler, ağaç güvesi larvaları, hamsiler, geyik, kazlar, beyaz ayaklı fareler |
| Birincil karnivorlar (ikincil tüketiciler) | Herbivorlar (otçullar) | Örümcekler, ötleğenler, kurtlar, kopepodlar |
| İkincil karnivorlar (üçüncül tüketiciler) | Birincil karnivorlar (etçiller) | Tonbalıkları, şahinler, katil balinalar |
| Omnivorlar | Birkaç trofik basamak | İnsanlar, opossum, yengeçler, kızılgerdanlar |
| Detritus yiyiciler (ayrıştırıcılar) | Diğer organizmaların ölü bedenleri ve atık ürünleri | Mantarlar, birçok bakteri, akbabalar, toprak solucanları |




**57.2 Bir Komünitedeki Besin Ağları, Trofik Etkileşimleri Gösterir** Süperiyor Gölünde yer alan büyük bir adadaki Royal Ulusal Parkı için bu besin ağı, sadece iri vücutlu omurgalılar ve onların bağlı oldukları bitkileri içermektedir. Bu kısıtlılıkta bil, besin ağı karmaşıktır. Oklar, besin ağında kimin kimi yediğini göstermektedir.

*Omnivor* adı verilen bazı organizmalar, birçok trofik düzey üzerinde beslenir. Örneğin Opossum adı verilen keseli sıçanlar, çok iyi bilinen omnivorlardır. Oregon eyaletindeki Portland şehrinde araştırmacılar, yollarda öldürülmüş olan opossumların midelerini açarak incelediklerinde içerikte memelilerin, kuşların, böceklerin, salyangozların, meyvelerin, soğanların, tohumların, çimenlerin, evcil hayvan gıdalarının ve artık çöplerin kalıntılarının bulunduğunu saptadılar, bazı maddeler ise tanımlanamadı.

Birkaç organizma, opossumlar kadar omnivor olmasına karşın, komünitedeki çoğu tür, birden fazla başka türü yer ve birden fazla diğer türler tarafından yenir. Bir **besin zinciri**, belirli bir komünitede kimin kimi yediğini gösteren doğrusal bir sıralamadır; besin zincirleri, bir **besin ağındaki** örgülerdir (**Şekil 57.2**). Çoğu komünite, çok farklı şekillerde birbiriyle etkileşen çok sayıda tür içermektedir; onun için bağlantıların tümünü tek tek saymak (hatta tanımlamak) olası değildir. Bununla birlikte besin ağlarının basitleştirilmiş bir diyagramı, bir komünitedeki enerji akışının nasıl olduğunu planlamada kullanışlıdır.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Web Aktivitesi 57.2 • Belli Başlı Beslenme Düzeyleri

## Daha yüksek trofik düzeylerde daha az sayıda birey ve daha az miktarda biyokütle desteklenebilir

Bir komünite içerisindeki enerji ve biyokütle dağılımı, bir komüniteyi karakterize etmenin önemli bir yoludur. Bir besin ağından enerji akışı, enerji dönüşümlerini düzenleyen termodinamiğin birinci ve ikinci yasaları olan fizik yasaları tarafından kontrol edilir. Kısım 8.1'den hatırlanacağı gibi evrendeki enerji miktarı sabittir; ve enerji, bir formdan başka bir forma dönüştürüldüğünde onun bir kısmı, iş yapmak için kullanılabilir değildir. Şekil 57.1'de gösterildiği gibi, her bir trofik düzeydeki enerji, metabolizma ve solunum için kaybedilir. Ortalama olarak, bir trofik düzeydeki enerjinin sadece yüzde 10'u bir sonrakine aktarılır; bunun birkaç nedeni vardır:

- *Isı kaybı*. Organizmalar enerjinin çoğunu sentezledikleri biyokütlenin içerisine katarlar; fakat çok daha fazlası, solunum ve diğer metabolik süreçler için kullanılır. O enerji, ısı olarak dağıtılır ve komünitede kaybedilir.
- *Biyokütlenin kullanılabilirliği*. Biyokütlenin tamamı, yenemez. Otlayan hayvanlar, çimlerin yapraklarını yerken rutin olarak bazılarını ıska geçerler; etkili bitki savunmaları, herbivorların bitkiyi yemesini önler; av, avcılardan kaçabilir ya da komüniteden ayrılabilir.
- *Sindirilemezlik*. Sindirilen biyokütlenin tümü, tüketiciler tarafından özümsenemeyebilir. Örneğin, lignin ve selüloz içeren ağaç kabukları, çoğu herbivor tarafından sindirilemeyebilir.

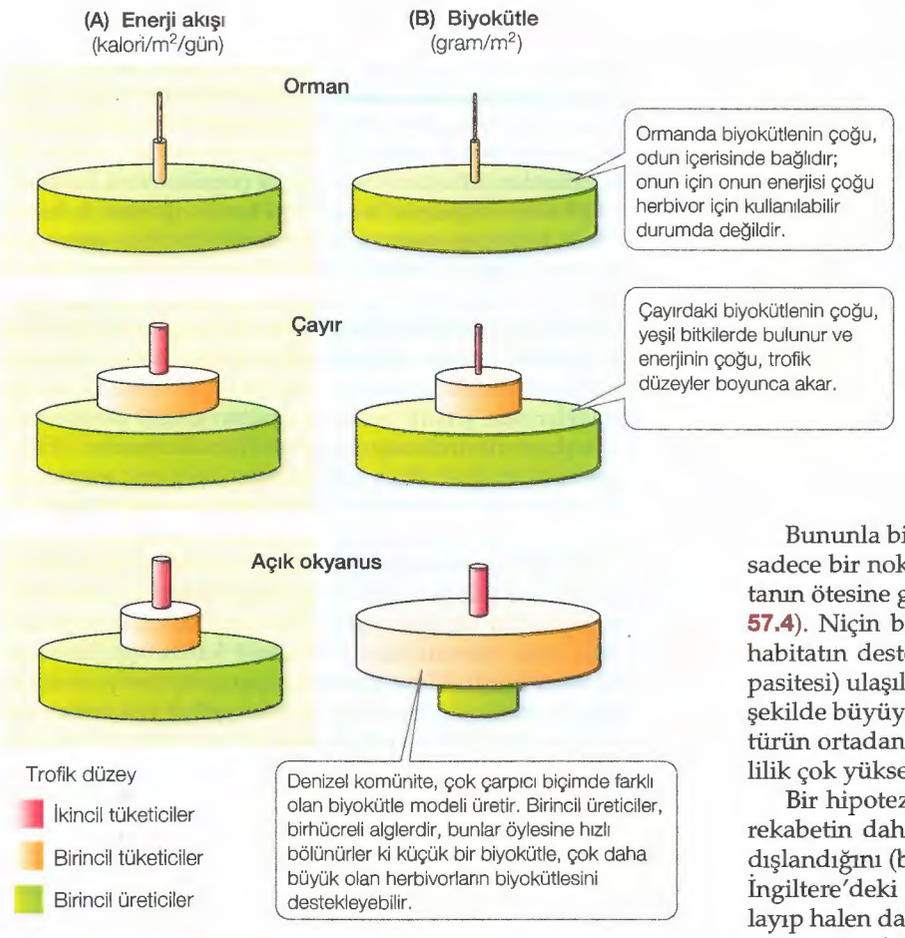
Bir trofik düzeyden bir sonrakine enerjinin toplam transferine (bu durum, tüketici üretiminin üretici üretimine oranı olarak ifade edilebilir) **ekolojik verim** adı verilir.

**Şekil 57.3A**'daki gibi *piramit diyagramları*, birbirini izleyen her bir trofik düzeyden transfer edilen enerji oranlarını tanımlamada ve farklı komüniteler arasında bu oranları karşılaştırmada kullanılabilir. Piramit diyagramları, aynı zamanda, her bir düzeyde bulunan biyokütle miktarını ya da birey sayısını açıklamada kullanılabilir (**Şekil 57.3B**). Enerji transferinin verimsizliği nedeniyle gitgide artan enerji kaybı, bir besin zincirinde ya da besin ağındaki trofik düzeylerin sayısını sınırlar; büyük ölçüde bu nedenden dolayı, çoğu komünite sadece 3-5 trofik düzeyi destekler. Ayrıca, birbirini izleyen her trofik düzey, daha az sayıda türe sahip olma eğilimindedir; ardıl olan her trofik düzeydeki türler ise daha düşük üreme oranlarına, daha küçük populasyonlara ve daha iri vücut büyüklüğüne sahip olma eğilimindedir.

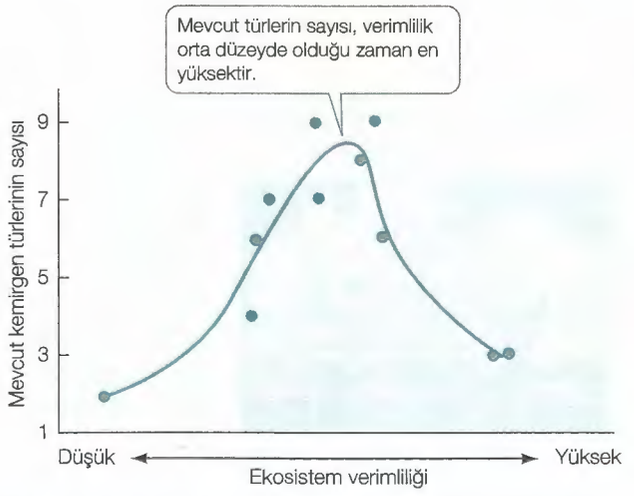
## Verimlilik ve tür zenginliği birbiriyle bağlantılıdır

Trofik düzeylerin çeşitliliği ve karmaşıklığının onların kullanımına sunulan enerji miktarıyla pozitif olarak ilişkili olma eğiliminde olmasına benzer şekilde, bir komünitenin tür zenginliği de, bir noktaya kadar, onun verimliliği ile pozitif olarak ilişkili olma eğilimindedir. Verimliliği etkileyen bir takım faktör ve böylece tür zenginliği, komüniteler arasında değişir.

Verimliliği en belirgin olarak etkileyen değişiklik, enerji girdisidir. Yeryüzüne ulaşan güneş enerjisi miktarı, Şekil




**57.3 Enerji ve Biyokütle Dağılımları** Piramit diyagramları, ekologların, farklı komünitelerdeki trofik düzeylerden enerji akış modellerini (A) ve farklı trofik düzeylerdeki mevcut biyokütle miktarını (B) karşılaştırmalarına izin verir.




**57.4 Tür Zenginliği, Orta değerdeki Verimlilikte Zirveye Ulaşır** Gobi Çölünde verimliliği değişen ekosistemlerde yaşayan kemirgen türlerinin sayısı, tür zenginliğinin sadece belirli bir noktaya kadar artış gösterdiği bir modeli sergiler. O noktanın ötesinde, verimlilikteki artışla azalabilir.

54.1'de gördüğümüz gibi enlemlere göre değişir. Bununla birlikte, bitkilerin fotosentez yapma yetenekleri, sadece güneşten gelen enerji miktarına bağlı değildir; aynı zamanda su ve mineral besin maddelerine de bağlıdır. Örneğin Kuzey Amerika'nın farklı bölgelerinde yayılış gösteren ağaçların tür zenginliği, en iyi şekilde, sadece güneşten gelen ışımanın ölçülmesiyle tahmin edilemez, aynı zamanda bu bölgelerin *yıllık evapotranspirasyon* olarak adlandırılan ekolojik özelliği de ölçülmelidir. Evapotranspirasyon, akarsulardan, göllerden ve topraktan buharlaşma yoluyla ve bitkilerden terleme yoluyla yeryüzünden salınan su miktarıdır. Bir bölgenin evapotranspirasyonu, orada yaşayan organizmaların kullanımına hazır olan su miktarının ölçüsüdür.

Bununla birlikte bir komünitedeki tür sayısı, verimlilik ile sadece bir noktaya kadar artar; eğer verimlilik artarak o noktanın ötesine geçerse, tür zenginliği gerçekten düşebilir (**Şekil 57.4**). Niçin böyle olur? Bölgesel verimlilik arttığında, lokal habitatın destekleyebileceği birey sayısına (onun taşıma kapasitesi) ulaşılır. Böylece populasyonlar daha kalabalık olacak şekilde büyüyebilir ve daha büyük populasyon büyüklükleri, türün ortadan kalkma riskini indirgeyebilir. O zaman, verimlilik çok yüksek olduğunda niçin tür zenginliği azalmalıdır?

Bir hipotez, verimlilik çok yüksek olduğunda türler arası rekabetin daha şiddetli olduğunu ve bazı türlerin rekabette dışlandığını (bakınız Kısım 56.4) varsaymaktadır. Bu hipotez, İngiltere'deki Rothamsted Deney İstasyonunda 1857'de başlayıp halen daha devam etmekte olan uzun-süreli deneyin sonuçları tarafından desteklenmektedir. Karasal ortamda seçilmiş olan arsalardaki verimliliği artırmak için buralara düzenli olarak gübre ilave edilmiştir; gübrelenmiş ve gübrelenmemiş arsalar, sürekli olarak izlenmiştir. 150 yıllı aşkın bir süre içerisinde, gübrelenmemiş arsalardaki bitki türü sayısı hemen hemen sabit kalırken gübrelenmiş arsalardaki sayı azalmıştır. Bu bulgu, verimlilik yükseldiği zaman tür zenginliğinin düşebileceği önermesini desteklemektedir.

## 57.1 ÖZET

**Bir ekolojik komünite, belirli bir alan içerisinde birlikte bulunan ve birbiriyle etkileşen bir grup türden oluşmuştur. Net birincil üretim – birincil üreticilerin fotosentezle üreterek heterotrofların kullanımına hazır hale getirdiği biyokütle miktarı- bir komünitedeki tür zenginliğini ve trofik düzeylerin sayısını belirleyen önemli bir faktördür.**

- Brüt birincil verimlilik ve net birincil verimlilik arasındaki farkı açıklayınız **Bakınız s.1205**
- Bir besin ağında görülebilen üç tane trofik düzeyi tanımlayınız **Bakınız ss.1205-1206, Tablo 57.1 ve Şekil 57.2**
- Bir komünitenin trofik düzeyleri arasında enerjinin tipik dağılımı nasıldır? **Bakınız ss.1205-1206, Şekil 57.1 ve Şekil 57.3**

Enerji ve biyokütle dağılımları, ekolojik komünitelerin yapısı ve dinamikleri hakkında pek çok şeyi epeyce ortaya çıkarmasına karşın, onlar esas olarak komüniteyi etkileyen abiyotik mekanizmaları yansıtır. Gelecek kısımda, Bölüm 56'da tanımlanmış olan tür etkileşimlerinin komünite yapısını nasıl biçimlendirdiğini göreceğiz.

## 57.2 Türler Arasındaki Etkileşimler Komünite Yapısını Nasıl Etkiler?

Bölüm 56'da tartışılmış olan etkileşim tiplerinin tümü ve özellikle antagonistik etkileşimler, bir ekolojik komünite üzerinde güçlü bir etkiye sahiptir. Türler, içerisinden enerjinin aktığı özdeş biyokütle çantaları değildir. Bir besin ağının bir kısmında yer alan türler, onları yemesine gerek kalmaksızın birçok diğer türü etkileyebilir.

### Tür etkileşimleri, trofik ardışıklığa yol açabilir

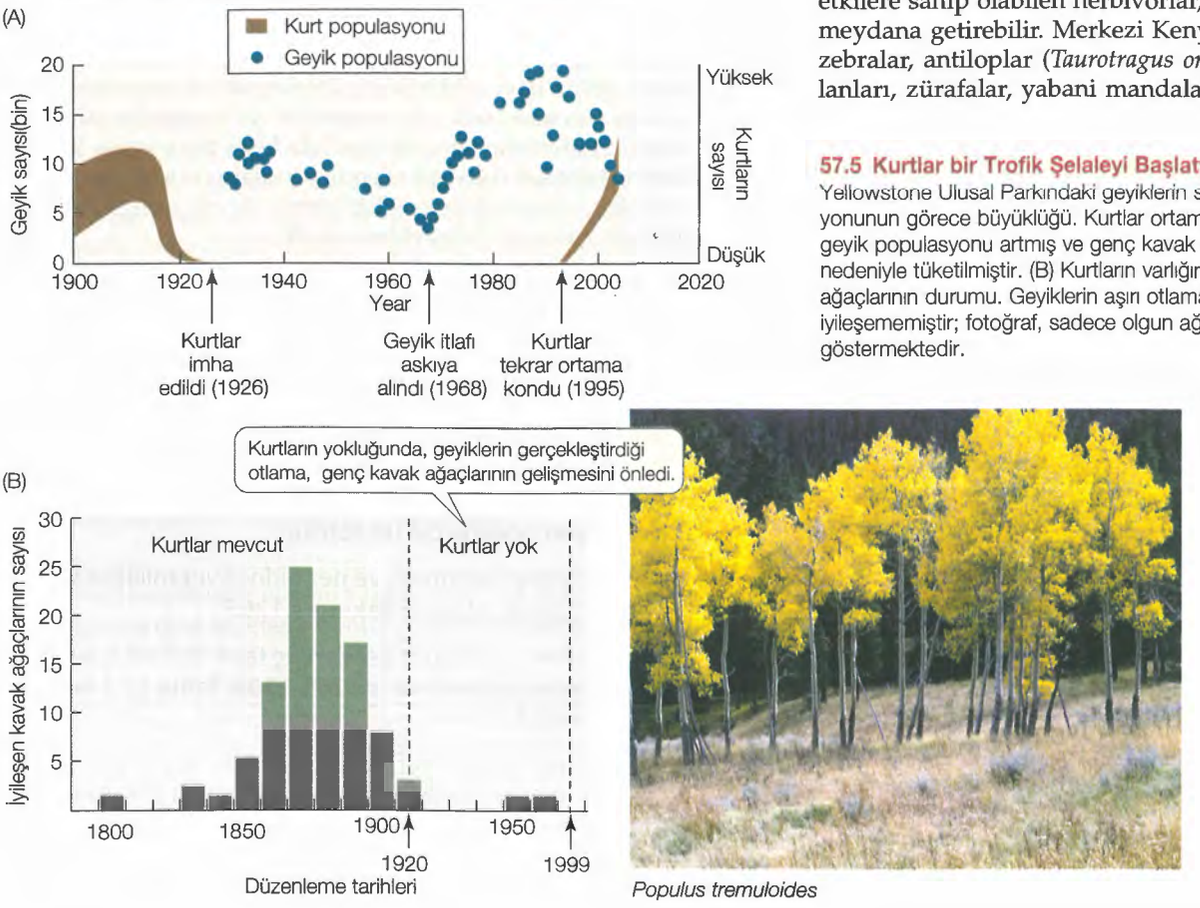
Tek bir tüketicinin kendi komünitesindeki diğer türlerle etkileşimleri, birbirini izleyen trofik basamaklarda dolaylı etkilerin ilerlemesine neden olabilir; bu örüntüye **trofik şelale** adı verilir. Yellowstone Ulusal Parkındaki Lamar Vadisine kurtların yeniden yerleştirilmesi, böyle bir örüntüyü başlattı.

Yellowstone Ulusal Parkındaki besin ağı, karmaşıktır. Parktaki kurtlar, Kanada geyiği, çatal boynuzlu antilop, katır geyiği, Amerikan geyiği, bizon ve büyük boynuzlu yaban koyunlarıyla beslenirler. Onlar, bu avları çakallarla, dağ aslanlarıyla, boz ve siyah ayılarla ve özellikle parkın komünite yapısı ve dinamikleri üzerinde güçlü etkileri olduğu yirminci yüzyılın büyük bir kısmında eksiklikleriyle kanıtlanmış olan kurtlarla paylaşırlar. 1926'ya kadar yasaklanmamış olan avcılık, kurtları park komünitesinden ortadan kaldırmıştı.

Kanada geyiklerinin yıllık sayım çalışmaları, park yönetimi tarafından 1920 yılında başlatıldı. Geyik miktarının parkın taşıma kapasitesini aşmasını önlemek için, park idaresi tarafından geyik sürüsündeki bazı bireyler 1968 yılına kadar itlaf edildi (yani sürülerin bazı üyeleri seçilerek öldürüldü; bu tarihte, halk baskılarına cevap olarak itlaf işlemi durduruldu. İtlaf işlemi durdurulduktan sonra, geyik populasyonu hızla arttı (Şekil 57.5A). Geyiklerin beslendiği kavak ağaçları öylesine yoğundu ki 1920'den sonra populasyona hiçbir tane genç ağaç eklenmemişti (Şekil 57.5B). Geyikler aynı zamanda, akarsu kenarlarındaki söğütlerle de yoğun biçimde beslenmekteydi; yiyecek için söğütlere bağlı olan kunduzların yarattığı sonuçla birlikte Lamar Vadisindeki söğütler, hemen hemen tamamıyla ortadan kaldırıldı. Ancak, geyiklerin bulunmadığı park bölgelerinde, kavak ve söğüt ağaçları gelişti. Bu gözlem, parkın başka yerlerinde ağaçlarda görülen azalmanın, iklimsel koşullar ya da bazı diğer faktörlerden daha çok, geyiklerin beslenmesine uygun olarak geliştiğini akla getirmektedir.

Park yönetimi 75 yıl sonra, 1995'de, Yellowstone Ulusal Parkına kurtları yeniden yerleştirdi ve onların populasyonu hızla gelişti. Kurtlar, esas olarak geyikleri avlarlar. Lamar Vadisinin geyik populasyonu düştü; ve özellikle kurtların saldırılarına karşı duyarlı olan yerlerdeki kavak ağaçlarından geyikler uzak durdu. Genç kavak ağaçları, büyümeye başladı; söğütler dere kenarları boyunca yeniden gelişti ve kunduz kolonilerinin sayısı 1996 yılında sadece bir taneyken 2003 yılında yediye çıktı. Böylece, tek bir avcı türün varlığı ya da yokluğu, sadece kendi avının populasyonunu etkilememiş, aynı zamanda vejetasyonun yapısını ve o vejetasyona bağlı olan diğer türlerin populasyonunu da etkilemiştir.

Diğer trofik düzeyler üzerinde oldukça fazla dolaylı etkilere sahip olabilen herbivorlar, bir etkileşim silsilesi meydana getirebilir. Merkezi Kenya'nın savanalarında, zebralar, antiloplar (*Taurotragus oryx*), filler, Grant ceylanları, zürafalar, yabani mandalar ve çayır antilopları




**57.5 Kurtlar bir Trofik Şelaleyi Başlattı** (A) Wyoming Yellowstone Ulusal Parkındaki geyiklerin sayısı ve kurt populasyonunun görece büyüklüğü. Kurtlar ortamdan uzaklaştırıldığında geyik populasyonu artmış ve genç kavak ağaçları aşırı otlama nedeniyle tüketilmiştir. (B) Kurtların varlığında ve yokluğunda kavak ağaçlarının durumu. Geyiklerin aşırı otlamasıyla, genç ağaçlar iyileşememiştir; fotoğraf, sadece olgun ağaçların ayakta kaldığını göstermektedir.



*Populus tremuloides*

(*Alcelaphus buselaphus*) gibi iri vücutlu otçul memeliler baskın durumdadır. Bir araştırma ekibi, bu otçul hayvanların savana komünitesi üzerindeki etkisini incelemek üzere *korunmuş alanları* (hayvanları alanın dışında tutmak için çit gibi engeller kullanılarak koruma altına alınmış alanlar) kullandı. Araştırma ekibi, altı tane korunmuş alan oluşturdu ve bunların içerisindeki komünite yapısını, iri vücutlu memelilerin serbestçe dolaşarak otladıkları alanlarla eşleştirerek karşılaştırdı. Araştırma ekibi, 19 aylık bir izlemenin ardından, korunmuş alanların içerisinde ağaçların, kınkanatlıların ve böcekçil kertenkele türlerinin daha bol olduğunu saptadı. Otlamanın ortadan kalkması, ağaçların bolluğunu artırmış; bu ise daha fazla yiyecek ve habitat sağlamak suretiyle kınkanatlıların sayısını artırmıştı. Kınkanatlılardaki artış ise onları tercihen yiyen kertenkelelerin sayısını artırmıştır.

Etkileşim serileri, türlerin davranışları tarafından olduğu kadar onların diyetleri tarafından da başlatılabilir. Kunduzlar, kendi su bentlerini inşa etmek için tercihen bazı ağaç türlerini keserek kullanırlar; bunu yaparak vejetasyonun kompozisyonunu değiştirirler. Kunduzların oluşturdukları bentler, ayrıca, sulak alanları, çayırları ve göletleri yaratır ve böylece, diğer türlü o alanda yaşaması mümkün olmayan türler için habitat sağlarlar. İnşa ettikleri yapılarla mevcut habitatları değiştiren ya da yeni habitatlar yaratan organizmalara, **ekosistem mühendisleri** adı verilir.

### Kilit taşı türler geniş kapsamlı etkilere sahiptir

Bir komünitedeki bolluğu etkileyerek komünitedeki canlı türlerinin bolluklarında orantısızlık yaratan bir tür, **kilit taşı tür** olarak isimlendirilir. Kilit taşı türler, bir komünitedeki hem tür zenginliğini ve hem de trofik düzeylerin sayısını etkiler. Kuzey Amerika'nın Pasifik kıyılarındaki kayalık gelgit bölgelerinde yaşayan sarı denizyıldızı (*Pisaster ochraceus*), bunun için güzel bir örnektir. Onun tercih ettiği av, bir midye olan *Mytilus californianus* türüdür. Denizyıldızlarının yokluğunda, bu midyeler, gelgit bölgesinin genişçe bir kuşağını kaplayarak diğer organizmaları dışarıya iter. *P. ochraceus* türünün midyeleri tüketmesiyle kayalık zeminler üzerinde yarattığı çıplak alanlar, çeşitli diğer türler tarafından ele geçirilir (**Şekil 57.6**).

Washington Üniversitesinden Robert Paine'nin gerçekleştirmiş olduğu klasik deneyde, seçilmiş olan alanlardan 5 yıllık bir dönem boyunca sarı denizyıldızlarının tekrar tekrar ortamdan kaldırılmasının, tür zenginliği üzerindeki orantısızlık yaratma etkisi kanıtlanmıştır. Denizyıldızlarının olmadığı alanlarda iki büyük değişiklik meydana geldi. Birincisi, midye yatağının alt sınırı, gelgit bölgesinin daha aşağılarına ve içlerine kadar genişledi; bu, zamanın büyük bölümünde su altında kalan alanlardaki midyelerin, tamamıyla denizyıldızları tarafından ortadan kaldırılabildiğini göstermektedir. İkincisi, ve daha çarpıcı olanı, denizyıldızlarının ortadan kaldırıldığı alanlardan alglere ve hayvanlara ait 28 tür kayboldu. Sonuçta, sadece *M. californianus* –komünitede alan rekabeti için baskın olan tür- tüm zemini işgal etti. Denizyıldızı tarafından gerçekleştirilen avlanmanın rekabet ilişkileri üzerindeki etkileriyle, onun kayalık gelgit komünitesi içerisinde kaç tane türün gelişebileceğini belirler.

Tüketicilerden başka türler de kilit taşı tür olabilir. Birçok hayvanın yiyecek olarak kullandığı bir bitki türü de bir kilit taşı tür olabilir. Tropikal ormanlardaki incir ağaçları, her yıl birkaç kez meyve üretir; onun için onların meyveleri, diğer ağaçların meyveli ya da ya da az meyveli olduğu zamanlarda bile boldur. Meyveyle beslenen düzinelerce tür, yiyecek başka hiçbir meyve olmadığı zaman incirlere bağlıdır. İncir yiyen hayvanlar arasında meyve yarasaları, papağanlar, tukanlar, güvercinler, sinekkapanlar, *Trogon* spp., sarıasmalar, kemirgenler, uluyan maymunlar ve hatta yakındaki akarsulara düşen incirleri yiyen balıklar yer alır. Bu hayvanların tümü, avcılardan oluşmuş çeşitlilik gösteren bir komünite için av sağlarlar. Ayrıca incir ağaçlarının gövdeleri, birkaç bin böcek türüne, sürüngenlere, kemirgenlere ve kuşlara habitat sağlar. İncir ağaçları olmaksızın dünya genelindeki yağmur ormanlarındaki komünitelerin tür zenginliği, büyük ölçüde azalacaktır.




**57.6 Bazı Denizyıldızları Kilit Taşı Türlerdir** Sarı denizyıldızları (*Pisaster ochraceus*), Washington'nun Olimpik Yarımadası üzerindeki bu kayalıkların aşağı kısımlarındaki midyelerin tümünü avlamıştır. Denizyıldızları, midyeleri tüketmek suretiyle kayalar üzerinde yaratmış olduğu çıplak alanlar, gelgit zonundaki çeşitli türler tarafından işgal edilir.

## 57.2 ÖZET

**Tüketiciler ve diğer türler arasındaki bazı etkileşimler, ardışık olarak yer alan trofik düzeylerdeki türleri dolaylı olarak etkileyen beslenmeyle ilgili bir etkileşim serisinin meydana gelmesiyle sonuçlanır. Kilit taşı türler, bir komünitedeki trofik düzeylerin sayısını ve tür zenginliğini özellikle kuvvetli bir şekilde etkileyen türlerdir.**

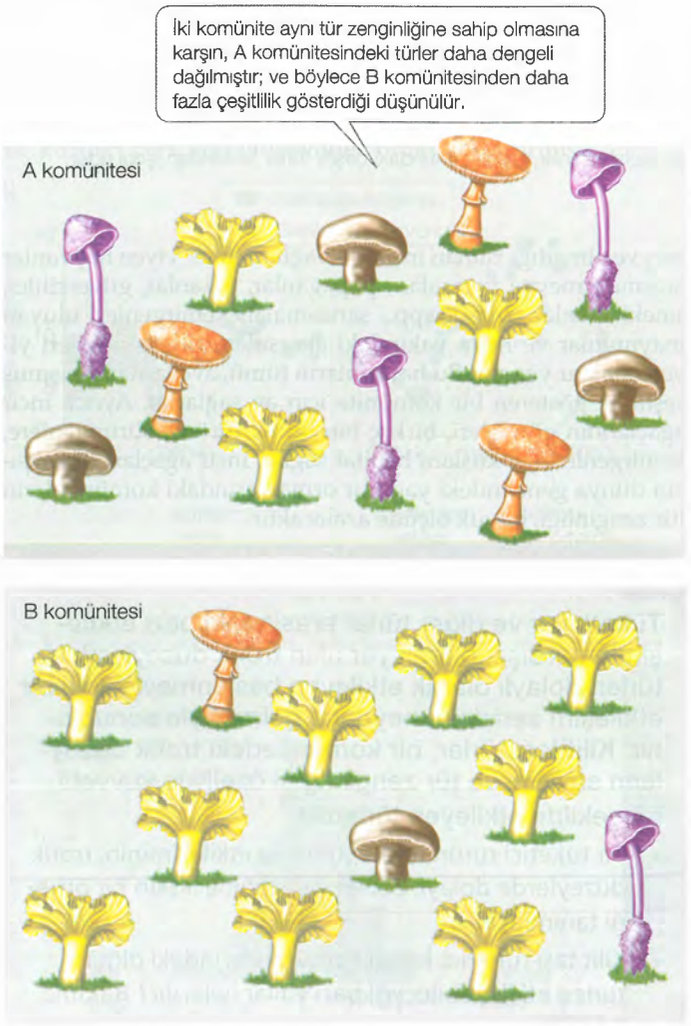
- Bir tüketici türün başka türler ile etkileşiminin, trofik düzeylerde dolaylı etkiler yarattığına ilişkin bir örneği tanımlayınız.
- Kilit taşı türlerin, kendi komünitelerindeki diğer türleri etkileyebileceği bazı yollar nelerdir? Bakınız s.1209

Belirli kilit taşı türlerin kendi komünitelerinin tür zenginliğini nasıl etkilediğini gördük. Fakat tür zenginliği, komünite çeşitliliğinin sadece bir ölçüsüdür. Gelecek kısımda, ekologların tür çeşitliliğini ölçmede izledikleri diğer yollara daha yakından bakacağız.

## 57.3 Ekologlar Tür Çeşitliliğinin Hangi Modellerini Gözlemler?

Komüniteler çeşitlilikleri bakımından açıkça değişiklik gösterir; bu değişiklik coğrafik ölçekte bir lokal alandan dünya boyutuna kadar, zaman ölçeğinde ise bir günden yüzyıllara kadar uzanabilir. İki ya da daha fazla sayıda komünitenin çeşitliliğini karşılaştırmak, zorlayıcı olabilir; çünkü çeşitlilik, ölçüldüğü dereceye (ölçeğe) bağlı olarak birçok farklı elemana sahip olabilir.

- **Alfa çeşitlilik**, tek bir komünite ya da habitat *içerisindeki* çeşitliliktir.
- **Beta çeşitlilik**, *habitat-arası* çeşitliliktir ve bir komüniteden ya da habitattan diğerine tür kompozisyonundaki değişikliğin bir ölçüsüdür.
- **Gama çeşitlilik**, bir coğrafik bölgedeki komünitelerin ya da habitatların yayılış alanındaki *bölgesel* çeşitliliktir.




### Bir komünitenin çeşitliliği çeşitlilik indeksi ile ölçülebilir

Bir komünitenin alfa çeşitliliğini ölçmenin en doğrudan yolu, bir örnekte var olan türlerin sayısını (yani tür zenginliğini) basitçe hesaplamaktır. Örneklenen alan ne kadar büyük olursa, komünitede nadir olan türleri bulma olasılığı o kadar büyük olacak ve komünitenin tür zenginliği ile ilgili değerlendirme daha doğru olacaktır.

Ancak, aynı büyüklükte olan iki komünitenin aynı tür zenginliğine sahip olduğunu söylemek, hikayenin sadece bir kısmını anlatır. İki komünitenin her birinde 12 birey örneklediğimizi varsayalım. A komünitesinden aldığımız örneğimizde, 4 türden her biri 3 birey içermektedir (bireyler düzgün bir şekilde dağılmıştır). Bununla birlikte, B komünitesinden aldığımız örneğimizde bir tür, 9 birey ve diğer üç tür de sadece birer birey içermektedir (düzgün olmayan dağılım). İki komünitenin tür zenginliği aynı (4) olmasına karşın, bolluğu daha az olan ve seyrek olarak karşılaşılan türler, tek ve en bol olan türle karşılaştırıldığından B komünitesinin daha az çeşitlilik gösterdiği düşünülür (Şekil 57.7). Böylece çeşitlilik tahmini, hem tür zenginliğini ve hem de tür eşitliğini dikkate almalıdır.

Ekologlar, çeşitliliği ölçmek için hesaplamada hem tür zenginliğini ve hem de tür eşitliğini esas alan matematiksel formüller geliştirdi. Ölçümlerde yaygın olarak kullanılanlardan bir tanesi, kesin bir matematiksel ifadeye dayalı olan **Shannon çeşitlilik indeksidir**; bu formülle bir dizi örneklenmiş sonraki öğe tahmin edebilir. Örneğin eğer biz Şekil 57.7'deki B komünitesinden bireyleri toplayacak olursak, hangi türün birinci, ikinci, üçüncü vb sırada toplanacağından oldukça eminiz: çoğu zaman, o, en bol tür olacaktır. Shannon çeşitlilik indeksi ($H$), çeşitliliği, bu kesinliğin bir ölçüsü olarak tanımlar. Daha yüksek $H$ değeri demek, bizim örneğimizin tür kompozisyonu hakkındaki kesinliliğimizin daha düşük olacağı, ve böylece, komünitenin çeşitliliği daha büyük olacağı demektir. Başka bir değişle, belirli bir türün bolluğunun yüksek olduğunu bildiğimiz zaman, mantıksal olarak, rastgele bir örneklem içerisindeki türü toplama olasılığından emin olabiliriz.

$H$ değerini, üç basamakta hesaplayabiliriz:

- Bir komünite içerisinde yer alan her bir türün ($p_i$) toplam birey sayısının oranı belirlenir ve o oran, onun logaritmasıyla çarpılır.
- Komünitedeki tüm türler için elde edilen değerler toplanır.
- Matematiksel nedenlerle, sonuç -1 ile çarpılır.

Cebirsel gösterimde, bu hesaplama aşağıdaki gibi yazılır

$$H = -[(p_1 \ln p_1) + (p_2 \ln p_2) + (p_3 \ln p_3) \ldots (p_n \ln p_n)]$$

Tek bir komünitenin alfa çeşitliliğini Shannon çeşitlilik indeksi ile tahmin etmek için, sadece bir örnek içerisinde toplanmış olan bireylerin toplam sayısını ve örnek içerisindeki türlerin sayısını bilmemiz gerekir. Fakat çok sayıda komüniteyi içeren

**57.7 Tür Zenginliği ve Tür Eşitliği Çeşitliliğe Katkı Yapar** Bu iki hipotetik mantar komünitesi, aynı büyüklüktedir (12) ve aynı tür zenginliğine (4) sahiptirler; fakat türlerin eşitliği bakımından farklılık gösterirler. Daha eşit dağılım, daha büyük çeşitlilikle sonuçlanır.

bir coğrafik bölgenin tür çeşitliliğini tanımlamak için, farklı bir yaklaşım gereklidir. Bir komüniteden diğerine tür kompozisyonundaki değişikliği hesaplayan beta çeşitliliğin ölçülmesini hatırlayınız. **Sorenson indeksi** ($C_s$), aşağıdaki şekilde hesaplanan böyle bir ölçümdür:

$$C_s = \frac{2j}{a+b}$$

Formüldeki $2j$, her iki komünitede bulunan türlerin sayısının iki katıdır, $a$ birinci komünitede bulunan türlerin sayısıdır ve $b$ ikinci komünitede bulunan türlerin sayısıdır.

Gama çeşitlilik –çok sayıda farklı komüniteyi içeren coğrafik bölge genelindeki toplam çeşitlilik– bölgeler arasındaki çeşitliliğin karşılaştırılmasında kullanılabilir. Gama çeşitlilik, her bir komünitenin alfa çeşitliliğinin komüniteler arasındaki beta çeşitlilikle birleştirilmesiyle ortaya çıkan değere eşittir.

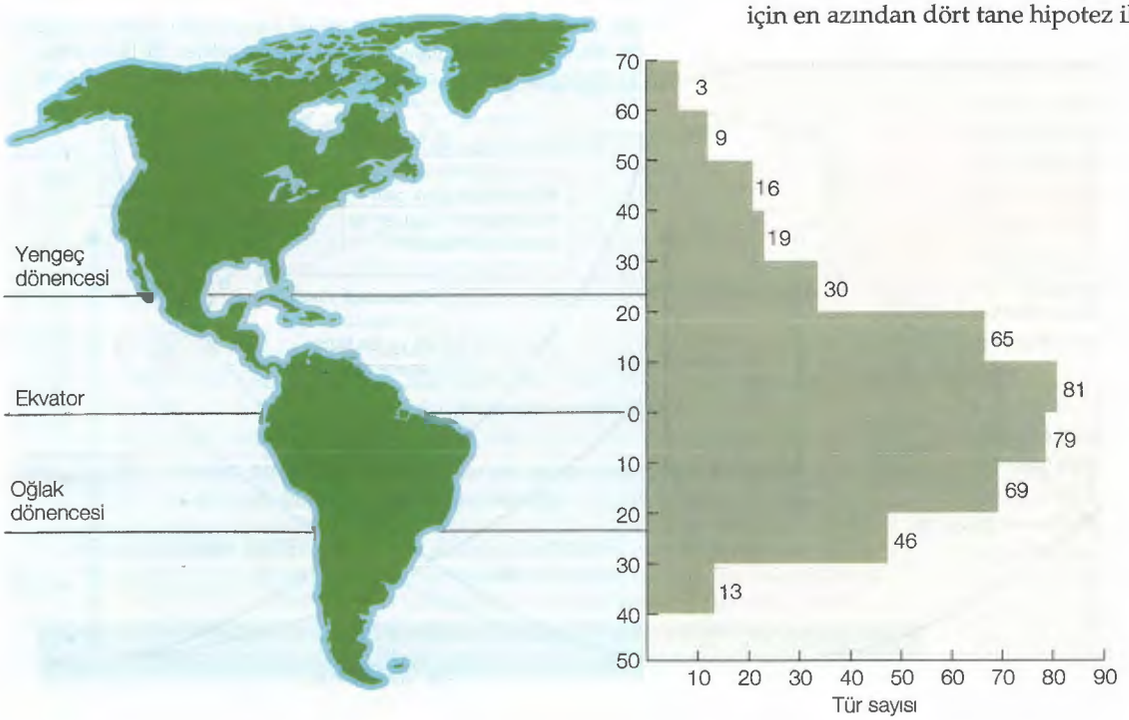
Bir komünite içerisinde, komüniteler arasında ve tüm bir bölge genelinde çeşitliliği paylaştırma, bu komüniteleri meydana getiren türlerin ekolojik özellikleri hakkında olduğu kadar bu komünitelerin oluşturulmasında etkili olan süreçler hakkında da fikir verebilir. Örneğin, karşılaştırılan komüniteler arasında birkaç türün paylaşıldığını gösteren yüksek beta çeşitlilik, bu komünitelerin, büyük ölçüde özelleşmiş olan ve özgün habitat gereksinimleri sergileyen türlerden ya da yayılma yetenekleri zayıf olan türlerden oluştuğu izlenimi uyandırır.

Güney İngiltere'nin bir tarım alanında gerçekleştirilen çeşitlilik modelleriyle ilgili bir çalışma, bu üç çeşitlilik ölçümü hesaplamalarının farklı ölçeklerde nasıl uygulandığını göstermektedir. Araştırmacılar, İngiltere'nin bir kırsal alanındaki üç tip tatlısu komünitesinde –nehirler, göller ve sulama kanalları– bitkileri ve makro omurgasızları örnekledi. Nehirler, yüksek tür zenginliğine (yani, yüksek alfa çeşitliliğe) sahipti; fakat alandaki çoğu nehir aynı tür içeriğine sahipti, böylece nehirden nehre beta çeşitlilik düşüktü. Bunun aksine, göller, tür zenginliği bakımından daha geniş varyasyon sergilemekteydi (yani, yüksek beta çeşitliliğin görüldüğü göllerdeki tür kompozisyonu, nehirlerdeki tür kompozisyonundan çak daha fazla farklılık içermekteydi). Böylece göller nehirlere göre, gama çeşitliliğe –alandaki genel çeşitlilik– daha fazla katkı yapmaktaydı; çünkü onlar, daha özgün ya da nadir türleri içermektedir. Sürpriz bir şekilde, birçoğu sadece kısa bir süre için su içeren sulama kanalları, bu üç komünite tipi arasında en düşük alfa çeşitliliğe (toplam olarak en az sayıda türe) sahipti; fakat su kanallarında bulunan türlerin çoğu, alanda başka hiçbir yerde bulunmamaktaydı; bu türler arasında, sadece geçici sularda yaşayan böcekler (çok nadir rastlanan su kınkanatlıları) yer almaktadır. Göller ve su kanalları, tür bakımından nispeten fakir olmasına karşın, bölgesel çeşitliliğe (yani, gama çeşitliliğine) oransız katkı yapar; çünkü, onların desteklediği az sayıda tür, bölgede başka hiçbir yerde bulunmaz.

### Çeşitlilikte enlemlere göre değişimler her iki yarımkürede de gözlenmektedir

Çeşitliliğin enlemlere göre değişiklik gösterdiği uzun süreden beli bilinmektedir. Alman kaşif ve doğa bilimci olan Alexander von Humboldt, yaklaşık 200 yıl önce, Latin Amerika'da gerçekleştirdiği seyahati için 5 yılını harcadı. Seyahatle ilgili açıklamasında, "tropiklere daha fazla yakınlaştığımızda, renklerin karışımında, formun yapısında ve zerafetinde; ve aynı zamanda süreklilik arz eden gençlikte ve organik yaşamın zindeliğinde daha büyük bir artışın olduğunu" belirtmiştir. Eğer Humboldt, gözlemlediği çeşitliliğin azalmış olacağı kutuplara doğru deniz yolculuğu yapmış olsaydı, onun bunu öğrenmesi sürpriz olmayacaktı. Çeşitlilikteki bu enlemsel değişiklikler, aralarında kuşların, memelilerin ve böceklerin yer aldığı çok çeşitli taksonlarda gözlenmiştir (**Şekil 57.8**).

Çoğu ekolog, çeşitlilikte enlemlere göre kademe kademe bir değişimin olduğunu kabul etmesine karşın, niçin böyle bir değişimin olduğuna ilişkin uzlaşı azdır. Enlemlere göre çeşitlikteki kademe kademe değişimin sorumlusunu açıklamak için en azından dört tane hipotez ileri sürülmüştür:




**57.8 Çeşitlilikte Enlemlere Göre Kademeli Değişiklik** Çatalkuyruklu kelebekler (Papilionidae) arasındaki tür çeşitliliği, ekvatorun hem kuzeyindeki ve hem de güneyindeki enlem dereceleriyle azalma gösterirler. Birçok diğer taksonda da benzer şekilde, enlemlere göre çeşitlilikte kademe kademe değişim gözlenmiştir.

- *Zaman hipotezi*, tropikal bölgelerdeki organizmaların nispeten daha kararlı iklim koşulları altında çeşitlenmek için, ılıman bölgelerdekine göre, daha fazla zamana sahip olduklarını iddia eder.
- *Mekansal heterojenlik hipotezi*, tropikal bölgelerin mekansal olarak daha yüksek heterojenliğe –daha farklı tipte mikroklimalar, vejetasyon, toprak ve diğerleri- ve böylece daha farklı habitatlara ve daha fazla sayıda türe sahip olduğunu ileri sürer.
- *Özelleşme hipotezi*, çeşitlilikte enlemlere göre kademe kademe değişimin olmasını, tropiklerde biyolojik rekabetin büyük olmasına ve bunun da daha daralmış nişlerin ve daha fazla türün ortaya çıkmasına yol açmasına bağlamaktadır.
- *Avlanma hipotezi*, avlanma yoğunluğunun tropiklerde daha büyük olduğunu önerir (ve böylece, özelleşme hipotezi ile ters düşer). Bu hipotezin iddiasına göre, avlanmanın yüksek olduğu yerlerde, av olan populasyonlar öylesine düşük bir düzeyde tutulmaktadır ki türler arası rekabet hiçbir zaman etkili olmamakta ve nadir türler varlığını sürdürebilmektedir.

Tür çeşitliliğinin enlemlere göre kademe kademe değişiminin altında yatan mekanizmalar konusunda ekologlar niçin anlaşamamaktadır? Takson, yerellik ve ölçek ile değişen bu hipotezlerin her birisi için doğrulayıcı kanıtlar bulunabilir. Belki de bu yaygın ekolojik örüntü için birden fazla faktör sorumludur.

## Ada biyocoğrafyası teorisi tür zenginliğinin bir dengeye ulaşacağını ileri sürer

Enlemsel olarak değişim, küresel ölçekte hüküm sürerken, herhangi bir enlem bandı içerisindeki tür çeşitliliğini diğer faktörler etkiler. Örneğin, Batı Hindistan'daki küçük adalar, enlemine bakılmaksızın büyük adalardakinden daha az sayıda kelebek türüne sahip olma eğilimindedir. Ayrıca okyanus adaları, genellikle, karşılaştırılabilir büyüklükteki kıtasal alanlardan, daha az sayıda türe (taksonuna bakılmaksızın) sahiptir. Bu **tür-alan ilişkisi**, habitat alanının büyüklüğü ve o alanın içerdiği türlerin sayısı arasında çok iyi bir şekilde kurulmuş olan matematiksel bir ilişkidir. Biyolog Edward O. Wilson, kendisinin dünya genelinde toplamış olduğu karınca türleri koleksiyonuyla karşı karşıya kaldığında, bu ilişkiden etkilendi. Wilson, Robert Mac Arthur ile birlikte, **ada biyocoğrafyası** teorisini geliştirdi. Onlar, teorilerini sadece iki süreç üzerine dayandırdılar: yeni türlerin bir adaya göçü ve o adada hali hazırda mevcut olan türlerin ortadan kalkması (**Şekil 57.9A**).

Ada biyocoğrafyasının önermesine göre, bir adadaki (ya da coğrafik olarak tanımlanmış ve izole edilmiş bir başka alandaki) tür sayısı, türlerin adaya göç etme oranı ve adadaki mevcut türlerin yerel olarak ortadan kalma oranı arasındaki dengeyi ya da eşitliği göstermektedir. Göç oranı, göçmen sağlayan alandaki türlerin sayısıyla –**tür havuzu** olarak bilinen– kısmen belirlenir. Okyanus adaları örneğinde olduğu gibi, tür havuzu, en yakın ana kara üzerindeki tüm türleri kapsar. Bununla birlikte, adaya ulaşan türlerin hepsi orada varlığını sürdürmeyecektir. Bir adada tür sayısı ne kadar fazla olursa, bu türlerden herhangi birinin ortadan kalkma olasılığı o kadar yüksek olacaktır.

Göç ve ortadan kalkma oranları, diğer iki faktörün etkisi altındadır:

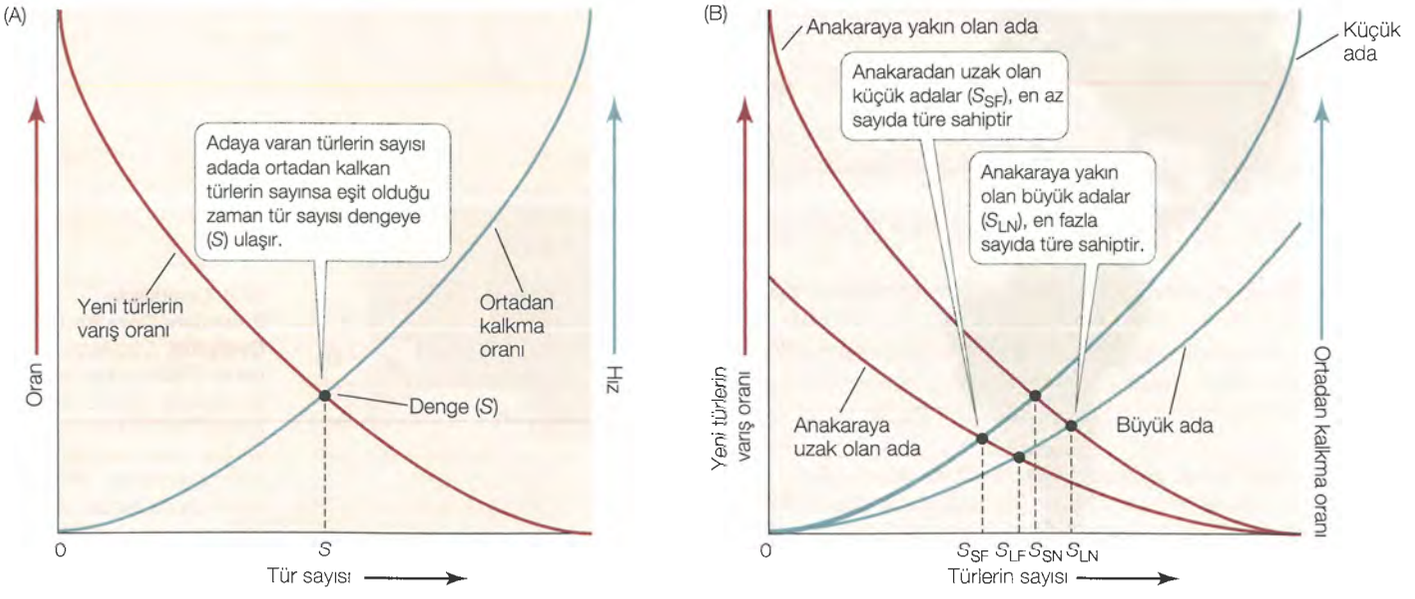
- *Tür havuzundan adanın uzaklığı*. Ada, göçmenlerin kaynağından ne kadar uzak olursa, o kadar daha az sayıda tür başarılı bir şekilde adaya ulaşacak ve göç oranı o kadar düşük olacaktır.
- *Adanın büyüklüğü* (*alanı*). Daha küçük olan adalar, daha az kaynak sağlarlar ve türlerin ortadan kalkma oranı daha yüksektir. Daha büyük adalar, daha büyük habitat çeşitliliği sağlar ve daha büyük populasyonları destekleyebilir (genellikle büyük populasyonlar, küçük populasyonlardan daha düşük yok olma oranlarına sahiptir).

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 57.1 • Biyocoğrafya Simülasyonu

**57.9 MacArthur ve Wilson'un Ada Biyocoğrafya Teorisi**

(A) Yeni türlerin adaya varış oranı ve adada mevcut olan türlerin ortadan kalkma oranı, bir adadaki türlerin denge sayısını belirler. (B) Bu oranlar, adanın büyüklüğünden ve adanın anakaraya olan uzaklığından etkilenir.



# YAŞAMI ARAŞTIRMAK

## 57.10 Ada Biyocoğrafyası Teorisini Test Etmek

Simberloff ve Wilson, dört küçük mangrov adasındaki eklembacaklıları deneysel olarak ortadan kaldırarak, eklembacaklıların adalara yeniden yerleşip çoğalma oranlarını gözlemlemeyi ve ada biyocoğrafyası teorisinin öngörüleriyle ilgili verileri karşılaştırmayı başardı.

**HİPOTEZ** **Faunasızlaştırılan adalar, hızlıca yeniden kolonize olacaklar ve faunasız kılınmadan önce mevcut olan aynı tür sayısına ulaşılacaktır.**

**HİPOTEZ**

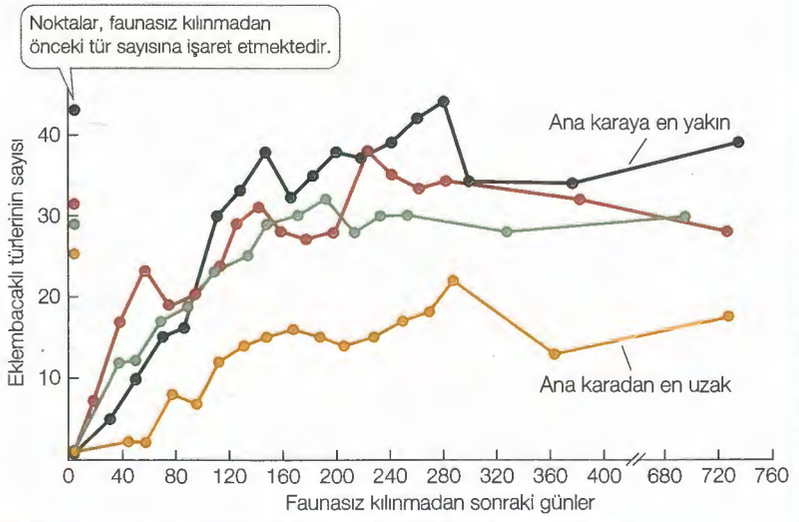
1. Dört tane küçük (11-25m²) mangrov adasındaki karasal eklembacaklı türlerinin sayımını yap.
2. Adalarda yapı iskelesini ve çadırları kur. Bitkilere zarar vermeyen fakat eklembacaklıları öldüren bir kimyasal olan metil bromit ile fumigasyon (dumanla öldürme) uygula.





3. Çadırı kaldır. 2 yıl boyunca düzenli olarak karasal eklembacaklı türlerinin sayımını yap ve yeniden kolonizasyonu gözlemle.

**BULGULAR** Yeniden kolonizasyon, daha yakın adalarda en hızlı; ana karadan en uzakta olanda en yavaştı. Her ada, faunasız kılma olayından iki yıl sonra, yaklaşık olarak deney gerçekleştirilmeden önceki tür sayısına sahip olmuştu.




**SONUÇ** **Veriler, bir adanın belirli bir denge sayısındaki türleri destekler şeklindeki önermeyi desteklemektedir.**

**EK ARAŞTIRMA:** Bu deney, sadece eklembacaklı türleriyle değerlendirilmiştir ve süresi (2 yıl) evrimsel zaman bakımından oldukça kısaydı. Teoriyle ilgili daha geniş tahminler yapabilmek için hangi deneyleri yürütmeniz olasıdır?

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

Bir noktada, kaynaktan ulaşan türlerin sayısı ve ortadan kalkan yerli türlerin sayısı eşitlenir ve bu denge noktasında tür sayısı –*türlerin dengedeki sayısı*– kararlı olarak kalmayı sürdürür (**Şekil 57.9B**).

Wilson ve onun öğrencisi olan Daniel Simberloff, ada biyocoğrafyası teorisini test etmek için zekice bir deney planladılar. Onlar, Florida Keys'de, kırmızı mangrovlardan (*Rhizophora mangel*) oluşmuş 11-18 m çapında dört tane küçük izole kümeyi kullandı. Bu mangrov adaları, Simberloff ve Wilson tarafından her birisindeki eklembacaklı türleri sayılabilecek kadar yeterli küçüklüğe sahipti; daha sonra bu adalar çadır içerisine alındı ve eklembacaklıların tümünü öldürmek için metil bromit gazı uygulandı. Bu faunasızlaştırma işleminin ardından Simberloff ve Wilson, adalara eklembacaklıların yeniden yerleşip çoğalmalarını gözlemledi ve izledi (**Şekil 57.10**). Yeniden kolonizasyon, genellikle hızlıydı; fakat ada biyocoğrafya teorisinin öngördüğü gibi ana karadan en uzakta olan adada en yavaştı. Ayrıca, yine tahmin edildiği gibi, adaların tümü sonuçta, faunasızlaştırma işleminden önceki aynı tür sayısını destekledi.

Ada biyocoğrafya teorisi, Simberloff ve Wilson'un dönüm noktası niteliğindeki çalışmasından sonra yaygın olarak kabul edilmiştir. Ayrıca, bu teori, "doğal deneyler" olarak hizmet eden büyük bozulmaların ardından gelişen yeniden kolonizasyon olayıyla ilgili çalışmalarla geçmişe dönük olarak test edilmiştir. Örneğin Ağustos 1883'de Krakatau adası, bir seri volkanik patlama nedeniyle tahrip oldu ve adada yaşayan canlıların tümü ortadan kalktı. Ada, 1933 yılına gelindiğinde, tekrardan her dem yeşil tropik bir ormanla kaplanmıştı ve adada 271 bitki türü ile ana karadan gelerek buraya yerleşmiş 27 kuş türü bulunmaktaydı (**Tablo 57.2**). Bugün, bitki ve kuş türlerinin sayıları, 1900-1930 yılları arasındaki kadar hızlı artmamaktadır; fakat kolonizasyon ve ortadan kalkma olayları, ada biyocoğrafyası teorisinin öngördüğü gibi devam etmektedir.

Ada biyocoğrafyası teorisi, öylesine güçlüdür ki *habitat adalarına* da –yani elverişli olmayan habitatların oluşturduğu çok geniş alanlar tarafından çevrelenmiş olan izole olmuş yamalar şeklindeki elverişli habitatlara– mükemmel bir şekilde uygulanabilir. Böylece çöldeki bir vaha ya da konutlar tarafından çevrilmiş ovadaki bir obruk, bir okyanus adasında gerçekleşene çok benzer biçimde tür sayısı bakımından bir dengeye ulaşabilir.

### Ösosyallik, soy seçiliminden kaynaklanan bir uç örnektir

Bal arısı örneğinde olduğu gibi, sosyal grup içerisinde üretken olmayan işçilerin de bulunduğu türlere **ösosyal** türler denir. Ösosyalliğin başlıca örnekleri yaban arıları, bal arıları ve karıncalarda, yani böceklerin geniş bir takımını oluşturan *Hymenoptera*'da görülür. Bal arısı kolonisinde, tek üretken dişi olan kraliçe, duruma göre az sayıda erkek yavru oluştursa da, kolonideki diğer binlerce bireyin büyük çoğunluğu (yavrular) kısır dişi işçilerdir. Hymenopterlerde ösosyalliğin evrimini anlamak için, diploid bireylerin dişi, haploid bireylerin erkek olması dolayısıyla **haplodiploidi** adı verilen, eşey belirleme mekanizmalarını bilmek gerekir. Kraliçe, tek bir çiftleşme uçuşu sırasında almış olduğu spermleri ömrü boyunca kullanmak üzere vücudunda taşır ve yumurtalarının döllenip döllenmeyeceğini kendisi kontrol eder. Döllenmemiş yumurtalardan erkek, döllenmiş yumurtalardan ise dişi bireyler meydana gelir.

Dişi tek bir erkekle çiftleşecek olursa aldığı bütün spermler birbirinin aynı olur, çünkü haploid erkekte tek bir takım kromozom vardır ve her bir sperm hücresine bunların tamamı geçer. Bu yüzden, kraliçenin dişi yavrularında, babalarından almış oldukları bütün genler, annelerinden aldıklarının ise ortalama olarak yarısı ortaktır. Dolayısıyla da, kovandaki tüm işçilerde (tüm dişi yavrularda) alellerin ortalama olarak yüzde 75'i ortaktır. Kendileri üreyecek olsalardı, kendi dişi yavrularıyla alellerinin ancak yüzde 50'si ortak olacaktı. Bu yüzden, kendileri yavru yapıp onları yetiştirmektense dişi kardeşlerine bakmakla kendi kapsamlı uyum güçlerini potansiyel olarak daha fazla artırmaları mümkün olur.

Ösosyalliğin evrimleşmesi için haplodiploidi şart değildir. Bu sosyal sistem, yeni koloniler oluşturmanın yüksek maliyetli ya da tehlikeli olması durumunda da ortaya çıkabilir. Ösosyal hayvanların hemen hepsi, içinde yavruların yetiştirildiği incelikli yuvalar ya da galeri sistemleri kurarlar. Böyle bir yapının oluşturulması muazzam bir kaynak yatırımı gerektirir. En ileri derecede ösosyal hayvanlar olan çıplak köstebek fareleri, toplam uzunluğu 5 kilometreyi bulan karmaşık yapılı yeraltı tünel sistemleri içerisinde yaşarlar (**Şekil 53.22**). Bir kolonide 70–80 birey bulunur; fakat bunlardan yalnızca bir dişi ile birkaç erkek üretkendir. Kolonin diğer üyeleri, tünelleri kazan ve bakımlarını yapan, davetsiz misafirlere karşı nöbet tutan, yiyecek (yumru) toplayan ve dışkılarıyla kraliçeyi ve onun yavrularını besleyen kısır işçilerdir. Yeni koloniler bulmaya kalkışan bireylerin başarı şansları çok düşük, yırtıcılara yakalanma riskleri ise çok yüksektir. Bireysel üreme başarı şansı pratikte sıfır olduğunda, bireyin kendi kapsamlı uyum gücünü maksimize etmenin en iyi yolu, kolonide kalmak ve onun ayakta kalmasına yardımcı olmaktır.

*Heterocephalus glaber*



**53.22 Bir Ösosyal Memeli Hayvan** Çıplak köstebek fareleri, tek bir üretken dişi ile az sayıda üretken erkeğin bulunduğu geniş bir kolonide yaşarlar. Kolonin zamanla kazdığı karmaşık bir tünel sistemi içerisinde yaşamlarını sürdürürler.

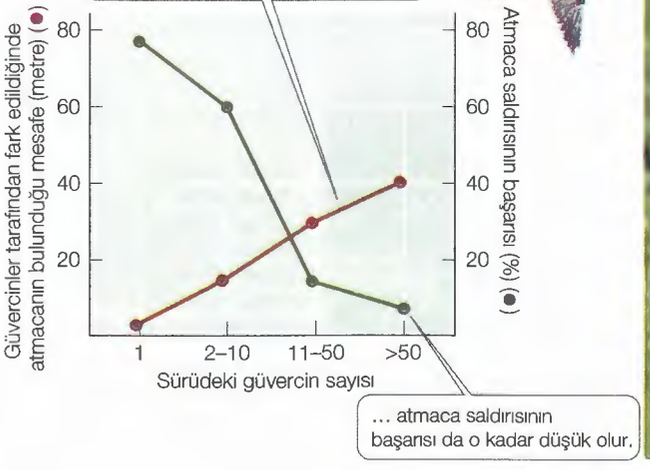
(A)



Atmaca



Tahtalı güvercin




(B) *Spermophilus beldingi*



**53.23 Grup Halinde Yaşama Yırtıcılardan Korunma Sağlar** Grup halinde yaşayan hayvanlar yırtıcıları gözlemenin bedelini grup içinde yayabilirler. (A) Sürüdeki güvercin sayısı ne kadar fazlaysa, güvercinlerden birinin, daha saldırıya geçmeden bir atmacayı tespit etme olasılığı o kadar büyük, atmacanın güvercinlerden birini yakalama olasılığı da o kadar küçük olur. (B) Bir yırtıcıyı tespit etmesi üzerine alarm sesi çıkaran genç bir erkek Belding gelengisi. Bu davranış bireysel olarak kendisinin av olma riskini yükseltse de, birçok yakın akrabasının hayatta kalma olasılığını artırmış olur.

### Grup halinde yaşamanın yararları ve zararları vardır

Üreme başarısına olan doğrudan etkileri bir yana, hayatta kalma açısından sosyal sistemlerin türlü katkıları olabilir, ne var ki bunun çeşitli bedelleri de söz konusudur. Bu yüzden, sosyal davranışın evrimini anlamak için davranış ekolojisinin maliyet-fayda yaklaşımına başvurulabilir.

Grup halinde yaşamanın yararına belirgin bir örnek, yiyecek aramanın daha verimli olmasıdır. Sürüler halinde avlanmakla, Afrika yaban köpekleri (bakınız Şekil 59.17), bir köpeğin tek başına avlaması mümkün olmayan iri vücutlu avları öldürmelerini sağlayan işbirliği stratejilerine başvururlar. Sürü ne kadar büyük olursa, avlanma başarısının oranı o kadar artar. Av öldürüldükten sonra, türdeşlerin varlığı, yaban köpeklerinin avlarını daha iri leş yiyicilere, örneğin sırtlanlara kaptırma riskini de azaltır.

Öte yandan, grup halinde yaşamak, üyelerin kendisinin av olma riskini azaltabilir. Küçük kuşlardan birçoğu sürüler halinde yiyecek arar. Sürü oluşturmanın yırtıcılara karşı koruma sağladığı hipotezini sınamak amacıyla, İngiltere'de bir araştırmacı, eğitilmiş bir atmacayı yabanî tahtalı güvercinlerin üzerine saldı. Atmaca en çok, tek başına olan güvercinlere saldırdığında başarılı oldu. Sürüdeki güvercin sayısı arttıkça, içlerinden bir güvercin yakalama başarısı da azalıyordu (**Şekil 53.23A**). Sürü ne kadar büyükse, sürüdeki bazı bireylerin atmacayı fark edip kaçmaları o kadar hızlı oluyordu. Bu kaçma davranışı, diğer bireyleri de kaçmaları için harekete geçiriyordu.

Avlanma riskini azaltmanın diğer bir yolu, alarm sesi çıkarmaktır, ancak sesi çıkaran, ilgiyi kendi üzerine çekmekle bir risk maliyetine maruz kalır. Belding gelengileri, büyük koloniler halinde açık çayırlarda yaşarlar. Bir gelengi, yüksek, keskin sesler çıkararak bir yırtıcıyı haber verdiğinde yakınlardaki bütün gelengiler kendilerini oyuklarının içine atarlar (**Şekil 53.23B**). Paul Sherman, alarm sesi çıkaranların avlanma riskinin iki kat daha fazla olduğunu göstermiştir; öyleyse bu hayvanlar bunu niye yaparlar? Sherman'ın ve diğer bazı araştırmacıların çalışmaları, bu fedakârlık davranışının ardında soy seçiliminin bulunduğunu ortaya koymuştur. Poligin olan bu türde, erkekler ilkbaharda, içlerinde çok sayıda dişinin savunağının da bulunduğu geniş savunaklar kurar ve buradaki dişileri döllerler. Dişiler daha sonra erkekleri oradan kovarak uzaklaştırırlar. Dişilerin yavruları annelerinin yakınında olurlar, dolayısıyla birbirine komşu dişilerin birbirleriyle kardeş olma olasılıkları yüksektir ve bunlar birbirlerinin yavrusunu korurlar. Sherman, dişilere oranla erkeklerin daha az alarm sesi çıkardıklarını, ayrıca dişilerin, yakınlarında akraba bireyler olduğu zaman daha fazla alarm sesi çıkardıklarını gösterdi.

Sosyal davranışın yararları olduğu kadar zararları da vardır. Grup halinde beslenme ortamdaki her bireye düşen yiyecek miktarını azaltabilir, ayrıca beslenmekte olan bireyler birbirlerinin beslenme etkinliğine müdahalede bulunabilirler. Grup içerisinde yaşayan bireyler çiftleşme ya da yiyecek açılarından, tek başlarına yaşayan bireylere göre daha fazla rekabetle karşı karşıya kalabilirler. Büyük bir grup aslında yırtıcıların dikkatini çekebilir. Ayrıca, yüksek nüfus yoğunluğunda yaşamak hastalıkların yayılması riskini artırır. Yabanî hayvan populasyonlarında hastalıkların taşınmasına ilişkin araştırmalar nispeten yeni bir alan olmakla birlikte, bu tür çalışmalar sosyal gruplar içerisinde yaşayan türlerin tek başına yaşayanlara oranla salgın hastalıklara daha fazla eğilimli olduklarını belirgin hale getirmiştir.

## 53.6 ÖZET

**Sosyal davranışın anlaşılması için, onu gösteren bireylerin uyum gücüne ne şekilde katkıda bulunduğuna bakılabilir. Ebeveyn bakımı açısından eşeyler arasında görülen asimetri, çiftleşme sistemlerinin evriminde kritik önem taşıyan faktördür. Soy seçilimi kuramına göre, bir birey, kendisiyle ortak aleller taşıyan akraba bireylere yardım etmekle kendi uyum gücünü artırabilir. İleri durumlarda, soy seçilimi ösosyalliğin ortaya çıkmasına neden olur.**

- Monogami, poligami ve poliandriye yol açan çevresel koşullar nelerdir? **Bakınız ss. 1134-1135**
- Bireyin, akrabalarına yardım etmekle kendi uyum gücünü nasıl artırabileceğini açıklayınız. **Bakınız ss. 1135**
- Hymenopterlerde ösosyallik niçin yaygındır? **Bakınız s. 1136**
- Grup halinde yaşamanın yararları ve zararları nelerdir? **Bakınız s. 1137 ve Şekil 53.23**

Her bir türün davranışlarının (çevreyi ne şekilde kullandıkları, nasıl yiyecek edindikleri, etkinliklerini zaman ve mekân açısından ne şekilde düzenledikleri vs.) bilinmesi, doğada türler arasındaki etkileşimlerin anlaşılması açısından esastır. İşte bu etkileşimler, kitabın Onuncu Kısmının başlığını oluşturan ekoloji biliminin odağındaki konular arasında yer almaktadır.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 53.1 Davranış Biyolojisinin Kökeni Nedir?

- Ivan Pavlov'un koşullu refleksleri keşfi ve B. F. Skinner'in bir öğrenme modeli olarak **edimsel koşullanma** üzerindeki araştırmaları **davranışçılık** adı verilen, daha çok sıçanlar ve diğer bazı hayvan modeller üzerinde laboratuvar deneyleri yürüten bir yaklaşımın yolunu açtı. **İnceleyiniz Şekil 53.1**
- **Etoloji** davranışın gerek **fiilî nedenleri** (gösterildiği sırada davranışa yol açan sebep nedir; davranış nasıl ortaya çıkmıştır?) gerekse **nihaî nedenleri** (davranış hayvanın uyum gücünü ne şekilde etkiler; akraba türlerdeki benzer davranışlarla nasıl karşılaştırılabilir?) üzerinde durur.
- Etologların ilgilendikleri en önemli konular arasında, **doğuştan getirilmiş davranışlar** ve bunların **uyarıcıları** vardır. Etologlar, belirli bazı davranışların genetik temelli olduklarını ortaya koymak amacıyla **yoksun bırakma** ve yetiştirme deneyleri yapmışlardır.

### 53.2 Genler Davranışı Nasıl Etkileyebilir?

- Yetiştirme deneyleri bir davranışsal fenotipin kalıtım yoluyla aktarıldığını ortaya çıkarabilir. Geni devre dışı bırakma deneyleri bir davranışsal fenotipin ardındaki belirli genlerin rolünü ortaya koyabilir. **İnceleyiniz Şekil 53.4 ve 53.5**
- Davranışların büyük bölümü, çok sayıda genin ardışık şekilde işlev gördüğü ve tek bir gendeki değişiklik için davranışı etkileyecek birçok nokta sunduğu karmaşık özelliklerdir. **İnceleyiniz Şekil 53.6**

## 53.3 Davranış Nasıl Gelişir?

- Hormonlar, gelişen davranışın biçimini ve gösterilme zamanını belirleyebilir. **İnceleyiniz Şekil 53.7**
- Hayvanın sınırlı bir **kritik** ya da **duyarlı dönem** içerisinde belirli bir uyarı grubunu öğrendiği sürece **basılanma** adı verilir. Söz konusu kritik dönem hormonlar tarafından belirlenebilir.
- Akbaşlı serçelerde ötüşün gelişimi ve ortaya çıkışında, türe özgü ötüşü öğrenmeye ilişkin bir genetik yatkınlık, ötüş belleğinin basılanması için bir kritik dönem ve hormonların kontrolündeki bir ötüş sergileme zamanlaması rol oynar. Sosyal etkileşimlerin de rolü olabilir. **İnceleyiniz Şekil 53.9**

## 53.4 Davranış Nasıl Evrimleşir?

- Hayvanın davranışı, kendisinin uyum gücünü etkileyen bir dizi seçimden oluşur. Bu seçimleri yapabilmek için, hayvanlar, çevrelerinde bulunan, yapacakları seçimin uyum güçleri üzerindeki potansiyel etkilerinin güvenilir habercileri olan işaretlerden yararlanırlar. **İnceleyiniz Şekil 53.10**
- Belirli davranışların uyum gücü açısından değerlerini araştırmak için **maliyet-fayda yaklaşımı**ndan yararlanılabilir. Davranışın maliyeti tipik olarak üç bileşenden oluşur; bunlar ***enerji***, ***risk*** ve ***fırsat maliyetleri***dir. **İnceleyiniz Şekil 53.11, ANİMASYONLA ÖĞRENME 53.1**
- **Optimal beslenme kuramı**na göre, hayvanların, enerji kazançlarını en az maliyetle maksimize eden beslenme davranışları göstermeleri gerekir. **İnceleyiniz Şekil 53.13, ANİMASYONLA ÖĞRENME 53.2**

## 53.5 Davranışın Altında Hangi Fizyolojik Mekanizmalar Yatar?

- **Sirkadiyen ritimler** günlük davranış döngülerini kontrol eder. Çevreden alınan zamanla ilgili işaretler olmadığında sirkadiyen ritimler genetik programlı bir periyotla serbest şekilde işler. Bunlar normal olarak, çevresel işaretler tarafından aydınlık-karanlık döngüsüne ***eklemlenirler***. **İnceleyiniz Şekil 53.15, ANİMASYONLA ÖĞRENME 53.3**
- **Yıllık ritimler**, sinirsel temeli henüz bilinmeyen içsel yıllık döngülerdir.
- Hayvanların çevrede yollarını bulmak için kullandıkları üç navigasyon şekli kılavuzlama (yeryüzü işaretlerine bakarak yön bulma), mesafe-yön navigasyonu ve çift koordinatlı navigasyondur. Navigasyon mekanizmaları arasında gökyüzü navigasyonu ve zamana göre ayarlanan güneş pusulası da vardır. **İnceleyiniz Şekil 53.16 - 53.18, ANİMASYONLA ÖĞRENME 53.4**
- Bireylerin davranışları, bilgi aktarımı eğer hem alıcının hem de vericinin yararına ise, iletişim sinyallerine dönüşebilir.
- Kimyasal iletişim sinyalleri (feromonlar) ileri derecede özgül olabilir ve uçuculuklarına ve yayılabilirliklerine bağlı olarak etki süreleri farklı olabilir. Görsel sinyaller karmaşık mesajları hızlı bir şekilde taşıyabilirler ama alıcının göndericiye bakıyor olması gerekir. İşitsel sinyaller uzun mesafeleri kat edebilir, alıcının odaklanmasını gerektirmez, ayrıca yöne ilişkin bilgi vermek ya da bunu saklamak üzere değişime uğratılabilir. Dokunsal sinyaller ise iç içe yaşayan hayvanlar tarafından kullanılır ve karmaşık mesajlar taşıyabilir. **İnceleyiniz Şekil 53.19, WEB AKTİVİTESİ 53.1**

## 53.6 Sosyal Davranışlar Nasıl Evrimleşir?

- Çiftleşme sistemlerinin evrimi, türün yaşadığı ortamda her bir eşin uyum gücü açısından maruz kaldığı maliyete ve buna olan yararına bakılarak anlaşılabilir. Bir erkeğin birden fazla dişiyi kontrol altında tutup onlarla çiftleştiği **poligin** çiftleşme sistemleri erkeğin üreme başarısı açısından büyük bir çeşitliliğin ortaya çıkmasına neden olabilir. Bir dişinin birden fazla erkekle çiftleştiği **poliandri** ise, yavruların hayatta kalması açısından erkeğin katkısının elzem olduğu durumlarda evrimleşme olanağı bulur.
- Bireyin yavru yapmakla elde ettiği uyum gücünün (**bireysel uyum gücü**) yanı sıra, kendisiyle ortak aleller taşıyan akrabalarının üreme başarısını artırmakla elde ettiği uyum gücünün hepsine birden **kapsamlı uyum gücü** denir. **Soy seçilimi**, davranışta bulunanın aleyhine bile olsa akrabalar lehine gösterilen **fedakârlık** davranışını kayıracak şekilde işleyebilir, ancak bunun için, davranışı gösterenin kapsamlı uyum gücünün artması şarttır.
- Hymenoptera'da görülen, **haplodiploidi**ye bağlı eşey belirleme mekanizmasında, üretken olmayan işçiler arasındaki ortak alellerin sayısı, dişi ile kendi yavruları arasındaki ortak alellerin sayısından daha fazladır. Haplodiploidi, bu grupta soy seçilimi yoluyla ösosyalliğin evrimleşmesini kolaylaştırmış olsa gerektir. **Ösosyallik** aynı zamanda, bireysel üreme şansının ileri ölçüde düşük olduğu diploid türlerde de ortaya çıkmıştır.
- Grup halinde yaşamak daha etkili beslenme, yırtıcılardan korunma gibi yararlar sağlar ama yiyecek rekabetinin artması, hastalıkların daha kolay bulaşması gibi sakıncaları da vardır.

**Bu bölümde geçen kavramları tekrar etmek için, Bakınız WEB AKTİVİTESİ 53.2.**

# DENEME TESTİ

1. Doğuştan getirilmiş davranışlara ilişkin olarak, aşağıdakilerden hangisi *yanlıştır*?
   *a*. Gösterilmeleri hormonal koşullara bağlı olabilir.
   *b*. Türe özgü, karmaşık uyarılarla harekete geçerler.
   *c*. Oldukça basmakalıp ve türe özgüdürler.
   *d*. Hayvan o davranışı, daha önce hiç görmemiş olsa bile sergileyebilir.
   *e*. Genetik temelli olduğu, yetiştirme deneyleriyle ortaya konabilir.

2. Aşağıdakilerde hangisi, bir davranışı göstermenin bedellerinden *değildir*?
   *a*. Enerji maliyeti
   *b*. Yaralanma riski
   *c*. Fırsat maliyeti
   *d*. Yırtıcı saldırısına uğrama riski
   *e*. Bilgi maliyeti

3. Geceleri göç eden kuşlar,
   *a*. doğuştan getirdikleri bir yıldız haritasına sahiptirler.
   *b*. yönlerini belirlerken, zamana ve gökyüzünde bir yıldız takımının konumuna bakarlar.
   *c*. gökyüzünde belirli bir noktaya bakarak yön bulurlar.
   *d*. kritik önem taşıyan bir ya da birden fazla takımyıldıza basılanırlar.
   *e*. yıldızlara bakarak, yönü değil mesafeyi belirlerler.

4. Gökyüzünü gören bir kafesin batı tarafında yiyecek arayacak şekilde eğitilmiş olan bir kuş, daha sonra ışık döngüsünün kontrol altında tutulduğu bir odaya konulmuş, böylece kuşun sirkadiyen ritmi 6 saat geri evreli hale getirilmiştir (yani, kuşun sirkadiyen ritmi gerçek zamanın 6 saat gerisinde kalmıştır). Bu kuş, gerçek zamana göre tam öğle vakti olduğunda yeniden açık kafese bırakılacak olursa, yiyeceği hangi yönde arayacaktır?
   *a*. kuzeyde

*b.* güneyde
*c.* doğuda
*d.* batıda

5. Kılavuzlama yapabilen bir hayvan,
   *a.* zamana ayarlı bir güneş pusulasına sahiptir.
   *b.* geceleri gökyüzündeki sabit bir noktaya bakarak yön bulur.
   *c.* iki nokta arasındaki mesafeyi bilir.
   *d.* yeryüzü işaretlerini bilir.
   *e.* bulunduğu enlem ve boylamı bilir.

6. İletişim hakkındaki aşağıdaki ifadelerden hangisi *doğrudur*?
   *a.* Karmaşık bilgiler feromonlar yoluyla aktarılamaz.
   *b.* Karmaşık ortamlarda görsel sinyaller avantajlıdır.
   *c.* İşitsel iletişimde, sinyalcinin bulunduğu yer her zaman belirli olur.
   *d.* Feromonların bir avantajı, mesajın bir süre kalıcı olmasıdır.
   *e.* Bal arılarının dansı görsel sinyallere örnek oluşturur.

7. Aşağıdakilerden hangisi, genel olarak grup halinde yaşamanın bedellerindendir?
   *a.* Predasyon riskinin artması
   *b.* Beslenmenin engellenmesi
   *c.* Hastalıklara ve parazitlere daha fazla maruz kalma
   *d.* Eş edinmenin güçleşmesi
   *e.* Yukarıdakilerin hepsi

8. Çiftleşilecek eşin seçiminde aşağıdakilerden hangisi etkili olabilir?
   *a.* Potansiyel eşin rekabet yeteneği
   *b.* Potansiyel eşin elinde bulundurduğu savunak
   *c.* Potansiyel eşin rekabet yeteneğinin yanı sıra, elinde bulundurduğu savunak
   *d.* Potansiyel eşin kur yapma gösterisi
   *e.* Yukarıdakilerin hepsi

9. Fedakârlık davranışı,
   *a.* bireyin kapsamlı uyum gücünü artırabilir.
   *b.* haplodiploid eşey belirlenmesine bağlıdır.
   *c.* en yaygın şekilde, akraba olmayan bireyler arasında görülür.
   *d.* davranışı gösterenin uyum gücünde daima net bir azalmaya yol açar.
   *e.* monogam çiftleşme sistemi için karakteristiktir.

10. Sosyal bir grup ösosyal diye niteleniyorsa,
    *a.* grup üyeleri çok sıkı ilişkiler içerisindedir.
    *b.* bazı grup üyeleri diğerlerinden çok daha fazla sayıda yavru sahibi oluyordur.
    *c.* grup üyeleri arasında baskınlık hiyerarşisi mevcuttur.
    *d.* genç bireyler, yavru büyütmede ebeveynlerine yardımcı olmak üzere grup içerisinde kalıyorlardır.
    *e.* grup içerisinde, üretken olmayan yardımcı bireyler vardır.

## TARTIŞMA

1. Sığır kuşları yuva parazitidir. Dişi sığır kuşu yumurtasını başka bir kuş türünün yuvasına bırakır; bu kuş yumurtanın üzerinde oturur, sonra da yavruları büyütür. Sizce, sığır kuşlarında ötüş biçimi ne şekilde edinilmektedir? Belirli bir bölgede, sığır kuşları çoğunlukla belirli bir kuş türünü parazitlemektedir. Sizce dişi sığır kuşları bu davranışı nasıl öğrenmektedir? Hipotezinizi sınamak için ne yapardınız?
2. Erkek köpekler çiş yaparken arka ayaklarından birini kaldırır. Dişi köpeklerse çömelir. Erkek bir yavru köpeğe yeni doğduğunda östrojen enjekte edilecek olursa, ömrü boyunca artık çiş yaparken hiçbir zaman ayağını kaldırmaz, hep çömelir. Bu durum nasıl açıklanabilir?
3. İnce gagalı yelkovan, kışı Antarktika'da, yazları Kuzey Kutup bölgesinde geçiren bir kuştur. Bu tür, yön bulmak için güneşten ya da yıldızlardan yararlanacak olsa ne gibi sorunlarla karşılaşırdı? Bu kuşun yazlık ve kışlık beslenme bölgeleri arasındaki yolu bulmak için kullandığı araç en yüksek olasılıkla ne olabilir?
4. Yardımcıların söz konusu olduğu omurgalı türlerinin büyük kısmında, yardımcılar üreyebilecek durumdadır ve bunların çoğu daha sonra kendileri yavru sahibi olurlar. Ösosyal böcekler içerisinde, üretken olmayan kastlar defalarca evrimleşmiştir. Omurgalılarda kısır kastların evrimleşmemiş olması, omurgalılar ile böcekler arasındaki hangi farklılıklarla açıklanabilir?

## EK ARAŞTIRMA

Hayvan göçleri konusundaki deneyler, hayvanların zamana ayarlı bir güneş pusulasından ya da mesafe-yön navigasyonuna esas olmak üzere geceleri gökyüzünde sabit bir noktanın belirlenmesinden yararlanabildiklerini göstermektedir. Ne var ki, albatros gibi deniz kuşlarının yuvaya dönüş becerilerine ilişkin gözlemler, hayvanların gerçek ya da çift koordinatlı navigasyon yapabildiklerine işaret etmektedir. Bu hayvanların bu tür bir yeteneği olduğunu doğrulamak için ne gibi deneyler yapılabilir? Peki, bu hayvanların kullanıyor olabilecekleri mekanizmalara ilişkin hipotezleri sınamak için ne gibi deneyler yapılabilir? (*İpucu*: Enlemi belirleme aracı olarak, güneşin ufuktan yüksekliğinin ya da Dünya'nın manyetik kuvvet çizgileri açısının kullanıldığı en az iki hipotez söz konusudur.)

## VERİLERLE ÇALIŞMA yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ

**Beslenme Davranışının Maliyeti ve Yararları** Şekil 53.13'e dayanan bu alıştırmada, Werner ve Hall'in mavi solungaçlı güneşbalıklarıyla yaptıkları deneylerde kullanılan yöntemleri ve araştırmacıların elde ettikleri bulguları analiz edecek, davranışları nicel hale getirmeye çalışan bu gibi deneylerle ilgili soruları yanıtlayacaksınız.

# 54 Ekoloji ve Yaşamın Dağılımı

## Gübre meydana gelir

1788'de Büyük Britanya'dan yerleşimcileri taşıyan on bir gemi yerleşimcilerin kıtada yeni bir Avrupa kolonisi kurmak için ihtiyaç duyacakları malzemelerin tamamı ile dolu olarak Avustralya kıyılarına (o zamanki adı Yeni Güney Galler idi) yanaştı. Gelen yük, önemli bir hayvancılık endüstrisini kurmayı sağlayacak iki boğa ve beş inekten oluşuyordu. Ancak, yerleşimciler kendileriyle birlikte gübre böceği getirmeyerek büyük bir hata yaptılar.

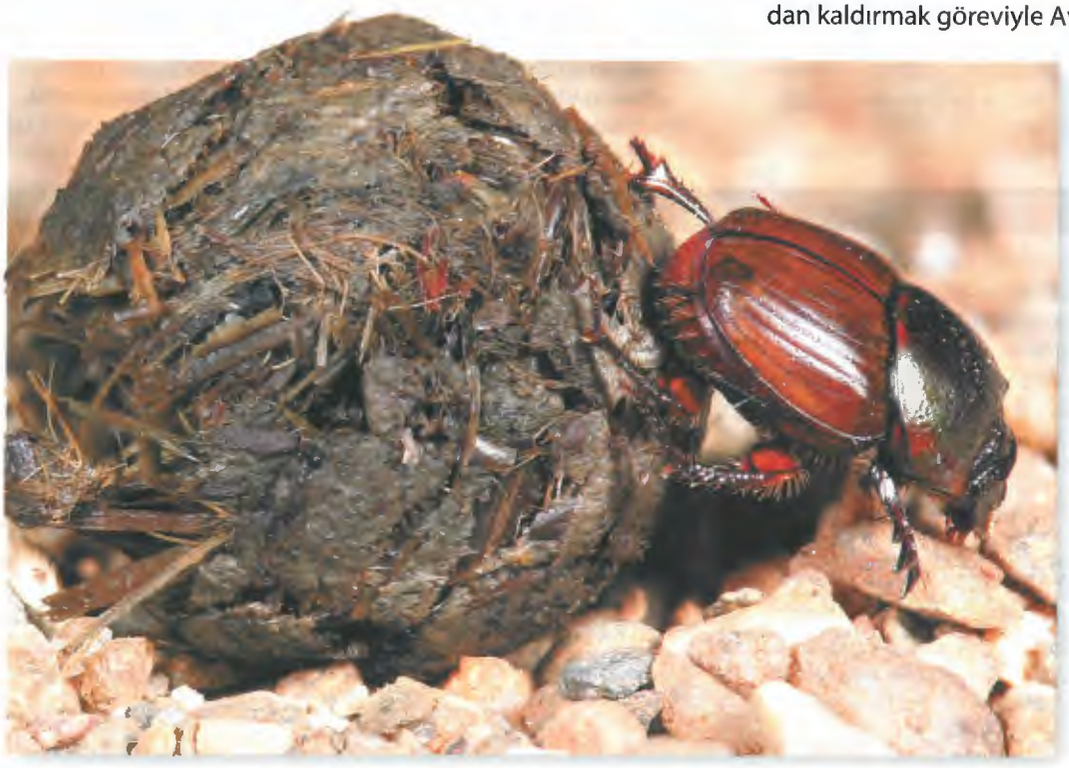
Gübre böcekleri larva yaşamları sırasında omurgalıların, öncelikle otlayan memelilerin gübresini ya da dışkısını tüketen böcek türlerindendir. Bazı türler doğrudan içine yerleşen gübre parçasına yumurtlar, bazıları ise gübre parçasını bölerek yuvarlak hale getirir ve yuvarlayıp götürerek gömerler. Kanguru, kısa kuyruklu keseliler ve diğer yerel keseli memelilerin kuru ve lifli dışkılarını işleyip gömmeye alışık olan Avustralya'nın yerli gübre böcekleri hızla çoğalan sığır ve koyunların ürettiği çok miktarda taze dışkıyı işleyemediler.

Bir inek günde 10-12 dışkı parçası bırakabilir ve bunu parçalayıp gömecek gübre böceği olmayınca binlerce dönüm Avustralya merası, otlayan çiftlik hayvanları için kullanışsız hale geldi.

Bundan başka, sığır dışkısı Avutralya çalı sineği, (*Musca vetustissima*) larvaları için eşsiz bir doğal habitat oluşturdu ve bunun sonucunda sinek populasyonunda çok büyük bir artış gerçekleşti. İnsanların yüzüne doğru uçan sinekler o kadar rahatsızlık verdi ki Avustralya'nın bazı bölgelerinde yılın bazı zamanlarında yemek, içmek hatta nefes almak bile neredeyse imkansız hale geldi.

1964'te Avustralya'nın ulusal bilim kurulu dışkı sorununu ele aldı. Entomologlar sığır dışkısını işleyip gömebilecek gübre böceği türleri bulmak için Afrika'ya ve dünyanın diğer bölgelerine gittiler. Böyle bir tür olan *Onthophagus gazella* ilk olarak 1968'de Güney Afrika'dan ülkeye getirildi. Ertesi yıl dört tür daha geldi ve 1984 yılı itibarıyla dünyanın her tarafından 50 gübre böceği türü, sığır dışkısını temizleyip ortadan kaldırmak göreviyle Avustralya'ya getirtilmişti.

Farklı habitat ve iklim şartlarına gereksinim duyan birçok türün Avustralya kıtası boyunca çeşitli çevreleri sarması gerekiyordu. Proje sadece sinek populasyonunu düşürmekle kalmayıp başka istenen etkiler de ortaya çıkararak ses getiren bir başarı ortaya koydu.



**Avustralya'da *Onthophagus gazella*** Afrika'dan getirilen gübre böcekleri sığır gibi memelilerin ürettiği yaş gübreyi işleyebilirler.



**Avustralya Çalı Sineğinden Kurtuluş** Gübre böceklerinin ithal edilmesi aslında Avustralya hayvancılık endüstrisini sığır ve diğer dışardan getirilmiş memelilerin dışkısından beslenen Avustralya çalı sineklerinin yolaçtığı hastalıklardan kurtardı.

Gübre böcekleri sığırlardaki yuvarlak kurt, kancalı kurt ve diğer dışkıyla beslenen kurtların neden olduğu parazitik enfeksiyon vakalarını azalttılar ve dışkıdan toprağa azot salarak otlak alanların verimliliğini artırdılar.

Avustralya'ya sığırları getiren yolcuların ve mürettebatın büyük bir ekolojik deneyimi taşıdıklarından haberleri yoktu. Bilerek ya da bilmeyerek insanlar her çeşit organizmayı kendi yerel habitatlarından daha önce hiç yaşamadıkları yerlere taşıyorlardı. Şimdi organizmaları mevcut topluluklara taşımanın beklenmedik yankılarının olabileceği ve küçük organizmaların bile ekosistemlerde enerji akışında ve beslenme döngüsünde büyük etkileri olabileceği çok açıktır.

**BU BÖLÜMDE** Ekolojinin alanını tanımlayacak ve tanıtacağız. İklim ve jeolojik tarihi içine alan çevrenin fiziksel etkilerinin organizmaların bolluğunu ve dağılımını nasıl etkilediğini göreceğiz. Daha sonra Yeryüzündeki organizmaların dağıldığı başlıca biyomları, biyocoğrafik bölgeleri ve sucul çevreleri tanıtacak ve açıklayacağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


54.1 Ekoloji nedir?
54.2 İklimler Coğrafik Olarak Niçin Değişiklik Gösterir?
54.3 Biyom Nedir?
54.4 Biyocoğrafik Bölge nedir?
54.5 Sucul Çevrelerde Yaşam Nasıl Dağılır?


# 54.1 Ekoloji Nedir?

**Ekoloji** organizmalar ve organizmalar arasındaki ilişkileri ve bunların fiziksel çevresi arasındaki karşılıklı etkileşimleri araştıran bilimdir. Ekoloji, biyolojik bilimlerin nispeten yeni bir dalıdır; aslında, 1866'ya kadar resmî bir adı bile yoktu. Evrimsel biyoloji gibi, ekoloji de varlığını *Türlerin Kökeni*'nin odak noktasını "organik varlıkların birbirleri ve yaşamın fiziksel şartları ile birlikte uyumu" olarak tanımlayan Charles Darwin'e borçludur. Darwin'den son derece etkilenmiş bir Alman biyologu olan Ernst Haeckel, bu yeni girişim için yeni bir kelime oluşturdu: Organizmanın bütün çevresini kuşatan "ev" anlamına gelen Yunanca *oikos* kökünden *ekoloji*. Haeckel'in açıkladığı gibi, "Ekoloji Darwin tarafından varlığını devam ettirme mücadelesinin şartları olarak atıfta bulunulan bütün bu karmaşık karşılıklı ilişkilerin araştırılmasıdır."

Ekoloji somut, anlaşılabilir dünyanın yorumlanmasını sağlar. Enzim-substrat etkileşimlerinin *sonuçları* görülebilir olmasına rağmen, reaksiyonların kendisi sıradan bir gözlemci için kolaylıkla görülemez. Bunun aksine, organizmaların kendileri arasında, organizmalar arasında ve onların çevreleri arasındaki etkileşimler süreklilik ve ustalıkla gözlemlenebilir. Bununla birlikte, bu gözlemlerin analizleri çoğu zaman ek araştırma gerektirir. Kelebeklerin çiçekleri dolaşmaları ve estetik olarak hayranlık duyulması yüzyıllardır bilinmesine karşın, kelebeklerin polen taşımak suretiyle çiçeklere yararlı bir hizmet sağladıklarının ekolojik içyüzü 250 yıldan daha kısa zamanda anlaşılmıştır.

Kendimizin çevre ile karşılıklı etkileşimleri hakkında karar verirken, güvenli bilim ihtiyacı için ekoloji araştırmaları diğer önemli nedendir. İnsanlar, muazzam bir organizma çeşitliliğinin biyotik çevresinin bir parçasıdır ve faaliyetlerimizin fiziksel çevre vasıtasıyla enerji akışı ve besin döngüsü üzerinde kuvvetli etkisi vardır. Ekologlar insan faaliyetlerinin sonuçları hakkında tarafsız veri sağlayabilir. Ekoloji anlayışı sürdürülebilir bir şekilde gıda yetiştirme yeteneğimizi, zararlılar ve hastalıkları güvenli ve etkin bir şekilde yönetebilmemizi, sel ve yangın gibi doğal felaketlerle başa çıkabilmemizi büyük ölçüde geliştirir. Anlayışımız ne kadar büyük olursa kendimiz ve diğer organizmalar için beklenmedik sonuçlar silsilesine yol açmadan bütün bu şeyleri başarma ihtimali de o kadar büyüktür.

### Ekoloji, çevrecilik ile aynı değildir

Ekolojiyi tanımlarken önemli olan neyin ekoloji *olmadığını* vurgulamaktır. "Ekoloji" bazen "çevrecilik" ile eşit tutulur, fakat iki terim birbirinin yerine geçmez. Ekoloji doğal dünyada karşılıklı etkileşimler hakkında bilgi üreten bir bilimdir;

araştırma alanı olarak doğası gereği insan ilişkileri üzerine odaklanmaz. **Çevrecilik** doğal kaynakların ve ekosistemlerin yönetimi ile ilgili hem kişisel kararlar hem de devlet politikası için bilgilendirmek amacıyla ekonomi, etik ve diğer bir çok düşüncelerle birlikte ekolojik bilginin kullanımıdır.

### Ekologlar ekosistemlerin biyotik ve abiyotik bileşenlerini araştırır

Başlangıcından beri ekoloji, çevrenin hem canlılar ya da **biyotik** bileşenlerini hem de **abiyotik** ya da fiziksel ve kimyasal bileşenlerini kapsamıştır. Fakat Haeckel'in zamanından beri alan gelişmiş ve oldukça çeşitlenmiştir. Sadece birkaçının adını vermek gerekirse, matematiksel modeller, moleküler teknikler ve uydu görüntüleme gibi yeni araçların sürekli olarak artması yanında özellikle fizik bilimleri gibi başka alanlarla yeni bağlantılar ekolojik araştırmaları dramatik bir şekilde değiştirmiş bulunmaktadır. Ancak, nihai hedef yine de aynı kalmıştır: Organizmaların dağılımı ve sayısını etkileyen biyotik ve abiyotik faktörleri tanımlamak ve anlamak.

## 54.1 ÖZET

**Ekoloji, organizma ve organizmalar arasındaki ilişkiler ile bunların fiziksel çevresi arasındaki karşılıklı etkileşimlerin araştırılması bilimidir.**

- Ekolojiyi yararlı bir bilimsel girişim olarak düşündürecek bazı sebepler nelerdir? Bakınız s. 1141
- Ekoloji çevrecilikten nasıl ayrılır? Bakınız s. 1142–1143

İklim organizma çeşitlerinin belirli bir yerde yaşama ve çoğalmalarını belirleyen abiyotik faktörlerden birisidir. Çünkü iklimler organizmaların dağılımı ve çoğalması üzerinde sınırlar koyar. Yeryüzünün iklimini anlamak ekoloji çalışmamıza başlamak için iyi bir yerdir.

## 54.2 İklimler Coğrafik Olarak Niçin Değişiklik Gösterir?

*Hava* ve *iklim* terimlerinin her ikisi de sıcaklık, nem, yağış, rüzgar yönü ve hızı gibi atmosferik koşulları işaret etmekle birlikte farklı zaman ölçeğine başvururlar. **Hava** özel bir yer ve zamandaki atmosferik koşulların kısa süreli durumudur; oysa **iklim** ortalama atmosferik koşullar ve bunların özel bir yer ve zamanda daha uzun sürede değişimini işaret eder. Bir başka deyişle iklim beklediğiniz, hava ise bulduğunuz şeydir. Organizmaların havaya tepkisi örneğin, ani bir yağmur fırtınasına karşı sığınak aramak ve sıcaklık düştüğünde ısınmak için titremek gibi genellikle kısa sürelidir. Diğer taraftan, iklime karşı tepkiler fizyoloji, morfoloji ve davranışı etkileyen adaptasyonlar şeklinde olmaya meyillidir. Bu adaptasyonlar evrim süresinde çeşitliliğe sevkeden güçler arasındadır.

### Küresel iklimler güneş kaynaklıdır

Hava sıcaklığını belirleyen güneş enerjisi girişi Dünya'da iklimlerin ana belirleyicisidir. Solar yayınımın yoğunluğu Dünya'nın şekli ve ekseninin eğimine ve güneş etrafındaki yörüngesine göre değişiklik gösterir. Dünya yüzeyinin belli bir birimine ulaşan güneş enerjisi miktarı esas olarak güneş ışınlarının açısına bağlıdır (**Şekil 54.1**). Yüksek enlemlerde (kutuplara yakın bölgeler) güneş ışığı Dünya'ya ışığın dik olarak geldiği Ekvator'dan daha geniş bir alana (ve böylece yoğunluğu daha az) yayılacak şekilde bir açıyla vurur. Ayrıca, güneş ışınları bir açıyla geldiğinde Dünya atmosferinden geçmeli, böylece bunların enerjisinin çoğu yeryüzüne ulaşmadan önce emilir ve geri yansıtılır. Güneş enerjisi girişindeki bu farklılıktan dolayı kutuplardaki hava Ekvator'dakinden daha soğuktur. Yıl boyunca ortalama hava sıcaklığı deniz seviyesinde (yaklaşık 110 km) her enlem derecesi için yaklaşık 0.76°C azalır. Ayrıca, Dünya'nın ekseninin güneşe göre eğiminden dolayı, yüksek enlemlerde hem gün uzunluğunda hem de yıl boyunca ulaşan güneş enerjisi açısından daha büyük değişiklikler olur ki bu da sıcaklıkta daha çok mevsimsel değişikliğe neden olur.

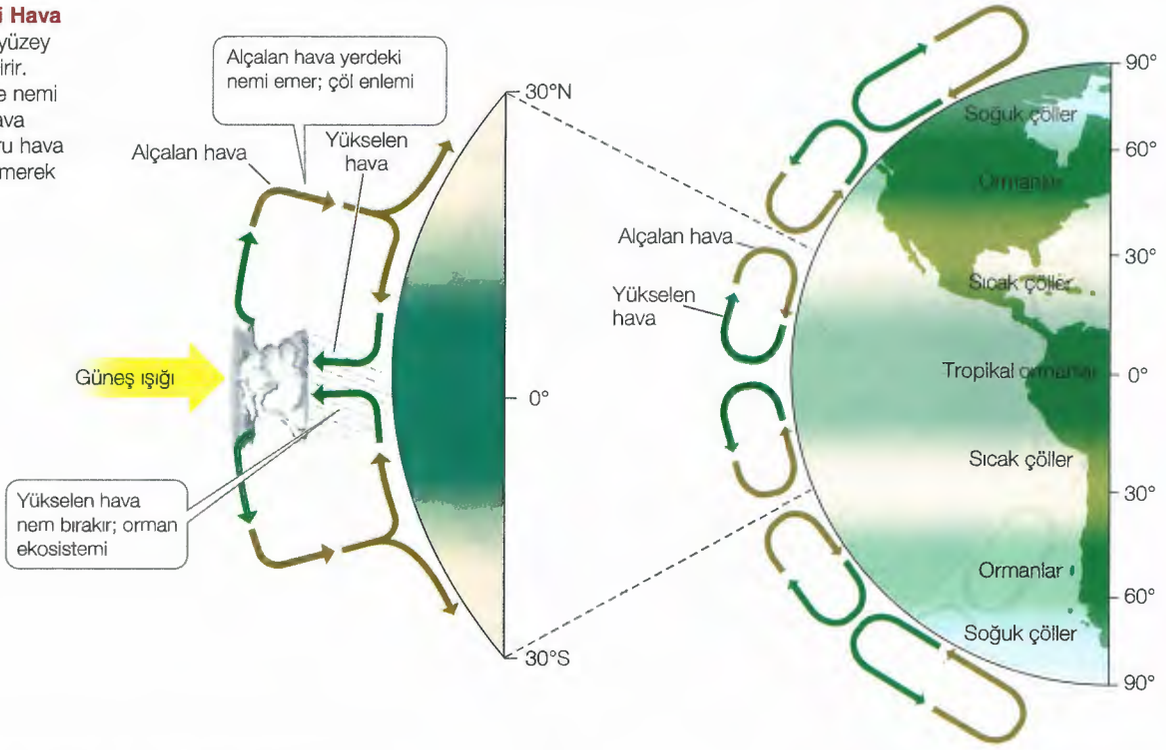
Dünya yüzeyine en yakın atmosferde hava sıcaklıkları yükseklikle birlikte de azalır, bundan dolayı, deniz seviyesindeki sıcaklıklar aynı enlemdeki dağ zirvelerinden daha sıcaktır.

### Güneş enerjisi girişi atmosferik döngü modellerini belirler

Isıtılan bir hava kümesi genişler (yani, molekülleri birbirinden daha çok ayrılır) ve yoğunluğu soğuk havadan daha az olduğu için sıcak hava yükselir. Ancak yükseldikçe çok az molekül tuttuğu için soğur. Soğuk hava sıcak hava kadar nem tutamaz; böylece genişleyen ve soğuyan hava nemi yağış şek-




**54.1 Güneş Enerjisinin Girişi Enlemle Değişir** Gelen güneş ışığının açısı dünya yüzeyinde verilen bir birine ulaşan güneş enerjisi miktarını etkiler. Bu manzara Kuzey Yarımkürede erken yazı gösteriyor; mevsim değiştikçe yarım kürelerdeki güneş açısı ve ışık değişir.




**54.2 Dünya Atmosferindeki Hava Sirkülasyonu** Güneş enerjisi yüzey hava modellerini harekete geçirir. nemli ve sıcak hava yükselir ve nemi yağış olarak bırakır. Alçalan hava yerdeki nemi emer. Soğuk kuru hava atmosfer ve yüzeydeki nemi emerek alçalır.

linde bırakır. Güneş enerji girişini en çok Ekvator'u çevreleyen bölgedeki hava alır. Bu tropikal hava ısındıkça yükselir, soğur ve bol miktarda yağmur bırakır. Bu sıcak hava, atmosfere yükseldikçe kuzeyden güneye akan yüzey havası ile yer değiştirir (**Şekil 54.2**).

Ekvator tropiklerine kuzeyden ve güneyden taşınan hava ekvatorda yüksek atmosferde hareket ederek kabaca 30°N ve 30°S enlemlerinde alçalan yukarıdaki hava ile yer değiştirir. Yükseldikçe soğuyan ve nemini kaybeden bu hava bundan sonra alçalır, ısınır ve bırakmaktan çok nem *alır*. Afrika'nın Sahra, Çin'in Gobi gibi Dünya'nın büyük çölleri ve Avustralya ve güneybatı Amerika çölleri bu enlemdedir.

Yaklaşık 60° enlemde hava tekrar yükselir ve Ekvator'a doğru ya da Ekvator'dan uzağa hareket eder. Çok az enerji girişinin olduğu kutuplarda hava tekrar alçalır. Hava kütlelelerinin bu döngüsel hareketleri Dünya yüzeyindeki rüzgar modellerinin hüküm sürmesinden büyük oranda sorumludur.

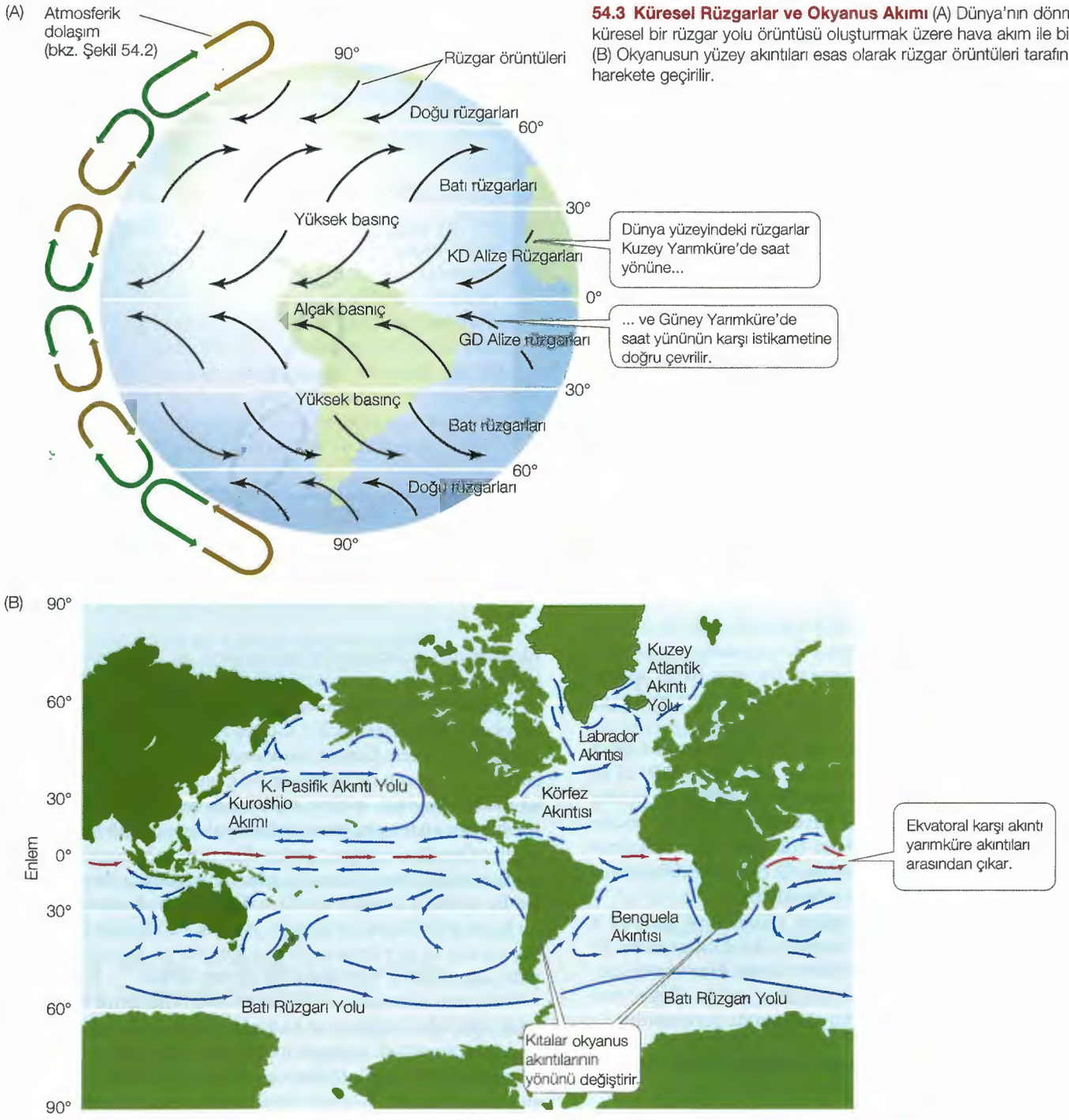
## Küresel okyanus döngüsü rüzgar şekilleri tarafından harekete geçirilir

Dünya'nın kendi ekseni etrafında dönmesi de hakim rüzgarları etkiler. Dönme hızı Dünya'nın çapının en büyük olduğu ekvatorda en yüksektir ve kutuplara doğru en yavaştır. Hareketsiz bir hava kütlesi aynı enlemde Dünya'nın dönme hızı ile aynı dönme hızındadır. Bununla birlikte, bir hava kütlesi ekvatora doğru hareket ettikçe döngüsel hareketi altındaki Dünya'dan daha yavaş olur. Bunun tersine, kutuplara doğru hareket eden bir hava kütlesi ise altındaki yüzeyden daha hızlıdır. Dolayısıyla, hareket eden hava kütleleri Kuzey Yarımküre'de sağa, Güney Yarımküre'de sola döndürülür. Kuzeyden ve güneyden Ekvator'a doğru hareket eden hava kütleleri sırasıyla kuzeydoğu ve güneydoğu *alize rüzgarlarına* dönüşür. Ekvator'dan uzaklaşan hava kütleleri de değişerek orta enlemlerde hakim *batı* rüzgarları halini alır (**Şekil 54.3A**).

Gelen Güneş ışınları da yeryüzü okyanuslarındaki su hareket modellerini etkiler. Güneş enerjisi atmosferi ısıtır ve rüzgara güç verir, bunun sonucunda karşılık olarak yüzeysel sürtünme kuvveti ile üzerinde estiği suyu hareket ettirir (**Şekil 54.3B**). Böylece, küresel hava akım modelleri *akıntılar* olarak bilinen yüzey okyanus suyunun akım modellerini harekete geçirir. Örneğin, alize rüzgarları Ekvator'da birleşir ve kıtasal bir kara kütlesine varıncaya kadar batıya doğru hareket ederler. Bu noktada akımlar ayrılır ve kıta kıyıları boyunca bir kısmı kuzeye bir kısmı ise güneye yol alır. Bu akımlar kutuplara yol alırken tıpkı rüzgarlarda olduğu gibi su Kuzey Yarımkürede sağa, Güney Yarımküre'de ise sola döner.

Okyanus akımları ısı taşır ve Dünya iklimlerine büyük ölçüde etki eder. Isınmış ve kutuplara doğru olan su hareketi tropiklerde yüksek enlemlere çok miktarda ısı taşır. Örneğin, Körfez Akıntıları (Gulf Stream) tropikal Atlantik Okyanusu'ndan (Meksika Körfezi dahil) sıcak suyu Atlantik'ten geçerek kuzey Avrupa'ya getirir ve oradaki iklimi Kuzey Amerika'daki aynı enlemlerinden daha yumuşak yapar.

Yanal olarak hareket eden suyun yanı sıra, alize rüzgarları da suyun dikey olarak hareket etmesine ve böylece iklimi etkilemesine neden olur. Alize rüzgarları bir bölgeden yüzey suyunu çekince daha derindeki daha soğuk su yükselerek onun yerini alabilir. 50 metrenin altındaki derinliklerden suyun yükselip daha sıcak sularla karışmasına ve onların yerini almasına *yukarıya doğru akıntı* (upwelling) bölgesi denir. Alize rüzgarları Ekvator'da yukarı doğru akıntıları harekete geçirir; rüzgarla harekete geçen diğer akıntılar sahiler boyunca yukarı doğru akıntı oluşturur.




**54.3 Küresel Rüzgarlar ve Okyanus Akımı** (A) Dünya'nın dönme hızı küresel bir rüzgar yolu örüntüsü oluşturmak üzere hava akım ile birleşir. (B) Okyanusun yüzey akıntıları esas olarak rüzgar örüntüleri tarafından harekete geçirilir.

## Organizmalar iklimsel değişikliklere uyum sağlar

Bir bölgenin, özellikle sıcaklık ve su durumu gibi iklimsel şartları orada yaşayan organizmalar üzerinde seçici etkenler olarak etki eder. Bunun sonucunda birçok organizma iklimsel şartlara fizyolojik, morfolojik ve/ya da davranış özellikleri içeren adaptasyonlar gösterir.

Metabolik özelleşmeler birçok organizmaya periyodik olarak çok sıcak, çok soğuk, çok kuru ya da besin kıtlığı olan bir çevreye uyum sağlamasına yardım eder. Bu özelleşmeler, organizmanın hayat döngüsünün programlı bir parçası olabilen çeşitli dinlenme durumları şeklinde dışa vurulur. *Yaz uykusu* (estivasyon: yaz boyunca uyuşukluk ya da hareketsizlik), *kış uykusu* (hibernasyon: kış boyunca uyuşukluk ya da hareketsizlik) ve *diyapoz* (omurgasızlar için kış uykusunun karşılığı) dramatik bir şekilde indirgenmiş metabolik faaliyet ve olumsuz şartlara karşı kapsamlı fizyolojik direnç ile karakterize edilen bu gibi durumlardır (bakınız Kısım 40.4). Bu durumlar şartların büyüme için tekrar uygun olduğunun çevresel işaretleri görülünceye kadar devam eder.

Soğuğa dayanıklı organizmalar aşırı düşük sıcaklıklarla başa çıkmak için başlıca antifriz üretimi olmak üzere bir dizi strateji ile hayatta kalabilmektedir. Mikroplar, süngerler, kutup balıkları ve birçok ılıman bölge böcekleri, hücre içerikleri ya da vücut sıvılarının donma noktasını düşürmek için antifiriz üreten organizmalar arasındadır. Antarktika'ya özgü iki çiçekli bitki türünden sadece biri olan saççimi (*Deschampsia antarctica*) hasar veren büyük buz kristallerinin oluşumunu engelleyen proteinler üreterek hayatta kalır. Alaska'da Kuzey Kutup Dairesi'ndeki tek amfibi hayvan olan ağaç kurbağası (*Rana sylvatica*) bir aydan fazla vücut sıvısının yüzde 65'ine kadarı katı donmuş halde –6°C sıcaklıklarda hayatta kalır (**Şekil 54.4A**). Kurbağa hücre dışı boşluklarda sıvının donmasını sağlayarak hücrelerini yıkımdan korur.

İklim şartlarına adaptasyonda çoğu zaman morfolojide farklılıklar görülür. Örneğin, soğuk iklimlerde yaşayan bazı endotermlerin kendilerine daha küçük yüzey alanı veren ve ısıyı daha kolay muhafaza etmelerini sağlayan daha sıcak iklimlere uyum sağlamış akrabalarına göre nispeten daha yuvarlak biçimleri ve daha kısa uzantıları vardır (bakınız Şekil 40.18). Pigmentasyon da ısı kaybı ve kazancının oranını etkiler. *Manduca* cinsinden bazı güve kurtlarının larvası 20°C'nin altında yumurtadan çıkarlarsa siyah fakat bu sıcaklığın üzerindeyse yeşildir. Siyah bireyler daha çok güneş ışığı emerler ve yeşil türlerine göre ölümcül sayılabilecek sıcaklıklarda hayatta kalırlar. Sıcaklık bir sorun olmadığında gizemli yeşil pigmentasyon avcılardan koruma sağladığı için tercih edilir. (**Şekil 54.4B**).

Sıcaklık düzenlenmesi için davranışsal mekanizmalar çoğunlukla ektotermler arasında fizyolojik ve morfolojik adaptasyonları tamamlar. Kertenkelelerin güneşlenmesi ve bal arılarının buharlı soğutması sadece iki örnektir. İklim şartlarına başka bir önemli davranışsal adaptasyon ise daha uygun bir mikroklima bulmak üzere yer değiştirmektir. Bir **mikroklima,** iklim koşullarının özel küçük bir alandaki bir alt birimi olup, genellikle geniş çevre içindeki iklim koşullarından farklıdır. Örneğin, çöl kertenkeleleri bir yeraltı çukurunda zaman geçirerek ve sadece çevre şartları gerektirdiğinde yüzeye çıkarak vücut sıcaklıklarını korurlar. (bakınız Şekil 40.10). Yüzey sıcaklıkları aşırı şekilde dalgalanırken çukurun mikroklimaları bu gibi değişikliklere karşı tampon görevi görür.

Bu gibi yerel hareketlerin yanı sıra, uzun mesafeli hareketler de zorlu iklim koşullarına karşı anahtar adaptasyonlar olabilir. Yerel koşullar bozulduğunda birçok organizma yaşamak için yeni yerler arar. Tekrarlanan mevsimsel değişiklikler bir çevrede öngörülebilir şekilde değişirse organizmalar bu değişiklikleri karşılayacak şekilde ortaya çıkan hayat döngüleri geliştirebilir. *Göç*, Kısım 53.5'te tartışılan bu gibi döngüsel çevre değişikliklerine bir tepkidir.

Abiyotik çevrede hem kısa hem de uzun süreli değişikliklerin çoğu, organizmaların yaptıkları şeylerden bağımsız olarak meydana gelir. Kendilerinin etkileriyle başa çıkması gereken organizmalardan etkilenmeden fırtınalar patlar, mevsimler gelir-gider ve buzullar ilerler ve geri çekilir. Ancak, diğer çevresel değişiklikler organizmaların faaliyetinden etkilenir. Takip eden bölümlerde de göreceğimiz gibi, organizmaların uyum sağlaması gereken çevredeki pek çok değişikliğe diğer organizmalar neden olur. Organizmaların birçok özelliği bu gibi karşılıklı etkileşimlerin geçmişi tarafından şekillendirilir.

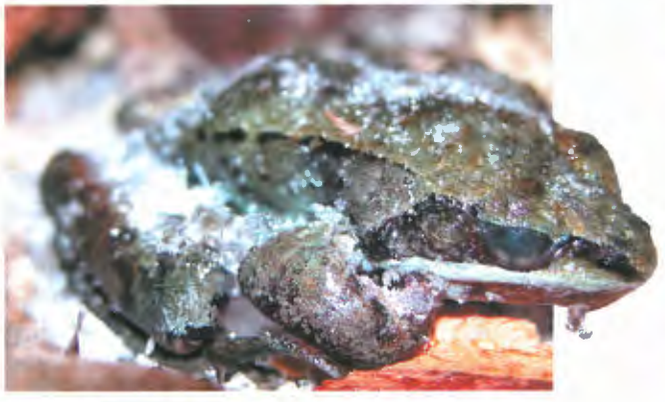
## 54.2 ÖZET

**Güneş enerjisi girişindeki enlem farklılıkları atmosferik sirkülasyon modelleri oluşturur ve bu hakim rüzgarlar okyanus sirkülasyonunu harekete geçirir. Organizmalar fizyolojik, morfolojik ve davranışsal adaptasyonlarla iklimsel zorluklarla başa çıkarlar.**

- Güneş enerjisi girişindeki enlem farklılığı küresel hava sirkülasyonu modellerini nasıl harekete geçirir? **Bakınız ss. 1142–1143 ve Şekil 54.2**
- Küresel hava sirkülasyon modelleri okyanus akıntılarını nasıl harekete geçirir? **Bakınız s. 1143 ve Şekil 54.3**

Yeryüzü iklimlerindeki muazzam değişim organizmaların birçok farklı topluluk oluşturmasına yol açmıştır. Ekologlar ekolojik benzerliklerine göre çevreleri adlandırmayı ve sınıflandırmayı yararlı bulmuşlardır.

(A) *Rana sylvatica*



(B) *Manduca quinquemaculata*



**54.4 İklime Evrimsel Adaptasyonlar** (A) Ağaç kurbağaları vücut sıvılarının yüzde 65'ine kadar donmalarını sağlayarak dondurucu Alaska kışlarında hayatta kalabilir. (B) Bazı güve kurdu larvaları (cins *Manduca*) adaptasyon sağlayan pigmentasyona sahiptir. Siyah fenotip tırtılın güneş ışığını daha etkin bir şekilde emmesini ve soğuklarda hayatta kalmasını sağlar, sıcaklık sorunu olmadığında gizemli yeşil fenotip tercih edilir.

## 54.3 Biyom Nedir?

**Biyom** iklimsel ve coğrafik özellikleri ile tanımlanan ve özellikle baskın bitkiler gibi ekolojik benzer organizmalarla karakterize edilen bir ortamdır. Üç boyutlu yapıları ve yere yakın mikroklimaları değiştirerek karasal bir çevrenin baskın bitkileri orada yaşayan diğer organizmaların hayatını güçlü bir şekilde etkiler. Bunun tersine, Kısım 54. 5'te tartışılan sucul ortamlar yapıları bakımından bitkilere daha az bağımlıdır.

Aynı biyom büyük oranda uygun iklim koşullarının dağılımına göre birbirinden oldukça uzak olarak dünyanın her yerinde görülebilir (**Şekil 54.5**). Coğrafik olarak ayrı bölge türlerinin özellikleri farklı olabilir, ancak benzer seçici güçlere (Bakınız Bölüm 22.1) tepki olarak konvergent evrim yoluyla benzer biyomlardaki organizmaların bir çok fizyolojik, morfolojik ve davranışsal adaptasyonları paylaşması olasıdır.

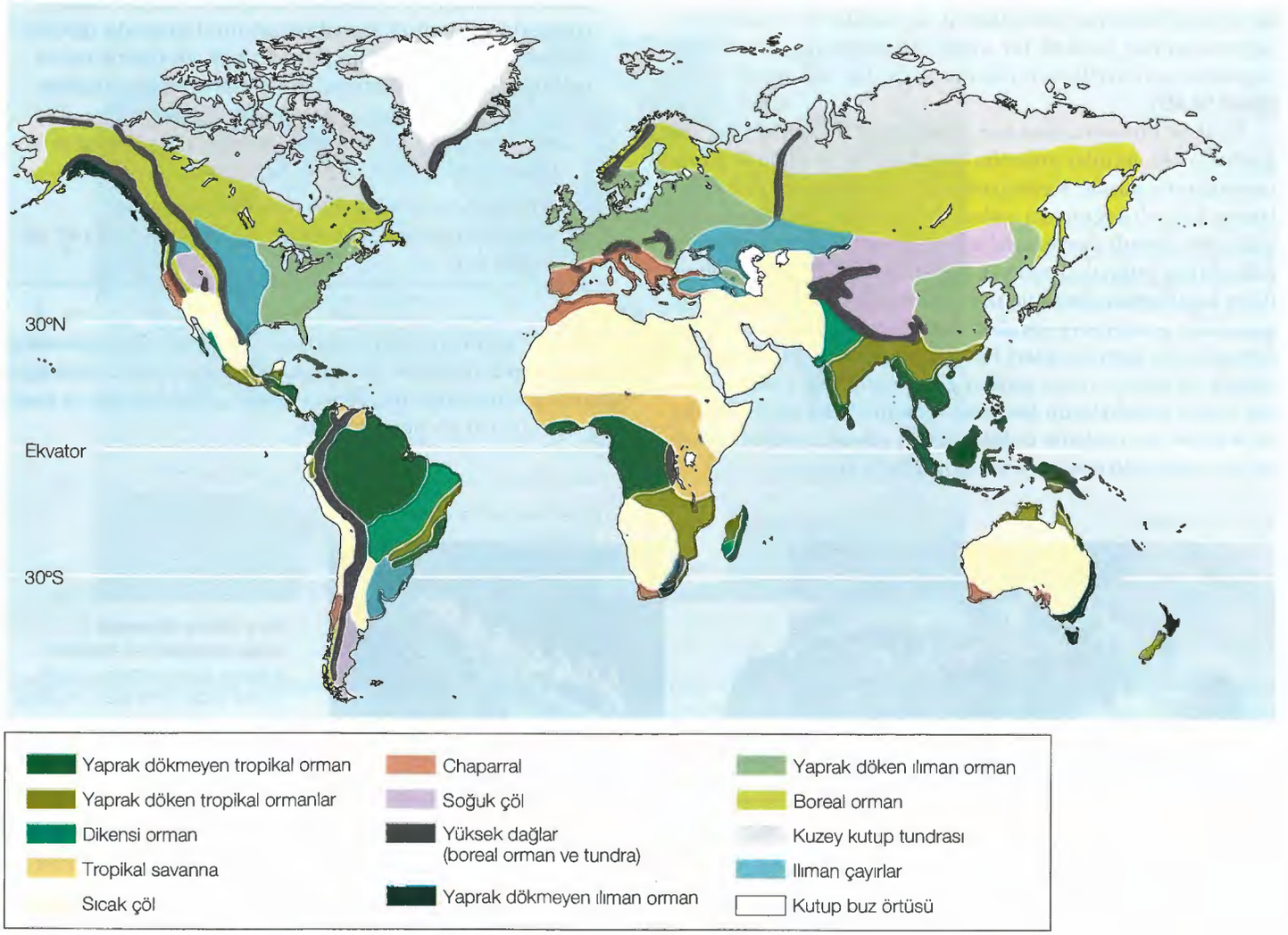
Biyomların dağılımı büyük ölçüde yıllık sıcaklık modelleri ve yağış miktarı tarafından belirlenir. Ilıman yaprak döken orman gibi biyomlarda yıl boyunca yağış kısmen süreklidir, fakat yaz ve kış arasındaki sıcaklık etkili bir biçimde değişiklik gösterir. Diğer biyomlarda hem sıcaklık hem de yağış mevsimsel olarak değişir. Tropiklerde mevsimsel sıcaklık dalgalanmaları küçüktür ve yıllık döngüler üzerinde yağışlı ve kurak mevsimler hakimdir. Tropikal biyom tipleri temel olarak kurak mevsimin uzunluğu tarafından belirlenir.

Burada verilen biyom açıklamaları çok genel olup, her bir biyom içinde bulunabilecek değişiklikleri içermekten oldukça uzaktır. Bundan başka, biyomlar arasındaki sınırların kesin olmama eğilimi vardır. Bir alandaki çok belirgin bir değişiklik belirgin olmasına rağmen, çoğu zaman bir biyom bir diğeri ile gittikçe bütünleşir. Bu belirsizliklere rağmen, dünyanın ana biyomlarını tanımak bu ortamların yerlerine bakılmaksızın ortak ekolojik özellikleri gözönünde bulundurulması faydalıdır.

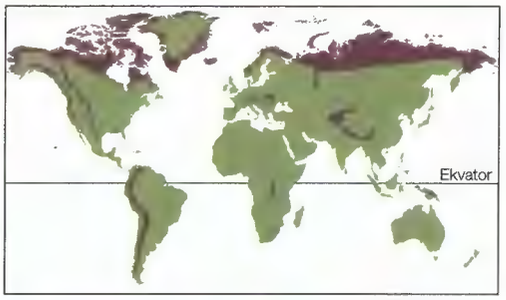
**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 54.1 • Biyomlar**

**54.5 Biyomların Küresel Dağılımı** Biyomların dağılımı temel olarak bitki örtüsü modeline dayanır ve yıllık sıcaklık ve yağış modelleri tarafından güçlü bir şekilde etkilenir.



## TUNDRA

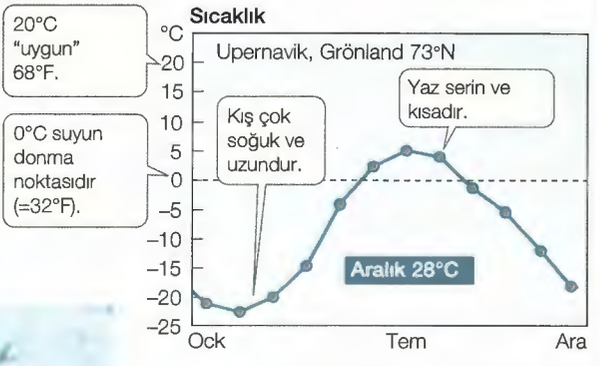





Alpin tundra: Tanzanya'daki Kilimanjaro Dağı'nın yamaçlarında dev kanarya otu (*Senecio brassica*)



Arktik tundra: Denali Ulusal Parkı, Alaska




**Komünite kompozisyonu**

**Hakim bitkiler**

Çok yıllık otlar ve küçük çalılar

**Tür zenginliği**

**Bitkiler:** Düşük; tropikal yüksek dağlarda daha yüksek

**Hayvanlar:** Düşük; birçok kuş yazın göç eder; çok az böcek türü yazın boldur

**Toprak canlıları**

Birkaç tür



Kar tavuğunun (*Lagopus lagopus*) tüylü ayakları ve beyaz tüyleri Manitoba'daki Arktik tundra karlarına adaptasyonlarıdır.

### Tundra yüksek enlemlerde ve yüksek rakımlarda bulunur

**Tundra** biyomu Kuzey Kutbu'nda (Arktik) ve bütün enlemlerdeki dağlarda yüksek rakımlarda bulunur. Arktik tundrasında bitki örtüsü yavaş büyüyen çokyıllık bitkilerden oluşur ve devamlı donmuş su içeren *donmuş toprak* içindedir. Güneş'in günde 24 saat ufukta olabildiği kısa yazlar boyunca toprağın üstten birkaç santimetresinin buzu çözülür. Çok az yağış olmasına rağmen, düzlüklerdeki Arktik tundra ıslaktır; çünkü su donmuş topraktan içeri süzülemez.

Alpin tundra kutup bölgeleri dışında yüksek rakımlarda bulunur. *Tropikal alpin tundrası* donmuş toprak içinde değildir, bu yüzden fotosentez ve diğer biyolojik faaliyetler (yavaş da olsa) yıl boyunca devam eder. Yavaş büyüyen çalı, çokyıllık rozetsi ve çayırları içeren türlerden oluşan bitki büyüme formları tropikal alpin tundrasında bulunur.

Birçok tundra bitkisi ısıyı tutan tüylü yapraklara sahiptir; bazı türlerin çiçekleri gün boyunca güneşin sıcaklığını izleyerek hareket eder. Çoğu hayvan ya yaz göçmenidir ya da yılın çoğu zamanında uykudadır. Kar tavuğu ve kutup tilkisi gibi yerleşik kuşlar ve memelilerin yazın kahverengiye kışın beyaza dönüşen kalın kürk ya da tüyleri vardır.

## BOREAL ve ILIMAN YAPRAK DÖKMEYEN ORMAN






Boreal ormanda Amerikan geyiği (*Alces alces*) Alberta, Canada



Güney yalancı kayın (*Nothofagus*) ormanı, Fiordland Ulusal Parkı, Yeni Zelanda

**Komünite kompozisyonu**

**Hakim bitkiler**

Ağaçlar, çalılar ve çok yıllık otlar

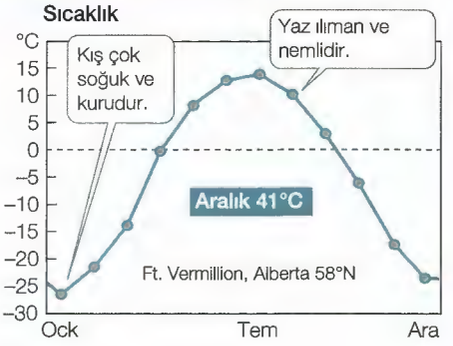
**Tür zenginliği**

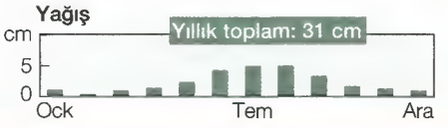
**Bitkiler**: Ağaçlar içinde alçakta kalanlar, orman altı bitki örtüsünde yukarıda kalanlar

**Hayvanlar**: Düşük, fakat göçmen kuşlarla yazın doruğa ulaşır.

**Toprak canlıları**

Derin döküntü tabakasında çok zengin






Paçalı baykuş (*Aegolius funereus*) Avrupa ve Kuzey Amerika'nın yaprak dökmeyen konifer ormanlarının böcek, küçük kuş ve memeleri ile ile beslenir. Baykuş yıl boyunca ormanlarda yaşar, yiyecek aşırı derecede kıt olduğunda ara sıra dışarı çıkar.

### Yaprak dökmeyen ağaçlar boreal ormanlarda hakimdir

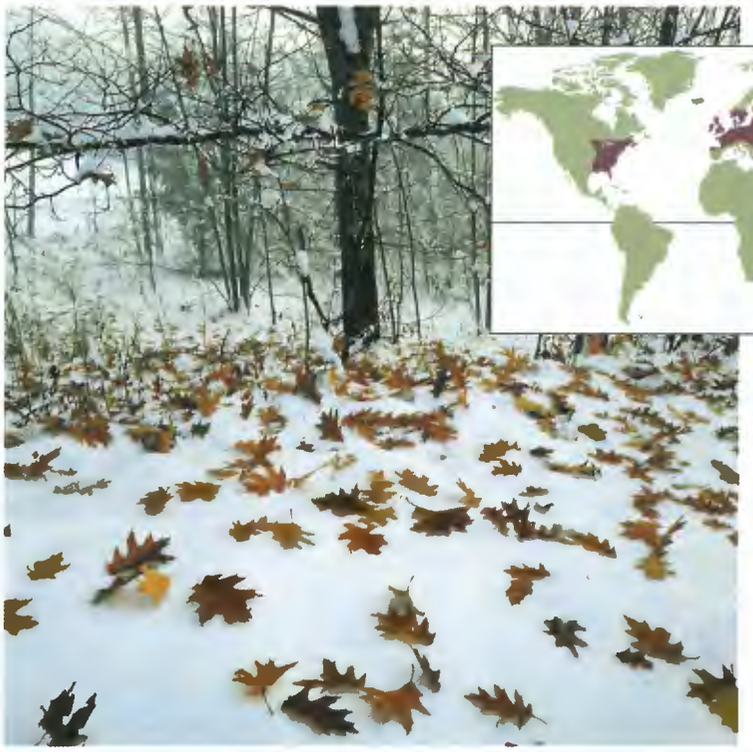
**Boreal orman** (*taiga* olarak da bilinen) biyomu Arktik tundrası altındaki enlemlerde ve ılıman bölge dağlarındaki alpin tundrası altındaki yükseltilerde bulunur. Kışlar çok uzun ve soğuk, yazlar kısmen çoğu zaman ılık olmasına rağmen kısadır. Kısa yaz sıcaklıklarında yaprak dökmeyen ağaçlar uygun sıcaklıklarda hemen fotosenteze hazırdır.

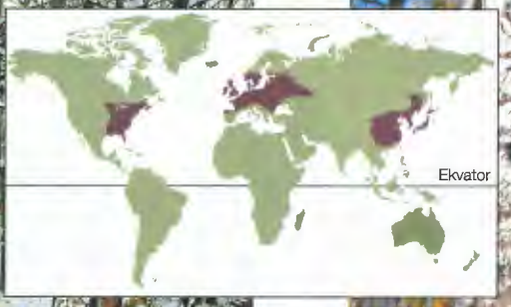
Kuzey Yarımkürenin yaprak dökmeyen ormanlarında ladin ve köknar gibi açık tohumlu iğne yapraklı türler hakimdir. Kozalaklı ağaçların yaprakları düzden çok iğnemsidir; indirgenmiş yüzey alanları buharlaşma ile su kaybını azaltır. Güney Yarımküre ormanlarında yaprak dökmeyenlerden baskın ağaçların bir kaçı yalancı kayınlardır (*Nothofagus*).

Amerikan geyiği ve yabani tavşan gibi boreal ormanının baskın memelileri yaprakları yer fakat kozalaktaki tohumlar bir dizi kemirgen, kuş ve böcekleri de besler. Bazı küçük memeliler kışın uykuya yatarken tarla faresi, sıçan ve fare kar tünellerinde aktif olup tilki ve baykuş gibi avcılara yiyecek sağlarlar.

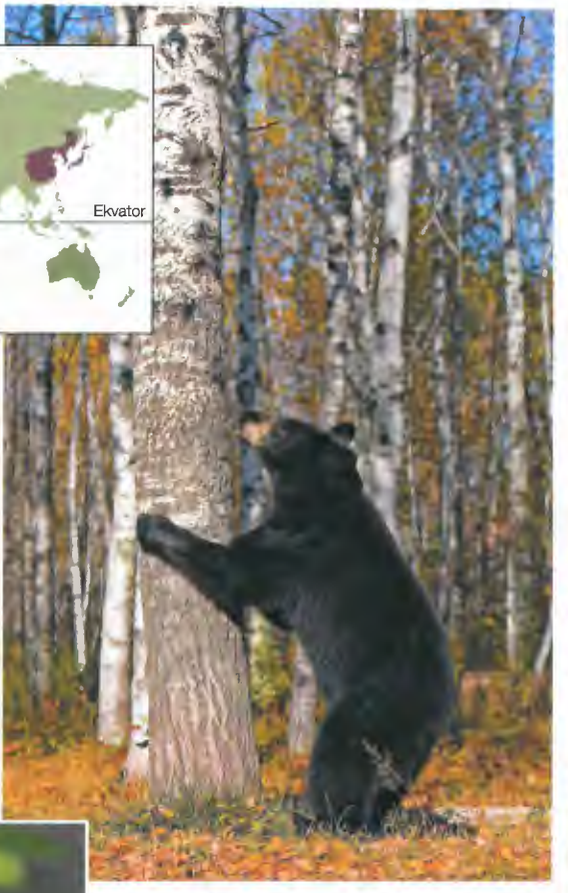
**Yaprak dökmeyen ılıman ormanlar** kışların ılıman fakat nemli ve yazların serin ve kurak olduğu her iki yarımküredeki orta ile yüksek enlemlerde kıta kıyıları boyunca büyür.

## ILIMAN YAPRAK DÖKEN ORMAN

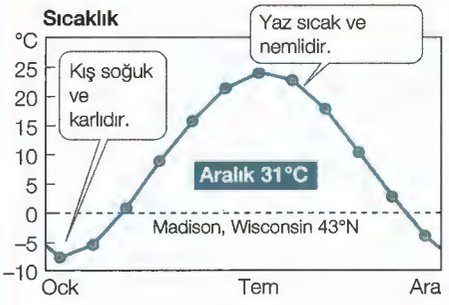


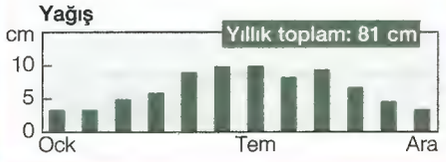



Kışın orman zeminine düşmüş meşe yaprakları. New York Eyaleti



Yaprak döken Kuzey Amerika ormanlarında siyah ayılar (*Ursus americanus*) yaygındır.






Kuzey Amerika'nın doğusundaki yaprak döken ormanlardaki yarıklarda ve ağaç kabukları altında yerleşen yetişkin olarak kışı geçiren yelerinli yas kelebekleri (*Nymphalis antiopa*). Erken ortaya çıkmaları ilkbaharın habercisidir.

**Komünite kompozisyonu**

**Hakim bitkiler**
Ağaçlar ve çalılar

**Tür zenginliği**
**Bitkiler**: Güneydoğu A.B.D.'de ve doğu Asya'da birçok ağaç türü, zengin çalı örtüsü
**Hayvanlar**: Zengin: birçok göçmen kuş, Dünyadaki en zengin amfibi toplulukları, zengin yaz böcek faunası

**Toprak canlıları**
Zengin

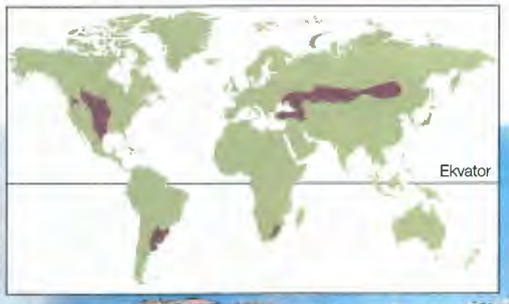
### Ilıman yaprak döken ormanlar mevsimlerle birlikte değişir

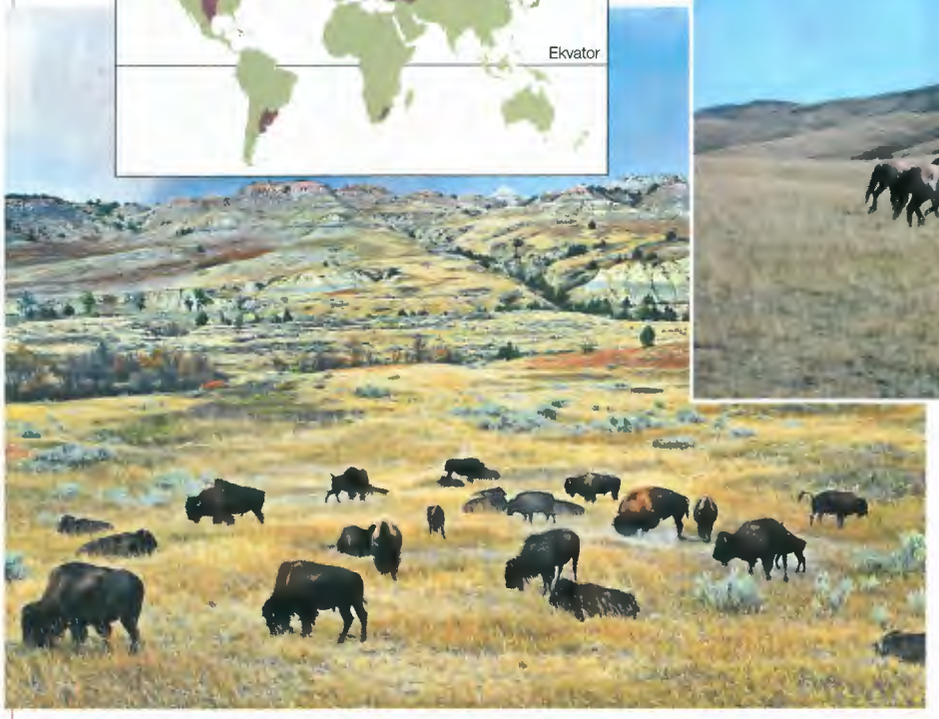
**Ilıman yaprak döken orman** biyomu Kuzey Amerika, Doğu Asya ve Avrupa'da bulunur. Bu bölgelerde yıl boyunca yağış dağılımı oldukça düzenli olmasına rağmen, sıcaklıklar yaz ve kış arasında dramatik bir şekilde dalgalanır. Bu ormanlarda hakim olan *yaprak döken* ağaçlar soğuk kış boyunca yapraklarını döker ve sıcak, nemli yazın hızlı bir şekilde fotosentez yapan yeni yapraklar üretirler.

Buralarda Boreal ormanlarındakinden çok daha fazla ağaç türü yaşar. Türce en zengin ılıman ormanlar Amerika Birleşik Devletleri'ndeki Güney Appalachian Dağları ve Pleistosen boyunca buzlarla kaplanmayan alanlar olan Doğu Çin ve Japonya'da bulunur. Birçok bitki cinsi coğrafik olarak üç ayrı yaprak döken orman biyomu arasında paylaşılır.

Birçok hayvan yaprak döken ormanda daimi yerleşik olmasına rağmen, (pek çok kuş da dahil) bazıları kış soğuğundan kaçmak için göç eder. Kış süresince kalan diğerleri yoğun bir şekilde yağ depolar ve çoğunlukla yer altı yuvalarında kış uykusuna yatarlar. Birçok yerleşik böcek, kışın başlangıcını gösteren güvenli bir haberci olan gün uzunluğunun kısalması ile tetiklenen bir hareketsizlik halinde kışı geçirir.

## ILIMAN OTLAKLAR

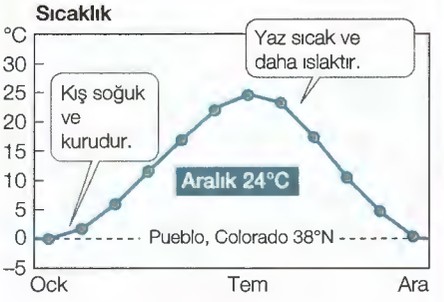


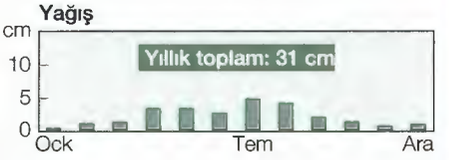



Kısa çayır prerisinde otlayan Amerikan bizonu. Kuzey Dakota



Moğolistan'da Khustain Ulusal Park'ında *Przewalski* atı.




**Komünite kompozisyonu**

**Hakim bitkiler**
Çok yıllık çayırlar ve diğer otlar

**Tür zenginliği**
**Bitkiler**: Oldukça yüksek
**Hayvanlar**: Basit yapısından dolayı görece çok az kuş; oldukça zengin memeliler

**Toprak canlıları**
Zengin



Uçamayan Darwin'in deve kuşu (*Rhea pennata*) Şili ve Peru'nun And otlaklarında otlamaya uyum sağlamıştır. Arjantin pampalarında da bulunur.

### Ilıman otlaklar geniş yayılışlıdır

Tamamı yılın büyük kısmında kısmen kuru olan **ılıman otlaklar** dünyanın birçok yerinde bulunur. Arjantin pampaları, Güney Afrika bozkırı ve Kuzey Amerika'nın Büyük Ovaları gibi çoğu otlaklar yazları sıcak ve kışları kısmen soğuktur. Bazı otlaklarda yağışın çoğu, kışın düşer (Kaliforniya otlaklarında olduğu gibi); diğerlerinde ise çoğu, yazın düşer (Great Plains ve Rusya steplerinde olduğu gibi).

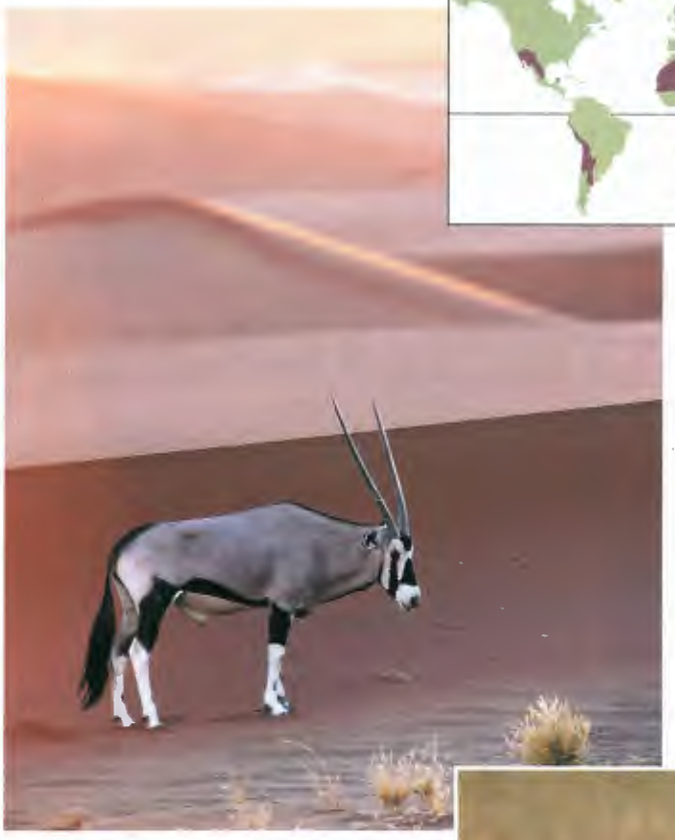
Otlak bitki örtüsü, yapı olarak basit fakat çokyıllık otlar ve *forblar* (çayır türleri dışında kalan otlar) bakımından zengindir. Bu bol bitki biyoması, otlayan büyük memeli sürülerini besler. Otlak bitkileri, otlamaya ve yangına uyum sağlamışlardır.

Enerjilerinin büyük kısmını toprak altında saklar ve yandıktan ya da otlamadan sonra hızla gelişirler. Ilıman iklimlerde nispeten çok az ağaç vardır, çünkü periyodik yangınlarda hayatta kalamazlar.

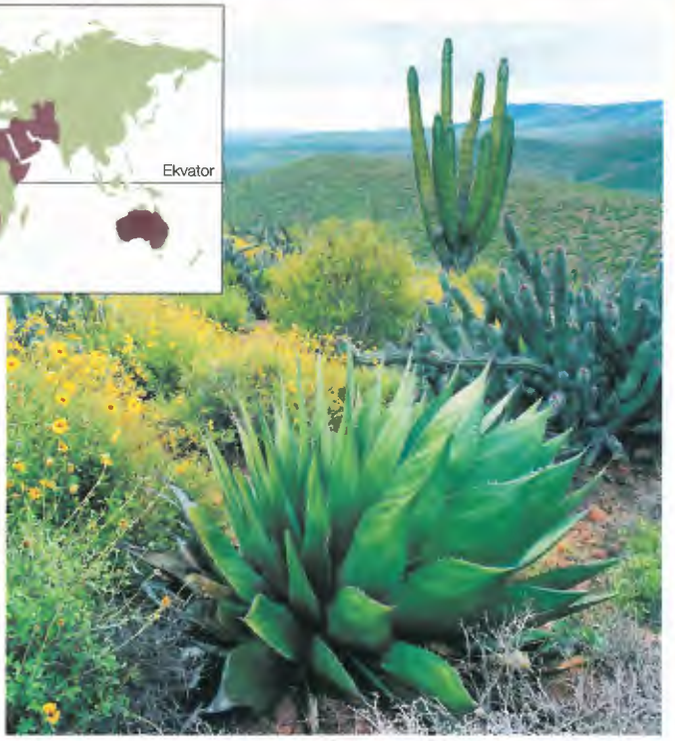
Otlakların üst toprak tabakası, genellikle zengin ve derin olup tahılları, özellikle mısır ve buğday gibi hububat yetiştirmek için uygundur. Bunun sonucunda dünyadaki ılıman otlakların çoğu tarım arazisine dönüştürülmüştür ve artık kendi doğal durumunda değildir.

## SICAK ÇÖL



Namibya Namib-Naukluft Ulusal Parkı'nda kumularda Afrika Ceylanı (*Oryx gazella*)



Agave, *Euphorbia ingens* ve *Pachycereus pringlei* gibi sukkulentler Kuzey Amerika'nın güneybatısının çöllerini karakterize ederler.

**Komünite kompozisyonu**

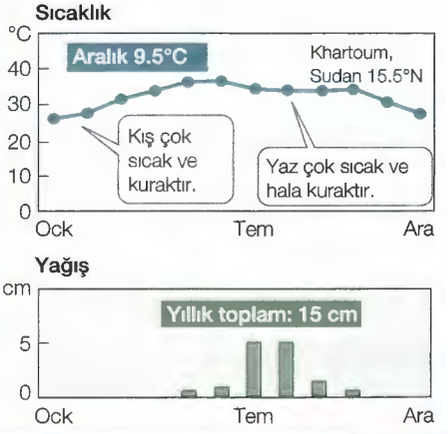
**Hakim bitkiler**
Birçok farklı büyüme formu

**Tür zenginliği**
**Bitkiler**: Orta zengin; çoğu tek yıllık
**Hayvanlar**: Kemirgen bakımından çok zengin; Yeryüzündeki en zengin arı kolonileri; sürüngen ve kelebek bakımından çok zengin

**Toprak canlıları**
Çok az tür



Sis gübre böceği (*Onymacris unguicularis*) hayatta kalmak için ihtiyaç duyduğu suyu Afrika Namib Çölü'nün sabah sisinden elde eder.




### Sıcak çöller 30° enlem etrafında oluşur

**Sıcak çöl** biyomu, 30°N ve 30°S enlemleri merkezi civarında olmak üzere iki kuşakta bulunur (bakınız Şekil 54.2). Yağmurun nadiren toprağın içine girdiği en kurak bölgeler, okyanuslardan oldukça uzaktır. Bunun örnekleri Avustralya'nın merkezi kısımları ve Arika'daki Sahra'nın ortasıdır.

Çöl bitkileri yapısal olarak ışığı yansıtma ve suyu koruma özelliğindedir. Bu özellikler, toprağın çok altına ulaşan kazık kökler, nadir yağmurlardan sonra suyu hızlı bir şekilde emen sığ fakat yayılmış bir kök sistemi ve stomalarını sadece gece açan küçük, mumla kaplanmış yapraklardan oluşur. Çokyıllıkların çoğu, kurak mevsimlerde dormant kalır ve yağmurlar tekrar yağınca hızlıca büyürler. Onların tohumları sıcaklık ve kuraklığa direnç göstermeye meyillidir ve toprakta dormant bir halde birikir.

Küçük hayvanlar günün en sıcak zamanında yer altı yuvalarında hareketsiz dururlar. Aşırı sıcak olduğunda birçok omurgasız hayvan yaz uykusuna yatar. Çöl memelileri, suyu korumak için sayıca indirgenmiş ter bezi ve yüksek konsantrasyonlu idrar üreten böbrekleri içeren fizyolojik adaptasyonlara sahiptir. Birçok çöl hayvanı, suyu yiyecekleri içindeki karbonhidratlardan elde edebildiklerinden başka suya gereksinim duymazlar.

## SOĞUK ÇÖL

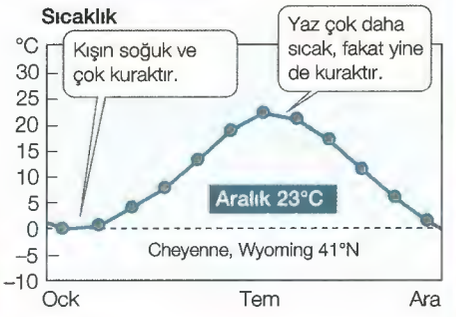


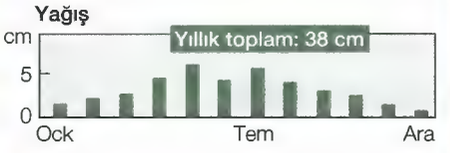



Dışarıdan getirilen yabani eşekler (*Equus africanus asinus*) yüksek Utah Çöllerinde çok iyi büyürler.



And Çölü'nde vicuna (*Vicugna vicugna*) ailesi sürüsü Lauca Ulusal Parkı, Şili




**Komünite kompozisyonu**

**Hakim bitkiler**

Yavaş büyüyen çalılar ve otsu bitkiler

**Tür zenginliği**

**Bitkiler**: Çok az tür
**Hayvanlar**: Tohum yiyen kuşlar, karıncalar ve kemirgenler bakımından zengin; diğer bütün taksonlar bakımından düşük

**Toprak canlıları**

Türce fakir



Soğuk bir çölde yaşamak bir poikiloterm için özel zorluklar çıkarır. Bluff'taki bu halkalı kertenkele (*Crotaphytus* sp.) bir kaya üzerinde güneşlenerek kendini ısıtıyor.

### Soğuk çöller yüksek ve kuraktır

**Soğuk çöl** biyomu özellikle orta-yüksek enlemlerdeki kurak bölgelerde kıtaların iç kısımlarında sıradağların yağmur gölgelerinde bulunur. Mevsimsel sıcaklık değişiklikleri büyüktür.

Soğuk çöllerde, yavaş büyüyen birkaç çalı türü vardır. Toprağın yüzey tabakası kış nemi ile zenginleştirilir ve bitki büyümesi ilkbaharda yoğunlaşır. Soğuk çöller, tür çeşitliliği bakımından nispeten fakirdir, fakat orada yetişen bitkiler birçok tohum yiyen kuş, karınca ve kemirgeni destekleyen çok sayıda tohum üretmeye meyillidir. Çöl sakinleri arasında çukur kazma, yaygın bir davranıştır, fakat aşırı sıcaktan kaçan sıcak çöl hayvanlarının aksine soğuktan kaçmak için çukur kazarlar.

## ŞAPARAL






Kaliforniya Santa Cruz dağlarındaki şaparalda bir kır kurdu (*Canis latrans*)



İlkbaharda, finboslar, Güney Afrika'daki Cape Yarımadası'nda eşsiz bir şaparal bitki örtüsü.

**Komünite kompozisyonu**

**Hakim bitkiler**

Yavaş büyüyen çalılar ve otsu bitkiler

**Tür zenginliği**

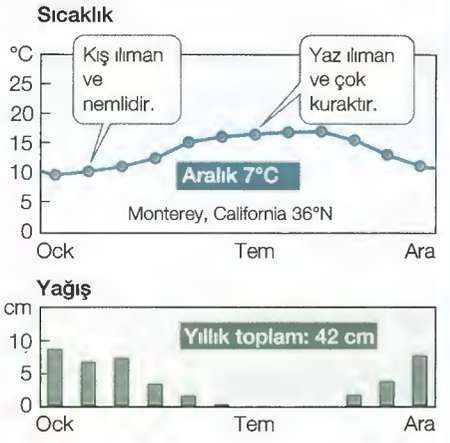
**Bitkiler**: Güney Afrika ve Avustralya'da son derece yüksek

**Hayvanlar**: Kemirgen ve sürüngence zengin; böcek, özellikle arı bakımından çok zengin

**Toprak canlıları**

Orta derecede zengin





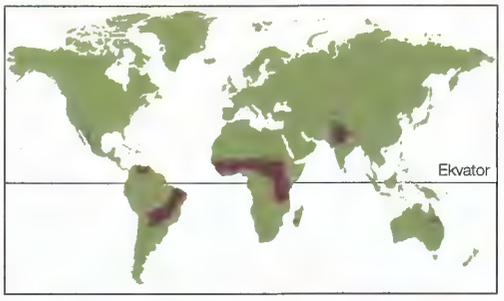

İki finbos türü, Cape şeker kuşu (*Promerops caffer*) ve onun nektar kaynağı, Güney Afrika'da Helderberg Doğa Koruma Alanı'ndaki *Leucospermum cordifolium* bitkisi.

### Şaparal, sıcak, kurak yazlara ve nemli serin kışlara sahiptir

**Şaparal** biyomu serin okyanus akıntılarının aktığı orta enlemlerdeki (40° civarında) kıtaların batı kıyılarında bulunur. Bu biyomda kışlar serin ve nemli, yazlar sıcak ve kuraktır. Bu tür iklimler Avrupa'nın Akdeniz bölgesinde, Kaliforniya sahilinde, Orta Şili'de, Afrika'nın en güneyinde ve Güneybatı Avustralya'da bulunur.

Şaparalın bitki örtüsünün baskın bitkileri yavaş büyüyen çalılar ve suyu az harcayan yaprak dökmeyen ağaçlardır. Çalılar gelişmelerinin çoğunu ve fotosentezlerini böceklerin aktif olduğu ve kuşların yumurtladığı erken ilkbaharda tamamlar. Birçok şaparal türü yenilemesi zor olan yapraklarını otoburlardan korumak için keskin kokulu kimyasallar üretir. Tekyıllık bitkiler boldur ve toprağa düşerek çoğu yeraltındaki çukurlarda tohum depolayan birçok küçük kemirgeni besleyen çok miktarda tohum üretirler. Öğle sıcağından kaçınmak için çukur kazma ve yiyeceğini geceleyin arama birçok şaparal hayvanı tarafından kullanılan stratejilerdir. Şaparal bitki örtüsü, periyodik yangınlara uyum sağlamıştır; birçok türün tohumu bir yangını atlatıp hayatta kalmadıkça çimlenmez. Kuzey Yarımküre şaparalının birçok çalısı, çok sayıda göçmen kuşun kuzeyden geldiği geç sonbaharda olgunlaşan ve kuşlar tarafından dağıtılan meyveler üretir.

## DİKENLİ ORMAN ve TROPİKAL SAVAN






Afrika'da Tanzanya savanında geniş mavi Afrika antilopu (*Connochaetes taurinus*) sürüsünde düz ova zebrası (*Equus quagga*).



Madagaskar'a özgü *Ocotillo* türleri bu dikenli ormana özgüdür.

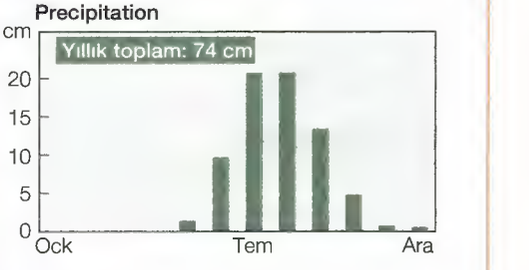
**Komünite kompozisyonu**

**Hakim bitkiler**
Çalılar ve küçük ağaçlar; otlar

**Tür zenginliği**
**Bitkiler**: Dikenli ormanda orta; savanda düşük.
**Hayvanlar**: Zengin memeli faunası; kuş, sürüngen ve böcek bakımından orta derecede zengin

**Toprak canlıları**
Zengin






Termit kolonileri Afrika savanında devesa tepeler oluşturur ve bu babun (*Papio* sp.) gibi memeliler için bir yiyecek kayağı sağlar.

### Dikenli ormanlar ve tropikal savanlar benzer iklimlere sahiptir

**Dikenli orman** ve **tropikal savan** biyomları Afrika'nın sıcak çöllerinin altındaki enlemlerde, Güney Amerika'da ve Avustralya'da bulunur. Kışın yağmur çok az yağar ya da hiç yağmaz, fakat yaz boyunca şiddetli yağmur olabilir. Dikenli ormanlar, sıcak çöllerde bulunanlara benzer birçok bitki barındırabilir. Hakim bitkiler dikenli çalılar ve uzun, kurak kış boyunca yapraklarını döken küçük ağaçlardır. *Acacia* cinsi ağaçlar dünyanın her yerindeki dikenli ormanlarda ve savanlarda yaygındır. Afrika'da *Andansonia* ağaçları da bu biyomun bir ayırıcı özelliğidir.

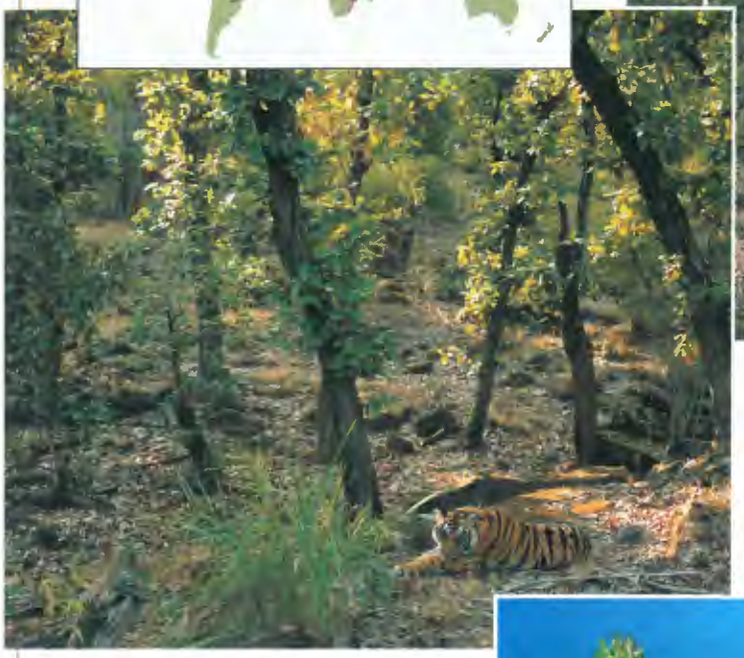
Savana, yaygın ot ve otsu bitkiler ile dağınık tek tek ağaçlarla karakterize edilir. En büyük tropikal savanalar, otlayan ve yaprak yiyen büyükbaş hayvan sürüleri ile onları avlayan etoburların oluşturduğu orta ve doğu Afrika'da bulunur. Otlayan ve yaprak yiyen hayvanlar savanaların devamını sağlarlar. Eğer savana bitki örtüsü otlanmaz, yaprağı yenmez ya da yanmazsa tipik olarak yoğun dikenli ormana dönüşür. Kurak mevsim boyunca "yeşil meralar" otlaklar peşinde olan büyük Afrika otobur sürülerinin göçü de bu etkileyici bölgenin başka bir özelliğidir.

## TROPİKAL YAPRAK DÖKEN ORMAN






Ekvator sahilinde Cerro Blanco'da kurak mevsim boyunca piijo ağacı (*Cavanillesia platanifolia*) orman örtüsü.



Hindistan Bandhavgarh ormanlarında bir Bengal kaplanı (*Panthera tigris tigris*)

**Komünite kompozisyonu**

**Hakim bitkiler**

Yaprak döken ağaçlar

**Tür zenginliği**

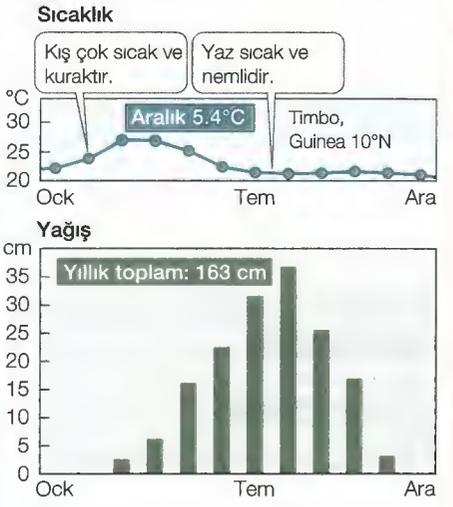
**Bitkiler**: Ağaç türleri bakımından orta derecede zengin
**Hayvanlar**: Zengin memeli, kuş, sürüngen ve amfibi komuniteleri; böcekler bakımından zengin

**Toprak canlıları**

Zengin, fakat az biliniyor



Sinek kuşu (*Selasphorus rufus*) kışı Meksika Guerrero'nun yaprak döken ormanlarında geçiren mevsimsel bir göçmendir.



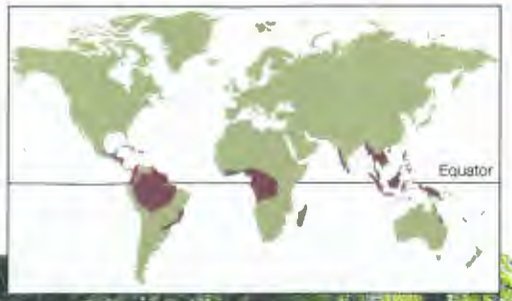

### Tropikal yaprak döken ormanlar sıcak ovalarda bulunur

Ekvator'a doğru yağmurlu mevsimin süresi uzadıkça **tropikal yaprak döken orman** biyomu dikenli ormanın yerini alır. Tropikal yaprak döken ormanlarda daha uzun ağaçlar ve dikenli ormanlardan daha az sayıda sukkulent bitkiler bulunur ve bunlar çok daha fazla sayıda bitki ve hayvan türünü barındırır. Nehir boyunca büyüyenlerin dışında kalan ağaçların çoğu uzun ve sıcak mevsim boyunca yapraklarını döker. Yağmurlu mevsimde faaliyet tekrar başlar; birçok bitki henüz yapraksızken çiçek açar.

Bu biyomdaki birçok bitki türü hayvanlar tarafından tozlaştırılırlar. Batı Meksika'ya uzanan Birleşik Devletler'in en güneybatı ucunda bir sıradağ olan Sierra Madre Occidental'de tropikal yaprak döken ormanlar bir "nektar koridorunun" parçasıdır: Yeniden ikmal sağlayan bir dizi çiçek açan bitki kümesi kuzeydeki kışlama bölgelerinden Rocky Dağları'ndaki yavrulama alanlarına göçeden uzun mesafe göçmenlerini durdurur. Bu koridorda uçan tozlaştırıcılar arasında küçük uzun burunlu yarasalar, beyaz kanatlı güvercinler ve sinek kuşları bulunur.

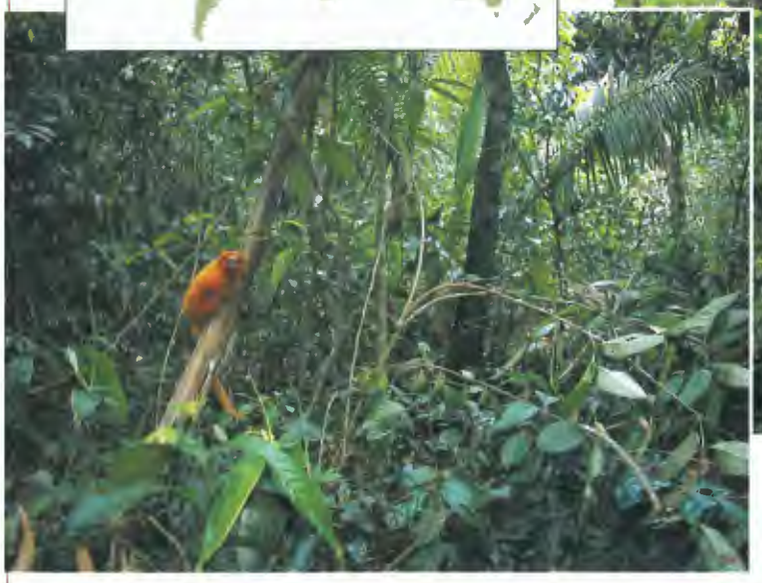
Bu biyomun toprakları tarım için tropikler içerisinde en iyisidir, çünkü daha nemli alanlardakinden daha çok besin maddesi içerir. Bu yüzden Dünya'nın her yerinde tropikal yaprak döken ormanların çoğu tarıma ve otlatmaya açılmıştır.

## YAPRAK DÖKMEYEN TROPİKAL ORMAN






Tropikal ekvator orman örtüsünün üstten görünümü



Rio de Janeiro, Brezilya yakınında bir ipek maymunu (*Leontopithecus rosalia*)

**Komünite kompozisyonu**

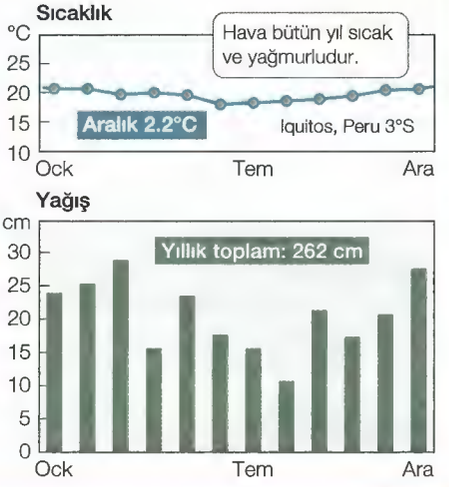
**Hakim bitkiler**
Ağaçlar ve sarılıcılar

**Tür zenginliği**
**Bitkiler**: Son derece yüksek
**Hayvanlar**: Memeli, küş, amfibi ve eklembacaklılar bakımından son derece yüksek

**Toprak canlıları**
Çok zengin fakat az biliniyor



Üç parmaklı tembel hayvan (*Bradypus variegatus*) ömrünü Orta ve Güney Amerika'nın yağmur ormanında geçirerek neredeyse tamamen ağaçta yaşar.




### Tropikal yaprak dökmeyen ormanlar türce zengindir

**Tropikal yaprak dökmeyen orman** biyomu (yaygın olarak yağmur ormanı olarak adlandırılır) yıllık toplam yağışın 250 santimetreden fazla ve kurak mevsimin 2 ya da 3 aydan uzun olduğu Ekvatoral bölgelerde bulunur. Büyüme için uygun olmayan hiçbir mevsim bulunmadığından km$^2$ başına 500 ağaç türüne ulaşarak bütün biyomların türce en zenginidirler. Bu ormanlar Yeryüzünün % 2'sinden daha azını kaplamasına rağmen, bilinen bütün türlerin yarısına evsahipliği yaparlar.

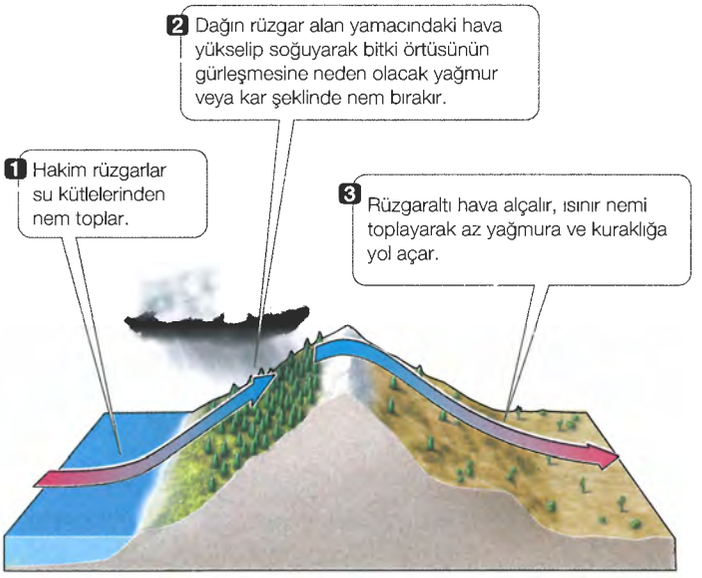
İçerdiği yoğun tür sayısı ile birlikte yaprak dökmeyen tropikal ormanlar, bütün ekolojik topluluklar içinde en yüksek verimliliğe sahiptir. Bununla birlikte, mineral besin maddelerinin çoğu bitkilerde tutulmuştur. Topraklar genellikle yoğun gübreleme uygulamaları olmadan tarım için uygun değildir. Bu ormanlar birçok *epifite* barınaktır. Bu epifitler, yaşadıkları bitkilerden besin maddesi ve havadan nem ve su alarak büyürler.

Tropikal yaprak dökmeyen ormanlar insanlara meyveler, cevizler, ilaçlar, yakıt, kağıt hamuru ve mobilya ahşabı gibi büyüleyici bir ürünler yelpazesi sunarlar. Bu biyomun türlerinin sadece küçük bölümünün envanteri çıkarıldığı için çok daha fazla sayıda tür keşfedilmeyi beklemektedir. Ancak, yağmur ormanlarının ağaçları yok edilmekte ve hemen hemen yılda 20 milyon hektarlık bir alan tarıma dönüştürülmektedir.

### Biyom dağılımı sadece sıcaklıkla belirlenmez

Sıcaklık ve yüksek yağış, soğuğa göre daha çok sayıda türü desteklemesine rağmen, daha kurak şartlar, diğer iklimsel faktörler, özellikle, toprak özellikleri ve kırsal yangınların çıkması, bir alandaki hakim bitki örtüsünün hayat döngüsünü ve bunun sonucunda da orada yaşayan diğer organizmaların ekolojik özelliklerini etkiler. Örneğin, Avustralya çöl bitkileri, besin maddesi bakımından son derece fakir topraklarda yetişir ve bu yüzden yeni yaprak çıkarmakta zorlanırlar. Bu gibi bitkiler, çoğunlukla sindirimi güçleştirici kimyasallar üreterek yapraklarını tüketicilere karşı korurlar. Böyle yapraklar, genellikle yenmeden bırakılır ve bunlar yaşlandığında yere düşerek bölgeyi boydan boya tutan yoğun periyodik yangınları oluşturan yüksek oranda yanıcı döküntü sağlarlar. Bundan dolayı, yangınların kolayca yok ettiği sukkulent bitkiler diğer kıtalardaki çöllerde yaygın olmasına rağmen Avustralya'da bulunmaz (bakınız s. 1151).

Dağ ya da büyük göl gibi başlıca topografik özellikler, sıcaklık ve yağış üzerinde bölgesel etkiye sahip olabilir. Örneğin, hakim rüzgarların getirdiği hava kütlelerini bir sıradağla karşılaştığında hava genişleyerek ve soğuyarak dağların üzerinden aşmak için yükselir. Bundan dolayı, bulutlar çoğu zaman dağların rüzgar alan tarafında oluşur (rüzgarı karşılayan yamaç) ve yağmur ya da kar şeklinde nemi bırakır. Rüzgaraltı yönünde (rüzgarların yönünden ters taraf) kuruyan hava alçalır, ısınır ve bir defa daha nemi toplar. Bu model çoğunlukla **yağmurun maskelenmesi** adı verilen kurak bir alanda bir sıradağ yamacının rüzgaraltı kısmında meydana gelir (Şekil 54.6).




**54.6 Bir Yağmur Maskelenmesi** Ortalama yıllık yağış bir dağın rüzgaraltı yamacında rüzgar alan tarafındakineden daha az olma eğilimdedir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 54.2 • Yağmur Maskelenmesi

## 54.3 ÖZET

**Çevrebilimciler biyom adı verilen birtakım karasal çevre tiplerini tanımlamışlardır. Biyomların coğrafik dağılımı temel olarak sıcaklık ve yağışla belirlenir, fakat toprak özellikleri ve yangın tarafından da etkilenir.**

- Ilıman otlaklar tropikal savanlardan nasıl ayrılır? Bakınız s. 1150 ve 1154
- Bir tropikal biyomu hangi ana unsur farklı kılar? Bakınız s. 1154–1156

İklim şartları, şaparal bitki örtüsünün orta enlemlerdeki kıtaların batı sahilleri ile sınırlı olduğunu açıklar, fakat Kaliforniya'daki şaparal ile Güney Afrika'daki şaparalın neden ortak türleri olmadığını açıklayamaz. Yeryüzündeki türlerin dağılımını açıklamak için başka bir abiyotik çevre olan jeolojik tarih de dikkate alınmalıdır.

# 54.4 Biyocoğrafik Bölge Nedir?

İklim ile lokal abiyotik özellikler organizmaların nerede ve nasıl yaşayacaklarını belirlemek için birbirleri ile etkileşirler, fakat bunlar organizmaların nerede bulunabileceklerini belirleyen tek faktör değildir. Organizma gruplarının nerede ve ne zaman ortaya çıktığına ve birbirinden ayrıldığına ilişkin evrimsel süreç organizmaların dağılımlarını belirlemede anahtar rolü oynamıştır ve coğrafik geçmiş tarafından ciddi olarak etkilenmiştir.

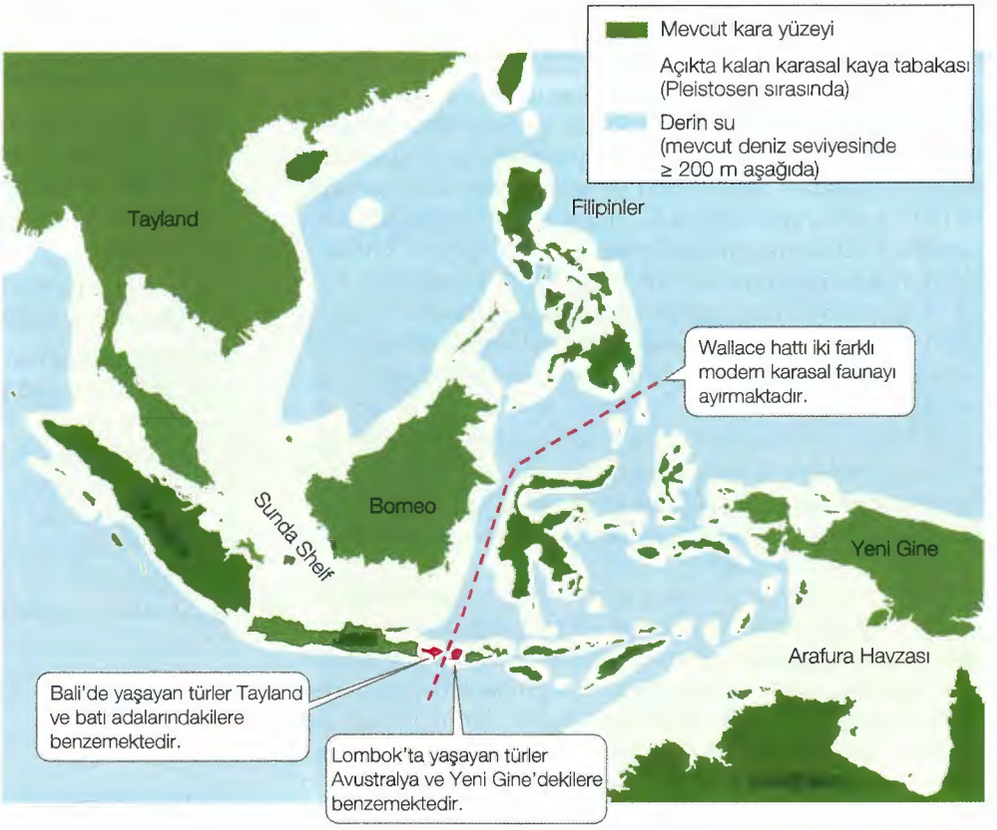
### Jeolojik geçmiş, organizmaların dağılımını etkilemiştir

Avrupalı doğabilimciler Dünya'yı dolaşana kadar organizmaların başka yerlerde nasıl dağıldığını bilmelerinin imkanı yoktu. Charles Darwin ile birlikte doğal seleksiyonun Dünya'da hayatın evrimini açıklayabileceği fikrini geliştiren Alfred Russel Wallace (Bakınız Kısım 21.1) Dünya gezginlerinden biriydi. Wallace organizmaların dağılımındaki bazı dikkat çekici modelleri açıkladığı Malay Takımadaları'ndan yedi yıl sonra 1862'de İngiltere'ye döndü. Örneğin, Bali ve Lambok gibi komşu adalarda yaşayan ve çarpıcı bir şekilde farklı olan kuşları şöyle anlattı:

> Bali'de Lombock'a geçen kaniş, ardıç kuşu ve ağaçkakanlar var, bunlar artık görülmüyor, fakat Bali'de ve daha batıdaki hiçbir adada aynı şekilde hiç bilinmeyen kakadu papağanları, bal emiciler ve fırça hindileri var. Buradaki boğaz onbeş mil genişliğinde, böylece hayvan yaşamı bakımından Avrupa ve Amerika kadar temel olarak birbirinden farklı dünyanın iki büyük kısmından iki saat içinde bir diğerine geçebiliyoruz.

Wallace bu farklılıkların iklim ya da toprak özellikleri ile açıklanamayacağını belirtmiştir, çünkü bu bakımlardan Bali ve Lombok temel olarak aynı idi.

Wallace bitki ve hayvan türlerini temel alarak Malay Takımadalarını iki farklı yarıya bölen bir hat çizebileceğini görmüştü (Şekil 54.7). Bitki ve hayvan varlığındaki çarpıcı




**54.7 Wallace Hattı** Wallace hattı Bali ile Lombok adaları arasındaki bir derin su kanalına işaret eder. Bu kanal deniz seviyesinin bugünkünden 100 m aşağıda olduğu dönemde pleistosen buzullarında bile karasal hayvanların hareketini engellemiş olabilir.

farkların Bali ve Lombok'u ayıran kanalın derinliğinden oluştuğunu doğruladı. Bu kanal o kadar derindir ki, su ile dolmuş şekilde kalarak deniz seviyesinin 100 metreden daha aşağı düştüğü ve Bali ve batıdaki diğer adaların Asya kıtası ile bağlantılı olduğu Buzul çağı buzullarında bile karasal hayvanların hareketini engellemiş olabilir.

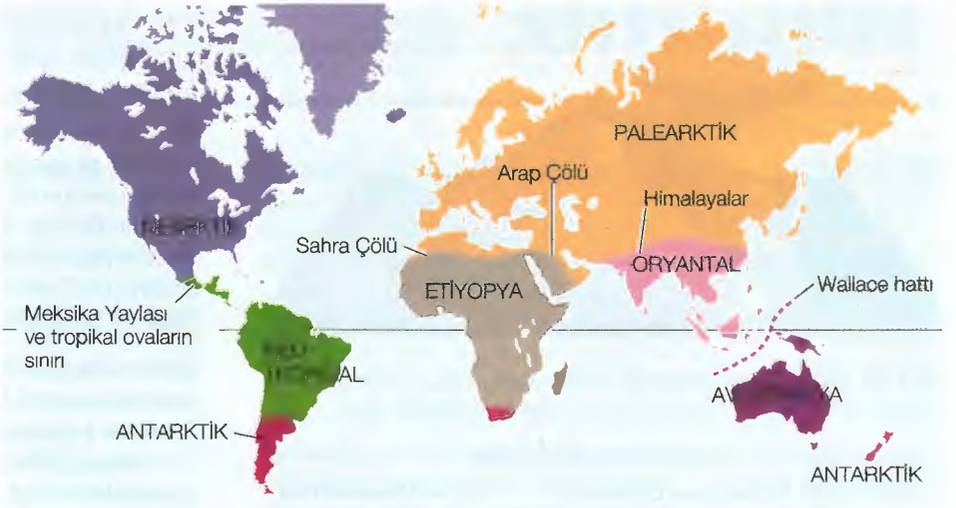
Bu bilgilerle Wallace, Dünya'nın her tarafındaki populasyon, tür ve ekolojik toplulukların dağılım modellerinin bilimsel çalışmasını içeren **biyocoğrafya**nın kavramsal temellerini attı. 1876'da basılan *Hayvanların Coğrafik Dağılımı*'nda geçmiş buzullanma, kara köprüleri, derin okyanus kanalları ve sıradağları içine alan hayvanların dağılımını etkileyen o zaman bilinen faktörleri ayrıntılı olarak anlattı. Günümüzde "Wallace hattı" olarak bilinen ve onun ilgisini çeken bu Malay kesikliği ona bir derece bilimsel ölümsüzlük kazandırmıştır.

Dünya'nın değişik kısımlarındaki biyotalar her biri birçok farklı biyomu işgal eden karakteristik tür topluluklarını içine alan **biyocoğrafik bölgeler** (**Şekil 54.8**) adı verilen Dünya'yı çeşitli kıta ölçeğindeki bölümlere ayırmamıza yetecek ölçüdedir. Bu biyocoğrafik bölgelerin sınırları, kısa mesafeler içinde tür topluluklarının çarpıcı bir şekilde değiştiği yerlerde çizilir. Örneğin, Wallace hattı, Doğu biyocoğrafyasını Avustralasya biyocoğrafyasından ayırır. Biyocoğrafik bölgelerin biyotaları farklılık gösterir, çünkü okyanuslar, dağlar, çöller ve diğer engeller organizmaların bir bölgeden diğerine dağılmasını sınırlar. Bitişik biyocoğrafik bölgeler arasında organizmalar dağılmasına rağmen, bu gibi iç değişimler aralarındaki çarpıcı farkları ortadan kaldıracak kadar yoğun ya da sık olmamıştır. Çoğu tür, tek bir biyocoğrafik bölge ile sınırlıdır. Sadece belirli bir bölgede bulunan türe o bölgeye **endemik** denir. Uzak adalar tipik olarak endemik biyotalara sahiptir çünkü su engelleri çoğu türün kolonileşmesini sınırlar.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Web Aktivitesi 54.1 • Belli Başlı biyocoğrafik Bölgeler**

Örneğin, Afrika'nın doğu kıyısından 400 km açıkta bulunan büyük bir ada olan Madagaskar'daki hemen hemen bütün damarlı bitkiler ve omurgalı hayvanlar, bu adaya endemiktir (**Şekil 54.9**). Çok sayıda endemik canlıya yuva olan




**54.8 Dünya'nın Biyocoğrafik Bölgeleri** Başlıca biyocoğrafik bölgeler, biyotaların çarpıcı bir şekilde bir diğerinden ayrılmasına yol açan dağılımı önleyen iklimsel, topoğrafik ve/veya sucul engellerle birbirinden ayrılır.

**54.9 Madagaskar'ın Endemik Türleri** Madagaskar adasında bulunan damarlı bitki ve omurgalı hayvan türlerinin çoğunluğu Dünya'da başka hiçbir yerde bulunmaz. Eşsiz sürüngen ve böcek türleri de burada boldur.

*Adansonia grandidieri* (dev baobab ağacı)



*Alluaudia procera* (Madagaslar ocotilla)'ya tırmanan halka kuyruklu lemur (Lemur catta)



*Chamaeleo parsonii* (bukalemun)





*Trachelophorus giraffa* (zürafa boyunlu buğday biti)

Madagaskar gibi bölgeler "biyoçeşitlilik sıcak noktaları" olarak sınıflandırılır (bakınız Kısım 59.4).

### İki bilimsel gelişme biyocoğrafyanın alanını değiştirdi

Başlıca biyocoğrafik bölgelerin biyotalarının çarpıcı şekilde farklı olduğunun gözlemlenmesinden onlarca yıl sonra biyocoğrafyacılar bu farklılıkların nedeni hakkında tahminlerde bulundu, fakat alan ilk olarak tanımlandığı şekilde kaldı. Yirminci yüzyılın ikinci yarısında iki bilimsel ilerleme, biyocoğrafyayı dinamik ve çok disiplinli bir alana dönüştürünceye kadar bu böyle devam etti: Kıtaların kayması teorisinin kabul edilmesi ve filogenetik taksonominin gelişmesi.

**KITALARIN KAYMASI** Ondokuzuncu yüzyıl ortasından önce çoğu insan Dünya'nın genç olduğuna ve zamanla çok az değiştiğine inanıyordu. O devirde kimse, organizmaların ve çok daha az olmak üzere kıtaların kendisinin hareket etmiş olduğunu hayal edemiyordu. Fakat eninde sonunda kıtasal kaymanın jeolojik olarak delili keşfedildiğinde kıtaların hareket edebileceği ve etmiş olduğu teyit edildi (bakınız Kısım 25.2).

Triyas dönemi de süper kıta Pangea devamında bugün bildiğimiz kıtalara ayrılan Laurasia ve Gondwana adında iki büyük kara kütlesine bölündü (bakınız Şekil 25.12). İki ya da daha fazla kıtada temsil edilen organizma gruplarının atalarının, kırılıp ayrılmadan önce bu büyük kara kütlelerine yaygın bir şekilde dağılmış antik gruplar olduğuna inanılmaktadır.

(A)



(B)




**54.10 *Nothofagus* Goduvana Dağılımına Sahiptir** Güney kayın ağaçlarının modern dağılımı en iyi şekilde Kretase Devri'nde Gonduvana'daki kökenleri ile açıklanır. Kıtasal kayma Nothofagus'un Güney Amerika, Yeni Zelanda ve Güney Pasifik Adalarında dağılmasıyla sonuçlanır.

Ancak, ayrılmadan sonra onların soyundan gelenler bağımsız olarak evrim geçirdiler ve böylece gruplar daha farklı dağılımlar gösterinceye kadar ortaya çıkmadı. Bundan dolayı, kıtasal kayma Şekil 54.8'de gösterilen yedi bölgenin oluşumundan kısmen sorumlu olmaktadır.

Kıtasal kayma, başka türlü anlaşılması zor olacak belli biyocoğrafik dağılımları da açıklamaktadır. Örneğin, *Nothofagus* cinsi kayın ağaçları, hem Neotropikal hem de Avustralasya biyocoğrafik bölgelerinde bulunmaktadır. Bunların dağılımı cinsin Kretase dönemi sırasında kara kütlesinin ayrılması ile Gondwana'da oluştuğunu göstermektedir (**Şekil 54.10**).

*Nothofagus*'un bir biyocoğrafik bölgeden diğerine basit bir şekilde atlamadığına dair elimizde hangi delil var? 55-34 milyon yıl önceye ait Avustralya, Yeni Zelanda, Batı Antarktika ve Güney Amerika'da bulunan fosilleşmiş *Nothofagus* poleni *Nothofagus*'un bir zamanlar sürekli olarak tek bir kara kütlesine dağılmış olduğunu göstermektedir. Ayrıca, *Nothofagus* üzerinde yaygın olarak beslenen yaprak biti türlerinin dağılımı ağaçların dağılımı ile paralellik gösterir. Şili ve Yeni Zelanda arasında yaprak bitlerini barındıran bitkilerin ortak bir kara kütlesinde büyüdüğü zamanda, burada bulunan böcekleri muhtemelen dağıtan hiçbir hava ya da su akıntısı yoktur.

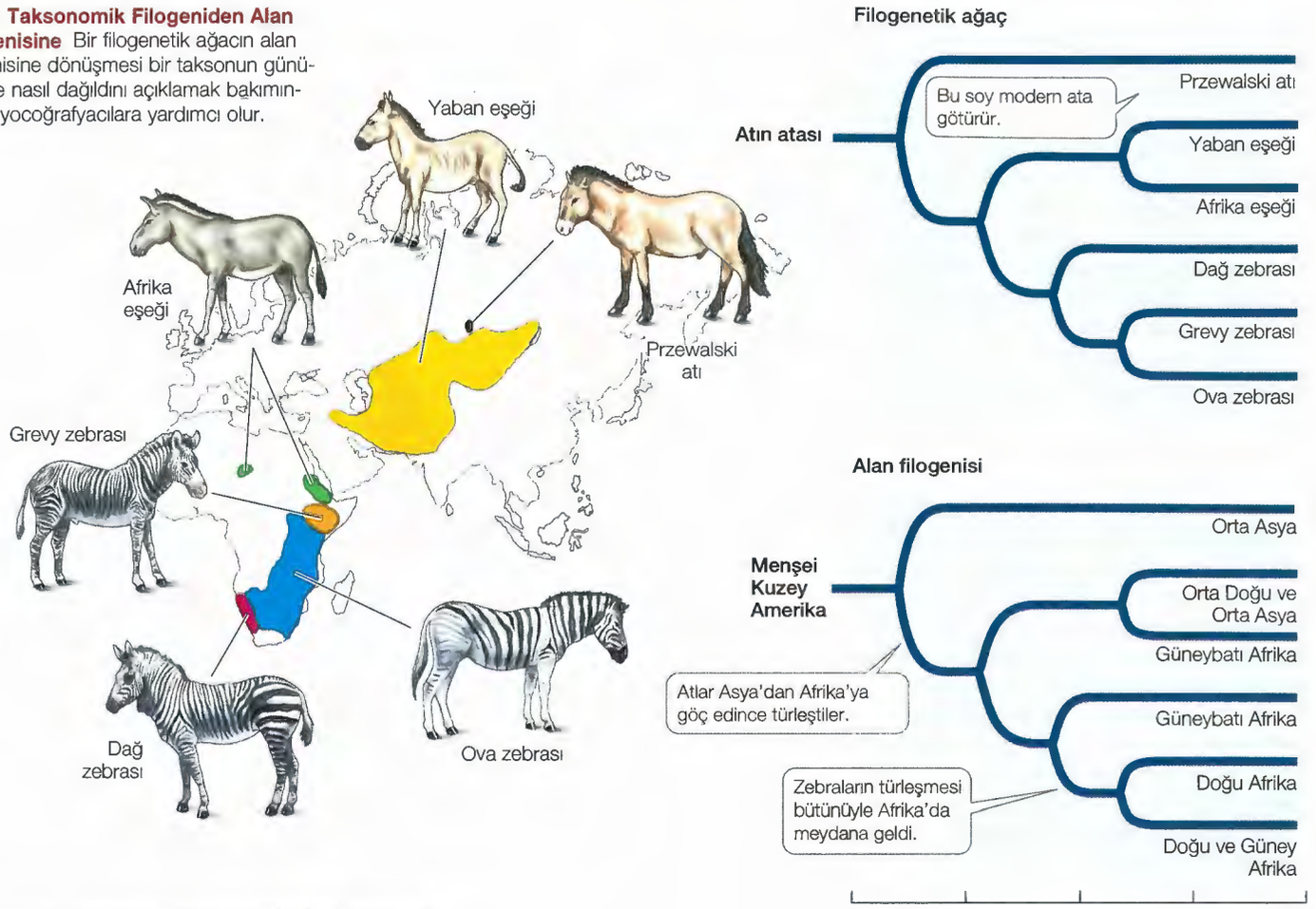
**FİLOGENETİK TAKSONOMİ** Bölüm 22'de gördüğümüz gibi, taksonomistler organizmalar arasında filogenetik ilişkileri tekrar yapılandırmak için güçlü metodlar geliştirmişlerdir. Biyocoğrafyacılar, biyocoğrafik sorulara cevap bulmak için bu metodları uyarlamıştır. Biyocoğrafyacılar ağaç üzerindeki taksonların isimlerini daha önce ve şimdi yaşamış taksonların yerlerinin yer isimleri ile değiştirerek filogenetik ağaçları **alan filogenisine** dönüştürebilirler.

Örneğin, varsayalım ki, at familyasının (Equidae) üyesi olan zebralar fosil kayıtları Equidae'nin Kuzey Amerika'da evrimleştiğini gösterdiği halde niçin Afrika'da yaşadıklarını merak ediyoruz. Yaşayan türlerin bir alan filogenisi günümüz atlarının atalarının Kuzey Amerika'dan Asya'ya ve sonra Asya'dan Afrika'ya dağıldığını ve takiben zebra türleşmesinin bütünüyle Afrika'da meydana geldiğini göstermektedir (**Şekil 54.11**).

### Kara kütlelerinin birleşmesini biyotik değişim takip eder

Coğrafik olaylar sadece kara kütlelerini ayırmakla kalmaz, aynı zamanda onları bir araya getirir. Daha önce ayrılmış kara kütleleri deniz seviyesi değişikliği ya da kıtasal kayma nedeniyle birleştiğinde iki farklı biyotanın türleri daha önce yaşamamış oldukları bir bölgeye dağılabilir. Bu doğal olaya **biyotik değişim** adı verilir.

Büyük bir memeli biyotik değişimi, ilk defa, yaklaşık 65 milyon yılda bir olan ve Kuzey ve Güney Amerika'yı bağlayan yaklaşık 4 milyon yıl önce oluşan Orta Amerika kara köprüsü oluştuğunda gerçekleşti. İki kıta ayrı iken memeli faunaları büyük ölçüde birbirinden farklıydı. Bu uzak türlerin çoğu yeni kurulan kara köprüsü ile dağıldı. Sadece kirpi, dokuz kemerli armadillo ve Virginia keseli sıçanı gibi çok az Güney Amerika türü Meksika'nın tropikal ormanlarının kuzeyinde yerleşik hale geldi. Bununla birlikte, tavşan, fare, tilki, ayı, rakun, sansar, kedi, tapir, pekari, deve ve geyik gibi birçok Kuzey Amerikan memelisi başarılı bir şekilde Güney Amerika'da kolonileşti (**Şekil 54.12**).




**54.11 Taksonomik Filogeniden Alan Filogenisine** Bir filogenetik ağacın alan filogenisine dönüşmesi bir taksonun günümüzde nasıl dağıldını açıklamak bakımından biyocoğrafyacılara yardımcı olur.

## Vikariant olaylar dağılım modellerini etkiler

Türlerin alanını ayıran, dağılıma engel olan fiziksel bir bariyerin varlığına **vikariant olay** adı verilir. Bir vikariant olay, bireylerin hiçbiri yeni alanlara dağılmamış olsa bile türleri iki ya da daha fazla ayrılmış populasyona bölebilir. Bununla birlikte, eğer bir türün üyeleri varolan bir bariyeri geçer ve yeni bir populasyon oluşturursa kesintili tür aralığının, dağılımın sonucu olarak meydana geldiği kabul edilir.

Vikariant ve dağılımdan oluşan bu iki ana sürecin her ikisinin dağılım modellerini etkilediğini kabul edersek biyocoğrafyacılar belirli bir dağılımın evrimsel geçmişini yeniden

**54.12 Biyotik Değişiminin Sonuçları** (A) Dokuz kemerli armadilo (*Dasypus novemcinctus*) Orta Amerika kara köprüsü oluştuğunda Güney Amerika'dan Kuzey Amerika'ya koloni kuran sadece bir avuç memeli türü arasındadır. (B) bugün sadece Güney Amerika'da varolan bazı türler *Catagonus wagneri* ve *Lama guanicoe* (vahşi lama-deve ailesinin bir üyesi) dahil Kuzey Amerika'dan kara köprüsü ile gelip dağılmış olan atalarının soyundan gelenlerdir.

(A) *Dasypus novemcinctus*



(B) *Catagonus wagneri*



*Lama guanicoe*



## TABLO 57.2

### Krakatau Adasındaki Kara Bitkilerinin ve Karada Yaşamını Sürdüren Kuş Türlerinin Sayısı

| ZAMAN | BİTKİ TÜRLERİNİN SAYISI | KUŞ TÜRLERİNİN SAYISI |
|---|---|---|
| 1883 (t = 0) | 0 | 0 |
| 1886 (t = 3) | 26 | 0 |
| 1897 (t = 14) | 64 | 8 |
| 1908 (t = 25) | 115 | 13 |
| 1920 (t = 37) | 184 | 27 |
| 1928 (t = 45) | 214 | 27 |
| 1934 (t = 51) | 271 | 29 |

[a] Yıl olarak verilen zamanı takip eden sayılar, adadaki tüm yaşamı yok eden volkanik patlamanın ardından kaç yıl geçmiş olduğunu göstermektedir.

## 57.3 ÖZET

**Tür çeşitliliği hem tür zenginliğini ve hem de tür eşitliğini kapsar. Tür çeşitliliği, tropiklerde en yüksektir ve daha yüksek enlemlerde azalmaktadır. Ada biyocoğrafya teorisi, bir adadaki ya da diğer izole olmuş durumda olan bir habitat parçasındaki tür çeşitliliğinin, göç ve ortadan kalkma oranları arasındaki dengeyi temsil ettiğini ifade etmektedir.**

- Alfa, beta ve gama çeşitlilik kavramlarını açıklayınız. Bakınız s.1210
- Tür zenginliği ve tür eşitliği arasındaki farklılık nedir? Bakınız s.1210 ve Şekil 57.7
- Ada biyocoğrafyası teorisine göre bir adadaki türlerin denge sayısını hangi faktörler etkiler? Bakınız s.1212 ve Şekil 57.9

Kuraklıklar, yangınlar ve volkanik patlamalar, ekolojik bozuklukların örnekleridir. Gelecek kısımda, böyle bozuklukların ekolojik komüniteler üzerindeki etkilerine göz atacağız.

## 57.4 Bozulmalar Ekolojik Komüniteleri Nasıl Etkiler?

Ekolojik bozulma, bir ekolojik komünitedeki bir ya da daha fazla sayıda türün varlığını sürdürme olasılığını değiştiren herhangi bir abiyotik olaydır. Bozulmalar, bazı türleri komüniteden kaldırabilir; fakat diğer türler için alan ve kaynaklar açabilir. Bir bozulmanın etkilerinin büyüklüğü, önemli ölçüde değişmektedir. Bazı bozulmalar, küçük alanlarla sınırlıdır –örneğin, dalgalar tarafından taşınan bir kütük, gelgit komünitesinde taşlara tutunmuş olan algleri ve hayvanları ezerek parçalayabilir. Bunun aksine, kasırgalar, orman yangınları ve volkanik patlamalar, yüzlerce ya da binlerce hektarlık alanlardaki komüniteleri etkileyebilir. Küçük ölçekli bozulmalar, daha büyük olanlara göre çok daha sık gerçekleşmesine karşın, birkaç büyük olay, bir komünitedeki değişikliklerin çoğundan sorumlu olabilir. Örneğin tek bir kasırga, yıl içerisinde gerçekleşen "normal" fırtınalardakinden daha fazla sayıda ağacı devirebilir.

Bir komünitenin bozulmalar ile ilgili geçmişi, diğer türlü bir bulmacaya dönüşecek olan tür çeşitliliği modellerini (örüntüsünü) açıklayabilir. Güney Hint Okyanusunda yer alan alt-Antarktik Bölge Adaları buna örnek oluşturur. Bu adaların iklimi soğuk olup yılın sadece 6 ayında aylık ortalama sıcaklık donma derecesinin üzerindedir. Yağış, yüksektir ve fırtına şeklindeki kuvvetli rüzgarlar nadir değildir; vejetasyon, büyük ölçüde tundradan oluşmuştur. Antarktika üzerinde yaşayan canlılar konusunda uzman olan Güney Afrikalı entomolog S. L. Chown, bu adaların en büyüklerinden dördü üzerindeki böcek faunasını karşılaştırdı ve en büyük iki ada olan Marion ve Kerguelen adalarının daha az sayıda eklembacaklı türüne (sırasıyla 16 ve 22) ev sahipliği yaptığını ve bu sayının, önemli ölçüde daha küçük olan Cochons ve Possessions adlarındakinden (26 ve 38) daha az olduğunu buldu.

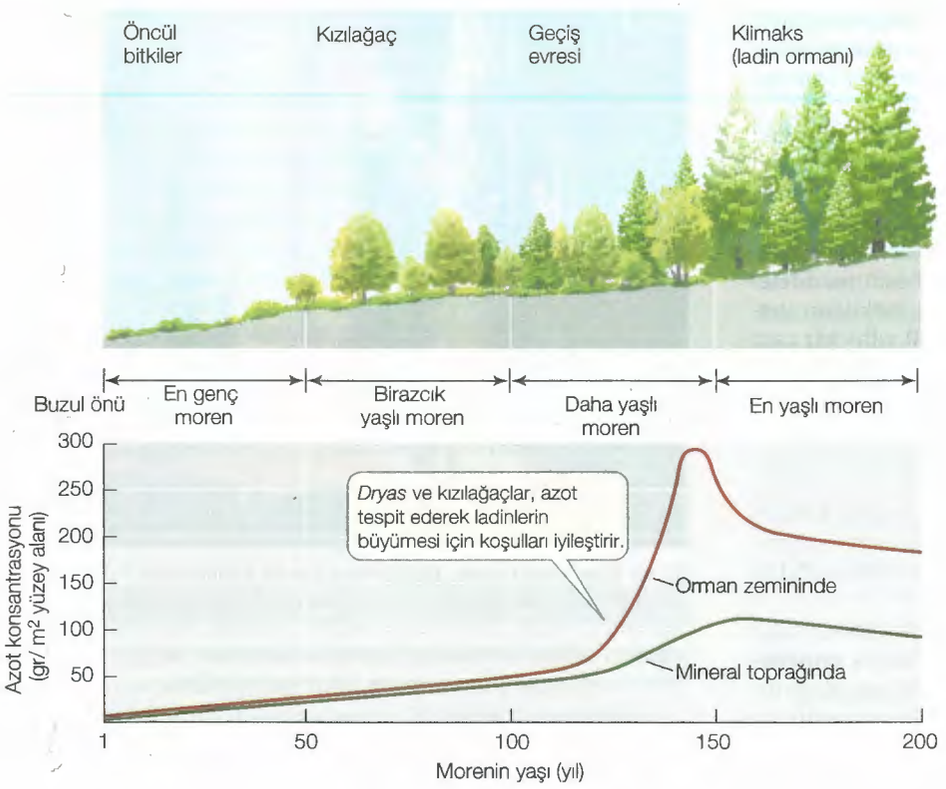
Bu adalardaki tür çeşitliliği modelleri, ada biyocoğrafyası teorisine niçin uymamaktadır? Bir olası açıklama, adaların farklı jeolojik geçmişlerinin olmasıdır. Daha küçük olan iki ada, kapsamlı buzullaşmadan kurtulmuştur; ve bu nedenle bu adalar türlerin birikmesi için daha büyük adaların sahip olduğundan daha uzun zaman süresine sahip olmuştur. Böylece, ada biyocoğrafyası teorisi olmasına rağmen, ada alanı, her zaman, tür çeşitliliğinin en iyi öngörücüsü değildir. Jeolojik tarih –özellikle bozulmaların tarihi– çoğunlukla daha iyi öngörücüdür.

### Süksesyon, bir bozulmanın ardından bir komünitedeki değişimin öngörülebilir bir modelidir

Bir komünite, özellikle bir buzul oluşumu gibi büyük bir bozulmanın ardından kendisini yeniden nasıl kurar? Bir bozulmayı takip eden komünite kompozisyonundaki değişim modeli, **süksesyon** olarak bilinir. Süksesyonun en yaygın tipi, *yönelik* süksesyondur; bu olay, komünite oluşumlarının düzenli (ya da en azından öngörülebilir şekilde) olarak ilerlemesiyle karakterize edilir. Yerel iklimsel koşullar ve toprak koşulları altında kendisini sürdürebilme yeteneğine sahip olan belirli bir komüniteye, nispeten uzunca bir süre için kararlı duruma geçinceye kadar türler gelir ve türler gider. Bu devamlılık arz eden kararlı evreye, **klimaks komünite** adı verilir.

Yönelik süksesyonu, daha önce mevcut olan yaşayan tüm organizmaları ortadan kaldıran ve çıplak bir zemin yaratan bozulma olayından sonra gözlemek en kolaydır; yönelik değişimin bu tipi, **primer süksesyon** olarak bilinir. Buzullar, volkan faaliyetleri ve bazı durumlarda seller gibi bozulma etkenleri, primer süksesyonu başlatabilir.

Primer süksesyon, son 200 yıl boyunca Alaska'daki Buzul Körfezinde yer alan bir buzulun geri çekilmesinin ardından komünite kompozisyonunda ve bitki büyüme formundaki değişimde görülebilir (Şekil 57.11). Buzul, zemini aşındırarak kayaları çıplak hale getirdi ve geriye bir seri *moren* bıraktı; moren, buzul önünün birkaç yıldır sabit olduğu yerlerde oluşmuş olan çakıl yataklarıdır. İnsan olarak 200 yıllık bir periyodun tamamı boyunca meydana gelen değişiklikleri ölçen hiçbir gözlemci yoktur; fakat ekologlar, farklı yaşlara sahip morenler üzerindeki bitki örtüsünü çalışarak süksesyonun zamansal modeli hakkında sonuç çıkarmıştır. Şimdiki buzul önüne en yakın olan en genç morenlerin üzerine, bakteriler, funguslar ve fotosentetik mikroorganizmalar yerleşmiştir; ve çıplak kayalar üzerindeki bu organizmalar, kendilerini destekleyebilirler. Buzul önünden daha uzakta olan birazcık daha yaşlı morenler, likenlere, yosunlara ve dağ gülü (*Dryas octopetala*) gibi kısa köklü otsu birkaç bitki türüne sahiptir. Buzul önünden




**57.11 Primer Süksesyon** Alaska'daki Buzul Körfezindeki bir buzul morenini işgal eden komünite, *Dryas* gibi öncül bitki birliğinden ladin ormanına değişir ve toprakta azot birikir.

**yourBioPortal.com**
**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 57.2 • Buzul Morenleri Üzerinde Primer Süksesyon

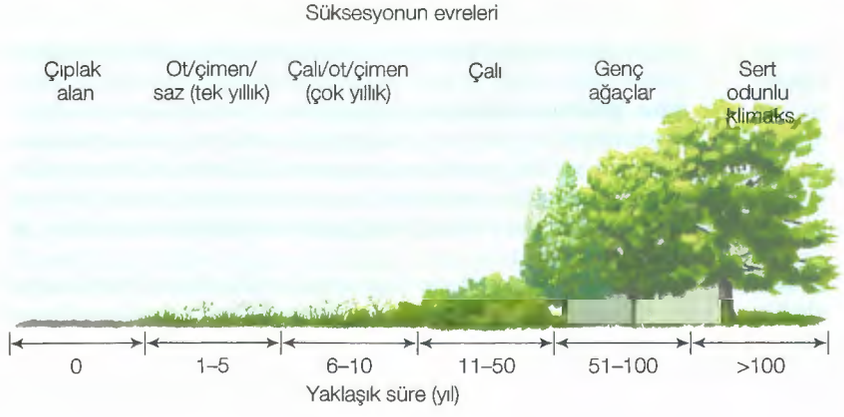
daha da uzaklarda yer alan ardışık olarak yaşlı morenler ise, çalı formunda söğütlere, kızılağaçlara ve ladinlere sahiptir.

Azot, buzul morenlerinde hemen hemen hiç mevcut değildir; böylece Buzul Körfezinde yakın zamanda oluşmuş olan morenler üzerinde en iyi büyüyen bitkiler olan *Dryas* ve kızılağaç (*Alnus*) türlerinin her ikisinin de köklerindeki nodüllerde, azot tespit eden bakteriler bulunmaktadır (bakınız Şekil 36.9). Bu bitkilerin azot tespiti, toprağı iyileştirerek ladinlerin gelişmesine olanak sağlar. Ondan sonra ladinler galip gelir ve erkenden yerleşerek çoğalmış olanları yerinden ederler. Eğer yerel iklim, çarpıcı biçimde değişmeyecek olursa, ladin ağaçlarının baskın olduğu bir klimaks komünitenin, Buzul Körfezindeki eski morenler üzerinde yüzyıllar boyunca varlığını sürdürmesi olasıdır.

Bir bozunmanın ardından özellikle toprak içerisinde bulunan bazı organizmaların yaşamını sürdürmeye devam ettiği yönelik süksesyon olayına, **sekonder süksesyon** adı verilir. Sekonder süksesyonlar, doğal afetlerle olduğu kadar insan faaliyetleri tarafından da başlatılır. Sekonder süksesyonu izlemek, genellikle primer süksesyondakinden daha kolaydır; sekonder süksesyon, aynı zamanda, daha sıklıkla meydana gelme ve daha hızlı ilerleme eğilimindedir.

Doğu Kuzey Amerika'daki sekonder süksesyonun tipik sıralaması, tarım için daha önceden kesilerek temizlenmiş ormanlık alan terk edildiğinde başlar (**Şekil 57.12**). Terk edilen eski tarım alanında görünmeye başlayan ilk bitkiler, hızlı büyüyen kazayağı ve *Ambrosia* gibi tek yıllık bitkilerdir. Bu öncü türler, ipekotu, Yahudi otu ve devedikeni gibi daha rekabetçi iki yıllık ve çok yıllık bitkilerle hızlı bir şeklide yer değiştirir. Daha sonra, *Cornus*, doğu kırmızı ardıcı ve *Rhus* türleri gibi çalı formundaki bitkiler ortama yerleşir ve bunları kavak, kiraz ve kırmızı akçaağaç gibi ağaç türleri takip eder. En sonunda, aralarında kayın ve şeker akçaağaç türlerinin yer aldığı gölgeye hoşgörülü türler ortamda baskın hale gelir. Kayın-akçaağaç ormanı, bu bölgenin büyük kısmı için klimaks komünitedir.

Yönelik süksesyon, nerede gerçekleştiğine bakılmaksızın, belirli gidişatlar ile karakterize edilir. Genellikle, süksesyonun erken evrelerinin kolonize olan türleri, doğuştan gelen yüksek üreme oranlarına sahip olup iyi yayılış gösterme eğiliminde olan türlerdir (*r*-stratejistler). Süksesyonun erken evreleri, yüksek verimlilik ve basit besin ağlarıyla karakterize edilir; çoğu besin maddeleri, ya detritus olarak ya da abiyotik formlar içerisinde bulunur. Süksesyon ilerlediğinde, besin maddeleri biyokütle içerisinde birikir, besin ağı daha karmaşık hal alır ve besin maddelerinin abiyotik kaynakları daha az önemli hale gelir. Süksesyonun geç evreleri için tipik olan türler, doğuştan gelen üreme oranları görece düşük olan iyi yarışan türlerdir (*K*-stratejistler).




## Hem kolaylaştırma ve hem de inhibisyon süksesyonu etkiler

Süksesyonun ilerlemesi, bir dereceye kadar, birbirinin ardılı olan koloni kurucuların faaliyetine bağlıdır; bunların her birinin çevreyi bir şekilde değiştirmesi, diğer türlerin yerleşip çoğalmasını kolaylaştırır. Avcı türler, av olan türlerin yer almadığı bir habitatta yerleşip çoğalması pek olası değildir; benzer şekilde bitkiler ortama yerleşmeden

**57.12 Sekonder Süksesyon** Sekonder süksesyon, geçmişte tarımsal bir alan olan kara parçasının, sonuçta gölge toleranslı ağaçlar tarafından karakterize edilen uzun ömürlü bir klimaks komüniteyi destekleyebilen alana dönüşmesini sağlayan süreçtir.

önce birincil tüketicilerin kolonize olması da mümkün değildir. *Dryas* ve kızılağaçlar tarafından azot tespiti yapılmasının Buzul Körfezine ladin ağaçlarının yerleşmesine izin vermesi (bakınız Şekil 57.11), böyle bir **kolaylaştırmanın** örneğidir.

Sekonder süksesyon, sıklıkla, bitki tür kompozisyonundaki değişiklik bakımından tanımlanmasına karşın, aslında bitkilerin ortama yerleşerek çoğalmaları, heterotroflar tarafından kolaylaştırılır. Çoğunlukla bir bozulmanın ardından çıplak topraklara varan ilk organizmalar, detritus yiyicilerdir; bu organizmalar, ölü organik maddeleri işlerler ve besin maddelerini (özellikle azotu) ortama salarlar ve böylece, bitkilerin yerleşmesini kolaylaştırırlar. Kuzey Almanya'da 20 yıllık bir çam ormanının kapsamlı bir şekilde yanmasının ardından yapılan çalışmada, yanmış olan ormana ilk yerleşen organizmaların, cıvık mantarlar, ciğerotları, karayosunları ve şapkalı mantarlar olduğu saptanmıştır. Bu detritus yiyicilerini, alglerle beslenen sinekler, mantarla beslenen kınkanatlılar ve yosun yiyen böcekler (Collembola türleri) izlemiştir. Yakıotları gibi çiçekli bitkiler ortama yerleşir ve bu alanlarda yaprak yiyen böcekler görülmeye başlar; bunları zeminde yaşayan predatör kınkanatlı böcekler ve kurt örümcekler izler.

Diğer durumlarda, alana erken yerleşenlerin etkisi, diğer türlerin kolonizasyonunu kolaylaştırmaktan daha çok **engellemedir** (**inhibisyon**). Yahudi otu ve devedikeni gibi eski alan türleri, köklerinden potansiyel rakip olacakların çimlenmesini ve büyümesini engelleyen madde salgılarlar. Sonuçta, bu bitkiler yaşlanıp öldüğü zaman, diğer bitki türleri alana yerleşebilir.

### Döngüsel süksesyon, periyodik bozulmalara karşı uyum sağlamayı gerektirir

Bazı süksesyon modelleri, yönelik olmaktan daha çok *döngüseldir*. Böyle durumlarda, klimaks komünite, devam etmek için periyodik bozulmalara bağlıdır. Güney Oregon'nun ponza platolarında gelişen *Pinus contorta* çamı ormanı, periyodik orman yangınları sayesinde devamlılığı sağlanır (**Şekil 57.13**). Yangına uyum sağlamış bu komünitede yangınlar, besin maddelerini yanmış organik maddeler şeklinde toprağa geri döndürmekte ve tohumların çimlenmesi için uygun koşullar sağlamaktadır. Bu çamların kozalakları, reçine tarafından yapıştırılarak kapatılmış durumdadır, kozalaklar, sadece reçineyi eriten yüksek sıcaklıklara maruz kaldıkları zaman açılırlar ve tohumlarını salarlar. Dağ çam kınkanatlısı olan *Dendroctonus ponderosae* türü bu çama saldırır ve bu çam, aynı zamanda, bir mantar türü olan ve çamların köklerinde ve özodununda çürümeye neden olan *Phaeolus schweinitzii* türü ile enfekte olmaya eğilimlidir. Böyle bir yangını yaşamaya yetecek kadar yeterince uzun yaşamış ve yangında yaralanmış olan ağaçlar, yaralanmamış olan ağaçlara göre mantarlarla enfekte olma olasılığı çok daha fazladır. Kınkanatlılar, tercihen, mantarla enfekte olmuş ve zayıflamış ağaçlara saldırırlar. Yangında yaralanmış olan birçok olgun ağacın öldürüldüğü kınkanatlı salgınından sonra, öldürülmüş olan ağaçlar, bir yangın için potansiyel yakıt olarak hizmet eder. Bir sonraki yangın, yeni fideler için olduğu kadar geride kalan ağaçların kullanımı için de besin maddelerini ortama salar.

### Heterotrofik süksesyon farklı komüniteler yaratır

Bitkiler ototrof olarak, komünitedeki diğer organizmalar için enerji kaynağı olduğundan, çoğu süksesyon modellerinde hayati rol oynar. Bununla birlikte, süksesyonla ilgili değişiklikler, bitkilerin katılımı olmaksızın gerçekleşebilir. Detritus temelli komüniteler –gübre, leş ya da ölmüş bitkilerin bulunduğu– **heterotrofik süksesyon** olarak bilinen bir seri değişiklik geçirir. Bu değişiklikler, yönelik süksesyonun diğer tiplerinde yer alanlardan farklıdır. Birincisi, süksesyon heterotrofik olarak başlar: habitat ilk olarak koloni kurucuların hizmetine sunulduğu zaman enerji kaynakları en büyüktür ve süksesyon gerçekleştikçe enerji kaynakları tüketilir. Fotosentez gibi daha fazla enerji üreten herhangi bir mekanizma yoktur. İkinci olarak, zaman içerisinde kaynaklar temel düzeye indiğinde toplam biyokütle ve tür çeşitliği azalır. Üçüncü olarak, bu geçici habitatlar gerçekten de kendi kendilerine yetemezler; ve avcılar, termodinamiğin yasalarını görünüşte ihlal edercesine birincil tüketicilerden (bu komünitelerdeki detritus yiyiciler) daha fazla sayıda olabilir.



**57.13 Bazı Komüniteler Bozulmaya Uyum Sağlamıştır** Pinus contorta çam türünün baskın olduğu orman komüniteleri, periyodik yangınlara uyum sağlamıştır. Yangın, zararlı böcek salgınları nedeniyle zayıflamış olan olgun ağaçları ortadan kaldırarak, toprağı yeniden canlandırır ve tohumların çimlenmesi ve yeniden gelişim için gerekli olan koşulları sağlar.

Heterotrofik süksesyonun gerçekleştiği habitatlar, uygun bir şekilde çok küçük olduğundan dolayı heterotrofik süksesyonun birçok modeli iyice araştırılmıştır. Bu modellerden bir tanesi, bu bölümün başlangıcında gördüğümüz insan cesetlerindeki fauna süksesyonudur. M. G. Motter'in mezardan çıkarılan 150 ceset ile ilgili 1898 yılındaki çalışmasını, daha yakın zamanda domuz cesetlerinin ayrışması üzerinde gerçekleştirilen çalışmaların takip etmesi (insan cesetleri bilimsel amaçla mezardan çıkarılma işleminden vazgeçildikten sonra), bu komünitelerdeki türlerin zamansal olarak sıralanmasının çok ayrıntılı bir şekilde yapılandırılmasına izin vermiştir.

Ayrışmanın üç büyük evresi vardır ve evrelerin herbiri belirgin olarak farklı bir fauna komünitesiyle karakterize edilir. *Otoliz* adı verilen ilk evre, vücudun kendisi tarafından meydana getirilen fermentatif değişiklikler ile karakterize edilir: proteinlerin, lipitlerin ve karbonhidratların parçalanmasına hidrojen sülfür gazının salınması eşlik eder. Mikroorganizmaların ve istilacı ayrıştırıcıların ayrıştırma işlemini, *kokuşma* izler. Sıvıların büyük çoğunluğu buharlaştıktan sonra *kuru çürüme* gerçekleşir.

Ayrıştırılan cesetlerin faunaları, büyük ölçüde böceklerden oluşmuştur; fakat bu faunaların tam bileşimi, ayrışmanın hızını ve doğasını etkileyen faktörlere göre değişir. Bu faktörler arasında iklim, mevsim ve bedinin durumu, –yani su içerine daldırılmış olup olmaması ya da gömülü olması, giyinik ya da çıplak

olması gibi– yer alır. Tipik olarak, ölümden hemen sonra, otoliz başladığında et sinekleri, mavi kurtsinekleri ve karasinekler yumurta koymak üzere cesede varırlar. Aralarında yeşil kurtsineklerinin ve leş sineklerinin de yer aldığı sineklerin cesede ulaşmasıyla hissedilebilir bir koku gelişir. Yağların yıkımıyla uçucu yağ asitlerinin ortama salınması, leşle beslenen bir dizi kınkanatlıyı cezp eder. Proteinler ayrıştığında, *Piophila* cinsine ait peynir sinekleri cesede yerleşir. Cesetle beslenen türlere göre cesetle daha az ilgilenen başka türler de vardır: Staphylinidae familyasına ait bazı kınkanatlılar, sineklerin yumurtalarından çıkan kurtçukları avlarlar. Kuru çürüme dönemi boyunca, deri kınkanatlıları, post kınkanatlıları ve giysi güveleri (memeli kıllarındaki keratin ile beslenebilirler) baskın durumdadır. Ayrışmanın son evrelerinde, örümcek kınkanatlıları ve diğer leş yiyiciler, cesedi tüketen böceklerin dışkıları ve attıkları dış iskeletleri üzerinde beslenmek üzere gelirler. Bu süksesyon, iklime ve coğrafyaya bağlı olarak büyük ölçüde değişir; fakat belirli bir bölge içerisindeki süksesyon yeterince tahmin edilebilir özelliktedir. Öyle ki, ölüm zamanına ilişkin bu veriler, mahkeme tarafından kabul edilebilir niteliktedir.

## 57.4 ÖZET

**Bozulma, bir ekolojik komünitedeki bir ya da daha fazla sayıda türün varlığını sürdürme olasılığını değiştiren abiyotik olaylardır. Ekolojik süksesyon –komünite kompozisyonunda tahmin edilebilir bir değişiklik modeli– tipik olarak bir bozulmayı izler.**

- Primer süksesyon ve sekonder süksesyon arasındaki farklılıklar nelerdir? Bakınız ss.1214-1215 ve Şekiller 57.11 ve 57.12
- Ortama erkenden yerleşip çoğalan organizmaların, onları izleyen türlerin süksesyonunu nasıl kolaylaştırdığına ya da engellediğine ilişkin bazı yolları açıklayınız. Bakınız ss.1215-1216

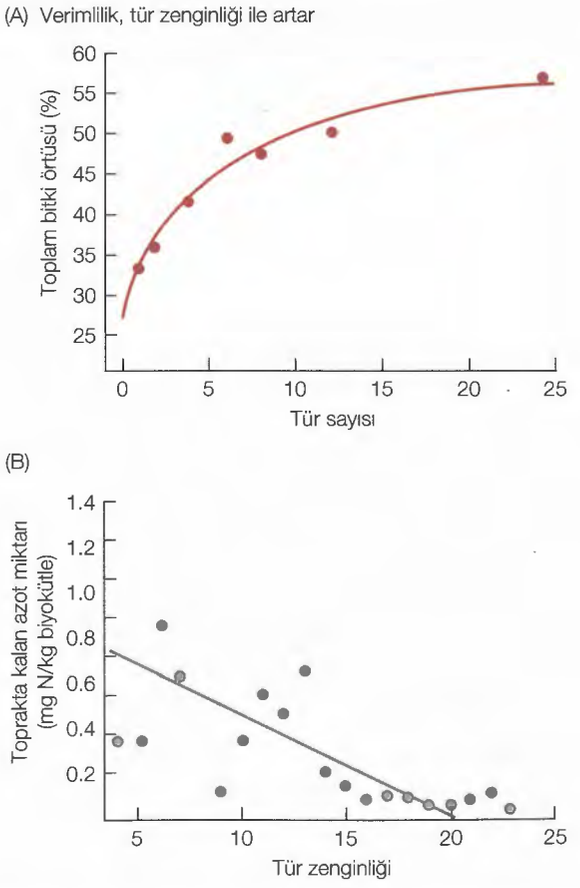
Komünitelerin kompozisyonunun zamanla nasıl değiştiğini gördüğümüze göre, şimdi bazı komünitelerin (klimaks komüniteler gibi), bozulmalara dayanarak ufak değişikliklerle, zaman içerisinde varlığını nasıl sürdürebildiğine göz atacağız. Bu kapsamda, komünite kararlılığının önemli bir belirleyicisi olan verimliliğe tekrar geri döneceğiz.

# 57.5 Tür Zenginliği Komünite Kararlılığını Nasıl Etkiler?

Kısım 57.1'de gördüğümüz gibi daha yüksek verimlilik, bir noktaya kadar, daha yüksek tür zenginliğini destekler. Tür zenginliğine dönecek olursak, verimliliği etkiler mi? Ve bu özelliklerin her ikisi de komünite kararlılığını etkiler mi? Komünitedeki hiçbir iki tür, çevreyle aynı ilişkiye sahip olmadığından tür zenginliği, verimliliği artırabilir; onun için daha fazla sayıda türden oluşmuş bir karışım, mevcut kaynakların daha tam olarak kullanılmasıyla sonuçlanabilir. Ayrıca, eğer çevre koşulları değişecek olursa, tür bakımından zengin olan bir komünitenin, bu yeni koşullar altında varlığını sürdürebilecek bazı türleri içerme olasılığı daha fazla olacaktır. Böylece, türce zengin bir komünitenin tür bakımından fakir olan bir komüniteden daha *kararlı* olması –yani, zaman içerisinde verimlilik ya da tür kompozisyonu bakımından daha az değişmesi– gerekir.

### Türce zengin komüniteler kaynakları daha etkin kullanırlar

Türce zengin komünitelerin türce fakir komünitelerden daha kararlı olduğunu test etmek için Minnesota Üniversitesinden David Tilman ve onun çalışma arkadaşları, arazideki birkaç alanı temizleyerek, tür sayısı birkaç taneden başlayıp yirmi beşe kadar değişecek şekilde çim ektiler. Onlar, her büyüme mevsiminin sonunda, toplam bitki örtüsünü (brüt biyokütlenin ve net birincil üretimin bir ölçüsü olarak) ve her bir alandaki tüm çimlerin populasyon yoğunluğunu ölçtüler. Ciddi kuraklık dönemlerinin de yer aldığı 11 yıllık bir dönem boyunca, daha fazla sayıda türe sahip olan alanlar daha verimliydi; ve onların verimliliği, yıldan yıla daha az değişkendi. Bu bulgular, tür zenginliğinin, verimliliği ve kararlılığı teşvik ettiğini ileri süren hipotezle tutarlıydı (Şekil 57.14A). Ayrıca, daha büyük tür zenginliğine sahip alanlardaki toprak azotu, daha etkin kullanılmıştı (Şekil 57.14B). Bununla birlikte, kurak ve yağışlı yıllarda farklı türler daha başarılı olduğundan alanlardaki *bireysel* türlerin populasyon yoğunlukları, yıllar boyunca kararlı değildi (alanın tür zenginliğine bakılmaksızın).




**57.14 Tür Zenginliği Komünite Verimliliğini Artırır** İçerisinde 2-22 çimen türünün yer aldığı toplam 120 adet çayır parseli, 11 yıl boyunca işlenmiştir. (A) Tür zenginliği daha fazla olan parseller, daha büyük kararlılık sergilemiştir (kararlılığın ölçüsü, toplam bitki örtüsü olmuştur). (B) Daha büyük tür zenginliğine sahip parseller, toprak azotunu daha etkin bir şekilde kullanmıştır; bu durum, toprakta kalan azot miktarının daha az olmasıyla anlaşılmıştır.

Araştırmacılar, tür çeşitliliğinin, kararlılığın sürdürülmesinden sorumlu olup olmadığı ya da kararlılıkla ilgili olup olmadığı konusundaki tartışmayı sürdürmektedir. İnsanlar, doğal komünitelerin yapısında tür zenginliğinin azalmasına yol açan birçok değişiklik yarattığından ve insan eliyle değiştirilmiş olan komünitelerin pek çoğu –başta, tarımsal komüniteler- herkesin bildiği gibi kararsız olduğundan bu soru önemlidir.

### Çeşitlilik, verimlilik ve kararlılık, doğal ve yönetilen komüniteler arasında farklılık gösterir

Ekologlar, komünite çeşitliliği, verimlilik ve karalılık arasındaki ilişkileri sadece birkaç on yıllık süredir tartışmasına rağmen, insanlar istemeden de olsa binlerce yıldır bu ilişkileri uygulama yapmak suretiyle görmüşlerdir – bu ilişkiler, bitkilerin evcilleştirilmesi ve tarımın icat edilmesinden beri gözlenmektedir. Tarımın başlangıcından beri ürünler, böcek **salgınlarına** karşı duyarlıdır: türlerin populasyon büyüklüklerindeki kitlesel (çoğunlukla aniden) artışlar, ürünleri imha eder ya da onlara zarar verir.

Sadece tek bir bitki türünü ekerek **monokültür** yetiştirme uygulamaları, modern tarımsal ekosistemlerin niçin özellikle kararlı olmadığının bir nedenidir. Çoğu çiftçi, kendi ürünleri için potansiyel olarak herhangi bir rekabetçinin varlığı için çok az hoşgörü gösterir ve tarlalarındaki yabani otları (ve onlarla birlikte yaşayan herbivor türleri) aktif olarak ortadan kaldırır. Böylece tipik bir tarımsal ekosistem, çok düşük tür çeşitliliğine sahiptir. Çeşitliliğin, kararlılığın neden mi ya da sadece onunla ilişkili mi olduğu sorusuna yanıt, modern tarım uygulamalarında araştırılabilir. Tarımsal ekosistemlerin salgınlar için ev sahibi olma eğilimi, komünite yapı modelinde ortaya çıkan insan kaynaklı değişikliklerden ileri gelebilir.

Ekologlar, son 20 yıldır, çeşitlilik ve kararlılık arasındaki ilişkileri test etmek için deneysel modeller olarak, geleneksel tarımsal ekosistemleri kullanmıştır. Dünya genelinde, küçük arazi parçalarına sahip birçok çiftçi, aynı parselde çoklu ürün yetiştirir. Örneğin, Kostarika'da mısır, çoğunlukla tatlı patates ile birlikte yetiştirilir. Mısır-tatlı patates ikili kültürü, daha az sayıda tatlı patates zararlısı ve mısır monokültüründekinden çok daha fazla sayıda parazitoid yaban arısı içerir. Mısır polenleri, yaban arıları için besin sağlar. Uzun boylu mısır bitkileri, bir yapısal bariyer ve gölge bitkileri olarak davranır; aynı zamanda, tatlı patates zararlılarının kendi konak bitkilerini bulma yeteneğini engelleyen yıkıcı kimyasalların kaynağı olarak iş görür.

Son yıllarda, komünite ekolojisinin bu tür uygulamaları, kâr paylarını ödemiştir. Monokültür, karşı koyulamaz şekilde baskın olan tarımsal uygulama olmasına karşın, polikültürel tarımsal üretim sistemleri geliştirilmektedir; sazan ve karides yetiştiriciliği, kompost için solucan yetiştiriciliği ve biyoyakıt hammadde üretimi bunlara örnektir.

## 57.5 ÖZET

**Daha yüksek tür çeşitliliğine sahip komüniteler, daha az çeşitlilik gösteren komünitelerden daha verimli ve kararlı olma eğilimindedir; çünkü onlar kaynakları daha etkin olarak kullanırlar. Modern tarımsal monokültürler, herkesin bildiği üzere kararlı değildir.**

Ekologlar, tür çeşitliliği, komünite verimliliği ve komünite kararlılığı arasında hangi ilişkileri gözlemlemiştir? Bakınız s.1217 ve Şekil 57.14

Daha kararlı ekolojik komünitelerle sonuçlanabilen bazı tarımsal uygulamaları tanımlayınız. Bakınız s.1218

## BÖLÜM ÖZETİ

### 57.1 Ekolojik Komüniteler Nelerdir?

- Bir ekolojik **komünite**, belirli bir alanda birlikte bulunan ve birbirleriyle etkileşim içinde olan türlerin oluşturduğu gruptur. Bir komünite içerisinde yaşayan türlerin sayısı, onun **tür zenginliğidir**.
- **Brüt birincil verimlilik (GPP)**, komünitedeki **birincil üreticilerin** fotosentez yoluyla güneş enerjisini kimyasal enerjiye dönüştürme oranıdır. **Net birincil üretim (NPP)**, birincil üreticilerin biyokütlesine katılmış olup heterotrofların kullanımına hazır olan enerjiyi temsil eder. İnceleyiniz Şekil 57.1, WEB AKTİVİTESİ 57.1
- Bir komünitedeki organizmalar, onların enerji kaynağını esas alarak **trofik düzeylere** bölünebilir. **Birincil üreticiler**, enerjilerini güneş ışığından elde ederler; **birincil tüketiciler**, enerjilerini birincil üreticileri yemek suretiyle elde ederler; ***ikincil* tüketiciler**, enerjilerini birincil tüketicilerden elde ederler; vb. İnceleyiniz Tablo 57.1, WEB AKTİVİTESİ 57.2
- Başka organizmaların ölmüş bedenlerini ya da onların atık ürünlerini tüketen organizmalara detritus yiyiciler ya da ayrıştırıcılar adı verilir. Omnivorlar, birden çok trofik düzey üzerinden beslenen organizmalardır.
- Bir **besin zinciri**, kimin kimi yediğini gösterir. Bir **besin ağı**, komünitedeki besin zincirlerinin birbirleriyle nasıl bağlantılı olduğunu gösterir. İnceleyiniz Şekil 57.2
- **Ekolojik verim**, bir trofik basamaktan bir sonrakine toplam enerji transferidir. Piramit diyagramları, trofik düzeyler arasında enerji ya da biyokütle akış oranlarını gösterir. İnceleyiniz Şekil 57.3
- Tür zenginliği, belirli bir noktaya kadar verimlilikle birlikte artma eğilimindedir; ancak, eğer verimlilik, o noktanın ötesine artış gösterecek olursa, tür zenginliği azalabilir. İnceleyiniz Şekil 57.4

### 57.2 Türler Arasındaki Etkileşimler Komünite Yapısını Nasıl Etkiler?

- Bir tüketicinin başka türler ile etkileşimleri, bir **trofik şelale** ile sonuçlanabilir: yani, birbirini izleyen trofik düzeylerde bir seri dolaylı etki ortaya çıkabilir. İnceleyiniz Şekil 57.5
- Başka organizmalar için habitatlar oluşturan yapıları inşa eden organizmalar, **ekosistem mühendisleri** olarak bilinir.
- **Kilit taşı türler**, kendi bolluklarıyla orantısız olarak hem komünitelerdeki trofik basamakların sayısı ve hem de tür zenginliği üzerinde bir etkiye sahiptir.

### 57.3 Ekologlar Tür Çeşitliliğinin Hangi Modellerini Gözlemler?

- **Alfa çeşitlilik**, tek bir komünite ya da habitattaki çeşitliliğin bir ölçüsüdür; oysa **beta çeşitlilik**, bir komüniteden ya da habitattan diğerine tür kompozisyonundaki bir değişikliğin ölçüsüdür. **Gama çeşitlilik**, bir coğrafik bölgedeki bir dizi komünitede bulunan çeşitliliktir.
- Tür çeşitliliği, tür zenginliğinin yanı sıra türlerin eşit şekilde dağılımını da kapsar. İnceleyiniz Şekil 57.7
- Çeşitlilik indeksleri, çeşitliliği ölçmek için kullanılan matematiksel formüllerdir. **Shannon çeşitlilik indeksi**, hesaplamalarda türlerin eşit şekilde dağılımını da göz önüne alan alfa çeşitliliğin bir ölçüsüdür. **Sorensen indeksi**, beta çeşitliliğin bir ölçüsüdür.
- Çeşitlilikteki enlemsel gradiyentin, daha düşük enlemlerde daha büyük çeşitliliğin olacağı şekilde değişiklik göstermesi, birçok taksonda gözlenmiştir. İnceleyiniz Şekil 57.8
- **Ada biyocoğrafyası** teorisine göre, bir adadaki türlerin denge sayısı, ana karadaki **tür havuzundan** adaya göç eden türlerin oranı ve adada yerli olan türlerin ortadan kalkması arasındaki dengeyi gösterir. İnceleyiniz Şekiller 57.9 ve 57.10, ANİMASYONLA ÖĞRENME 57.1

### 57.4 Bozulmalar Ekolojik Komüniteleri Nasıl Etkiler?

- Bir **bozulma**, bir komünitedeki bir ya da daha fazla sayıdaki türün varlığını sürdürme olasılığını değiştiren bir abiyotik olaydır.
- **Süksesyon**, bir bozulmanın ardından bir komünitenin kompozisyonundaki öngörülebilir değişiklik modelidir. Yönelik süksesyonda, genişçe bir zaman süresi içerisinde varlığını sürdüren **klimaks komüniteye** ulaşıncaya kadar öngörülebilir bir sıra içerisinde türler gelir ve gider.
- **Primer süksesyon**, yaşayan organizmalardan yoksun olan bir alanda başlar. **Sekonder süksesyon**, bozulma olduktan sonra yaşamını sürdüren bazı organizmaların varlığını sürdürdüğü yerlerde başlar. İnceleyiniz Şekiller 57.11 ve 57.12, ANİMASYONLA ÖĞRENME 57.2
- Herhangi bir süksesyon modelinde, oraya önceden yerleşmiş olan türler, diğer türlerin yerleşip çoğalmasını **kolaylaştırabilir** ya da **engelleyebilir**.
- **Döngüsel süksesyonda**, klimaks komünite, periyodik bozulmalarla korunur.
- Detritus temelli komünitelerdeki **heterotrofik süksesyon**, fotosenteze güvenmez ve onun için, diğer süksesyon tiplerinden bazı yönlerden farklıdır.

### 57.5 Tür Zenginliği Komünite Kararlılığını Nasıl Etkiler?

- Türce zengin komüniteler, kaynakları daha etkin kullanır; ve böylece çeşitliliği az olan komünitelere göre verimlilik bakımından daha az değişkenlik gösterme eğilimindedirler. İnceleyiniz Şekil 57.21
- **Monokültürler**, zararlı salgınların karşı daha hassastır, oysa daha büyük tür çeşitliliğine sahip olan tarımsal ekosistemler, daha kararlı olma eğilimindedirler.

## DENEME TESTİ

1. Bir ekolojik komünite,
   *a.* belirli bir alan içerisinde birlikte bulunan ve etkileşim içerisinde olan türlerin oluşturduğu gruptur.
   *b.* belirli bir alan içerisinde abiyotik çevreyle birlikte bulunan ve etkileşim içerisinde olan türlerin oluşturduğu gruptur.
   *c.* belirli bir alan içerisinde bulunan ve belirli bir trofik düzeye ait olan türlerin tümüdür.
   *d.* yerel bir besin ağının üyeleri olan tüm türlerdir.
   *e.* yukarıdakilerin hepsi.
2. Organizmaların oluşturduğu bir trofik düzey,
   *a.* onlara enerjilerinin ulaşması için enerjinin geçirildiği aynı sayıda basamaktır.
   *b.* organizmaların yiyecek elde etmek için kullandığı benzer yöntemlerdir.
   *c.* organizmaların benzer avcı grubu tarafından yenmesidir.
   *d.* hem bitki ve hem de diğer hayvanları tüketen organizmalardır.
   *e.* yiyecek için bir başkası ile yarışan organizmalardır.
3. Net birincil üretim,
   *a.* bir komünitedeki fotosentezin toplam miktarıdır.
   *b.* heterotrofların tüketimine sunulan birincil üretici biyokütlesinin toplam miktarıdır.
   *c.* bir komünitedeki tüm ototroflar ve heterotroflar tarafından üretilen toplam biyokütle miktarıdır.
   *d.* heterotroflar tarafından tüketilen toplam biyokütle miktarıdır.
   *e.* brüt birincil verimlilikten ikincil verimliliğin çıkartılmasında geriye kalandır.
4. Ormanlar ve çayırlar için enerji ve biyokütle dağılımlarının piramit diyagramları, birbirinden farklıdır, çünkü
   *a.* ormanlar, çayırlardan daha verimlidir.
   *b.* ormanlar, çayırlardan daha az verimlidir.
   *c.* iri vücutlu memeliler, ormanlarda yaşamaktan kaçınırlar.
   *d.* ağaçlar, enerjilerinin çoğunu sindirilmesi zor olan odunlar içerisinde depolar; oysa çayırlardaki bitkiler, sindirilmesi biraz daha kolay olan dokular üretir.
   *e.* otlar, ağaçlardan daha hızlı büyür.
5. Kilit taşı türler,
   *a.* içinde yaşadıkları komüniteleri bolluklarına göre umulandan daha fazla etkilerler.
   *b.* komünitelerin tür zenginliklerini etkileyebilirler.
   *c.* komünitelerdeki trofik basamakların sayısını etkileyebilirler.
   *d.* avcı tür olma zorunluluğu olmayan türlerdir.
   *e.* yukarıdakilerin hepsi.
6. Tür çeşitliliği,
   *a.* ekvatordan ılıman kuşağa doğru gidildiğinde enlemlerle birlikte artış gösterir.
   *b.* ekvatordan ılıman kuşağa doğru gidildiğinde enlemlerle birlikte azalış gösterir.
   *c.* ekvatordan ılıman kuşağa doğru gidildiğinde bununla tutarlı bir model sergilemez.



**Taç Örtüsünün Gübrelenmesi** İsveçli bazı ekologlar, ince tüplerden oluşan bir mekanizmayı kurmaktadırlar. Bu tüpler ağaçların daha fazla karbon almalarını sağlamak için kontrollü miktarda $CO_2$ vermektedir. Bu deneylerde, atmosferde $CO_2$'nin artması halinde oluşacak senaryo taklit edilmektedir.

Bölüm 54'de anlatıldığı gibi, küresel ekosistem, çoğunluğu odunsu bitki olmak üzere, çok çeşitli bitki örtüsü tipinden oluşmuştur. Ekosistemlerin büyük ölçekli işlevlerini anlamak için, bilim insanlarının çok çeşitli bitki örtüsünde gözlem ve deney yapmaları gerekir. Bundan başka, doğal ekosistemlerin karbon artışına yanıtları, diğer pekçok faktöre- sıcaklık, su, rüzgar ve toprağın verimliliği gibi- bağlı olacağından ekologların, bu faktörlerin ekosistemdeki süreçleri nasıl etkileyeceklerini belirlemek için, aralarındaki ilişkileri çalışmaları gerekir.

**BU BÖLÜMDE** İçinden, enerjinin aktığı ve maddelerin yenilendikleri fiziksel ortamın bölümlerini tanıtacağız. Bu olayları, yaşam için elzem olan bazı kimyasal elementlerin hareketlerini gözleyerek izleyeceğiz. Son olarak, ekosistemlerin insanlara sunduğu çok sayıda ürün ve hizmet üzerinde duracağız.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


58.1 Küresel Ekosistemin Bölümleri Nelerdir?

58.2 Enerji, Küresel Ekosistemde Nasıl Akar?

58.3 Maddeler, Küresel Ekosistemde Nasıl Dolaşır?

58.4 Ekosistemler Ne Tür Hizmetler Verirler?

58.5 Ekosistemler Sürdürülebilir Şekilde Nasıl Yönetilebilir?


# 58.1 Küresel Ekosistemin Bölümleri Nelerdir?

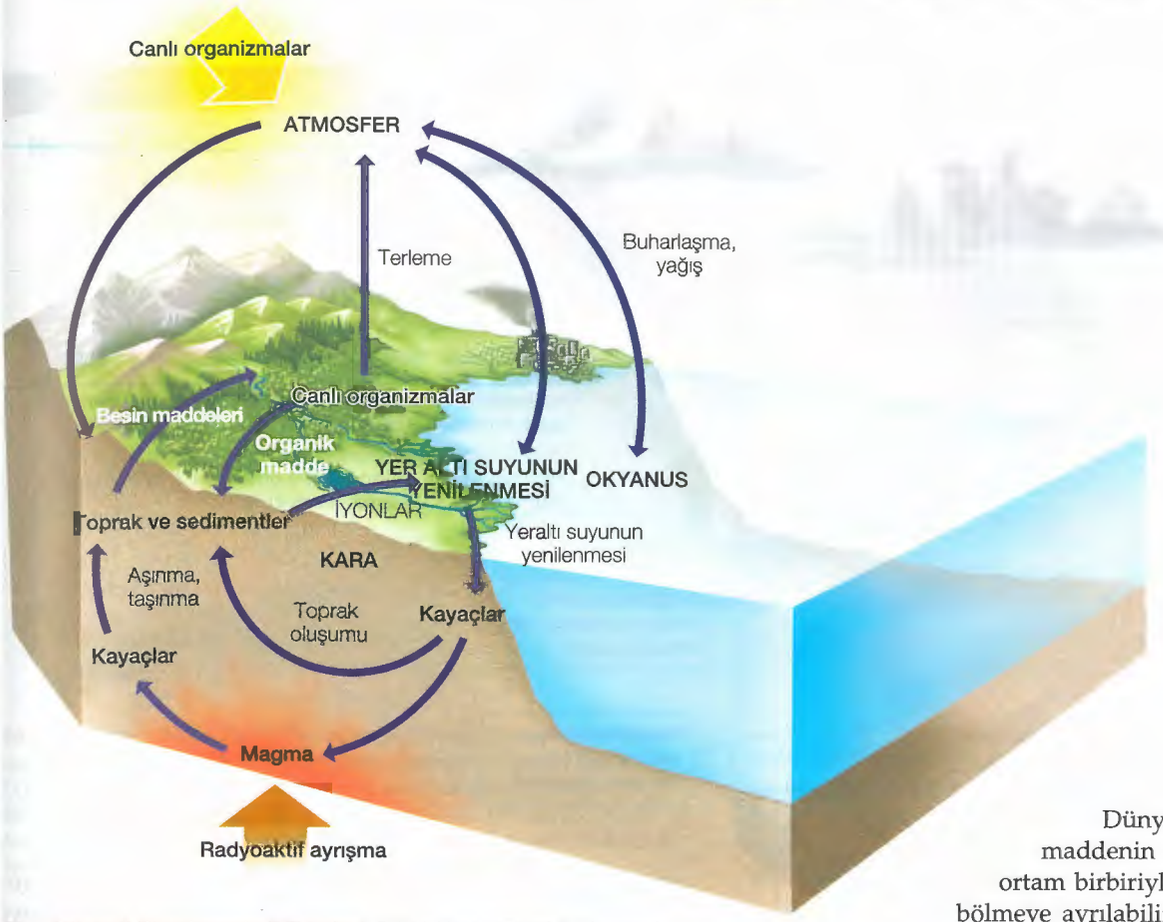
Bir **ekosistem**, genel olarak, kesin sınırları bulunan herhangi bir ekolojik sistem olarak tanımlanabilir. Ekosistem, o organizmaları etkileyen fiziksel ve kimyasal faktörlerin yanı sıra, o sınırlar içindeki bütün organizmaları içerir. Başka bir deyişle, bütün ekosistemler hem biyotik hem de biyotik olmayan elemanlara sahiptirler. Ekosistemlerin kapladığı alan çok çeşitlidir. Bu alanın büyüklüğü, bir küresel ekosistemden bir nehir havzasına, özel bir ormana, bir göle ya da havuza, ya da hatta bir kaya üzerindeki bir liken parçasına kadar değişebilir.

### Ekosistemlerde enerji akışı ve madde döngüsü

Dünya esasen atomik madde açısından kapalı, ancak enerji açısından açık bir sistemdir. Her gün dünyaya güneşten sabit miktarda enerji gelir. Bu, milyarlarca yıldır sürmektedir. Dünyanın iç kısımdaki radyoaktif parçalanmadan gelen enerji ile birlikte, güneşten gelen enerji, dünyada kimyasal elementleri hareket ettiren süreçleri yürütür. Bir sistemde enerjinin hareket etme hızı akış olarak isimlendirilir. Elementler bir ekosistemin bazı elemanlarında birikebilir ya da toplanabilir; *akış*, aynı zamanda, havuzlar arasında elementlerin hareketleri için de kullanılır. Havuzların bazıları *bataktır*; bunlarda bir element, dolaşımdan dışarı alınır ve uzun bir süre hapsedilir.

Pek çok element, dünyada döngüsel olarak dolaşır (**Şekil 58.1**). Örneğin, kıtaları oluşturan yaklaşık bütün kayalar, karmaşık plaka tektonik süreçleri döngüsüyle en azından bir kez değişime uğratılmıştır (bakınız Şekil 25.2). Dünyanın derinliklerinde, ısı, basınç ve erime, kayaların mineral bileşimlerini değiştirmiştir. Litosferdeki plakaların hareketi dağları oluşturdukça, aşınma süreci kayaları toprak ve sedimanlar şeklinde ayrıştırarak bu dağları önceden aşındırmaya başlar (bakınız 36.3). Akarsular sedimentleri okyanuslara taşır. Sedimentler okyanus tabanında çökel kayaçları oluştururlar. Sonuçta, bu kayaçlar diğer bir tektonik yükselme olayıyla karalara döndürülebilir.

Su, döngüsel hareket eden diğer bir maddedir. Günümüzde okyanuslardaki su buharlaşmakta, atmosferde yoğunlaşmakta, yağış olarak yere düşmekte ve akarsu ve yeraltı akışlarıyla okyanusa geri dönmektedir. Atmosferdeki gazlarda bulunan karbon, azot, oksijen ve kükürt canlı organizmalar üzerinden sürekli dolaşır. Canlı organizmalar bu elementleri vücutlarını oluşturan proteinlerin yapımında kullanırlar.




**58.1 Küresel Ekosistemin Bölmeleri** Dört bölme-atmosfer, okyanuslar, karalar ve tatlı sular- madde akışlarıyla birbirlerine bağlıdır (oklar). Atmosfer, bazı bileşenleri hızla alıp verir; diğer bölmelerin (örneğin, kayaçlar ve toprak) içinde madde alış verişi genellikle çok daha yavaştır.

Dünya, çok sayıda olağandışı özellikleri olan bir gezegendir: sürekli hareket eden litosferik plakaları olan, yüzey sıcaklığı orta derece olan, yüzeyinde çok büyük miktarda sıvı su bulunan ve inanılmaz çeşitlilikte canı organizmalara sahip olan bir gezegen. Dünya yüzeyine şeklini veren tektonik plakalar da volkanik patlamalarla atmosfere gazları (karbon dioksit dahil) çıkarırlar. Atmosferdeki bu gazlar dünyanın sıcaklığının ılımlı kalmasına yardım eder. Bu ılımlı sıcaklıklar ise suyun sıvı halde kalmasını sağlar. Ve bütün canlı organizmalar, kendi aktivitelerine bağlı olarak atmosfer, su ve karaların kimyasal bileşimleri üzerinde çok büyük bir etkiye sahiptirler.

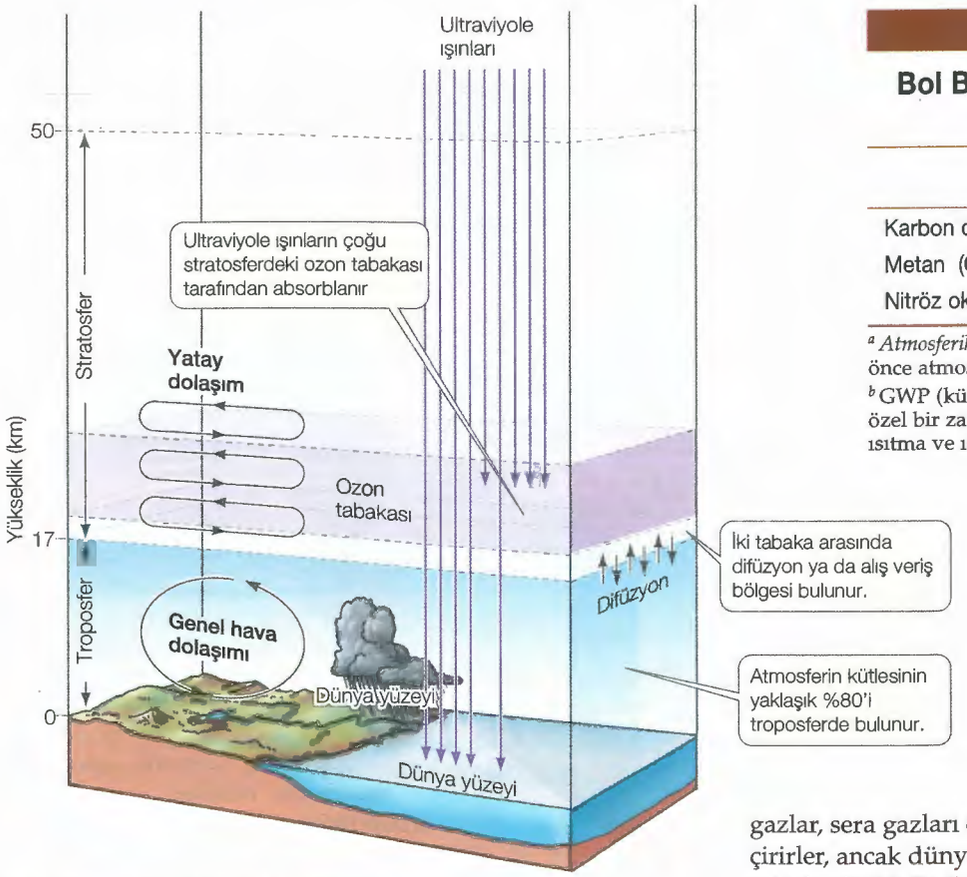
Bütün organizmalar, metabolizmaları ve büyümeleri için enerjiye (güneş ışığı ya da yüksek enerjili moleküller formunda), sıvı su ve besin maddeleri girişine bağımlıdırlar. Kısım 57.1'de anlatıldığı gibi enerji, ekolojik komünitelerde üreticilerden tüketicilere akar. Her bir trofik düzeyde, bu enerjinin büyük bir kısmı metabolizmayı çalıştırmak için kullanılır; enerji, ısı olarak yayılır ve ekosistemden kaybolur (bakınız Şekil 57.1). Diğer taraftan kimyasal elementler, organizmalar arasında alınıp verildiklerinde, değişmezler. Canlı organizmaları oluşturan kimyasal elementlerin bulunabilirlikleri, organizmaların onları nasıl aldıkları, ne kadar tuttukları ve onlarla ne yaptıklarına bağlıdır.

Dünya üzerinde enerji ve maddenin hareketi için, fiziksel ortam birbiriyle etkileşen dört fiziksel bölmeye ayrılabilir: atmosfer, okyanuslar, tatlı sular ve kara. Bu dört bölme ve bunlarda yaşayan organizmalar çok farklıdır. Böylece, her bir bölümdeki farklı elementlerin miktarları her bir bölmede ne kadar süre ile kaldıkları (yani, kalış süreleri) ve bölmelere giriş ve çıkış hızları belirgin farklılık gösterir. Dört bölmeyi tanımladıktan sonra, enerjinin bölmelerden nasıl aktığını ve bu bölmeler arasında nasıl dolaştıklarını göreceğiz.

## Atmosfer Dünya yüzeyinin yakınında sıcaklıkları düzenler

Küresel ekosistemin en dış bölmesini oluşturan atmosfer, dünyayı saran ince bir gaz tabakasıdır. Atmosfer'in %78.08'i azot gazı ($N_2$), % 20.95'i oksijen gazı ($O_2$), %1'i su buharı, %0.93'ü argon, ve %0.03 karbon dioksittir ($CO_2$). Aynı zamanda, iz miktarlarda hidrojen gazı, neon, helyum, kripton, kenon, ozon ve metan içerir. Atmosfer, büyük bölümünü oluşturan oksijenin yanında, dünyanın en büyük $N_2$ havuzuna sahiptir. CO2 atmosferin çok küçük bir bölümünü oluşturmasına karşın, atmosferdeki $CO_2$ karasal fotosentez yapan organizmalar tarafından kullanılan karbon kaynağıdır. Okyanusta çözünen atmosferik $CO_2$ denizlerdeki primer üreticilerin kullandığı karbonun kaynağıdır.

Atmosferin kütlesinin yaklaşık %80'i en alt tabakası olan troposferde yer alır. Bu tabaka, tropiklerde ve subtropiklerde dünya yüzeyinden 17 km yukarıya uzanırken yüksek enlemlerde yaklaşık sadece 10 km'dir. Küresel hava dolaşımının en büyük kısmı, troposferde gerçekleşir ve hemen hemen atmosferdeki su buharının tamamı orada bulunur (**Şekil 58.2**).




**58.2 Dünya Atmosferinin İki Tabakası** Troposfer ve stratosfer, dolaşım (sirkülasyon) tarzı, içerdikleri su buharı ve onlara ulaşan ultraviyole ışını miktarı açısından farklılık gösterir.

## TABLO 58.1

### Bol Bulunan Üç Sera Gazının Küresel Isınma Potansiyelleri

| | ATMOSFERDEKİ ÖMRÜ[a] | GWP[b] |
|---|---|---|
| Karbon dioksit ($CO_2$) | 50–200 | 1 |
| Metan ($CH_4$) | 12 | 21 |
| Nitröz oksit ($N_2O$) | 114 | 289 |

[a] *Atmosferik ömür uzunlu,* bir molekülün parçalanmadan önce atmosferde tipik olarak kaldığı yılların sayısıdır.
[b] GWP (küresel ısınma potansiyeli) bir gazın, $CO_2$'ye göre, özel bir zaman diliminde (bu örnekte, 100 yıl) atmosferi ısıtma ve ısı yakalama yeteneğidir.

Troposferin üst sınırından Dünya yüzeyine yaklaşık 50 km uzanan **stratosfer** çok az su buharı içerir. Maddelerin çoğu, ekvatoru kuşatan troposfer bölgesinden stratosfere girer. Ekvatordaki hava, güneşin yüksek irtifalara yükselmesi nedeniyle ısınır (bakınız Kısım 54.2).

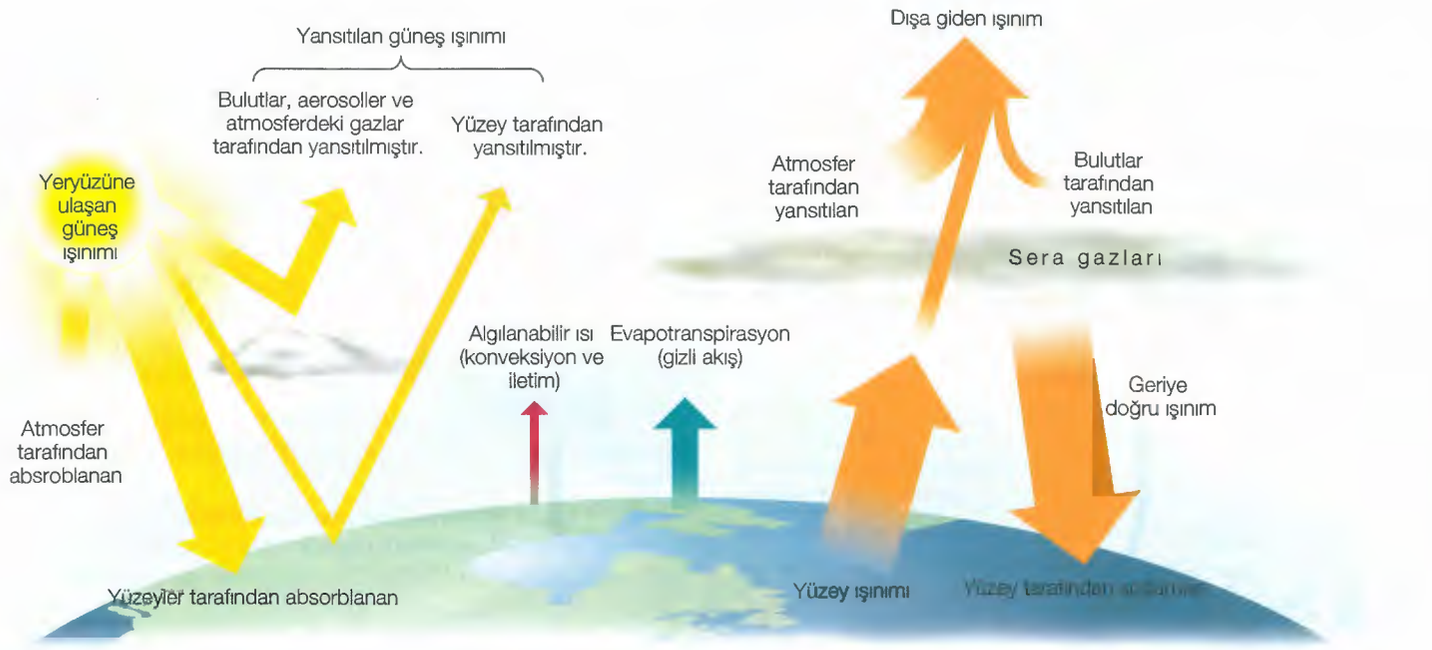
Stratosfer, atmosfere giren, biyolojik olarak zararlı ultraviyole ışınlarının büyük bir kısmını absorblayan bir ozon ($O_3$) tabakası içerir. Son birkaç on yılda, bu **ozon tabakası** insanların etkinliklerinden ciddi zarar görmüştür. Buzdolaplarında kullanılan freonlar gibi klorlu florokarbonların (CFCs) geniş çapta çevreye verilmesi stratosferde ozon moleküllerini parçalayan kimyasal reaksiyonlara neden olmuştur. Stratosferdeki ozonun azalması, büyük bir kaygı yaratmıştır. Çünkü, dünya yüzeyindeki ultraviyole ışınları cilt kanserine, katarak oluşumuna ve kültür bitkilerindeki zararlara neden olmaktadır. Bir grup ülke 1989'da küresel bir anlaşma imzalamıştır. Bu anlaşmayla CFC'lerin ortadan kaldırılması kararlaştırılmıştır. Buna bağlı olarak, stratosferdeki ozon tabakasının günün birinde iyileşeceği umulmaktadır.

Atmosfer, ısıyı yakalayarak dünya yüzeyi ve yakınındaki sıcaklıkları düzenler. Eğer Dünya atmosfere sahip olmasaydı, yüzey sıcaklığı, bugünkü gibi +17°C değil, yaklaşık -18°C olacaktı. Atmosferdeki karbon dioksit, metan, su buharı ve belirli gazlar, sera gazları olarak bilinirler. Çünkü bu gazlar ışığı geçirirler, ancak dünya yüzeyinden geriye, uzaya yansıyan ısıyı tutarlar (**Şekil 58.3**). Belli başlı üç sera gazı ve atmosfer üzerindeki potansiyel etkileri, **Tablo 58.1**'de verilmiştir. Ozon, stratosferden ziyade troposferde bulunduğunda, bir sera gazı olarak davranır. Bu bölümde daha sonra göreceğimiz gibi, insan etkinlikleri atmosferdeki sera gazlarının konsantrasyonlarını artırır. Bu artış, dünyayı giderek daha fazla ısıtmaktadır.

### Okyanuslar diğer bölümlerden gelen maddeleri kabul eder

Yüzlerce ile binlerce yıllık zaman diliminde, küresel ekosistemin dört bölümünde dolaşan maddelerin çoğu okyanuslarda son bulur. Okyanuslar devasa olmakla birlikte, atmosfere maddeleri sadece yüzeyleri ile alıp verirler. Dolayısıyla, o bölmeden girişlere çok yavaş yanıt verirler. Okyanuslar, maddeleri esas olarak nehirlerin akışıyla karalardan alırlar.

Kıta sahanlıkları hariç -büyük kara kütlelerini kuşatan sığ okyanus suları- okyanus suları yavaş karışır. Diğer bölümlerde okyanuslara giren maddelerin çoğu kademeli olarak deniz tabanına çöker. Orada, plaka tektonik süreçleriyle deniz seviyesinin üstüne çıkıncaya kadar milyonlarca yıl kalır. Bu nedenle, okyanus sularında mineral besin maddelerini derişimleri genellikle çok düşüktür. Bazı besin elementleri, kıtaların kıyı kesimlerinin yakınında yüzeye geri getirilir. Bu bölgelerde, kıyı rüzgarları yüzey sularını sahilin uzağına iterek, tabandaki suyun yukarıya çıkmasını sağlar. Bu akış zonlarındaki su, besin maddeleri bakımından zengindir. Çünkü organizmalar öldüklerinde, vücutları deniz tabanına çöker ve içerdikleri maddeler dipteki sedimentlere geri döndürülür. Sürüklenme zonları fitoplanktonların üretimini artırır. Bu ar-



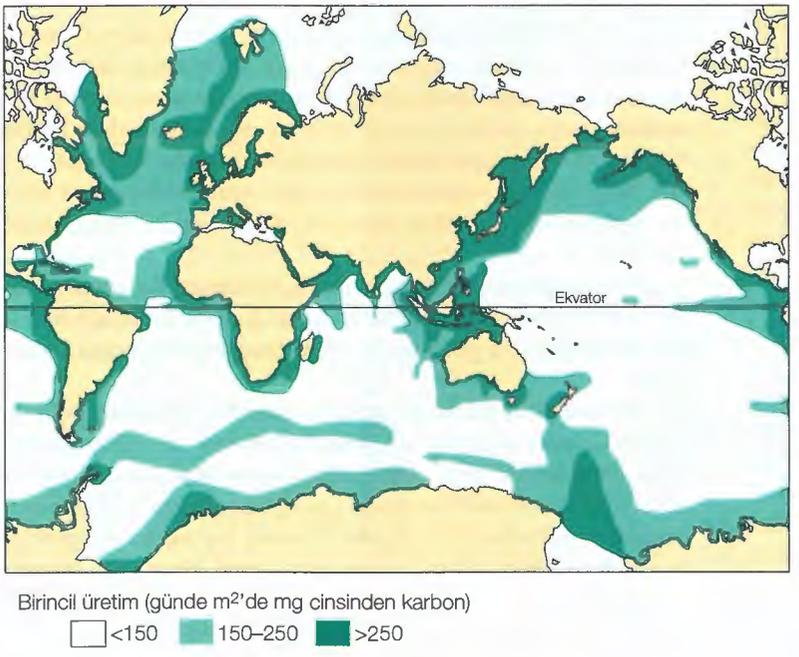

**58.3 Güneşten Gelen Enerji Gezegenimizi Isıtır** Güneş enerjisi (sarı oklar) Bölüm 54'te açıklanan küresel iklim sisteminin sürmesini sağlar. Dünyanın biyokimyasal süreçleri (turuncu oklar) tarafından yaratılan enerji ile birlikte, bu enerjinin (ısı formunda) çoğunun uzaya geri dönüşü atmosferdeki gazlar tarafından önlenir. Okların genişliği enerji akışının büyüklüğü ile kabaca uygunluk gösterir.

tış ise büyük tüketici popülasyonlarını destekler (**Şekil 58.4**). Dünyadaki balıkçılığın büyük bölümü, suyun zeminden yukarıya doğru yükseldiği bu zonlarında yapılır. Örneğin, Peru'nun kıyılıklarındaki alttaki suyun yukarıya doğru yükseldiği zon, dünyanın en büyük hamsi kaynağını oluşturur. Bu zengin balık populasyonları büyük deniz kuşu komünitelerinin besinini sağlar. Bu kuş komüniteleri çok büyük miktarlarda guano (kuş gübresi) ve dışkı üretir. Bunlar Peru'da ana gübre sanayine önemli bir hammadde kaynağı oluşturur.

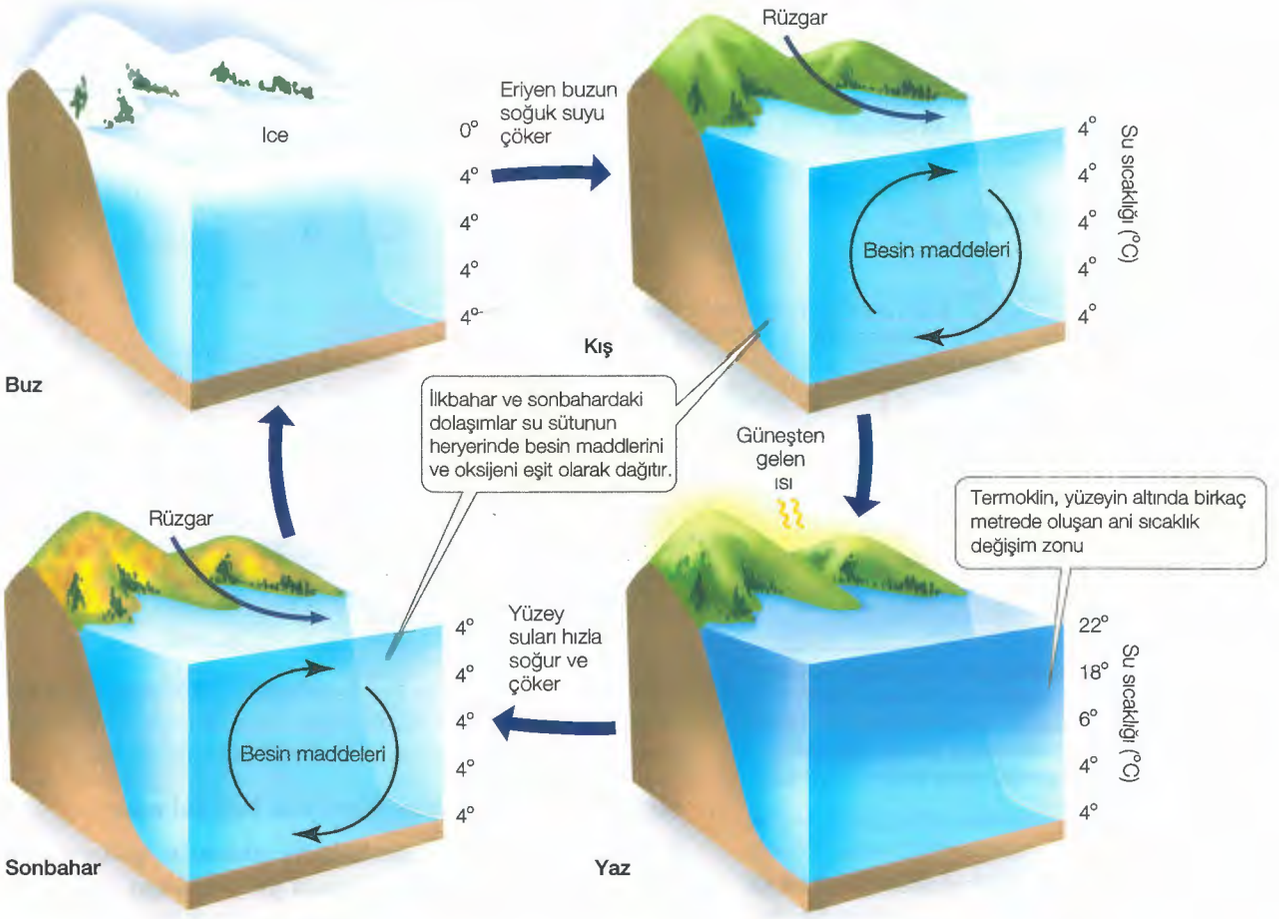
## Su, göllerde ve akarsulardan hızla hareket eder

Küresel ekosistemin tatlısu bölümü, akarsular, göller ve **yer altı suyundan** (kayaçlarda, kumda ve topraktaki porlardaki su) oluşur. Dünyadaki, suyun yalnızca küçük bir bölümü, herhangi bir zamanda göllerde ve akarsularda bulunur. Ancak su, bu bölümlerde, hızlı hareket eder. Dolayısıyla Dünya'daki suyun çoğu orada belirli bir süre kalır. Bazı mineral besin maddeleri yağışla tatlı sulara girer, ancak büyük bir bölümü kayaçların aşınmasıyla serbest kalır. Bu besin maddeleri yüzey akışları ya da yeraltı suyunun hareketiyle akarsulara taşınır.

Mineral besin maddeleri akarsulara girdikten sonra genellikle hızla göllere ya da okyanuslara taşınır. Göllerde organizmalar tarafından alınarak, bu organizmaların vücutlarında depolanırlar. Bu organizmalar sonunda ölür ve gölün tabanına çökelirler. Bu sırada, besin maddelerini de yanlarında götürürler. Vücutlarının mikroorganizmalar tarafında ayrışmasıyla taban suyundaki oksijeninin büyük bir bölümü ya da tamamı tüketilir. Böylece, göllerin yüzey suları hızla besin maddelerince fakirleşir, buna karşın dip sularında oksijen kıtlığı görülür. Bununla birlikte, bu sürece **altüst olma (turnover)** olarak isimlendirilen, suyun dikey hareketi karşılık verir. Bu dikey su hareketi mineral besin maddelerini yüzeye, oksijeni ise derin sulara taşır.




**58.4 Deniz Suyunun Karışım Zonları Çok Verimlidir** Biyolojik verimlilik kıtaların yakınında en fazladır. Bu bölgelerde hakim rüzgarlar, yüzey sularını kıyılara yakınlaştırır ve alttaki, soğuk ve besince zengin su ile yer değiştirmesini sağlar.




**58.5 Ilıman bir Gölde Su ve Besin Döngüsü** İlkbahar ve sonbaharda düzenli alt-üst olmalar besin maddeleri ve oksijenin bir gölün su sütununda eşit bir şekilde dağılımını sağlar.

Rüzgar, sığ göllerde dolaşımı sağlayan önemli bir ajandır. Ancak, derin göllerde yalnızca yüzey sularıyla karışır. Ilıman iklimlerde derin göller yıllık bir dolaşım döngüsüne sahiptirler. Bu, suyun eşsiz fiziksel özelliklerine bağlıdır (Şekil 58.5). Su, donma noktasının birkaç derece üstündeki 4°C'de en yoğundur; Bu sıcaklıkların üstünde ve altında genişler. Dolayısıyla, kışın, bir göldeki en soğuk su yüzeyde bulunur. Bu su genellikle bir buz tabakası ile örtülmüştür. Alttaki su 4°C'de kalır. İlkbahar güneşi buzu eritir ve yüzey suyunun sıcaklığını 4°C'ye çıkarır. Bu noktada, suyun yoğunluğu gölün her yerinde aynıdır. Hatta ılımlı bir rüzgar bile bütün bir su sütununu kolayca karıştırır.

İlkbahar ve yaz ilerleyince, yüzey suları ısınır ve sıcak suyun derinliği göreli olarak artar. Bununla birlikte, hala, termoklin olarak isimlendirilen, iyi tanımlanmış bir bölge bulunur. Bu bölgede sıcaklık aniden değişir. Eğer göl, tabanın ısınmasına yetecek kadar sığ ise, en derin suyun sıcaklığı 4° C'nin üstüne çıkar. Süreç tersine işleyince, sonbaharda diğer bir dolaşım başlar. Gölün yüzeyi, onun altındaki sıcak sudan daha fazla yoğunlaşıncaya kadar soğur. Bu noktada, su çöker ve aşağıdaki sıcak su ile yer değiştirir. Bu sırada rüzgar yine bütün su sütununu karıştırır.

## Karalar Dünya yüzeyinin yaklaşık dörtte birini kaplar

Büyük bir bölümü Kuzey yarıkürede olmak üzere, dünya yüzeyinin yaklaşık dörtte biri deniz seviyesinin üstündeki karalardan oluşur. Fiziksel ortamının bu karasal bölümü havadan kimyasal elementleri alan ve sonunda onları tekrar havaya veren organizmalar sayesinde atmosfer ile bağlantılıdır. Kayaçlardaki kimyasal elementler aşınma ile serbest kalır ve yeraltındaki çözeltiye taşınırlar. Yeraltı suları bu kimyasal elementleri okyanuslara taşır. Bu elementler okyanuslarda pekçok karasal organizma tarafında alınamaz. Bu durum, tektonik bir hareket deniz sedimanlarını deniz seviyesinin üzerine çıkarıncaya ve yeni bir aşınma döngüsü başlayana kadar sürer.

Karasal bölümdeki kimyasal elementler sabit bir biçimde küresel olarak sağlansa da, belirli elementlerin sağlanmasındaki bölgesel ve yerel değişiklikler ekosistem süreçlerini etkiler. Çünkü elementler orada yavaş ve yalnızca kısa mesafelerde hareket eder. Bir bölgede bulunan toprağın tipi; içerdiği besin maddeleri, iklim, topografya, yerel biyota ve toprağı oluşturan sürenin uzunluğu yanında, o toprağın oluştuğu, alttaki ana kayaya bağlıdır (bakınız Kısım 36.3).

## 58.1 ÖZET

**Dünya atomik madde açısından kapalı bir sistem, ancak, enerji açısından açık bir sistemdir. Dünya'nın fiziksel ortamı, içlerinden enerjinin aktığı ve elementlerin dolaştığı, atmosfer, okyanuslar, tatlı sular ve karalar olmak üzere dört kompartımana ayrılır.**

- Atmosfer, Dünyanın yüzeyi ve yüzeyinin yakınındaki sıcaklıkların, atmosferin yokluğunda oluşabilecek olandan, daha yüksek kalmasını nasıl sağlamaktadır? **Bakınız ss. 1223-1224 ve Şekil 58.3**
- Sonbaharda bir ılıman göl bölgesindeki dolaşım süreçlerini açıklayınız. **Bakınız s. 1226 ve Şekil 58.5**

Elementler küresel ekosistemde dolaşır, ancak enerji küresel ekosistemde tekyönlü akar. Bundan sonraki kısımda, kısaca, ekosistemlerden enerjinin akışını inceleyeceğiz.

## 58.2 Enerji, Küresel Ekosistemde Nasıl Akar?

Güneş enerjisi dünyadaki bütün ekosistem süreçlerinin neredeyse tamamını yürütür. Bu kısımda, güneşten gelen ışınımın coğrafik dağılımının birincil (primer) üreticiler tarafından özümlenen enerjinin miktarını nasıl etkilediğini ve insan etkinliklerinin küresel ekosistemden enerji akışını nasıl değiştirdiğini inceleyeceğiz.

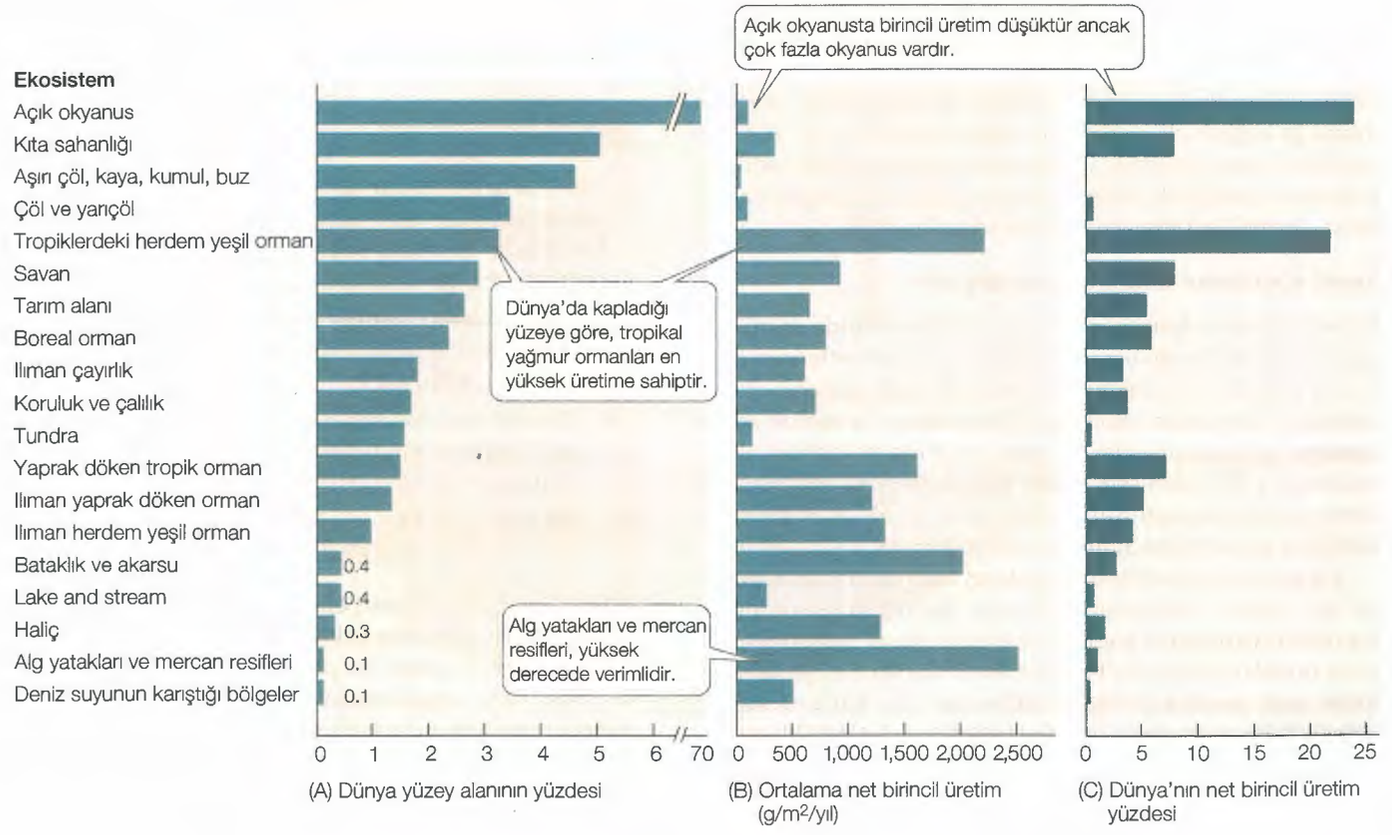
### Enerji akışının coğrafik dağılımı eşit değildir

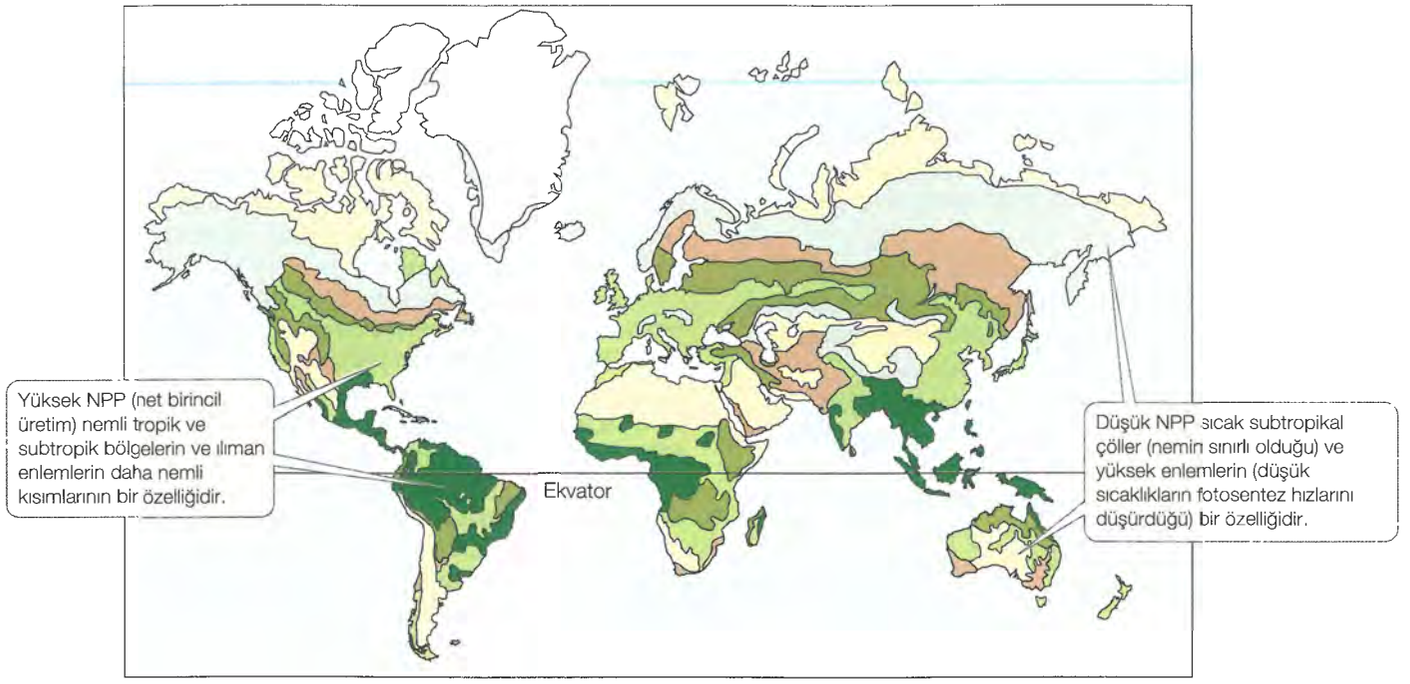
Organizmalar tarafından kullanılan enerjinin yaklaşık olarak tamamı güneşten (ya da bir kez geldi) gelir. Güneş enerjisinin ana enerji kaynağı olmadığı (bazı mağaralar ve derin deniz hidrotermal yanardağ ağızlarının oluşturduğu ekosistemler gibi) birkaç ekosistem bunun dışındadır. Modern insan uygarlığının ekonomisinin bağlı olduğu fosil yakıtlar bile milyonlarca yıl önce yaşamış organizmaların kalıntısında hapsolmuş güneş enerjisi kaynaklarıdır.

Kısım 57.1'de anlatıldığı gibi, güneş enerjisi ekosistemlere bitkiler ve diğer fotosentetik organizmalarla girer. Bu primer üreticiler enerjinin bir bölümünü kendi metabolizmaları için kullanırlar; geri kalanı -net birincil üretim- vücutlarda depolanır ya da büyüme veya üreme için kullanılır (bakınız Şekil 57.1). Net birincil üretimin enerjisi, potansiyel olarak üreticileri tüketen diğer organizmalar tarafından da kullanılabildiğinden, net birincil üretim, ekosistemlerdeki enerji akışının kaba bir ölçüsü olarak kullanılır (**Şekil 58.6**).

Kısım 53.2'de anlatıldığı gibi, net birincil üretimin coğrafik dağılımı, gelen güneş ışınımındaki coğrafik değişiklikleri ve onun neden olduğu iklim özelliklerini yansıtır. Dünya üzerindeki kara kütlelerinde, sıcaklık ve nemin dağılımı bazı ekosistemleri diğerlerinden daha verimli yapar (**Şekil 58.7**). Deniz seviyesinde, ekvator yakınında sıcaklıklar yıl boyu yüksek ve

**58.6 Ilıman bir Gölde Su ve Besin Döngüsü** İlkbahar ve sonbaharda düzenli alt-üst olmalar besin maddeleri ve oksijenin bir gölün su sütununda eşit bir şekilde dağılımını sağlar.






**58.7 Net Birincil Üretimdeki Coğrafik Değişimler** Gelen güneş enerjisindeki coğrafik değişiklikler dünya yüzeyindeki sıcaklık ve nem miktarında değişikliğe neden olur. Bu değişiklikler ise, karasal ekosistemlerde net birincil üretimi etkiler.

su kaynakları yılın büyük bir bölümünde bitkilerin büyümesi için yeterlidir. Bu iklimlerde verimli ormanlar gelişir. Bitki büyümesinin yetersiz nem nedeniyle sınırlandırıldığı, daha alttaki ve orta enlemlerdeki çöller de ise birincil üretim düşüktür. Genel olarak nem bulunmasına rağmen, daha yüksekler-de yine de birincil üretim düşüktür. Çünkü bu bölgeler yılın büyük bölümünde soğuktur. Sucul ekosistemlerde üretimi, derinliğe bağlı hızla azalan ışık (bakınız Şekil 54.14); çökelen ve altüst olma olayları ile yenilenmesi gereken besin maddeleri (bakınız Şekil 58.4); hidrotermal yanardağ ağızlarının yakını hariç, derinlikle azalan sıcaklık sınırlandırılır.

### İnsan etkinlikleri enerji akışını değiştirir

İnsan faaliyetleri küresel ekosistemin bölümlerinde enerji akışını değiştirir. Enerji akışı üzerinde insan faaliyetlerinin etkisi son yüzyılda ve özellikle de son elli yılda belirgin olarak artmıştır. Bazı insan etkinlikleri, ormanların kesilerek şehirleşmeye açılmasında olduğu gibi, net birincil üretimi azaltmaktadır; çalılık alanların mısır ve soya fasulyesi yetiştirilmek üzere tarlaya dönüştürülmesinde olduğu gibi, bazı insan etkinlikleri ise net birincil üretimi artırmaktadır.

Uydu ve iklim verileri, insanların dünyanın ortalama yıllık net birincil üretiminin %24'ünü tükettiğini göstermiştir. Bu oranın yarısından çoğunu doğrudan hasat (kültür alanları ve otlaklar dünyanın buzlanmamış alanlarının şu an üçte birini kaplamaktadır), diğer %40'ını ise kara kullanımındaki değişiklikler sonucunda oluşan üretimdeki değişiklikler oluşturmaktadır; ve %7'si ise insan kökenli yangınlara bağlı oluşmaktadır. Bu oran, bölgeler arasında belirgin farklılık gösterir; kentler ürettikleri net birincil üretimin 300 kat fazlasını tüketirler, ancak Amazon havzasında birbirinden ayrı kümeler halinde yaşayan yerliler oradaki net birincil üretimin inanılmaz ölçüde az kısmını tüketirler.

## 58.2 ÖZET

**Canlı organizmalar tarafından tüketilen enerjinin neredeyse tamamı güneşten gelir. Net birincil üretim olarak ölçülen ekosistemlerdeki enerji akışı, coğrafik bölge ve iklime göre değişir.**

- Kara kütleleri, sıcaklık ve nem; net birincil üretimin coğrafik dağılımını nasıl etkiler? **Bakınız ss. 1227-1228 ve Şekil 58.7**
- Dünya'nın ortalama net birincil üretiminin yüzde kaçı insanlar tarafından tüketilmektedir. Bu yüzde bölgesel olarak ne tür bir değişiklik göstermektedir? **Bakınız s. 1228**

Bölüm 3 ve 10'da görmüş olduğumuz gibi, birincil üreticilerin güneş ışığını dönüştürdükleri biyolojik enerjinin büyük bir bölümü karbon içeren bileşiklerde depolanır. Bundan sonraki kısımda, canlı organizmaların gereksinim duydukları diğer elementlerin yanında, karbonun dünyanın fiziksel ortamının dört bölümünde nasıl dolaştığını göreceğiz.

# 58.3 Maddeler Küresel Ekosistemlerde Nasıl Dolaşırlar?

Organizmaların büyük miktarlarda gereksinim duydukları kimyasal elementler-karbon, hidrojen, oksijen, azot, fosfor ve kükürt- ekosistemlerin abiyotik ve biyotik elemanlarında dolanır (döngüye girer). Bir kimyasal elementin canlı organizmalar ve fiziksel ortamın dört bölümünde hareket etme özelliği **biyojeokimyasal döngü** olarak isimlendirilir. Her bir elementin kendine özgü biyojeokimyasal döngüsü vardır. Bu döngünün özellikleri, elementin fiziksel ve kimyasal yapısına ve organizmalar tarafından kullanılma şekillerine bağlıdır.

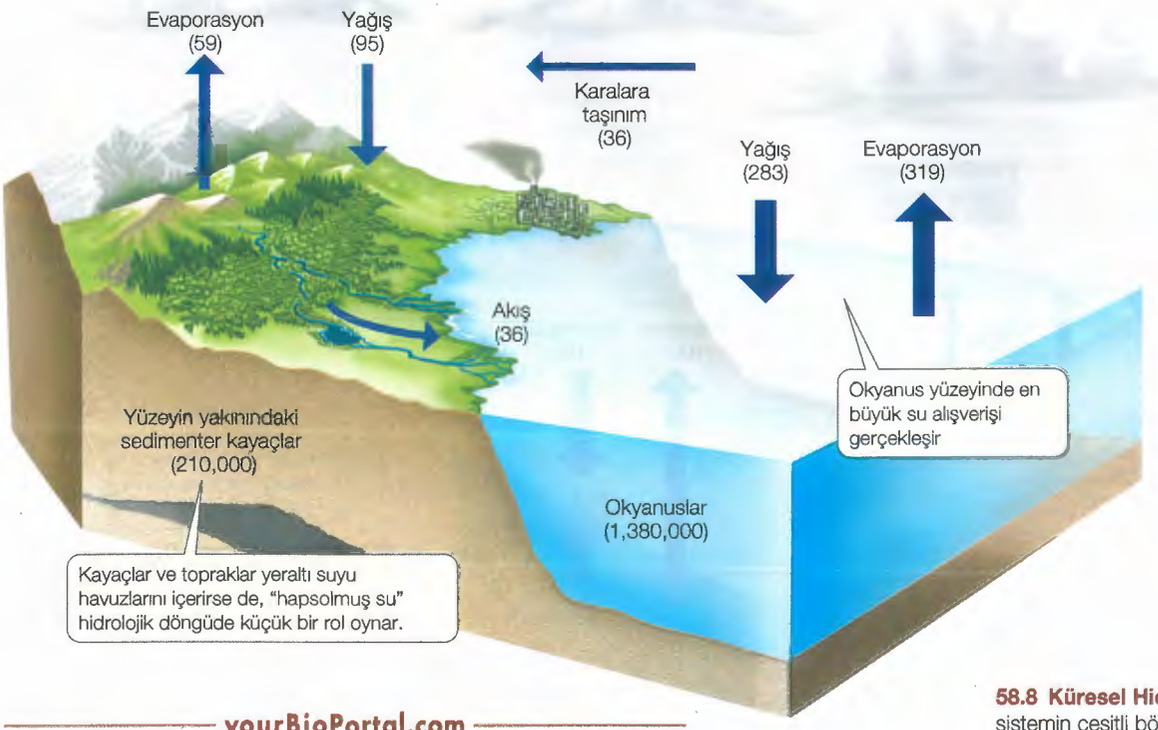
Bununla birlikte, her bir elementin biyojeokimyasal döngüsünü anlatmadan önce, ekosistemlerde elementlerin dolaşım hızları üzerinde su ve ateşin etkilerini tartışmamız gerekir.

## Su, maddeleri bir bölümden diğerine taşır

Fiziksel ortamın dört bölümünde suyun dolaşımı, **hidrolojik döngü** olarak bilinir. Su, maddenin katı, sıvı ve gaz olmak üzere üç halinde de bulunabilmesi ve oldukça hızlı bir şekilde hal değiştirebilmesi bakımından dünya standartlarında olağanüstü bir moleküldür. Güneş, geniş okyanus yüzeylerinde buharlaşmaya yol açarak hidrolojik döngüyü yürütür. Yağış olarak geri dönene göre, okyanuslardan buharlaşmayla daha fazla su çıktığından, hidrolojik döngü sürer. Su, aynı zamanda, topraktan, göllerden ve nehirlerden ve bitki yapraklarından (transpirasyonla) evaporasyonla çıkar, ancak bu yüzeylerden evaporasyonla çıkan toplam miktar, bu yüzeylere yağışla düşen miktardan daha azdır. Karasal ortamlara düşen yağışın fazlası, sonunda akarsularla, kıyılardan yüzey akışıyla ve yer altı sularının akışıyla okyanuslara geri döner **(Şekil 58.8)**. Dünyanın 16 büyük nehri karalardan toplam akışın üçte birinden fazlasından sorumludur. Bu toplamın yarısından fazlası en büyük dört nehirden -Güney Amerika'da Amazon, Afrika'da Nil, kuzey Amerika'da Mississippi ve Asya'da Yangtze- gelir.

Nehirler, hacimleri göreli küçük olmasına karşın, hidrolojik döngüde önemli roller oynarlar. Çünkü nehirlerde bir su molekülü ortalama olarak yalnızca birkaç yıl kalır. Göllerde ise bir su molekülü ortalama olarak yıllarca ya da yüzyıllarca kalabilir. Göl büyüdükçe kalış süresi uzar; örneğin, Michigan Gölü'nde kalış süresi yaklaşık 600 yıl, Superior Gölü'nün üst kısımlarında ise 1.500 -2.000 yıldır (ve gölün tabanındaki acı su asla hareket etmez). Okyanusta, bir su molekülünün ortalama kalış süresi yaklaşık 3.000 yıldır. Su, yukarıdaki kaynakların yanı sıra buzullarda (kalış süresi 20-100 yıl), mevsimsel kar örtüsünde (birkaç ay) ve toprak neminde (bir ay ya da iki ay) birikir. Organizmalarda suyun ortalama kalış süresi özellikle kısadır -ortalama bir haftadan kısa.

**Akiferler** olarak isimlendirilen yeraltı havuzlarında büyük miktarlarda su bulunsa da, bu suyun yeraltındaki kalış süresi uzundur ve hidrolojik döngüde küçük bir rol oynar. Bununla birlikte, bazı yerlerde, yeraltı suyu hızla azalmaktadır. Çünkü insanlar, başlıca sulamada olmak üzere, akiferleri yenilenme hızlarından daha hızlı tüketmektedirler. Günümüzde Kuzey




**58.8 Küresel Hidrolojik Döngü** Sayılar ekosistemin çeşitli bölümlerinde yıllık olarak tutulan ya da alınıp verilen, hesaplanmış göreceli su miktarını ($10^{18}$ gram cinsinden gösterilmiştir) göstermektedir.

**yourBioPortal.com**

ZİYARET EDİNİZ **Animasyonla Öğrenme 58.1 • Küresel Hidrolojik Döngü**

yarımkürede kullanılan yeraltı suyunun çoğu, bölgesel yağışın bugünkünden çok daha fazla olduğu son buz çağında birikmiştir. Yeraltı suyunun sulama amaçlı ve diğer amaçlar için kullanılması okyanuslara akışı hızlandırmış ve son yüzyılda deniz suyunun seviyesinin yükselmesine neden olmuştur.

Yeraltı suyu azalmasının etkileri hissedilmeye başlamıştır. Örneğin, Kuzey Çin Düzlüklerinde, sığ akiferlerin azalması, insanları yerin 1.000 metre altındaki suyu çekmeye zorlamaktadır. Dünya genelinde, 1 milyardan fazla insan güvenli içme suyuna ulaşamamaktadır. Eğer şu anki su kullanma eğilimi sürerse, 2025'e kadar en azından 3.5 milyar insan (şu anki dünya nüfusunun %48'i) su kaynaklarının yetersiz olduğu yerlerde yaşamak zorunda kalacaktır. Bununla birlikte, Birleşik Devletler ve Avrupa'da kişi başına su tüketimi düşmektedir. Bunun nedeni, su kullanımını sınırlayan yeni yasalar kadar, evlerdeki suyu daha verimli kullanan eşyaların bulunması ve su fiyatının giderek artmasıdır. Bu tür programların yürürlüğe konması halinde, nüfus artışına karşın, 2025'te küresel su kullanımı günümüzdekinden daha az olabilir.

### Yangın, elementlerin başlıca hareket ettiricisidir

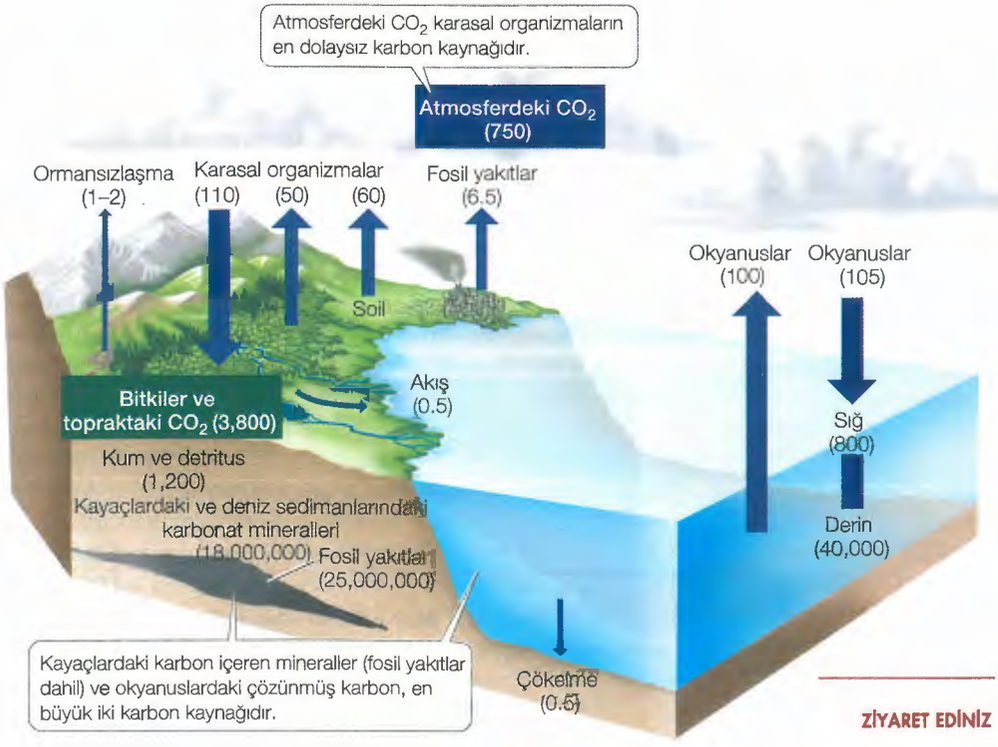
Her yıl 200-400 milyon hektar savan, 5-15 milyon boreal orman ve daha küçük ölçekte biyolojik kütle yakılmaktadır. Şimşekler bazı yangınlara neden olabilir, ancak insanlar bitki örtüsüne müdahale etmek için yangın başlatmaktadırlar (tarla açmak için ormanların kesilmesi ve yakılması). Yangınlar, yaktıkları bitki örtüsündeki enerjiyi tüketir ve bitki örtüsünün içerdiği kimyasal elementlerin serbest kalmasını sağlar. Azot gibi bazı besin maddeleri, yangın sonucu kolaylıkla buharlaşır. Bunlar, dumanın içinde atmosfere verilir ya da yanan zemin üzerine düşen yağmurla yer altı sularına taşınırlar.

Ayrıca yangınlar atmosfere büyük miktarlarda karbon salarlar. Savan ve orman yangınları sonucu atmosfere yıllık karbon girişinin 1.7- 4.1 petagram (1 pg=$10^{15}$ g ya da $10^{12}$ kg'dır) olduğu hesaplanmıştır. Biyolojik kütlenin yakılması (odun ve alkolün yakılması, doğal yangınlar ve tarla açılması, ancak fosil yakıtların yakılması değil) atmosfere yıllık karbon akışının yaklaşık %40'ından sorumludur ve diğer sera gazlarının üretimine de katkı yapmaktadır. Birleşik Devletlerin batısında ve güneyinde büyük ölçekli doğal yangınlar yıl boyu o bölgelerde motorlu araçlardan atmosfere verilen miktardaki $CO_2$'yi atmosfere vermektedirler.

Biyojeokimyasal döngüler birbirleriyle etkileşseler de, her bir döngüyü tek tek tartışmak daha uygundur. Tartışmamıza, döngüleri en iyi bilinen ve canlı organizmalar üzerinde en büyük etkiye sahip elementlerle başlayacağız.

### İnsan etkinlikleri karbon döngüsünü değiştirmektedir

Bu kitabın Birinci Bölümünde anlatıldığı gibi, canlı organizmaları oluşturan bütün önemli moleküller karbon içerirler; ve organizmalar metabolik etkinliklerini sürdürmek için gereksinim duydukları enerjinin çoğunu karbon içeren organik bileşiklerden elde ederler. Atmosferde $CO_2$ formundaki karbon, ototrofların hücrelerinde fotosentez ile organik moleküllerin yapısına katılır. Heterotrof organizmaların hepsi gereksinim duydukları karbonu, ototrofları ya da diğer heterotrofları yiyerek ya da onların kalıntılarını ve atıklarını tüketerek elde ederler. Kısa dönemde karasal bölümde depolanmış karbonun çoğu topraklardaki organik madde olarak biriktirilir. Biyolojik işlemler atmosfer ve karasal bölüm arasında karbonu hareket ettirir. Bu işlemler sırasında, fotosentez karbonu fotosentezle atmosferden uzaklaştırır, ancak metabolizma ile tekrar atmosfere geri döndürür (**Şekil 58.9**).




**58.9 Küresel Karbon Döngüsü** Sayılar, ekosistemin bölümlerinde yıllık olarak tutulan ya da alınıp verilen karbon miktarlarını (petagram cinsinden) göstermektedir. Okların genişliği, akışların büyüklüklerine uygundur.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonla Öğrenme 58.2 • Küresel Karbon Döngüsü

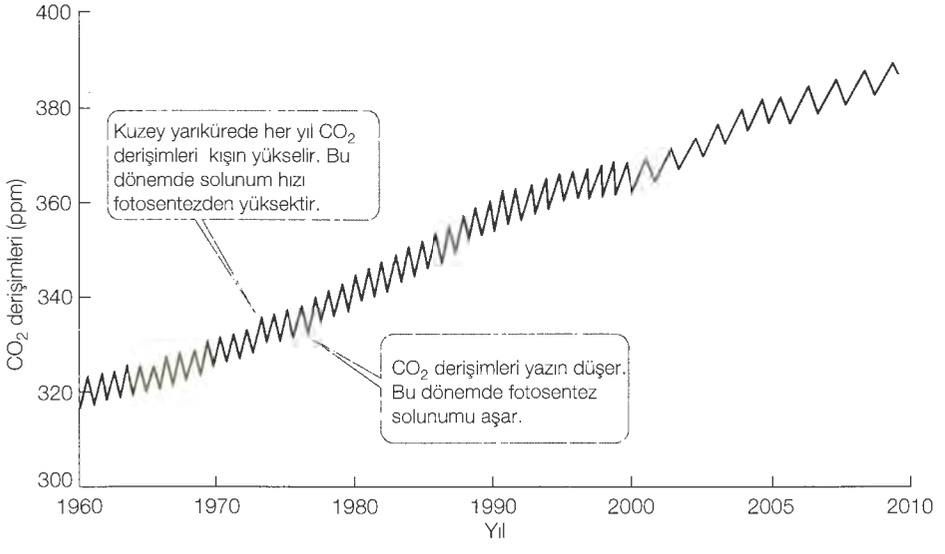
Atmosferde $CO_2$ formundaki karbon miktarı ve biyosferde canlı ve ölü organizmalarda biriktirilen miktar, karasal topraklar, deniz sedimentleri ve okyanus sularında çözünmüş karbon miktarı ile karşılaştırıldığında, azdır. Karbon dioksit atmosferden okyanus sularına başlıca okyanus yüzeyinde basit difüzyonla taşınır; deniz suyunda karbonat ($CO_3^{-2}$) ya da bikarbonat ($HCO_3^-$) olarak depolanır.

yourBioPortal.com

ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 58.3 • Okyanus Taşıyıcı

Günümüzde okyanuslar her yıl 20-25 milyon ton $CO_2$ absorblar -son 20 milyon yılda herhangi bir zamandakinden daha fazla. Bunun sonucunda, okyanus yüzeyinin yakınındaki su giderek asitleşmektedir. Okyanus sularının yüzeyinin asitleşmesi, özellikle mercanlara olmak üzere, pekçok deniz organizmasının üzerinde olumsuz etki yaratacaktır. Azalan pH ve artan sıcaklık, birlikte, mercanların simbiyotik alglerini öldürmekte, onları "ağartmakta" ve mercanların kendilerini öldürmektedir (bakınız Şekil 27.8A). Diğer pekçok resif türü mercanlara ve onların sağladıkları yapıya bağımlı olduğundan, bütün resif komünitesi çökmektedir.

Çok eski zamanlarda, küresel karbon döngüsünden büyük miktarlardaki karbon uzaklaştırılmıştır. Bu, büyük sayılarda organizma ölüp oksijen içermeyen sedimentlere gömülünce gerçekleşmiştir. Bu tür anaerobik ortamlarda, çürükçüller organik karbonu $CO_2$'e indirgememişlerdir. Bunun yerine, organik moleküller birikmiş ve sonunda petrol, doğal gaz, kömür ya da turbaya dönüştürülmüşlerdir. İnsanlar son 150 yılda, **fosil yakıt** olarak bilinen bu birikintileri giderek daha fazla keşfetmişler ve kullanmışlardır. Bunun sonucunda, fosil yakıtları yakmanın son ürünlerinden biri olan $CO_2$ daha büyük bir hızla atmosfere verilmektedir. Bu hız, $CO_2$'nin günümüzde okyanuslarda çözündüğünden ya da karasal biyoların yapısına katıldığından daha fazladır. Çeşitli hesaplamalara göre, atmosfer bilimcileri Sanayi Devriminden önce, atmosferdeki $CO_2$ derişiminin yaklaşık 265 ppm (milyonda bir kısım) olduğuna inanmaktadırlar. Günümüzde ise 387 ppm'dir (Şekil 58.10). Bu sayı, milyonlarca yıldan beri herhangi bir zamanda 10 kattan daha fazla bir artış göstermiştir.



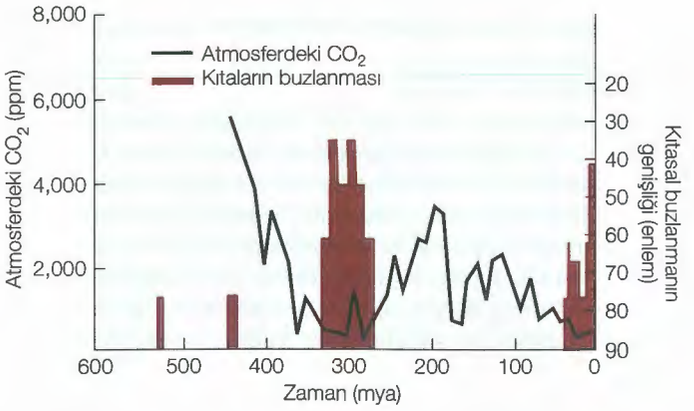

**58.10 Atmosferdeki $CO_2$ derişimleri artmaktadır** Kuru havada hacim başına milyonda bir kısım olarak gösterilen karbon dioksit derişimleri Hawai'de, Mauna Loa'nın üzerinde kaydedilmiştir. Mauna Loa, insan etkinlikleri sonucu havaya verilen $CO_2$ emisyonlarının çok uzağındadır.

**KARBONUN TÜMÜ NEREYE GİTMİŞTİR?** İnsan etkinlikleri sonucu atmosfere karışan toplam $CO_2$'nin yarısından fazlası atmosferde kalır. Gerisi nereye gitmektedir? Çoğu okyanuslarda çözünür. On yıllar ya da yüzyıllarca, atmosferden 50 kata daha fazla çözünmüş inorganik karbon içeren okyanuslar atmosferdeki $CO_2$ konsantrasyonlarını belirler. Atmosferden okyanuslara $CO_2$'nın taşınma hızı, kısmen, yüzey sularındaki fitoplanktonun yaptığı fotosenteze bağlıdır. Bu organizmalar karbonu sudan uzaklaştırarak atmosferden absorbsiyonunu artırırlar. Ayrıca, deniz tarakları, istiridyeler, mercanlar ve bazı algler dahil, çok sayıda deniz organizması kalsiyum karbonat oluşturmak için kalsiyum ($Ca^{2+}$) ile bikarbonat iyonlarını birleştirirler. Bu kalsiyum karbonatı kabukların ve diğer yapıların üretiminde kullanırlar. Bu organizmalar öldüklerinde, okyanus tabanında çökelirler.

Başlıca ormanlar ve savanlar olmak üzere, karasal organizmaların yaptıkları fotosentez sonucu, tipik olarak, kabaca metabolizmadan çıkan karbon kadar karbon absorblanır—yaklaşık yarısı bitkiler tarafından, diğer yarısı ise bitkilerin ürettikleri organik maddeyi parçalayan toprak mikroorganizmaları tarafından. Şu an, fotosentezde, metabolizmada kullanılandan daha fazla $CO_2$ kullanılmaktadır. Dolayısıyla, dünyadaki karasal bitki örtüsü, aksi taktirde atmosferde birikecek olan karbonu biriktirmektedir. Bununla birlikte, bu bölümün başında gördüğümüz gibi, insan etkinlikleri sonucu üretilen fazla $CO_2$'i biriktirmesi için karasal bitki örtüsüne güvenemeyiz. Bunun ötesinde, iklimin ısınması sonucu -bundan sonra göreceğimiz gibi, artan $CO_2$ derişimlerinin diğer bir sonucu- bitki metabolizmasının hızı artacağından, bitki örtüsünden atmosfere verilen $CO_2$ akışının artması beklenmektedir.

**ATMOSFERDEKİ $CO_2$ ve KÜRESEL ISINMA** Fosil yakıtların yakılması sonucu atmosferdeki $CO_2$ artışının dünyanın sıcaklığını artırdığına ilişkin elimizde ne tür kanıtlar bulunmaktadır? Antarktika ve Grönland'taki buz dağlarının içindeki havada yapılan gaz ölçümleri, atmosferdeki $CO_2$ düzeylerinin dünya sıcakken yüksek, soğukken ise düşük olduğunu göstermiştir (Şekil 58.11). Örneğin, atmosferdeki $CO_2$, 15.000-30.000-yıl öncesinde, sıcaklığın bugünkünden çok daha düşük olduğu son buzul çağında çok düşüktü. Buna karşın, 5.000 yıl önce sıcak bir ara dönemde, atmosferdeki $CO_2$ bugünkünden biraz daha fazlaydı.

Küresel iklimlerin ve ekosistemlerin bu hızlı ısınmaya karşı verecekleri yanıt yoğun bir araştırma konusudur. Küresel ekosistemle ilgili gelişmiş bilgisayar modelleri atmosferdeki $CO_2$ düzeylerinin bugünkünün iki katına çıkmasının ortalama yıllık sıcaklığı dünya genelin-




**58.11 Atmosferdeki yüksek $CO_2$ derişimleri Sıcaklık Artışı ile İlişkilidir** Son 500 milyon yılda atmosferdeki $CO_2$ derişimleri ile ilgili jeolojik kayıtlar yaygın kıta buzlanmaları sırasında en düşün, dolayısıyla sıcaklıkların da en düşük olduğunu göstermektedir.

de artıracağını ve olasılıkla kıyılarda yağışı artırırken, orta bölgelerde kuraklığa neden olabileceğini göstermektedir. Küresel ısınma Arktik deniz buzullarında küçülmeye neden olmuştur (**Şekil 58.12**). Eğer kutuptaki buz dağları erimeyi sürdürürse, deniz seviyesi yükselerek (hem okyanus sularının sıcaklık nedeniyle genişlemesi ve hem de buzulların erimesi sonucu oluşan su nedeniyle), kıyısal bölgeleri ve tarım alanlarını sular altında bırakacaktır. Okyanus yüzeyinden suyun buharlaşma hızı sıcaklıkla arttığından, olasılıkla tropik fırtınaların şiddeti artacaktır. Gerçekten, son yirmi yılda, her yıl oluşan kasırgaların sayısı dünya genelinde artmamış, ancak şiddetli kasırga (4. ve 5. sınıflar) sayısında artış görülmüştür.

Küresel ısınma, birbiriyle etkileşen türlerin dağılımı üzerinde çok büyük bir etkiye sahiptir. Bazı ılıman kuşak orman




**58.12 Buzullar Eriyor** Küresel ısınma buzulların boyutunda büyük değişimlere neden olmaktadır. 2008'de, tarihte ilk defa, Arktik Okyanustaki buzullar, Kuzey Kutbu'nun çevresi gemiyle serbest dolaşabilecek kadar erimiştir.

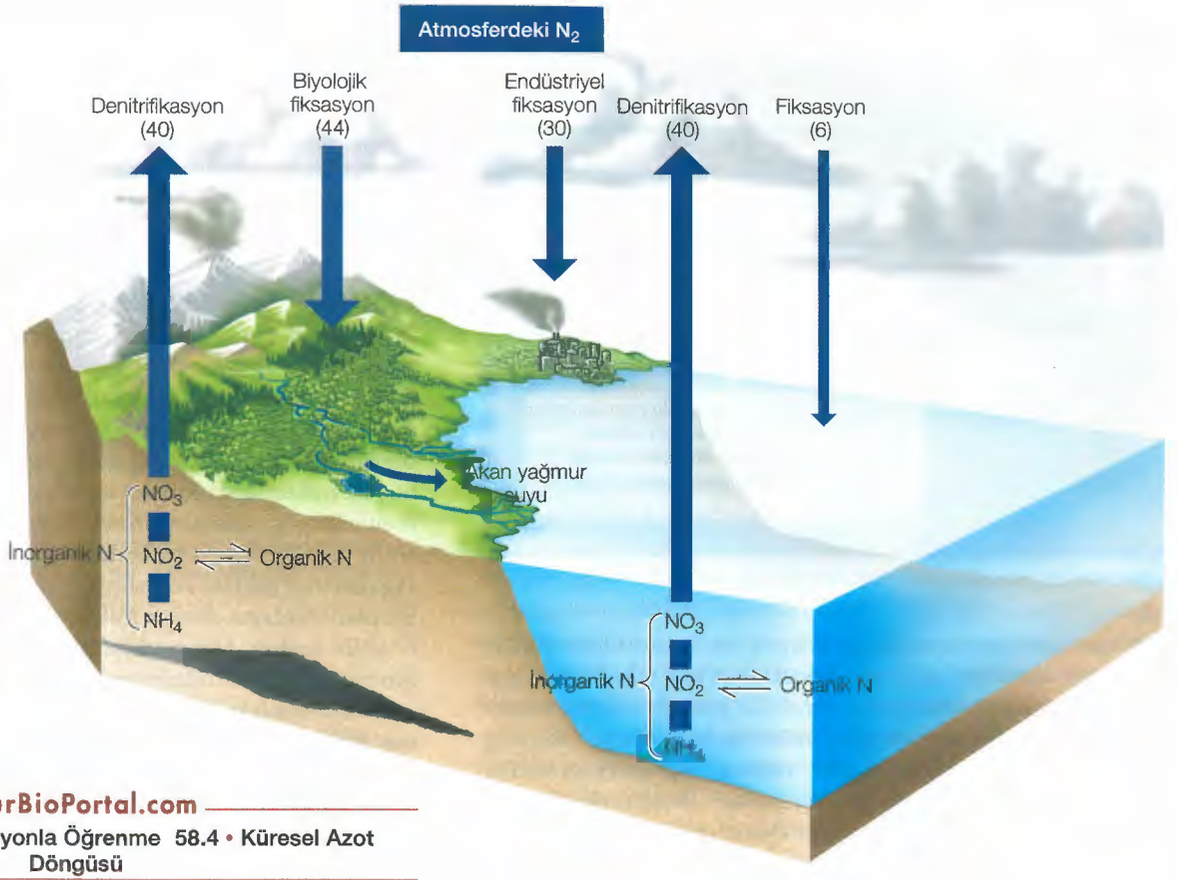
komünitelerindeki böcek istilalarının şiddetindeki artış bunun açık bir örneğidir. Bu ormanlardaki çam ağaçları çam kabuk bitlerinin saldırısına maruz kalmıştır. Bu bitler, simbiyotik yaşadıkları ve ağaçlara bulaşarak onları bitlere karşı savunmasız bırakan simbiyotik bir fungusu da beraberinde getirmiştir (bakınız Şekil 56.13). Colorado'da, soğuk kışlar tarihsel olarak bu güvelerin çok sayıda ağacı öldürme yeteneğini sınırlandırmıştır. Bununla birlikte, 2008'de, Colorado daha önce kaydedilenden çok daha şiddetli dağ çamı güveleri saldırısına şahit olmuştur; bir milyon hektardan fazla ağaç ölmüştür. Bir önceki kış sıfır derecenin altındaki sıcaklığın kısa sürmesi kış aylarında çok sayıda güvenin yaşamasını sağlamıştır.

Küresel ısınmanın diğer bir sonucu insan hastalıkları salgınlarında bir artış olabilir. Kış soğuğu, bazen patojen populasyonunun %99'unu yok ederek çok sayıda patojeni öldürür. Eğer küresel ısınma bu patojen darboğazını azaltırsa, bazı hastalıklar daha ılıman bölgelere yayılacaklardır. Örneğin, dang humması ve vektörü olan sivrisinek, daha önce görülmediği daha yüksek enlemlere yayılmaktadır.

2007'de, İklim Değişikliği Hükümetlerarası Panelinin (IPCC) Değerlendirme Raporuna göre, küresel ısınmanın insanlar üzerindeki bu ve diğer etkileri, alarm verici düzeydedir. "İnsanlar değişen hava koşullarına (örneğin, daha şiddetli ve daha sık olaylar) ve dolaylı olarak; su, hava, besin niteliği ve niceliği, ekosistemlerde, tarımda ve ekonomideki değişikliklerle iklim değişimine maruz kalmaktadır. Bu başlangıç evresinde etkiler küçük olmakla birlikte, bütün ülke ve bölgelerde giderek artma eğilimindedir."

### Azot döngüsünde yakın zamandaki son bozulmalar ekosistemleri olumsuz etkilemektedir

Azot, dünya atmosferinin %78'ini oluşturmakla birlikte, organizmaların çoğu gaz halindeki azotu kullanamaz. Sadece birkaç mikroorganizma türü atmosferik azotu bitkilerin kullanabilecekleri formlara dönüştürebilir. Bu süreç *azot fiksasyonu* olarak isimlendirilir (bakınız Kısım 36.4). Azot tespit eden bakteriler, çoğunlukla baklagiller gibi bitkilerin kök nodüllerinde bulunurlar. Diğer mikroorganizmalar *denitrifikasyon* yaparlar. Denitrifikasyon, azotu biyosferden uzaklaştıran ve $N_2$ olarak atmosfere döndüren başlıca süreçtir (bakınız Şekil 36.11). Bu denitrifikasyon mikropları, turbalıklar, bataklıklar ve deniz sedimentleri gibi oksijen düzeyinin düşük olduğu yerlerde bulunurlar. Azotun mikrobiyal olarak bu şekilde işlenmesi dünya üzerindeki bütün doğal azot akışlarının yaklaşık %95'ini oluşturur (**Şekil 58.13**).




**58.13 Küresel Azot Döngüsü** Parantez içindeki sayılar, yıllık olarak ekosistemde tutulan ya da alıp verilen azot miktarını (teragram cinsinden) göstermektedir. Okların genişliği akışların büyüklüğü ile orantılıdır.

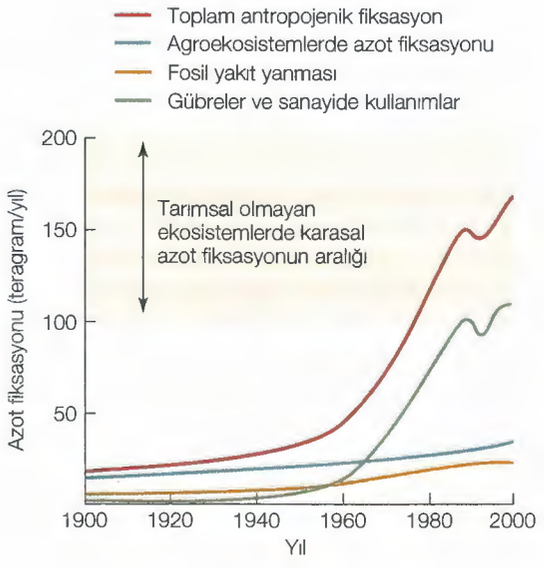
**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ Animasyonla Öğrenme 58.4 • Küresel Azot Döngüsü**

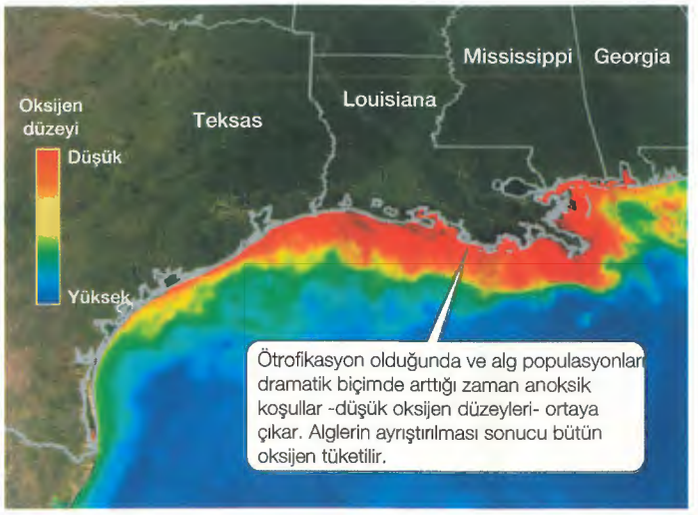
Bütün canlı organizmalar azota gereksinim duyarlar ve bu organizmaların büyük bir kısmının $N_2$'yi kullanmaları ekosistemlerde azotun genellikle kıt olduğu anlamına gelir. Azot fikse den organizma populasyonları bolluklarını azotun sınırlayıcı olmadığı noktaya kadar nadiren artırırlar. Çünkü azot fiksasyonunun son ürünleri ekosistemlerden hızla kaybolur: buharlaşma ve denitrifikasyonla amonyak; süzülmeyle suda oldukça fazla çözünen nitratlar. Bundan başka, azot fiksasyonu büyük miktarlarda enerji gerektirir. Böylece, azot fikse eden organizmalar azot kolay bulunabildiğinde, çoğunlukla azot fikse etmeyenlere karşı rekabeti kaybederler.

Ucuz, sentetik gübrelerin sanayide üretimi azot döngüsü üzerinde beklenmeyen etkiler oluşturmuştur. Fosil yakıtların yakılması (azot oksit üreten) ile birlikte, bu gübrelerin kültür bitkileri üzerinde aşırı kullanımları sonucunda, günümüzde insanlar tarafından kullanılan toplam sanayi azotu yaklaşık doğal azot fiksasyonuna eşitlenmiştir. İnsanın neden olduğu bu azot akışı geçtiğimiz yüzyılın yarısından bu yana artmaktadır. Bu artışın önümüzdeki on yıllarda da artması beklenmektedir (**Şekil 58.14**).

Azot döngüsündeki bu büyük bozulmalar çok sayıda etki yaratmıştır. Kültür bitkilerine, alabileceklerinden daha fazla azot uygulandığında, fazla azot yüzey akışlarıyla sistemin dışına ya da yeraltı suyuna aşağı doğru taşınmakta ve sonunda nehirler, göller ve okyanuslarda son bulmaktadır. **Ötrofikasyon** ("zengin besin") olarak bilinen, su kaynaklarına bu yolla besin maddelerinin eklenmesi sucul ekosistemler üzerinde dramatik etkiler oluşturabilmektedir. Gübrelerden çıkan yük-




**58.14 İnsan Etkinlikleri Azot Fiksasyonunu Artırmıştır** Sanayide fikse edilen azotun büyük bir bölümü (Yüksek basınç ve sıcaklıklarda, atmosferdeki azot fosil yakıt kökenli hidrojen ile birleştirerek insanlar tarafından üretilen) tarımsal gübrelerde kullanmak için üretilmektedir. Bir fosil yakıtın yan ürünü olarak bir miktar azot üretilir.




**58.15 Ölü Bir Bölge** Birleşik Devletlerin orta batısında tarımsal alanlardan yüzey akışlarıyla Meksiko Körfezi'ne Mississippi nehri ile yüksek derişimlerde azot ve fosfor taşınmaktadır. Besin maddesi düzeyindeki bu artış alglerin aşırı büyümesine neden olur ve sudaki oksijeni tüketir. Bunun sonucunda yalnızca birkaç sucul organizmanın yaşayabildiği "ölü bir bölge" oluşmuştur.

sek azot konsantrasyonlarını taşıyan ve Yukarı Ortabatıdaki tarım alanlarından akan su Meksiko Körfezi'nde Mississippi nehrinin ağzının yakınında bir "ölü bölge" oluşturmuştur (**Şekil 58.15**). Besin maddesi düzeylerinin yükselmesi alg büyümesini artırmıştır. Algler ölünce, mikroorganizmalar tarafından parçalanmışlar, bu da sudaki oksijeni tüketmiştir. Oluşan anaerobik koşullar diğer deniz organizmalarının çoğunu öldürmüştür. Birleşik Devletlerde hasat edilen karides ve istiridyelerin dörtte üçünü sağlayan Meksiko Körfezi'nin su ürünleri sanayinin kilit kaynağı olduğu dikkate alındığında, ölü bölgenin genişlemesinin, biyolojik çeşitlilik ve ekosistemin işleyişi yanında, Körfez bölgesinin ekonomisi üzerinde yok edici etkiler yaratacaktır.

Azot fiksasyonunda artış aynı zamanda bir sera gazı olan nitröz oksitin ($N_2O$; bakınız Tablo 58.1) atmosferdeki konsantrasyonu da de artırmıştır. Bu gaz troposferdeki $O_3$ -bir başka sera gazı- gazı üretimine ve sise neden olur. Atmosfere giren azotun bir bölümü yağışla ya da kuru parçacık olarak karalara geri döner. Bu azot birikimi, karasal bitki örtüsünün bileşimini etkileyerek yüksek besin maddesi düzeylerinden en fazla yararlanan türlere avantaj sağlar. Bunun sonucunda bu tür bitkiler diğerlerini ortamdan atarlar. Atmosferde azot birikimi, insan etkinliği nedeniyle son birkaç on yılda dramatik bir artış göstermiştir. Ekologlar, azot birikimi hızlarının coğrafik bölgelere göre değişimine bağlı olarak çayırlıklarda bitki türü zenginliğinin azot birikimi hızı arttıkça azaldığını bulmuşlardır. Avrupa ve Kuzey Amerika'nın doğusunun büyük bir bölümünde azot birikim hızı, her iki kıtada çayırlarda tür zenginliğini önemli ölçüde azaltacak kadar yüksektir.

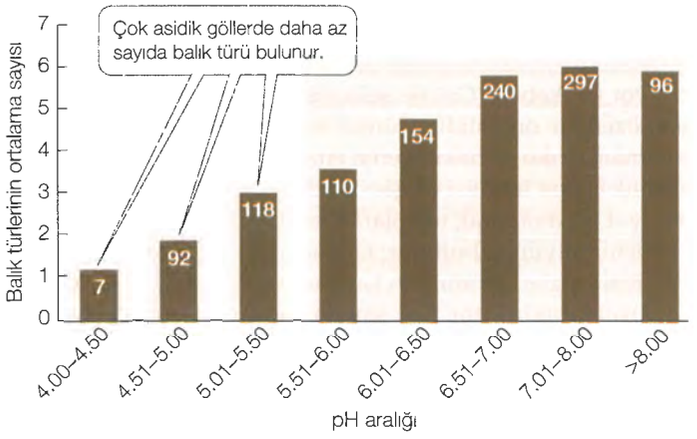
### Fosil yakıtların yakılması kükürt döngüsünü etkiler

Dünyanın kükürt kaynaklarının büyük bir bölümü karalardaki kayaçlarda ve derin deniz sedimentlerinde sülfat tuzları şeklinde bloke edilmiştir. Volkanlardan çıkan kükürt dioksit ($SO_2$) ve hidrojen sülfit ($H_2S$) gazı emisyonları, biyolojik olmayan doğal kaynaklardan atmosfere verilen kükürdün ortalama %10-20'sini oluşturur. Volkanik patlamalar geniş alanlara büyük miktarlarda kükürt yaymasına karşın, bu nadir görülen bir durumdur. Topraktaki kükürt bitkiler tarafından alınarak proteinlerin yapısına katılır; sonuçta bu kükürt mikrobiyal parçalanma ile atmosfere geri verilir. Mikrobiyal parçalanma deniz ekosistemlerinde de kükürtün atmosfere geri döndürülmesinde önemlidir. Özellikle, pekçok deniz fitoplanktonu ve deniz yosunu tuz elde etmek ve su dengelerini sağlamak için büyük miktarlarda kükürt içeren bir bileşik (DMSP, ya da dimetilsülfonipropionat) üretir; bu bileşik parçalanınca, dimetil sülfit ($CH_3SCH_3$) çıkar. Dimetil sülfit, çürüyen deniz yosunu yığınlarının başlıca kokusunu oluşturur. Geniş okyanuslarda fitoplanktonların devasa miktarlarda olması nedeniyle, dimetil sülfit üretimi küresel kükürt döngüsünün biyotik bileşeninin yaklaşık yarısından sorumludur.

Atmosferdeki kükürt, küresel iklimde önemli bir rol oynar. Hava nemli olsa bile, atmosferde, bulutların çevrelerinde suyun yoğunlaştığı küçük parçacıklar bulunmazsa bunlar kolaylıkla oluşmazlar. Dimetil sülfit bu tür parçacıkların başlıca bileşenidir. Bu nedenle, atmosferde kükürt derişiminin artması bulut örtüsünü artırabilir ve sonuçta Dünya yüzeyine ulaşan güneş ışınlarının miktarı azalır.

Fosil yakıtların yakılması karbon ve azot döngüsünün yanında, kükürt döngüsünü de değiştirir. Fosil yakıtların yanması sonucu atmosfere kükürt $SO_2$, azot ise azot dioksit ($NO_2$) formunda çıkar. Bu iki gaz, atmosferde sülfürik asit ($H_2SO_4$) ve nitrik asit ($HNO_3$) oluşturmak üzere su molekülleri ile reaksiyona girer. Bu asitler kuru parçacık olarak ya da yağışla dünyaya çökmeden önce atmosferde kilometrelerce dolaşabilir. pH'ını düşürmeye yetecek kadar nitrik ve sülfürik asit içeren yağmur ya da kar, **asit yağmurları** olarak isimlendirilir. Şu an asit yağmurları bütün sanayileşmiş ülkelere yağmaktadır. Kuzey Amerika ve Avrupa'da özellikle yaygındır. Kirlenmemiş yağmurun pH'sı yaklaşık 5.6'dır, ancak New England'ta yağışın pH'sı şu an ortalama 4.5'tir. Bu bölgede yağmur ve karın pH'sı 3.0'e kadar düşebilmektedir. pH'sı yaklaşık 3.5 ya da daha düşük olan yağış bitki yapraklarına zarar verir ve fotosentez hızlarını azaltır. New York Eyaleti'nin Adirondack dağlarındaki asitleşme asite duyarlı türleri büyük ölçüde yok ederek balık türleri zenginliğini azaltmıştır (**Şekil 58.16**). Sucul komünitelerde primer tüketici olan pekçok omurgasız pH'ya duyarlıdır; özelde, mayıs sinekleri ve Trichoptera takımına ait çok sayıda böcek türünün dünya genelinde asidik akarsularda yerel populasyonları azalmıştır. Asitleşmenin etkileri öldürücü olmadığında bile, sucul organizmaların varlıklarını azaltan davranış üzerinde gizli etkiler yaratabilir. Örneğin, dalan kınkanatlılar, pH çok düşünce, su altında kaldıklarında oksijen düzeylerini ayarlama yeteneklerini kaybedeler.

Temiz Hava Eylemi tarafından 1990'da getirilen yeni düzenlemeler, başlıca kükürt emisyonlarını azaltarak, Birleşik Devletlerin büyük bir bölümünde yağışın pH'sının yükselme-




**58.16 Göllerdeki Asitleşme Balık Türlerini Ortadan Kaldırmaktadır** New York Eyaletinin Adirondack bölgesindeki göllerde bulunan balık sayısı pH ile doğrudan ilişkilidir. Barlardaki sayılar her bir pH aralığındaki göllerin sayısını göstermektedir.

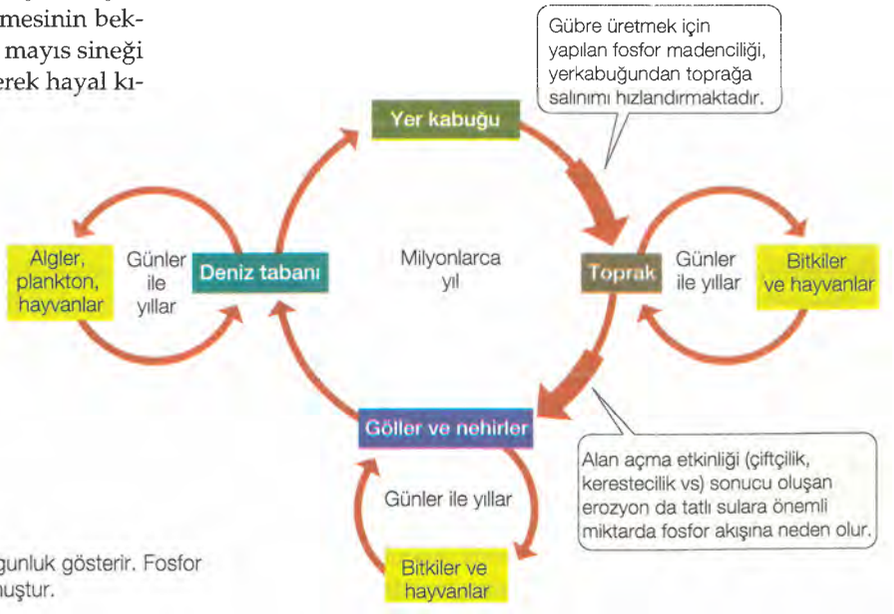
sini sağlamıştır. Emisyonların azaltılması halinde asitleşmiş ekosistemlerin hızla iyileşebildiklerine ilişkin belirtiler vardır. Alberta Üniversitesinden David Schindler, Kanada'daki iki küçük gölün pH'larını yaklaşık 6.6'dan 5.2'ye düşürmek için yeterli $H_2SO_4$ vererek asit yağışların etkisini çalışmıştır. Her iki gölde de, azot fikse eden bakterilerin bu ılımlı asitlikteki gölde yaşayamamışlardır. Bunun bir sonucunda, azot döngüsü durmuştur. Schindler, göllerden birine asit vermeyi kesince, pH bir yıl içersinde orijinal değerlerine dönmüş ve nitrifikasyon başlamıştır. Bu deney, göl ekosistemlerinin asitleşmeye karşı çok duyarlı olduklarını, ancak hızla iyileşebildiklerini göstermiştir. Bu, olasılıkla göllerde suyun hızla alınıp verilmesinin bir sonucudur. Buna rağmen, bu tür ekosistemlerdeki büyük organizmalar eski canlılıklarını daha yavaş kazanabilirler. Wales'te on dört nehirde asit yağmurunun azalmasının etkileri çeyrek asırlık bir süreçte araştırılmıştır. Araştırıcılar, 25 yıl sonra bile, 29 türün geri dönmesinin beklendiği bölgeye yalnızca dört böcek türünün -iki mayıs sineği ve iki Trichoptera türü- yeniden yerleştiğini görerek hayal kırıklığı yaşamışlardır.

## Atmosfer küresel fosfor döngüsüne katkı yapmaz

Fosfor, yeryüzünün yalnızca %0.1'ini oluşturmasına karşın, bütün yaşam formları için zorunlu bir besin maddesidir. DNA; RNA ve ATP'nin anahtar bir bileşenidir. Fosfor döngüsünde, şu ana kadar tartıştığımız element döngülerinden farklı olarak önemli bir gaz bileşeni yoktur. Toz partiküllerinin üzerinde bir miktar fosfor taşınsa da, atmosferde fosfor döngüsünün çok küçük bir bölümü gerçekleşir. Dünyadaki fosforun en büyük bölümü, kayaçlarda ve derin deniz sedimentlerindeki fosfat tuzlarında bulunur. Fosfor döngüsü milyonlarca yıl alır. Çünkü sedimenter kayaç oluşumu, yukarı yükselme ve aşınma süreçleri uzun bir süre alır (**Şekil 58.17**). Bunun aksine, fosfor döngüsü organizmalar arasında çoğunlukla hızlı olup, organizmaların büyümesini sınırlandıran bir faktördür. Bu, özellikle bitkiler için geçerlidir. Gübreler, azot yanında, rutin olarak fosfor da içerir.

İnsan etkinliği fosfor döngüsünün bir bölümünü radikal olarak hızlandırmıştır. Yoğun ticari gübre kullanımı sonucunda, başlıca tarımsal topraklar olmak üzere, her yıl 10.5 ve 15.5 teragram (1 tg=$10^{12}$ g ya da $10^9$ kg) arasında fosfor birikmektedir. Topraktaki fosfor derişimi bitkinin fosforu alma kapasitesini aşınca, fosforun aşırısı akarsulara ve göllere taşınır. Tarım ve kerestecilik için saha açılması da yüzey akışıyla uzaklaşan fosfor ve diğer besin maddelerinin miktarını artırır. Fosfor, pekçok gölde sınırlayıcı bir faktördür. Bu nedenle, yüzey akışıyla göllere girince, önceden düşük fosforun sınırlandırdığı alglerin büyümesi çok artar. Bu alg patlaması ise suyun rengini yeşile döndürür ve alglerin metabolik kapasitelerine bağlı olarak zehirli hale getirir. Algler ölünce, mikroplar tarafından ayrıştırılırlar. Bunun sonucunda göldeki oksijen tükenir ve dipteki sedimentlerde anaerobik organizmalar baskın hale gelir. Bu anaerobik organizmalar karbonlu bileşikleri $CO_2$'e kadar ayrıştırmazlar ve sonuçta çoğu kötü kokan metabolik son ürünler oluşur.

Fosfor yüklü yüzey akışlarının yaygın ötrofikasyona oluşturma kapasitesi 50 yıl önce çizimsel olarak gösterilmiştir. 1960'larda, yumuşatıcı ve kir uzaklaştırıcı bir ajan olarak sodyum tripolifosfatın (STPP) (Na5P3O10) kullanılması çamaşır deterjanlarının formülasyonundaki teknolojik ilerlemelerden biri olmuştur. Bu yeni deterjanların yaygın kullanımı sonucunda göllerde aşırı fosfor zenginleşmesi oluşmuş ve Avrupa'da olduğu kadar, pekçok eyalette fosfat içeren deterjanlar




**58.17 Fosfor Döngüsü** Okların genişliği akış hızlarına uygunluk gösterir. Fosfor akışındaki iki büyük artış insan etkinlikleri sonucunda oluşmuştur.

yasaklanmıştır. Günümüzdeki deterjanlarda, fosfatlar -alglerin büyümesini artırmayan fosfor formları- ve alüminyum silikatlar geçmişte kullanılan STPP'nin yerini almıştır.

Bununla birlikte, deterjanlar ötrofikasyona neden olan ajanlardan yalnızca biridir. Evcil hayvanların gübresi ve çeşitli tipteki sanayi atıkları fosforca zengindir. İki yüz yıl önce, Birleşik Devletler ve Kanada arasındaki sınırda bulunan Büyük Göller'den bir olan Erie Gölünde fotosentez orta hızda su ise berrak ve oksijen içermekteydi. Yirminci yüzyılın başlarında sanayileşme ile göldeki besin maddesi konsantrasyonu büyük ölçüde artmış ve algler çoğalmıştır. Ohio, Cleveland'daki su arıtım tesisinde, 1929'da milimetrede 81 olan alg sayısı 1962'de milimetrede 2.423'e çıkmıştır. Bakteri populasyonları da artmıştır: *Escherichia coli* sayısı, pekçok göl sahilinin kapatılmasına neden olacak ve sağlık üzeride tehlikeli olacak ölçüde artmıştır. Birleşik Devletler ve Kanada 1972'den bu yana, kentsel atık arıtma tesisini geliştirmek ve Erie Gölü'ne kirletici deşarjlarını azaltmak için 9 milyar dolardan fazla para harcamıştır. Bunun sonucunda, Erie Gölü'ne giren fosfor miktarı en yüksek düzeyinin %80'inden fazla olacak şekilde azalmıştır ve göldeki fosfor derişimleri önemli ölçüde düşmüştür. Ancak Erie Gölü'nün derin suları, yaz aylarında oksijence halen daha fakirdir, fakat oksijen tükenme hızı yavaşlamaktadır.

Fosforu yeniden kazanarak ve döngüye sokarak fosfor kirlenmesini büyük ölçüde azaltabiliriz. Kanalizasyon ve hayvan atıklarındaki fosfor deterjan ve gübre sanayinin gereksinimlerinin büyük bir bölümünü karşılayabilir. Tarım alanlarında gübrelerin daha dikkatli kullanılması, kültür bitkilerinin verimliliklerini azaltmaksızın, topraklarda fosfor birikim hızını azaltacaktır. Bununla birlikte, topraklarda fosfor derişimlerinin azalması, iyileştirici eylemler başladıktan sonra onlarca yıl alacaktır. Göllerde ve akarsularda göllerin ötrofikasyonu bu önlemler alındıktan sonra bile sürebilir.

### Diğer biyojeokimyasal döngüler de önemlidir

Henüz tartıştıklarımızın yanında, diğer elementler de küresel ekosistem için önemlidir. Çünkü onlara çok az miktarlarda gereksinim duyulsa bile, bunlar organizmalar için zorunlu besin maddeleridirler. Bu tür bir element olan *demir* (Fe) yaklaşık bütün organizmalar için zorunlu bir mikro besin maddesidir. Hayvanlardaki pekçok enzimin zorunlu bir bileşeni olmasının yanında, klorofil sentezinde anahtar rol oynayan enzimlerin çok önemli ögesidir. Demir, omurgalıların kanında hemoglobinin ve sitokrom p450 monooksijenazın oksijene bağlanma kapasitesi sağlar. p450 katalitik etkinliği nedeniyle, aerobik organizmaların çoğunda çevresel zehirlerin etkisiz hale getirilmesinde rol oynar.

Demir karasal ortamda kayalardan ve minerallerden kolaylıkla elde edilebilir. Akarsularla kıyısal sulara, atmosferdeki tozlarla açık okyanuslara taşınır. Demir oksijenli suda çözünmediğinden, hızla okyanus tabanına çöker. Bu nedenle, okyanustaki komünitelerin çoğunda fotosentezin hızı demir tarafından engellenir. Araştırıcılar 1996'da ekosistem ölçeğinde bir araştırma yapmışlardır. Bu araştırmada, ekvatoriyal bölgede Pasifik Okyanusu'nun yüzey sularına çözünmüş demir verilmiştir. Bu çalışma sonucunda, inanılmaz büyüklükte bir fitoplankton patlaması yaşanmış ve daha önce demirin yetersizliğine bağlı olan, azot ve karbon dioksit alınımında büyük artış görülmüştür.

Küresel olarak nispeten nadir olan üç mikrobesin elementi -iyot (I), kobalt (Co) ve selenyum (Se)- canlı organizmalar için özellikle önemlidir. Çünkü bu elementler, hormonlar, vitaminler, çinko ve bakır içeren enzimler dahil, çok sayıda metabolik ajanın üretimi ve işlevini düzenlerler.

- İyot bir inorganik tuz olarak mineral madenlerinde ve deniz suyunda bulunur; tatlı suda görece azdır. Başlıca deniz algleri tarafından karalara verilen iyot kıtaların iç kısımlarında kıttır. Çok sayıda metabolik süreci yöneten tiroksin hormonunun önemli bir bileşenidir. İnsanlarda iyot eksikliği guatr olarak isimlendirilen sağlık sorununa neden olur (bakınız Şekil 41.10).
- *Kobalt* toprak ve kayaçlarda bulunan nadir bir elementtir. Atmosferdeki azotu fikse eden bakteriler kobalttan kökenlenen koenzimlere gereksinim duyarlar. $B_{12}$ vitaminin önemli bir bileşeni olarak, bütün hayvanların beslenmesi için gereklidir ve protein sentezi için önemlidir.
- *Selenyum* da toprak ve kayaçlarda bulunur. Antioksidan bir enzim olan glutatiyon peroksidaz (dokuları oksidatif zarara karşı koruyan) ve tiroit hormonunun sentezine katılan bazı enzimler dahil, önemli bazı memeli enzimlerinin bir bileşenidir.

Bütün karasal bitkiler bu üç mikro besin maddesini minimum derişimlerde gereksinim duyarlar, ancak hayvanlar, özellikle de endotermik omurgalılar pekçok organizmanın gereksinim duyduğundan daha yüksek derişimlere gereksinim duyar. Herbivorlar bu besin maddelerini bazen mineralleşmiş kaplıcalardaki suyu içerek ya da zenginleştirilmiş toprak yiyerek elde ederler (bakınız Şekil 53.14). Bu elementlerin eksiklikleri yüksek yağış alan bölgelerde ve bunları kolayca süzebilen topraklarda en yaygındır.

### Biyojeokimyasal döngüler birbiriyle etkileşirler

Farklı elementlerin biyojeokimyasal döngüleri karmaşık yollarla etkileşir. Döngülerden birindeki bozulmalar diğer döngüler üzerinde çok büyük etkiler yaratır. Son yıllarda, insanın neden olduğu bozulmalar, bu ilişkileri apaçık ortaya koymuştur. Örneğin, insan etkinlikleri sonucunda açığa çıkan nitrat; demir ve arseniğin biyojeokimyasal döngüleri üzerinde büyük bir etkiye sahiptir. Nitrat kuvvetli bir oksitleyicidir ve nitrat kirleticileri, arseniği oksitleyerek, göllerde arseniğin hareketliliğini arttırabilir. Şehirlerdeki bazı göllerin sedimentlerinde arsenik düzeyi 2.000 ppm'e çıkabilir; arsenik, oksidasyon sonucunda karsinojenik ve gelişimi olumsuz etkileyen bir formda su sütununda serbest kalır. Her yıl bilim insanları daha önce bilmedikleri yeni ilişkileri bulmaktadırlar. Biyojeokimyasal etkileşimleri araştıran çalışmaların sayısı giderek artmaktadır.

Atmosferik $CO_2$ konsantrasyonundaki değişiklikler, son yıllarda özel bir araştırma konusu olmuştur. Çünkü bu değişiklik, fotosentez aracılığıyla diğer biyojeokimyasal döngülerle etkileşme potansiyelindedir. Atmosferdeki yüksek $CO_2$ konsantrasyonlarının bitki köklerinde yaşayan mikroorganizmalar tarafından azot fiksasyon hızlarını etkileyip etkilemeyeceği bu çalışmalardan biridir. Bir grup ekolog, Elliott'un

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 58.18 Azot Fiksasyonu Üzerinde Atmosferdeki $CO_2$'nin Etkileri

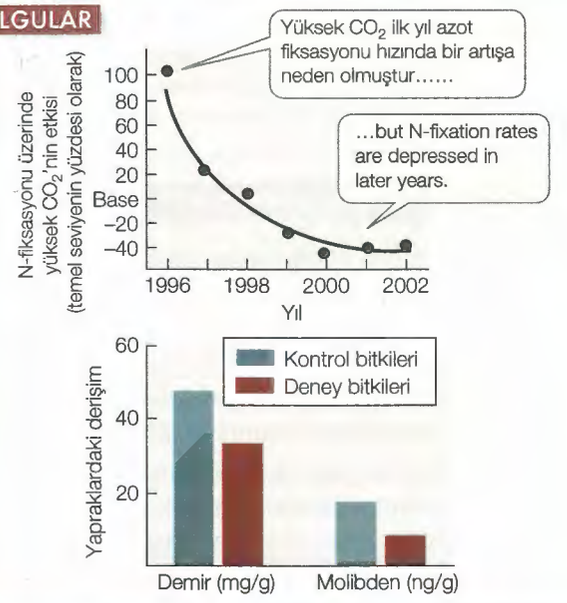
Her ne kadar $CO_2$ artışının azot fiksasyonunu artıracağı beklense de, bunun tersi -fiksasyonun azalması- gözlenmiştir. Bu bulguyu açıklamak için yapılan bir çalışmada, bilim insanları azot fiksasyonunda önemli olan enzimlerin iki mikrobesin bileşeni olan demir ve molibden derişimlerindeki değişimi araştırmışlardır.

**HİPOTEZ** **Yüksek $CO_2$ düzeyleri azot fiksasyonunu artıracaktır.**

**YÖNTEM**

1. Azot fikse eden *Galactia elliottii* isimli asmayı kontrol koşullarında (normal $CO_2$ düzeyleri altında) ve atmosferdeki $CO_2$ düzeylerinin yapay olarak artırıldığı deneysel koşullarda yetiştiriniz.
2. 7 yıl boyunca azot fiksasyonu düzeylerini ölçünüz.
3. 7 yılda *G. elliottii*'nin yapraklarında demir ve molibden derişimlerini ölçünüz.

**BULGULAR**




**SONUÇ** **Atmosferdeki $CO_2$ derişimindeki artışa bağlı azot fiksasyonundaki azalma zorunlu demir ve molibdenin bitki dokularındaki derişimlerinin azalması ile ilişkilidir; dolayısıyla, fiksasyon hızında başta görülen artış sonuçta azalmaya neden olabilir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.

süt bezelyesi isimli, azot tespit eden bir asmayı (*Galactica elliottii*), yapay olarak artırılmış $CO_2$ konsantrasyonları altında yetiştirmiştir. Yüksek $CO_2$ konsantrasyonları denemenin ilk yılında azot fiksasyonunda artış sağlamıştır, ancak üçüncü yıl pozitif etki yok olmuş ve yüksek konsantrasyonlar denemenin beşinci, altıncı ve yedinci yıllarında azot fiksasyonunu normalin altına düşürmüştür (**Şekil 58.18**). Denemeler, azot fiksasyonundaki azalmaların, demir ve molibden gibi mikrobesin maddelerini azalttığını göstermiştir. Araştırıcılar, bunun üzerine bu elementlerin *G. elliottii*'nin yapraklarındaki konsantrasyonlarını ölçmüşler ve özellikle molibden konsantrasyonunun düşük olduğunu bulmuşlardır. $CO_2$ artışı, topraktaki suyun asitliğini artırabilir. Bunu, karbonik asit oluşum hızını, fotosentezi ve topraktaki organik madde birikimini artırarak yapabilir; her iki tip değişiklik molibdenin toprak partikülleri tarafından adsorblanma eğilimini artırır. Böylelikle, molibdenin azot fikse eden bakteriler tarafından kullanılabilirliğini azaltır ve azot fiksasyon hızlarını düşürür.

## 58.3 ÖZET

**Organizmalar ve fiziksel ortamlar aracılığıyla kimyasal bir elementin hareket şekli, o elementin biyojeokimyasal döngüsünü oluşturur. İnsan etkinlikleri, özellikle su, karbon, azot, kükürt ve fosfor olmak üzere, pekçok biyojeokimyasal döngüyü etkilemiştir. Atmosferde karbon dioksit ve diğer sera gazlarının konsantrasyonlarındaki artış, küresel ısınma ile kendini göstermektedir.**

- Küresel hidrolojik döngüyü tanımlayınız ve bu döngüyü neyin yürüttüğünü açıklayınız. **Bakınız ss.1229-1230 ve Şekil 58.8**
- Biyolojik süreçler, atmosferdeki karbonu karasal ortama ve daha sonra atmosfere nasıl geri döndürür? **Bakınız ss.1230-1231 ve Şekil 58.9**
- Kükürt ve azot döngüsünde insanın neden olduğu değişikliklerin bazı sonuçları nelerdir? **Bakınız ss. 1232-1234**
- Sucul ekosistemlerde ötrofikasyona neden olabilen iki element hangisidir. Bu iki elementin o ekosistemlerdeki etkilerini anlatınız. **Bakınız ss. 1235-1236**

Kimyasal elementlerin biyojeokimyasal döngüleri sonuçta ekosistemin işlevini etkiler. İnsanların döngüler üzerindeki etkisinin dünya genelinde ekosistemler üzerinde çok sayıda etkiye sahip olması gibi, bu ekosistemlerde oluşan değişiklikler de insan yaşamını büyük ölçüde etkiler.

## 58.4 Ekosistemler Ne Tür Hizmetler Verirler?

İnsanların yaşamak için doğal ekosistemlere bağımlı oldukları açık olmasına karşın, bu ekosistemlerin değerleri görece yeni kabul edilmiştir. Çevre yazarları, 1940'larda, "doğal kapital" düşüncesini ortaya atmışlardır; ekosistemlerin insanlara pekçok "mal ve hizmet" verdikleri ilk kez 1970'lerde dillendirilmiştir. Besin, temiz su, temiz hava, lif, inşaat malzemesi ve yakıt, ekosistemlerin insanlara sunduğu mallar arasındadır; sellerin kontrolü, toprağın kararlılığının korunması, tozlaşma ve iklimin düzenlenmesi ise hizmetler arasındadır. Bu yararların ço-

ğunun yerine başkası konulamaz ya da bunların yerini alacak teknoloji çok pahalıdır. Örneğin, deniz suyu tuzsuzlaştırılarak içilebilir saflıkta tatlı su elde edilebilir, ancak bunun için büyük paralar harcanması gerekir. Ekosistemlerin estetik, psikolojik, ruhsal ve rekreasyonel yararları daha az hissedilmekle birlikte, önemsiz değildir ve yeri doldurulamaz.

İnsanlar, ekosistemlerin besin, tatlı su, kereste, lif ve yakıt gibi ürünlerini sağlama kapasitelerini giderek daha fazla artırmıştır. Bununla birlikte, yararlar eşit bir şekilde dağıtılmamış ve bazı insan populasyonları doğal ekosistemlerde yarattığımız çarpıklıklardan zarar görmüştür. Ayrıca, bazı ekosistemlerin mal ve hizmetlerinde kısa süreli artış, diğerlerinin uzun süreli bozulmasıyla gerçekleştirilmiştir.

Ekosistemlerde değişimin en önemli nedeni kara kullanımındaki değişiklikler olmuştur. Bu değişiklik, doğal ekosistemlerin daha yoğun bir şekilde kullanılma amacıyla diğer ekosistemlere dönüştürülmesini içermektedir. Her ne kadar insanlar asırlardan beri ekosistemleri değiştirmekte ise de, değişikliklerin hızı ve kapsamı son yıllarda büyük ölçüde artmıştır. 1950 ve 1980 yılları arasında, 1700 ve 1850 yılları arasındaki 150 yıllık bir sürede dönüştürülenden daha fazla toprak tarım alanına dönüştürülmüştür. Ekosistemlerdeki dönüşümler tropik ve subtropik biyomlarda özellikle hızlı olmuştur. Sucul ekosistemler de artan bir hızda bozulmaktadır. 1970 ve 2000 yılları arasında, dünyadaki mercan resiflerinin yaklaşık %20'si ortadan kalkmış, diğer %20'si bozulmuştur. Tatlı su ekosistemlerinde, barajların arkasında çok fazla su toplanmaktadır. Günümüzde yapay su biriktirme rezervleri doğal nehirlerden altı kat daha fazla su tutmaktadır. Bu tatlı su ekosistemleri giderek azalmaktadır: nehirlerden çekilen su -çoğu tarım için- 1960'tan bu yana iki katına çıkmıştır. Besin maddesi döngüleri anlamında, dünya genelinde, bütün yapay azot gübrelerinin yarısından fazlası 1985'ten bu yana kullanılmıştır.

Ekosistemler üzerinde insanın neden olduğu değişiklikler, insan sağlığı ve zenginliği üzerinde pekçok olumlu etki yapmakla birlikte, bunun bir maliyeti olmuştur. Örneğin tarım devasa sayıda insanı besler ve iş sağlar. Ancak, tarımın marjinal alanlara kaydırılması toprağı bozabilir ve ekosistemin temiz su sağlayıcı etkisini bozar. Aşırı miktarda ticari gübre kullanımının ötrofikasyona neden olması buna bir örnektir. Aşırı pestisit kullanımı zararlı böcekleri kontrol eder, ancak tozlaştırıcıların populasyonlarını azaltır ve bu tozlaştırıcıların hem doğal hem de kültür bitkilerine sağladıkları hizmetleri azaltır.

Benzer şekilde, sulak alanların ve diğer doğal tamponlayıcıların kaybı, ekosistemlerin su baskınları ve diğer doğal afetleri düzenleme yeteneklerini azaltır. Aralık 2004'te, Endonezya ve diğer Güney Asya ülkelerini vuran tsunami kıyıları koruyan mangrov ormanlarının kesilerek tarlalara dönüştürülmemiş olduğu yerlerin dışındaki pekçok yeri daha fazla vurmuştur. Bir yıldan daha kısa bir süre önce, Birleşik Devletlerin Körfez Kıyılarını vurmuş olan Katrina Kasırgası, bu şehrin çevresindeki sulak alanlar bozulmamış olsaydı, New Orleans'ta o denli büyük bir sel baskınına neden olamayacaktı. Katrina'nın yok edici etkilerinin nedeni, kısmen, o bölgede on yıllar içerisinde oluşan bir durumdur.

New Orleans, Mississippi Nehir deltasında yerleşmiştir. Şehrin büyük bir bölümü deniz seviyesinin altındadır. Şehir, Askeri Mühendisler Birliği tarafından inşa edilen barajlar ve setler tarafından tamponlanmıştır. New Orleans'ı su baskınlarından koruyan şehrin üst kesimlerindeki barajlar, yüzyıllardan beri deltadaki sulak alanları kuşatarak, bozulmalarını ve sedimentlerin nehirde birikmelerini önlemiştir. Petrol ve doğal gaz üreticileri, boru hattı döşemek ve kule delmek için o sulak alanlardan geçen binlerce küçük kanalı kesmiştir. Yeraltındaki petrol ve gaz çıkarılması sonucunda sulak alanlar küçülmüştür. Gemi yolları açmak için taraklama ve küresel ısınmaya bağlı deniz seviyesinin yükselmesi tuzluluğun artmasına neden olmuş, tuzluluk artışı ise dev servi ağacı bataklıklarının çoğunu öldürmüştür. Bu yaygın değişiklikler, 1930 ve 2005 yılları arasında deltadaki sulak alanların %80'inden fazlasını (1.2 milyon hektardan fazla) ortadan kaldırmıştır. Katrina, karayı basmadan önce, o sulak alanların New Orleans'ı su baskınlarına karşı koruma kapasitesi kalmamıştı. Fırtına dalgaları kuleleri kırmak için kanallar ve gemi yolları tarafından oyulmuş patikalar boyunca eserek, şehrin yarısını sular altında bırakmıştır.

Katrina Kasırgası New Orleans'ı sular altında bırakınca, bir ekosistemin pekçok insan tarafından dikkate alınmasını ve değerinin anlaşılmasını sağlamıştır. Deltadaki sulak alanlar, yalnızca su baskınlarını kontrol etmek gibi bir hizmet vermekle kalmayıp, dev Mississippi Vadisindeki göçmen kuşların yaklaşık %70 için bir kışlama habitatı oluşturmaktadır. Ayrıca, sulak alanlar deniz organizmaları için yumurtlama yeridir. Bu deniz organizmalarının bir bölümü ekonomik olarak önemlidir. Deltadaki ünlü karides sanayii Birleşik Devletler kıtasında ağırlık olarak ticari balık avcılığının yaklaşık %30'unu oluşturmaktadır. İnsan refahı için kıyısal sulak alanların -ve, gerçekten, çok çeşitli diğer ekosistemlerin- önemli olması, ekosistemlerin sürekli olarak ürün ve hizmet verebilmeleri için dikkatli yönetilmelerini gerektirmektedir.

## 58.4 ÖZET

**Ekosistemler insan toplumuna ürün ve hizmet sağlamaktadır. Ekosistemlerin değişikliğe uğratılması bu ürün ve hizmetleri sağlama yeteneğini bozabilir.**

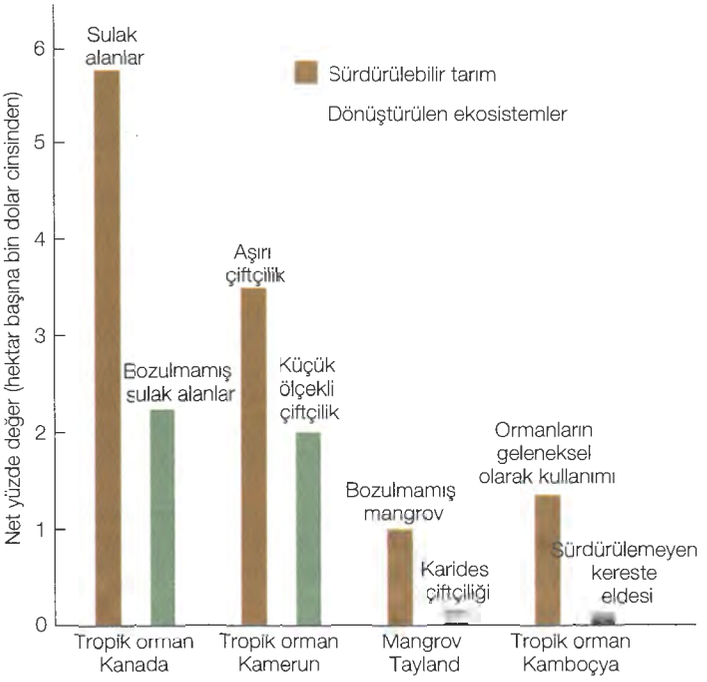
Ekosistemlerin insanlara sağladığı bazı zorunlu mal ve hizmetler nelerdir? Bakınız s. 1238

Ekosistemlerin verdiği bazı hizmetleri artırmak için insanın gösterdiği çabalar, diğer ekosistemlerin verdikleri hizmetlerin bozulmasına nasıl neden olur?

Uzun dönemde ekosistemlerin ürün ve hizmet verme yeteneklerini bozmaksızın, ürün ve hizmet elde etme zorluğunu nasıl göğüsleyebiliriz? İşin sevindirici yanı, ekosistemlerin sürdürülebilir biçimde yönetilebilmesi için çeşitli yolların bulunmasıdır.

## 58.5 Ekosistemler Sürdürülebilir Şekilde Nasıl Yönetilebilir?

Diğerlerini bozmadan, uzun dönemde ekosistemlerin sağladığı özel mal ve hizmetlerden yararlanabilmek için ekosistemleri korumak ya da geliştirmemizi sağlayan uygulamalar **sürdürülebilir** olarak isimlendirilir. Çoğu durumda, sürdürülebilir şekilde yönetilen bir ekosistemin toplam ekonomik değeri aşırı şekilde sömürülen bir ekosisteminkinden daha yüksektir (Şekil 58.19). Örneğin, deniz balıkları populasyon-




**58.19 Sürdürülebilir Bir Şekilde Yönetilen ve Dönüştürülen Ekosistemlerin Ekonomik Değerleri** Pekçok ekosistem tipi, dönüştürüldükleri ve aşırı kullanıldıklarındakine göre, sürdürülebilir bir biçimde yönetildiklerinde daha fazla mal ve hizmet sağlar.

larının aşırı avlanmasını önlemenin uzun dönemdeki yararları çok büyüktür. Aşırı avlanma nedeniyle Georges Bank'larda morina avcılığının çökmesi (bakınız Şekil 55.13) binlerce işsiz ve 2 milyar dolarlık gelir kaybına neden olmuştur. Bu tür bir avcılığın eski haline dönmesi uzun zaman alacaktır.

Sürdürülebilir yönetimi teşvik eden yasaların engellenmesi, ekosistem hizmetlerinin pazar değeri olmayan, "toplumun malı" olduğu izlenimi vermektedir. Doğal ekosistemlerin sağladığı mal ve hizmetlerden yararlanmak için direnmeyen insanlara ödenecek teşvik yoktur. Buna karşın, dönüştürülmüş ekosistemlere sahip olan bireyler onlardan büyük ekonomik yararlar sağlayabilir. "Topluma ait diğer ürünler " ile olduğu gibi, sürdürülebilir bir ekosistem yönetimini teşvik etmek için hükümetlerin eyleme geçmeleri gerekebilir. Aşağıdaki bu tür eylemlerden örnekler verilmiştir.

- Ekosistemlerin zarar verici şekilde kullanımını artıran desteklerin ortadan kaldırılması. Örneğin, gelişmiş ülkelerde tarımı desteklemek için (çiftçileri ekonomik risklerden koruma düşüncesiyle) hükümetler tarafından ödenen milyarlarca dolar küresel pazarların gerektirdiğinden daha fazla besin üretimi sağlamış, aşırı gübre kullanımına yol açmış ve gelişmekte olan ülkelerde tarımda karlılığı azaltmıştır.
- Tatlı sular, daha sürdürülebilir kullanılmalıdır. Bunun için, tüketicilere su sağlamanın bütün maliyeti ödettirilmeli, suyu daha verimli kullanma yöntemleri geliştirilmeli ve suyun korunmasını sağlayacak şekilde suyun dağıtımı değiştirilmelidir.
- Deniz rezervlerinin daha iyi korunduğu ve balıkların üreme yaşına kadar büyümelerinin sağlandığı " avlanma yasağı" bölgeleri oluşturularak deniz balıkçılığı daha sürdürülebilir hale getirilebilir. Deniz balıkçılığı idaresi konusundaki son tartışmalar, konuşma dilinde BOFFF hipotezi- "Yaşlı Büyük Şişman Dişi Balık"- olarak bilinen hipotezi üzerinde yoğunlaşmıştır. Bu hipotez, bir populasyondaki en yaşlı dişilerin koruma açısından en önemli olduklarını savunmaktadır. Bunlar genç balıklardan çok daha fazla ürerler.

Tehlike altındaki ekosistemler konusunda toplumun ilgisini çekmek, sürdürülebilir ve başarılı programların uygulanması için önem taşımaktadır. İnsanların çoğu ekosistem ürün ve hizmetlerinin uzun dönemli değerini anlamamaktadırlar ya da insan etkinliklerinin, ekosistemlerin işlevini nasıl etkilediğinin farkında değildirler. Bu nedenle halkın eğitilmesi gerekir.

Pazar değeri belirlenmemiş olan ürün ve hizmetlerin korunması ve geliştirilmesi özellikle zordur. Küresel ekosistemin insanlar tarafından yoğun olarak kullanımı karşısında korunması olasılıkla en zor şey, biyolojik çeşitliliğin korunması olacaktır. Bu kitabın son bölümü bu konuya ayrılmıştır.

## BÖLÜM ÖZETİ

### 58.1 Küresel Ekosistemin Bölümleri Nelerdir?

- Dünya, atomik madde açısından kapalı, ancak enerji açısından kapalı bir sistemdir.
- Dünyanın fiziksel ortamı dört bölüme ayrılabilir: atmosfer, okyanus, tatlı sular ve karalar. İnceleyiniz Şekil 58.1
- Hava dolaşımının en büyük bölümü, **troposfer** olarak isimlendirilen, atmosferin en alt tabakasında gerçekleşir. **Stratosferdeki** ozon tabakası ultraviyole ışınları soğurur. İnceleyiniz Şekil 58.2
- Atmosferdeki su buharı, karbon dioksit ve diğer **sera gazları** güneş ışığına geçirimli olmakla birlikte, ısıyı yakalar. Böylece, dünyanın yüzeyini ısıtır. İnceleyiniz Şekil 58.3
- Dört bölümde dolaşan maddelerin çoğu dibe çökerek okyanuslarda sonlanır. Soğuk ve besin maddesince zengin su, kıyı **karışım zonlarında** besin maddelerini yukarı çıkmasını sağlar ve onları okyanus yüzeyine geri döndürür. İnceleyiniz Şekil 58.4
- Dünyadaki suyun yalnızca küçük bir kısmı tatlısu bölümünde yer alır. Ancak su, bu bölümde hızla dolaşır. Besin maddeleri yüzey akışları ya da **yeraltı suyunun** hareketiyle göllere ve akarsulara ulaşır.
- **Dolaşım**, besin maddeleri ve çözünmüş karbon dioksiti tatlı su göllerinin yüzeylerine, oksijeni ise bu göllerin tabanına getirir. İnceleyiniz Şekil 58.5
- Karalar, dünya yüzeyinin yalnızca dörtte birini kaplar, ancak canlı organizmalar aracılığıyla atmosfer ile bağlantılıdırlar. Canlı organizmalar atmosferden kimyasal elementleri uzaklaştırır ve geriye getirirler.

## 58.2 Enerji, Küresel Ekosistemde Nasıl Akar?

- Net primer üretim, sıcaklık, nem ve karasal kütlelerin dağılımındaki farklılıkları yansıtarak, küresel ölçekte değişiklik gösterir. **İnceleyiniz Şekil 58.6 ve 58.7**
- İnsanlar dünyanın yıllık ortalama net primer üretiminin yaklaşık %24'ünü kullanmalarına karşın, bu yüzde, bölgesel olarak değişiklik gösterir.

## 58.3 Maddeler, Küresel Ekosistemde Nasıl Dolaşır?

- Organizmalar ve küresel ekosistemin bir kimyasal elementinin hareket özelliği, o elementin **biyojeokimyasal döngüsü** olarak isimlendirilir.
- **Hidrolojik döngü** güneş enerjisiyle yürür. Güneş, okyanus yüzeyinden suyu buharlaştırır ve buharlaşan su yağışla geri döner. Sonuçta, karalara düşen fazla yağış, başlıca nehirler olmak üzere, okyanuslara geri döner. **İnceleyiniz Şekil 58.8, ANİMASYONLA ÖĞRENME 58.1**
- Yeraltı suyu hidrolojik döngüde küçük bir rol oynar, ancak insan etkinlikleri sonucunda ciddi şekilde tüketilmektedir.
- Fotosentez, karbonu atmosferden uzaklaştırır. Metabolizma ise karbonu atmosfere geri döndürür. Karbonun atmosferden okyanuslara taşınma hızı, kısmen, fitoplanktonların yaptıkları fotosenteze bağlıdır. **İnceleyiniz Şekil 58.9 ve ANİMASYONLA ÖĞRENME 58.2 ve 58.3**
- Atmosferde $CO_2$ derişimi, başlıca **fosil yakıtların** yakılmasına bağlı olarak, son 150 yılda büyük ölçüde artmıştır. **İnceleyiniz Şekil 58.10-58.12**
- Tarımda gübre kullanılması ve fosil yakıtların yakılmasının bir sonucu olarak insanlar tarafından toplam azot fiksasyonu, doğal azot fiksasyonunun yaklaşık yarısına eşittir. **İnceleyiniz Şekil 58.13 ve 58.14, ANİMASYONLA ÖĞRENME 58.4**
- Azot döngüsünün insanlar tarafından değiştirilmesi su kaynaklarında azotlu bileşiklerin aşırı birikimine neden olmuştur. Bunun sonucunda, ötrofikasyon ve "ölü bölgeler" oluşmuştur.
- Fosil yakıtların yakılması atmosferde kükürt ve azot derişimlerini artırmıştır. Bu, **asit yağmurlarına** neden olmuştur. **Şekil 58.16'yı inceleyiniz**
- Tarımda gübre kullanımı ve tarla açılması toprak ve tatlı sulara fosfor girişini çok fazla artırmıştır. **İnceleyiniz Şekil 58.17**

## 58.4 Ekosistemler Ne Tür Hizmetler Verirler?

- Besin, temiz su, su baskınlarının kontrolü, kirlenme, iklimin düzenlenmesi, ruh sağlığı ve estetik güzellik, ekosistemin verdiği hizmetlerdendir. Yerine konulamaz ya da yerine koymak için teknoloji gereken ekosistem hizmetlerinin çoğu çok pahalıdır.
- Bir ekosistemin bazı eşyalar ve hizmetler sağlama kapasitesini artırmak için gösterilen çabalar diğerlerini sağlama yeteneğine dayanır.
- Doğal ekosistemler, daha yoğun kullanım için diğerlerine dönüştürüldükçe, kara kullanımındaki değişiklikler ekosistemlerdeki değişikliğin en önemli nedeni olmuştur.

## 58.5 Ekosistemler Sürdürülebilir Şekilde Nasıl Yönetilebilir?

- Çoğu durumda, sürdürülebilir bir şekilde yönetilen bir ekosistemin toplam ekonomik maliyeti, dönüştürülmüş ya da yoğun olarak tüketilmiş bir ekosisteminkinden daha yüksektir. **İnceleyiniz Şekil 58.19**
- Şu an "toplumun malı" olarak algılanan ekosistem mal ve hizmetlerinin tanımlanması, hükümetleri, onları korumaya teşvik edebilir. İnsanların ekosistemin ürün ve hizmetlerinden ne kadar yararlanabileceklerinin ve onların hangi etkinliklerinin ekosistemleri etkilediklerinin anlayabilmeleri için eğitilmeleri gerekir.

**Bu bölümle ilgili kavramların özeti için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 58.1**

# DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi, kendi ekosistem dinamiklerini etkileyen bir gezegen olarak dünyanın olağandışı özelliklerindendir.
   *a.* Sürekli hareket eden litosfer plakalarını içermesi
   *b.* Yüzey sıcaklıklarını makul ölçülere getiren atmosferik gazları içermesi
   *c.* Sıvı halde büyük miktarlardaki suyu içermesi
   *d.* Canlı organizmaların çeşitliliklerini içermesi
   *e.* Yukarıdakilerin tümü
2. Denizlerde karışma zonlarının önemi aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Bilim insanlarının derin okyanus suyunun kimyasını ölçmelerine izin vermeleri
   *b.* Başka türlü gözlenmeleri mümkün olmayan organizmaları yüzeye getirmeleri
   *c.* Gemilerin bu bölgelerde daha hızlı gidebilmesi
   *d.* Okyanus sularının yüzeyine besin maddelerini geri getirerek denizlerin verimliliğini artırmaları
   *e.* Oksijenli suyu yüzeye getirmeleri
3. Troposferler ilgili olarak aşağıdakilerden hangisi *söylenemez*?
   *a.* Atmosferdeki buhar halindeki suyun yaklaşık tamamını içerir.
   *b.* Ultraviyole ışığı süzen bir ozon tabakası içerir.
   *c.* Tropiklerde ve subtropiklerde 17 km kalınlığındadır.
   *d.* Küresel hava dolaşımının en büyük bölümü orada gerçekleşir.
   *e.* Atmosferin kütlesinin yaklaşık %80'ini içerir.
4. Hidrolojik döngü, aşağıdakilerden hangisiyle sağlanır?
   *a.* Suların nehirler aracılığıyla okyanuslara akışı
   *b.* Bitki yapraklarından suyun buharlaşması (transpirasyon)
   *c.* Suyun okyanus yüzeylerinden buharlaşması
   *d.* Karalara düşen yağış
   *e.* Okyanus yüzeyinden evaporasyonla çıkan yağıştan daha fazlasının okyanusa düştüğü gerçeği
5. Karbon dioksitin bir sera gazı olarak isimlendirilmesinin nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Bitki büyümesini artırmak için seralarda kullanılması
   *b.* Isıyı geçirip, güneş ışığını tutması
   *c.* Güneş ışığına geçirip, ısıyı tutması
   *d.* Hem güneş ışığına hem de ısıya geçirgen oluşu
   *e.* Hem güneş ışığı hem de ısıyı tutması
6. Demirin zorunlu bir mikrobesin maddesi olmasının nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
   *a.* Oksijenli suda çözünmeyişi

*b.* Kayaçlarda ve minerallerde bol oluşu
*c.* Atmosferdeki tozlarla okyanusa taşınması
*d.* Okyanuslarda fotosentez için sınırlayıcı bir faktör oluşu
*e.* Yukarıdakilerin tümü.

7. Fosforun biyojeokimyasal döngüsünün, karbonun ve azotunkinden farklı olmasının nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
*a.* Fosforun atmosferik bir bileşen içermeyişi
*b.* Sıvı halde bulunmayışı
*c.* Deniz organizmalarında yalnızca fosforun döngüye girmesi
*d.* Canlı organizmaların fosfora gereksinim duymamaları
*e.* Fosfor döngüsü, karbon ve azot döngünden önemli bir farklılık göstermez.

8. Kükürt döngüsünün küresel iklimi etkilemesinin nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
*a.* Kükürt bileşiklerinin önemli sera gazları oluşu
*b.* Kükürt bileşiklerinin karbonun atmosferden okyanusa taşınımına yardım etmesi
*c.* Atmosferdeki kükürt bileşiklerinin çevresinde suyun bulutları oluşturmak için yoğunlaştığı parçacıklarının bir bileşeni olması
*d.* Kükürt bileşiklerinin asit yağmuruna katkı yapması
*e.* Hem c hem de d.

9. İnsan aşağıdaki döngülerden hangisinde değişikliklere neden olduğunda asit yağışlar meydana gelebilir?
*a.* Karbon ve azot döngüleri
*b.* Karbon ve kükürt döngüleri.
*c.* karbon ve fosfor döngüleri.
*d.* Azot ve kükürt döngüleri.
*e.* Azot ve fosfor döngüleri.

10. Ekosistemlerin ürün ve hizmet verme kapasitesinin sürdürülmesinin öneminin nedeni aşağıdakilerden hangisidir?
*a.* Ekosistemlerin verdiği hizmetlerin çoğunun yeri herhangi bir şekilde doldurulamaz.
*b.* Bu hizmetlerin yeri yalnızca gelişmiş ülkelerde teknolojik desteklerle doldurulabilir.
*c.* Teknoloji maddeleri değerli toprakları kaplar.
*d.* Hükümetler ekosistem hizmetlerini vergilendirmeksizin işlevlerini yerine getiremez.
*e.* Önemsizdir. İnsanlar, ekosistemlerin sağladığı hizmetler büyük ölçüde azalsa bile, sorun yaşamaz.

## TARTIŞMA

1. Tayfun mevsiminde bir yılda, bir tayfun dizisi Birleşik Devletlerin doğu kıyısını vurmuştur. Bazı insanlar, bu felaketi atmosferdeki sera gazlarının neden olduğu okyanusun ısınmasına bağlamışlardır. Diğerleri küresel ısınmanın neden olmadığını, çünkü tayfunların yüzyıllardan beri var olduğunu belirtmişlerdir. Bu çelişkili ifadeleri nasıl değerlendirirsiniz?
2. Seattle şehrine bitişik Washington gölünün suları hızla sanayi dönemi öncesine dönmüştür. Bu dönüşüm, kanalizasyon suları gölden Puget Sound'a yönlendirilince gerçekleşmiştir. Puget Sound, Pasifik okyanusunun bir koludur. Kanalizasyon atıkları ile kirlenmiş bütün göller, atık girişi durdurulmuş olsaydı, Washington gölü kadar kendilerini temizleyebilirler miydi? Besin maddesi girişi azaldıktan sonra, bir gölün iyileşebilmesi için en önemli özellikleri hangileridir?
3. Tropik ormanlar, tarım alanı açmak için hızla kesilmekte ve yakılmaktadır. Bu, ormansızlaşmanın, atmosfere $CO_2$ çıkışının başlıca kaynağı olduğunu gösterir mi? Niçin ya da niçin değil?
4. Fotosentezi artırmak için okyanusları demir ile gübrelemenin olası sonuçlarını göstermek için nasıl bir deney yapardınız? Bu deneyde, yer ve zamanın hangi büyüklükte olması gerekir?
5. Bir resmi görevli, önceden yaban alanı olan bir bölgede kömürle çalışan büyük bir elektrik santrali kurulmasından sorumludur. Uzun bacası büyük miktarda yanma atığı çıkarmaktadır. Yerel, bölgesel ve küresel düzeyde ekosistemler üzerindeki olası etkilerin listeleyip, açıklayınız. Eğer baca gazlarındaki atıklar tamamen temizlenecek olursa, hala ne tür etkiler oluşmasını beklerdiniz?
6. Kyoto Anlaşmasını pekçok ülke imzalamıştır. Buna göre, atmosfere verdikleri $CO_2$ emisyonlarını azaltacaklardır. Ancak, bu anlaşma 2012'ye kadar uzatılmıştır. 2009'da, Birleşik Devletler sera gazlarını kontrol etmek için yeni bir anlaşmayı kaleme almıştır. Bu anlaşmaya göre, küresel olarak yıllık sera gazı emisyonlarını kişi başına 2 metrik tona (2006'da Birleşik Devletler'de ortalama yıllık emisyonlar 19.78 ton idi) azaltılması amaçlanmıştır. Bu amaca ulaşılma mekanizmalarından biri " şapka ve ticaret" olarak isimlendirilmiştir. Buna göre bir hükümet, kirletenlerin çıkardığı emisyonlara "bir şapka" ya da " sınırlandırma" getirmekte, ancak, izin verilenden daha az kirletici çıkaran tesislere, kredi alamadıkları taktirde izin verilebilir kirlenme sınırları aşabilecekleri için kredi kullanmalarına izin vermektedir. Emisyonların azaltılmasında bu tür bir yaklaşımın yararları ve zararlarının ne olabileceği konusunda ne düşünüyorsunuz?

## EK ARAŞTIRMA

Şekil 58.18'de anlatılan deneme, atmosferdeki yüksek $CO_2$ derişimi ile azot fiksasyonu arasındaki ilişkilerin zorunlu diğer elementlerin kullanılabilirliğini azalttığını göstermiştir. Araştırıcılar, yüksek $CO_2$ derişimlerinin karasal ekosistemlerde büyük bir karbon havuzu oluşturup oluşturamayacağı olasılığını belirlemek için çalışılması gereken bir dizi element önermişlerdir. Diğer hangi elementlerin dikkate alınması gerekir ve bu elementlerin hangi etkilerinin çalışılması gerekir?

## VERİLERLE ÇALIŞMA (yourBioPortal.com ZİYARET EDİNİZ)

**Atmosferdeki $CO_2$ ve Azot Fiksasyonu** Bruce Hungate ve arkadaşlarının, Şekil 58.18'de gösterilen deneylere ait daha fazla ayrıntı ve veri sağlamaktadır. Verileri analiz etmeniz ve size atmosferdeki artan $CO_2$ konsantrasyonunun, yeşil bitkilerin yaptığı küresel azot fiksasyonu üzerine etkilerine ilişkin kendinizin vardığı sonuçlar sorulacaktır.

# 59 Koruma Biyolojisi

## Önemsiz Bir Şey Değil

Tehlike altındaki türler yasası 1973'te Amerika Kongresi'nden geçtiği sırada, Blackburn'un esrarengiz güvesinin (*Manduca blackburni*) yok olduğuna inanılıyordu. 120 mm'den daha büyük kanat açıklığı ile Hawaii Adalarındaki en büyük yerli böcek türü olan bu tür, kurak ormanlarda deniz seviyesinden 760 m yüksekliğe kadar adanın her yerinde görülür. Tırtılken domates familyasının doğal çalıları ile besleniyordu. Hiç kimse onun yok oluşuna kesin olarak neyin sebep olduğunu bilmiyordu. Fakat yok olma sebebinin kazara adaya getirilen ve ticari tütün tarlalarında bir zararlı haline gelmiş Blackburn'un esrarengiz güvesinin yakın bir akrabası olan tütün boynuzlu kurdunun biyolojik kontrolü için ithal edilen parazit yaban arısı olduğu üzerine bir şüphe vardı.

Mucizevî bir şekilde, 1984'te askeri eğitim için Hawaii Ulusal Muhafız Birliği tarafından kullanılan bir alan olan Maui'de Blackburn'un esrarengiz güvesinin bir populasyonu keşfedildi. O zamandan beri Maui'de bitişik bir ada olan Kaho'olawe'de ve Hawaii Adalarında birkaç populasyonu daha bulundu. Şubat 2000'de Blackburn'un esrarengiz güvesi, ABD'nin tehlike altındaki türler yasası tarafından korunmuş olan ilk Hawaii'li böcek türü oldu.

Bugüne kadar Kauai ya da Niihau Adalarında hiçbir Blackburn esrarengiz güvesi yeniden keşfedilmedi. Ancak bu adalar Hawaii'li alula çalısı *(Brighamia insignis)* başka bir tehlike altındaki türe daha ev sahipliği yapar. Hawaiililer tarafından "haha" olarak isimlendirilen çeşitli türlerden biri olan bu garip şekilli çalı, deniz seviyesinden 480 m yükseklikteki dik uçurumlarda ve kayalık arasındaki kurak ormanlarda bulunur. Tipik olarak 1-2 m uzunluğunda olan soğansı gövdesinin uç kısımları 14 cm uzunluğa ulaşabilen bir tüp şeklinde birleşmiş olan petalli sarı çiçeklerin salkımlarıyla birlikte helezon şeklinde yapraklar üretir. Bugün bu tür kayalıklardan iple inerek çiçekleri elle tozlaştıran koruma biyologları ve görevlendirilmiş botanikçi asistanlar sayesinde varlığını sürdürüyor. Onların en önemli ve belki de tek doğal tozlaştırıcıları muhtemelen yok oldu.

Uzun tüpsü çiçekler tipik olarak avcı güve familyasındaki uzun dilli güveler tarafından tozlaştırılırlar. Geçmişe kısa bir yolculuk yaptığımızda, *B. insignis*'in doğal tozlaştırıcısını belirlemek için hiçbir kesin yöntem ya da yol olmadığını görüyoruz. Fakat kanıtlar bugün hiçbir alula bitkisinin olmadığı, adadan



**Yok Oluş ve Geri Dönüş**
Blackburn'un esrarengiz güvesinin (*Manduca blackburni*) yok olduğuna inanılıyordu. Muhtemelen yok olmasının nedeni Hawai'ye tütün boynuzlu kurdunu (*M. sexta*) kontrol etmek için ithal edilen parazit yaban arısıydı. *M. blackburni*'nin bir populasyonu 1984'te yeniden keşfedildi.



**Bir yok oluş diğerine yol açabilir** Haha olarak bilinen tehlikedeki Hawaii alula çalısı (*Brighamia insignis*) sadece insanların çiçeklerinin elle tozlaştırmaları sayesinde varlıklarını sürdürebiliyorlar, onun doğal tozlaştırıcısı yok olmuş olabilir.

kilometrelerce uzakta bir tehdit altında Blackburn esrarengiz güvesinin varlığını gösteriyor. Bu iki türün tehlike altında olmasında hiçbir rastlantı yoktur.

Tür kaybının beklenmedik etkilerinin bu güncel örneği eşsiz olmaktan çok uzaktır. Türler arası etkileşimden öğreniyoruz ki, komünitedeki bir türün kaybının diğer bir türe tehlike oluşturması şaşırtıcı değildir. Biyoçeşitlilik kaybının etkilerini tahmin etmek zor olabiliyorken, bu etkilere karşı hazırlıklı olmak bugün artan tür kayıp oranları bakımından büyük önem taşır.

**BU BÖLÜMDE** kendini biyoçeşitliliği korumaya adayan koruma biyologlarının hızlı bir şekilde genişleyen alanını tanımlayacağız. Koruma biyologlarının biyoçeşitlilikteki değişimleri nasıl tahmin ettiklerini göstereceğiz ve bazı insan aktivitelerinin bu değişimlere nasıl sebep olduğunu göreceğiz. Son olarak, koruma biyologlarının türlerin yok olma hızlarını azaltmak, onları tehditlerden korumak ve tehlike altındaki türlerin populasyonlarının yenilenmesine yardım etmek için kullandıkları stratejileri belirleyeceğiz.

## BÖLÜM ANA BAŞLIKLARI


**59.1** Koruma Biyolojisi Nedir?

**59.2** Biyologlar Biyoçeşitlilikteki Değişimleri Nasıl Tahmin Eder?

**59.3** Türlerin Varlığını Tehdit Eden Faktörler Nelerdir?

**59.4** Biyologlar Biyoçeşitliliği Korumak İçin Hangi Stratejileri Kullanırlar?


# 59.1 Koruma Biyolojisi Nedir?

Dünya üzerindeki neredeyse bütün ekosistemler insan aktiviteleriyle değiştirilmiştir. Çoğu habitat tamamen yok olmuş ve çoğu da büyük ölçüde değiştirilmiştir. Hatta Dünyanın iklimi ve büyük biyojeokimyasal döngüsü bile değiştirilmiştir. Bu değişimlerin bir sonucu olarak türlerin yok olma hızı, hızlı bir şekilde artmıştır. **Koruma biyolojisi**, kendini dünyanın biyoçeşitliliğini korumaya ve yönetmeye adayan uygulamalı bir bilim dalıdır. Bu bilim dalı ekoloji, etoloji ve evrimsel biyolojinin prensipleri üzerinedir ve özellikle bir populasyonun hayatta kalıp kalmayacağını belirleyen faktörleri açıklamakla ilgilenir.

İlk koruma çabaları, temel hedefi ekonomik çıkarları için doğal kaynakları korumak olanlar ile doğanın insanların ekonomik ilgilerinin gerçek değer bağımsızlığı olduğuna inananlar arasındaki gerilimler ile karakterize edilir. Bugün koruma biyologları insanların estetik ve psikolojik yararlar içeren türler ve ekosistemlerden elde ettikleri ürün ve hizmetlerin tam düzenlemesini çalışmaktadır. Küresel ekosistemi ve bu sistem üzerindeki insan aktivitelerinin etkilerini anlamanın, *Homo sapiens'in* uzun süreli mutluluğuna bir temel olduğu düşünülmektedir.

Koruma biyolojisi, sorunları çözmek için bilginin pratik uygulamalarını içeren *uygulamalı* bir bilim dalıdır. Bu alandaki çalışanlar üç temel ilkeyi rehber edinir:

- *Evrim, biyolojinin tamamını birleştiren bir süreçtir*. Biyoçeşitliliği yönetme ve korumada etkili olmak için, biyoçeşitliliği oluşturan ve sürdüren evrimsel süreci anlamak çok önemlidir.
- *Ekolojik dünya dinamiktir*. Populasyonlar ve komüniteler zaman içerisinde sürekli olarak değiştiklerinden dolayı, koruma çalışmalarının bir aracı olarak görev yapabilen "doğanın dengesi" sabit değildir.
- *İnsanlar ekosistemin bir parçasıdır*. İnsan ilgilerinin ve aktivitelerinin koruma amaçlarını ve uygulamalarını kapsaması gerekir.

### Koruma biyolojisi biyoçeşitliliği korumayı ve yönetmeyi amaçlar

"Biyoçeşitlilik" terimi çok anlamlıdır. Biyoçeşitlilik, bir tür içerisindeki genetik varyasyonun derecesi olarak tanımlanabilir. Genetik varyasyon bir lokustaki allellerin sayısı, genomdaki polimorfik lokusların sayısı ya da lokuslarda polimorfik olan bir populasyondaki bireylerin sayısı olarak ölçülebilir. Bu kitabın tamamında gördüğümüz gibi, genetik varyasyon orga-

nizmaların çevresel değişikliklere uyum sağlamasına izin verir. Ayrıca biyoçeşitlilik belirli bir komünitedeki tür zenginliği bakımından da tanımlanabilir. Büyük ölçüde, biyoçeşitlilik ekosistemlerin içindeki ve arasındaki karmaşık etkileşimler olan ekosistem çeşitliliğini de kapsar. Biz biyoçeşitliliğin bileşenlerini ayrı bir şekilde çalışabiliyorken, gerçek hayatta onlar birbirleriyle çok yakından ilişkilidir.

Biyoçeşitlilik kaybının en çarpıcı belirtisi türlerin yok olmasıdır. Yok oluş, hayatın başlangıcından beri sürekli bir olaydır, eski çağlardan beri Dünya üzerinde yaşamış olan türlerin çoğu günümüzde yok olmuştur. Örneğin, ilk fotosentetik prokaryotlar ve ökaryotlar gibi yok olan anaerobik organizmalar Kısım 25.2'de belirtildiği gibi atmosfere oksijen sağlamışlardır. Çevre şartları bazı türleri olumlu, bazı türleri olumsuz yönde etkilediği için, yok olmalar Dünyanın "geçmişi" olarak isimlendirilen tarih boyunca gerçekleşmiştir. Fakat bugün mevcut olan yok olma hızı varoluş tarihinin beş büyük *toplu yok oluşuyla* rekabet etmektedir. (bakınız Tablo 25.1 ve Şekil 25.12). Günümüzde yok oluşların çoğu insan populasyonlarının etkilerine bağlanabilirken, önemli yok oluşlar yıkıcı, doğal afetlerin bir sonucudur.

İnsanlar ekosistemi değiştirmek ve hatta yok etmek için büyük bir kapasiteye sahiptir. 14.000 yıl önce insanlar Sibirya'dan Kuzey Amerika'ya ilk ulaştığında, kılıç dişli kediler, korkunç kurtlar, mamut ve mamut benzeri filler, büyük tembel hayvanlar, büyük kunduzları içeren farklı ve muhteşem büyük bir memeli faunası ile karşılaştılar (**Şekil 59.1**). İnsanlar yerleştikten sonra birkaç bin yıl içinde bu megafaunanın çoğunun nesli tükendi. Bu kadar büyük hayvan topluluklarının jeolojik olarak hızlı ve eş zamanlı bir şekilde yok oluşunun altında yatan sebepleri bulmak için birçok hipotez ortaya atılmasına rağmen, aşırı avlanma, yaygın bir şekilde ana sebep olarak görülüyor. İnsanların gelişiyle tesadüfen karşılaşan bu megafaunanın yok oluşunun Avustralya'da ve Hawaii'de aynı zamanda olduğu belgelendi.

Bölüm 25'de belirtildiği gibi sonradan uyumsal açılıma maruz kalan diğer gruplar için ekolojik fırsatlar sunan dünya üzerinde çeşitli kitlesel yok oluşlar gerçekleşmiştir. Yaşamın tarihi seyrinde, bu yok olma olayları birbirinden kısmen uzakta gerçekleşir (bakınız Şekil 25.12). Geçtiğimiz 400 yıl boyunca artan şehirleşme ve endüstrileşme türlerin yok olma hızlarını aşırı bir şekilde hızlandırmıştır. Ünlü evrim biyologu Edward O. Wilson, bizi altıncı kitlesel yok oluşun ortasına koyarak, yılda 30.000 türün yok olacağını tahmin etmektedir. Dünyanın biyolojik çeşitliliğini korumak; yok olma oranlarını geçmiş yıllardaki seviyelere yaklaştıran koşulları sağlamanın yanı sıra, yeni türleri oluşturan süreçleri devam ettirmeyi gerektirir.



**59.1 Kuzey Amerikan Megafaunasının yok oluşu** Kuzey Amerika'daki bazı Pleistosen megafaunasının yok oluşu kısmen *Homo sapiens*'in gelişine bağlanıyor. Kaliforniya'lı La Brea Tar Pits'in bu canlandırması bir vahşi kurdu (*Canis dirus*, solda) ve kılıçdişli kaplanı (*Smilodon sp.*) gösteriyor

## Biyoçeşitlilik insan toplumu için büyük bir öneme sahiptir

Koruma biyologları birçok sebepten dolayı Dünyanın biyoçeşitlilik kaybının artması hakkında endişeleniyorlar:

- *Yok olan türler ekosistemin işleyişini tehdit edebilir*. İlerleyen bölümler türler arasındaki karmaşık etkileşimlerin tamamını açıklıyor. Türler kaybedildiğinde, bütün komünite ve ekosistemler değişebilir ya da tamamen yok olabilir. Bu gerçekleştiğinde insanlar ekosistemin sağladığı ürün ve hizmetleri kaybedebilirler (bakınız Kısım 58.4).
- *İnsanlar yiyecek, giyecek ve ilaç için diğer canlıların binlercesine bağımlıdır*. 2000'den fazla bitki türü, dünya çapında giyecek için kullanılıyor ve sayısız bitki türü yiyecek kaynağı olarak evcilleştirilmiştir. Yalnızca Hindistan'da 7000'den fazla bitki türü geleneksel tıpta kullanılıyor ve ABD'de tüm tıbbî reçetelerin çeyreğinden fazlası bitki ürünlerini içerir ya da bitkilerden oluşur. Hayvan türlerinin yüzlercesi bize yiyecek, giyecek ve ilaç kaynağı sağlar. Ürün sağlanmasına ek olarak birçok organizma önemli hizmetler sağlar. Örneğin, mikropların çoğu birçok besini daha besleyici ve lezzetli hale getiren fermantasyon işlevini sağlar. (Bakınız Kısım 51.2)
- *İnsanlar diğer organizmalarla olan etkileşimlerinden estetik güzellik içeren psikolojik bir fayda sağlar*. Aslında estetik yararlar biyoçeşitlilik üzerine ekonomik değer sağlar. Örneğin, yerleşim yerinde büyüyen ağaçlar, arazinin değerini kereste sağlamasından daha önemli olabilen bir noktaya yükseltebilir.

- *Yok oluşlar, organizmalar arasındaki ekolojik ilişkileri çalışma ve anlama fırsatından bilimsel topluluğu mahrum bırakır.* Daha fazla sayıda kaybolan tür, ekolojik komünitelerin ve ekosistemlerin yapısını ve işleyişini anlamayı daha da zorlaştıracaktır.
- *Diğer türlerin yok oluşuna neden olan yaşam şekilleri etik tartışmaları ortaya çıkarır.* Biyoçeşitliliğin kaybı, filozofları, etikçileri ve dini liderleri artan bir şekilde kaygılandırıyor. Çünkü böylesi döngülerde türlerin gerçek bir değere sahip olduğu düşünülüyor.

Farklı aşamalarda olan bu kaygıların hepsi koruma biyologları tarafından biyoçeşitliliği korumak için strateji haline getirilebilir.

## 59.1 ÖZET

**Koruma biyolojisi, insan aktivitelerinin neden olduğu yok oluşlardan dolayı hızlı bir şekilde azalan biyoçeşitliliği korumayı ve yönetmeyi amaçlamış uygulamalı bir bilim dalıdır.**

- "Biyoçeşitlilik" teriminin birçok anlamı arasındaki farklılıklar açıklanmıştır. Bakınız ss. 1243-1244.
- Biyoçeşitliliğin insanlar için değerli yollarından bazıları nelerdir? Bakınız ss 1244-1245.

Biyoçeşitliliği korumak için, koruma biyologları biyoçeşitliliğin bugün var olduğu gibi, onun değişim yollarını da anlamak zorundadır. Bu nedenle, koruma biyologları için önemli bir teşebbüs, türlerin yok oluş hızlarını tahmin etmektir.

# 59.2 Biyologlar Biyoçeşitlilikteki Değişimleri Nasıl Tahmin Eder?

Hem doğal olaylara hem de insan aktivitelerine bağlı olarak hangi türler ve kaç tanesi yok olacak? Koruma biyologları meydana gelen ve gelecek yüzyılda meydana gelebilecek yok oluşların sayısını tahmin etmek için girişimde bulunurlar.

### Biyoçeşitlilik konusundaki bilgimiz tam değildir

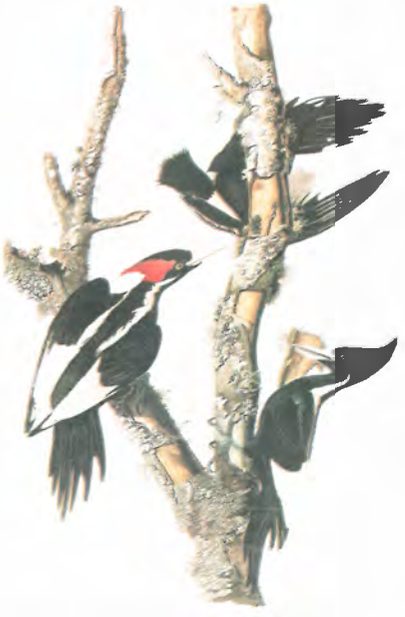
Yok oluşları tahmin etme, birçok nedenden dolayı zordur. Birincisi, bugün dünya üzerinde kaç tür yaşadığını bilmiyoruz. Hatta isimlendirilmemiş ve tanımlanmamış bu türlerin çoğu yakın gelecekte yok olabilir. Böcekler söz konusu duruma bir örnek sağlar; 900.000'in üzerinde tür tanımlanmasına rağmen, tür sayısı tahminleri yaklaşık 2-50 milyon arasında keşfedileceği görüşünde (bakınız Kısım 32.4). Organizmaların daha da büyümesi halinde bizim biyoçeşitliliği anlamamız mükemmel olmaktan uzaklaşmaktadır. Örneğin, 2005-2006 yılları arasında 18 aylık periyotta, Borneo'da yağmur ormanlarında önceden bilinmeyen 50'nin üzerinde hayvan ve bitki türü keşfedilmiştir.

İkincisi, türlerin nerede yaşadığını bilmiyoruz. Birçok tanımlanmış tür alanları, özellikle küçük, izole ve nadir olanlar yetersiz olarak bilinmektedirler. Bir küçücük Kuzey Amerika gerçek böceği olan *Corixidea major* (çok nadir olduğundan dolayı yaygın bir ismi yoktur) Tennessee, Clarksville yakınlarında sadece bir bölgede bulunmuştur. Entomolojistler, Virjinya ve Florida yakınlarında böcekleri gece toplarken ışığa gelen bu böceği keşfetmişlerdir. Bu böceğin bilinen yayılış alanı 1000 km'yi geçecek şekilde genişlemiştir.

Üçüncüsü, bir türün gerçek olarak yok olup olmadığını belirlemek zordur. Ender olarak bir türün yaşayan son üyesinin ölümünün kesinlikle kayıt edilmesi nadirdir, en son gezgin güvercin (*Ectopistes migratorius*) durumunda olduğu gibi. *Ectopistes migratorius* 1 Eylül 1914'te Cincinnati Hayvanat bahçesinde ölen Martha olarak adlandırılan bir dişidir. Nadir durumu, geçmiş yaşamı az bilinen izole türleri belirlemek çok daha zordur, Amerika'da fildişi gagalı ağaçkakan (*Campephilus principalis*) da olduğu gibi (Şekil 59.2A). Küçük cadı makileri (*Tarsius pumilus*, ağırlığı 60 gramdan daha az küçük primatlar) Endonezya'da Sulewesi Adasında tropikal yağmur ormanlarında doğal habitatında yok olduğu düşünülüyordu. 2008 de (türün son yaşayan üyesinin görülmesinden 85 yıl sonra) Texas A&M Üniversitesi'nden bir araştırma grubu adanın doğal parkının birinde bu türün yaşayan bireylerini keşfetti (Şekil 59.2B).

Dördüncüsü, türler arasındaki tüm etkileşimleri nadir olarak biliyoruz. Bu bölümün başlangıcında, avcı güvesinin yok olmasının bir polinatör olarak bu güveye bağımlı olan bitki türlerinin yaşamının tehlike altında olduğunu gördük. Diğer kaç tane türün, avcı güvesinin yok oluşuyla risk altında kalacağı bilinmemektedir. Çünkü bu türlerin ekolojik ilişkileri onun yok olmasından önce tamamen açıklanmamıştır.

(A) *Campephilus principalis*



(B) *Tarsius pumilus*



**59.2 Gerçekten Yok Oldu mu?** (A) Burada (19. yy. da John James Audubom'un bölgelemesi ile görülen) Fildişi gagalı ağaçkakan 2004'e kadar yok olduğu düşünülüyordu. Kuşun yaşadığının açık kanıtları gözlemcilerin aklına dahi gelmiyordu. (B) Omurgalılar arasında son zamanlarda küçük cadı makilerinin yok olduğu açıklandıktan sonra Endonezya'da yeniden keşfedildi.

### İnsan aktivitelerinin biyoçeşitlilik üzerine etkileri tahmin edilebilir

Biyoçeşitlilik anlayışımızdaki bu eksikliklere rağmen, insan aktivitelerinden kaynaklanan muhtemel yok oluş oranlarını tahmin etmek için metotlar vardır. Koruma biyologları böyle tahminler yapmak için daha önce Kısım 57.3'de tartışılan tür-alan ilişkilerinden ve ada biyocoğrafya teorisinden faydalanırlar. Habitat büyüklüğünün azalmasıyla tür zenginliğinin azalması oranını hesapladıkları zaman, ortalama % 90'lık habitat kaybının bu alanda yaşayan ve bu habitata bağlı olan türlerin yarısının yok oluşuyla sonuçlanacağını buldular.




**59.3 Tropikal Ormanlarda Ormansızlaşma Hızları** 1950'de Orta Amerika'da var olan tropikal ormanlardan, 1985'te yarısından daha azı kalmıştır ki bunların çoğu küçük alanlardır. Ormansızlaşma oranı 1985'ten sonra biraz yavaşlamasına rağmen, 2005'e kadar % 19'u daha yok olmuştur.

Benzer hesaplar bir habitat tipinin toplam küresel alanı içinde yapılabilir. Hızla artan insan nüfusuyla birlikte orman kaynaklarına talebin artmasından dolayı, tropikal yaprak dökmeyen orman (dünyanın en çok tür içeren en zengin biyomu) kayıplarının oranı her yıl geriye kalan ormanın yaklaşık % 2'sidir (**Şekil 59.3**). Eğer bu oran kaybı devam ederse, yaprak dökmeyen tropikal ormanlarda yaşayan en az 1 milyon tür bu yüzyılda yok olabilir.

Belirli bir populasyonun yok olma riskini tahmin etmek için, koruma biyologları bir populasyonun büyüklüğü, genetik varyasyonu, morfolojisi, fizyolojisi ve bireylerin davranışı hakkında bilgi içeren istatistiksel modeller geliştirirler. Hemen yok olması beklenen türlerde onların alanı *tehlikede* olarak etiketlenir. *Tehdit altındaki* türler muhtemelen yakın gelecekte tehlikede olacaktır.

Küçük populasyonlu türler, belirli risklerle karşılaşırlar. Nadirlik kendi kendine kaygı için her zaman bir neden değildir. Çünkü nadir habitatlarda yaşayan türler büyük olasılıkla daima endemiktir ve endemik türler buraya iyi uyum sağlamışlardır. Ancak, populasyonları aniden daralan ve "son zamanlarda nadirleşen" türler, genellikle yüksek risk altındadır. Aslında, populasyon büyüklüğündeki böyle azalmalar genetik dalgalanmalara ve genetik çeşitlilik kayıplarına yol açabilir. Habitat ya da beslenme istekleriyle özelleşmiş türler, muhtemelen daha genelleşmiş istekli türlerden daha fazla yok olacaktır.

Ek olarak, populasyonların küçük boyuta düşüşü ya da küçük bir alana sınırlandırılması bölgesel bir bozulma ile kolayca giderilebilir. Örneğin, Meksika kıyılarının Cozumel adasında yaşadığı bilinen alaycı kuş familyasının bir üyesi olan Cozumel harmancı kuşunun (*Toxostoma guttatum*) sayısı, birleşik etkilerden dolayı (1971'de kuş yiyen boğa yılanlarının adaya girişiyle) yıllardır düşmektedir. 1988'de Hurricane Gilbert ile başlayan bir kasırga serisi, geriye kalan bireylerin üzerinde yıkıcı etkiye sahip olmuştur. 2006 yılındaki araştırmalar, hayatta kalan bireylerin hiçbirini belgeleyememiştir ve bu tür şimdi yok olmuş olabilir.

## 59.2 ÖZET

**Bizim biyoçeşitlilik bilgimiz tamamlanmamış olduğu için biyoçeşitlilikteki değişimleri tahmin etmek zordur. Habitat kaybına uğrayan alanlarda yok oluş hızını tahmin etmede tür-alan ilişkileri kullanılabilir.**

- Bizim güncel biyoçeşitlilik bilgimizdeki eksikliklerin bazıları nelerdir? **Bakınız s. 1245.**
- Hızlı şeklide daralan populasyonlu türler, özellikle yok olmaya karşı neden hassastır? **Bakınız s. 1246.**

Şimdi türlerin yok oluş riskini oluşturan bazı faktörleri inceleyeceğiz. İnsan aktivitelerinin bu risklere nasıl katkıda bulunduğuna bakalım. Bugün türlerin varlığına esas tehdit olan habitat kaybı ile başlayalım.

# 59.3 Türlerin Varlığını Tehdit Eden Faktörler Nelerdir?

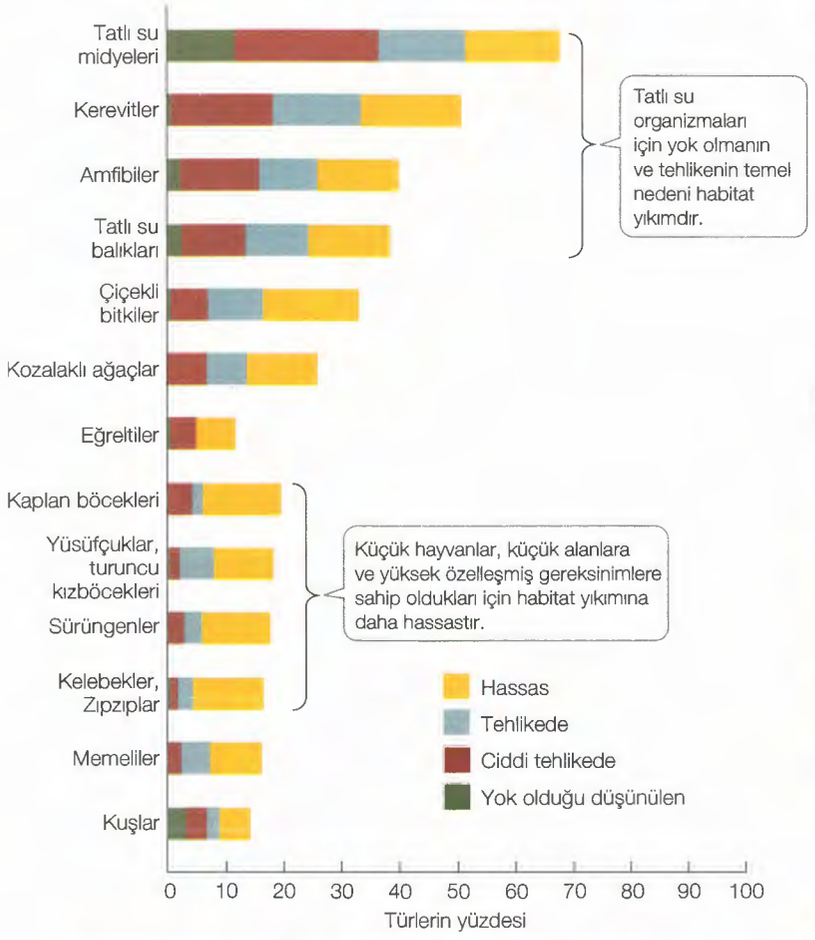
Habitat değişimi, egzotik türlerin girişi, aşırı tüketim, iklim değişimini içeren insan aktiviteleri, türlerin varlığını tehdit eder. Koruma biyologları bu aktivitelerin türleri nasıl etkileyeceğini belirler ve tehlikede ve tehdit altında olan türleri korumak için stratejiler geliştirmek amacıyla bilgileri kullanırlar.

## Türler, bozulma, tahribat ve habitatlarının parçalanmasıyla tehlikeye atılırlar

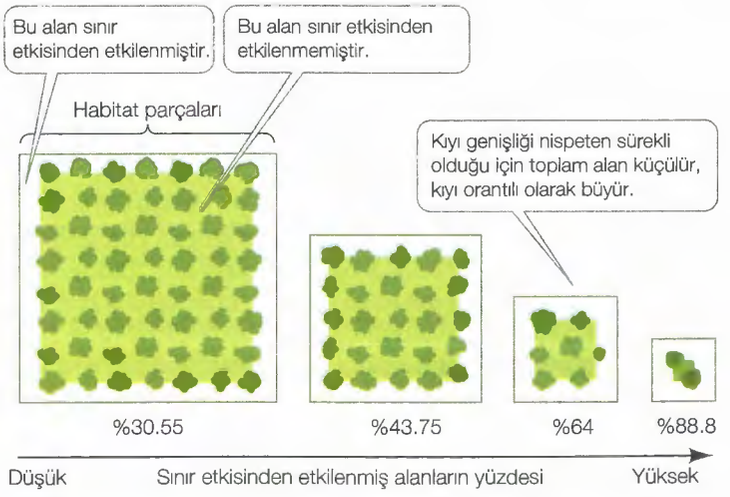
Bozulma, parçalanma ya da tahribat aracılığıyla elverişli habitat kayıpları Amerika'da ve Dünya'da türlerin tehlikeye girmesinin en önemli nedenidir (**Şekil 59.4**). Çoğu habitat, özellikle tatlı su habitatları kirlenme ile bozulur. İnsanlar tarafından salınan toksik maddeler türlerin gelişimi, üremesi, davranışı, hem hayatta kalma hem de rekabet yeteneğinin azalması üzerinde negatif etkilere sahiptir. Habitat kaybı aynı zamanda geri dönüşü olamayan kopmalarla da gerçekleşebilir. Tropikal yağmur ormanlarındaki gibi belirli habitat tiplerinin tahribatı başka bir yerde yaşayamayan türleri yok eder. Ayrıca, habitat kayıpları çevredeki tahrip edilmemiş habitatları etkiler. Bir habitatın parçaları insan aktiviteleri tarafından ilerleyen bir şekilde kayboldukça, kalan habitat artan şekilde parçalanır, habitat alanları daha küçük ve daha izole olurlar.

Küçük habitat parçaları niteliksel olarak türlerin kalıcılığını etkileyen yönlerdeki aynı habitatın daha büyük habitat parçalarından farklıdır. Küçük parçalar daha büyük alanlara ihtiyaç duyan türlerin populasyonlarını sürdüremeyebilir ve onlar sadece küçük alanlarda hayatta kalabilen bu türlerin küçük populasyonlarını barındırırlar. Ek olarak, bir alanın parçası, alan boyutunun azalması gibi hızlı şekilde gelişen dış faktörler tarafından etkilenir (**Şekil 59.5**). Bir orman alanının sınırlarının yakınında rüzgarlar daha güçlü, sıcaklık daha yüksek, nem daha düşük ve ışık seviyesi ormanın içindekinden daha yüksektir. Yan habitatlardaki türler burada yaşayan türlerle rekabet etmek ya da onları avlamak için sıklıkla habitat sınırlarında kolonileşirler. Böyle faktörlerin etkileri **sınır etkisi** olarak bilinir.

Orta batı Kuzey Amerika'da orman parçalanmasının bir etkisi kahverengi başlı sığır kuşu (*Molothrus ater*) bolluğunun artmasıdır. Bu kuş bir kuluçka parazitidir, yani bu kuş diğer kuş türlerinin yuvalarına kendi yumurtalarını yerleştirir. Bir sığır kuşu yumurtadan çıktığı zaman yavru, ev sahibi ebeveyn tarafından yetiştirilir ve genellikle onun kendi genç yavrularına zarar verir. Tarihe göre, sığır kuşları bizon ve diğer otlayan memeli sürülerini takip ederler ve sürülerin kışkırttığı böcekler ile beslenirler. Bu nedenle onların yumurtaları öncelikli olarak meranın ev sahibi türlerinin yuvalarına yerleştirilir. Ancak orman parçalanması, orman sınırlarındaki orman kuşlarının yuvalarına yumurtalarını bırakabilen sığır kuşları için yeni fırsatlar sağladı. Nispeten el değmemiş ormanlara göre daha çok sınıra sahip olan parçalanmış ormanlar, böylece orman türlerinin yok olmasına neden olurken sığır kuşlarının çoğalmasına olanak sağladı.




**59.4 Amerika Türlerinin Yok Olma ya da Tehlike Altında Olma Oranları** En çok yok olma tehdidi altında olan türlerin hepsi yüksek derecede hassas ve büyük ölçüde bozulmuş kirletilmiş ve hatta insan aktiviteleri ile tahrip edilmiş sulak alanlarda ve tatlı sularda yaşarlar.




**59.5 Sınır Etkileri** Küçük olan habitatın bir parçası, o alanın daha büyük olan kısmının çevresindeki koşullar tarafından etkilenir.

**yourBioPortal.com**

**ZİYARET EDİNİZ** Animasyonlu Öğrenme 59.1 • Sınır Etkileri




**59.6 Brezilya Ormanlarında Tür Kayıpları** Ormanların kesilmesiyle izole edilmeden önce ve sonra biyologlar Brezilya, Manaus yakınlarında tropikal yaprak dökmeyen orman alanlarını çalıştılar. Çalışmanın sonuçları küçük, izole edilmiş habitat parçaları aynı habitatın daha büyük parçalarına göre daha az türü barındırır.

Birçok habitat, ekologlar tarafından ilk kez incelenene kadar parçalanma geçirdiği için orijinal komünitelerde parçalanmanın etkilerini belirlemek zor olabilir. Uygun araştırmalar bu bilginin bazılarını sağlayabilir. Örneğin, 1979'da Brezilya-Manaus'un yakınında tropikal yaprak dökmeyen ormanda meraya dönüştürmek amacıyla kararlaştırılan büyük bir araştırma projesi başlatıldı. Arazi sahipleri belirli büyüklükteki orman alanlarını korumak için anlaştılar ve düzenlemeler biyologlar tarafından tasarlandı (**Şekil 59.6**). Biyologlar hala devam eden ormanın bir parçası iken, gelecekteki "alanların" türlerini hesapladılar, sonra çevrelenmiş ormanlar kesildikten sonra alanlar izlendi. Kısa süre sonra izole edilmiş alanlardan türler kaybolmaya başladı. Ortadan kalkan ilk tür, büyük alanlar üzerinde dolaşan maymunlardı. Karınca ordusu ve karınca ordusunu takip eden kuşlar da çabucak kayboldu.

Küçük habitat parçalarındaki kaybolan türlerin orada tekrar oluşma imkanları yoktur. Çünkü dağılmış bireylerin parçalanmış alanları bulmaları imkansızdır. Ancak Kısım 55.4'te gösterildiği gibi, eğer bir tür diğer alanlara habitat koridorları yoluyla yayılabilirse küçük bir alanda varlığını sürdürebilir. Brezilya'da deneysel orman parçaları arasında, birbirinden tamamen ayrılmış parçalardaki türlerin, koridorlarla birbirleriyle ilişkili olan parçalanmamış ormanlardaki türlerden daha hızlı yok olduğu görülmüştür. Deney başladığından beri, deneysel alanlarla çevrilmiş otlakların bazıları terkedilmiş ve şimdi oralarda genç ormanlar yetişmiştir. Terk edilmeden 7-9 yıl içinde, karınca ordusu ve onların yeniden kolonileşmiş orman parçalarını takip eden kuşların bazıları genç ormanlar vasıtasıyla daha büyük ormanlara bağlanmıştır. Ayrıca ormanın gölgesi altındaki otlağın diğer kuşları, kendilerini yeniden düzenlemiştir. Genç orman, bu türlerin çoğu için uygun kalıcı bir habitat değildir fakat onlar daha uygun habitat bulmak amacıyla yayılabilirler.

Koridorların önemini kavrama yeni koruma girişimlerine yol gösterir. Bunlar arasında en dikkate değer olanı Yellowstone Milli Parkındaki Yukon girişimidir. Kanada-Amerika birlikteliğinin kar amacı gütmeyen organizasyon ortaklılığının hedefi Yellowstone Milli Parkından Yukos bölgesine uzanan dağ ekosisteminin sürdürülebilir yönetimidir. Gezegen üzerinde türünün en büyük ekosistemi olan bu geniş arazi, aralarında boz ayıların, gri kurtların, vaşakların ve yerli balıkların yer aldığı Kuzey Amerika'nın en çok tehlikede olan hayvanları için yüksek kaliteli habitat içerir. Tüm bölgenin yönetimi sadece koridorları habitatlara bağlamayı sağlamaz, ayrıca küresel iklim değişimi karşılığında populasyonları değiştirmek için boş yer sağlar.

### Aşırı tüketim birçok türü yok olmaya sürükler

Bugün habitat kayıpları çoğu tür için aşırı tüketimden daha fazla tehdit sunmasına karşın, çoğu tür hala günümüzde aşırı tüketim tarafından tehdit edilmektedir. Filler ve gergedanlar Afrika'nın ve Asya'nın çoğunda risk altındadır. Çünkü kaçak avcılar onları fildişleri ve boynuzları için öldürmektedir. Bunlar aksesuar ve bıçak sapı için kullanılmaktadır; ayrıca, bazı erkekler gergedan boynuzu tozunun cinsel gücü artırdığına inanmaktadır.

Geçtiğimiz yüzyıl boyunca sayıları % 90'ın üzerinde azalan kaplanların yaşamlarını devam ettirmelerine temel tehdit, onların vücut parçalarının geleneksel tıpta kullanılmasıdır,

(A)



(B)



**59.7 Aşırı Tüketim ile Tehlike Altında Kalanlar** (A) Kaplanların yaşamına temel tehdit onların vücut parçalarının Asya geleneksel tıbbında kullanılmasıdır. (B) Endonezya'nın mercan kayalıklarının Banggai kardinal balıkları akvaryum ticaretindeki değerlerinden dolayı aşarı kütelmiştir.

onların kemikleri, romatizma tedavisinde; gözleri, epilepsi tedavisinde ve penisleri, cinsel gücü artırmada kullanılmaktadır (**Şekil 59.7A**). 2009'da Tayvan'da bir şişe kaplan penisinin çorbası 300 $'a temin edilebiliyordu. Şimdilerde sertleşme fonksiyonu bozuklukları tedavisi için ilaçların geliştirilmiş olmasının bu tehlikedeki türlerin kaçak avlanılmasını azaltacağı beklentisi vardır. Fakat Asya'da henüz ilaçlar yaygın olarak bulunmadığından buralarda hayvansal kökenli afrodizyaklara talep çok fazladır.

Egzotik evcil hayvanlar, akvaryum balıkları, süs bitkileri ve tropikal orman kerestelerindeki büyük uluslararası ticaret, çoğu türü katletti. Banggai kardinal balığı (*Pterapogon kauderni*), evcil hayvan ticaretinden dolayı yok olmanın eşiğindedir (**Şekil 59.7B**). Kritik olarak tehlike altındaki bu balıkların milyonlarcası tuzlusu akvaryum meraklılarının talebini karşılamak için Endonezya'nın Sulawesi yakınındaki suların dışına alınmıştır.

### İstilacı predatörler, rekabetçiler ve patojenler birçok türü tehdit etmektedir

İnsanlar seyahat ettiklerinde bu türleri isteyerek ya da istemeyerek onların orijinal alanlarının dışına taşır. Bu egzotik türlerin (doğal olmayan) bazıları **istilacı**dır, yani onlar hızlıca ürerler, geniş bir şekilde yayılırlar ve bu bölgenin doğal türleri üzerinde negatif etkilere sahiptirler. Kısım 55.3'te gördüğümüz gibi, doğal düşmanlarının olmadığı bölgenin içine yerleşen türler, çok yüksek populasyon yoğunluğuna ulaşabilirler. Dahası istilacının yeni alanındaki yerli türler, bu yeni antagonistik ve rekabetçilere karşı özgül savunmalar geliştiremeyebilir.

İstilacı türler birçok yolla yayılır. Deniz organizmaları, gemilerden balast suyu vasıtasıyla okyanuslar boyunca yayılır. Bu gemiler ayrıldığı limanda deniz organizmalarını alır ve hayvanlar ve bitki içeriğiyle birlikte gittikleri limana boşaltır. Ünlü zebra midyesi (*Dreissena polymorpha)* Kuzey Amerika'ya bu şekilde ulaştığı düşünülmektedir (bakınız Şekil 55.9). Kahverengi ağaç yılanı (*Boiga irregularis*; **Şekil 59.8**) İkinci Dünya Savaşından sonra kısa süre içinde uçak kargosunda Guam'a ulaştı. O zamana kadar Guam'da böcek yiyen küçücük tek bir yılandı. Kahverengi ağaç yılanları nadiren yirmi yıldır bulunmasına rağmen 1960'larda çoğalmaya başladılar ve günümüzde $km^2$ de 5.000 birey kadar olacak şekilde yüksek yoğunlukta olduğu tespit edildi. Bu yılan türü, üç tanesi sadece Guam'da bulunan 15 kuş türünü yok etti.

Geçtiğimiz 400 yıl boyunca yeni kıtalara yerleşen Avrupalılar, kendi benzer çevrelerini yeniden inşa etme çabası içinde bitkileri ve hayvanları yeni evlerine getirdiler. Getirilen bu çoğu tür yerli flora ve fauna üzerinde korkunç etkilere sahipti. Avustralya'da Avrupalı tavşanların ve tilkilerin avcılık için, kedi ve köpeklerin evcil hayvan olarak getirilmesi, son yüzyıl içinde orta büyüklükteki yerli keseli hayvanların tilkiler, köpekler ve kedilerin avlanması ve tavşanlar ile rekabetin birleşmesi ile yaklaşık olarak yarısından azının yok olmasına yol açtı. Bazı türlerin diğer istilacı türleri kontrol etmek için kasıtlı olarak getirilmesi, kendilerinin istilacı olmasına ve daha fazla probleme yol açtı. Bu bölümün başında bahsedildiği gibi yaban arısı paraziti olan *Manduca sexta* bu durumun bir örneğidir, diğer böylesi bir durum dev kara kurbağasının (*Bufo marinus*) şeker kamışı zararlılarını kontrol etmek için Avustralya'ya getirilmesiydi (bakınız Şekil 55.14).



**59.8 Yok Olmanın Bir Etkeni** Kahverengi ağaç yılanı Guam'ın küçük pasifik adasına kazayla getirildiğinden beri, bu yılan 15 kuş türünü yok olana kadar tüketti.

İstilacı bitkilerde ekosistem üzerinde negatif etkiye sahiptir. Yerli bitkiler, enerjilerinin ve kaynaklarının çoğunu yerli herbivorlara karşı kendilerini korumak için kullanmak zorunda kalırken, istilacı bitkiler saldırıya daha az meyillidirler. Çünkü onların doğal düşmanları geldikleri yerde kalmıştır. Böylece istilacı bitkiler, kaynaklarını koruyucu sekonder bileşikler üretmek yerine büyümeye ve yenilenmeye ayırabilirler.

Ayrıca dışarıdan getirilmiş patojenler de Hawaii Adalarında kuş sıtmasının etkilerinin gösterdiği gibi yerli türler arasında hasara yol açabilir. Avrupalılar gelmeden önce, adanın hiçbir yerinde sivrisinek yoktu. İlk sivrisinek türü 1827'de bulundu ve gelecek yüzyıl boyunca diğerleri onu izledi. 20. yüzyılın başlangıcında ithal edilmiş kafes kuşları tarafından taşınan kuş sıtmasına neden olan mikrobiyal patojen getirildi. Onların evrimsel süreçleri boyunca sıtmaya hiç yakalanmamış olduklarından dolayı, Hawaii'nin birçok endemik kuş türü enfeksiyona karşı oldukça hassastı. Bugün, sivrisinek vektörlerinin yaşama aralığının üst sınırı olan 1500 m yüksekliğin altında yaşayan hemen hemen bütün türler, kuş sıtması tarafından ortadan kaldırılmıştır. Daha yüksek yerlerde yaşayan türler daha iyi şartlarda yaşamaktadır, fakat sivrisineklerin görünme aralığı iklim ısındıkça hayatta kalan endemik türleri tehdit ederek yukarı doğru genişlemektedir.

### Hızlı iklim değişimi türlerin yok olmasına yol açabilir

Kısım 58.3'te gördüğümüz gibi, sera gazlarının insanlar ile salınımı küresel ısınmaya yol açmaktadır. Örneğin Kuzey Amerika'daki ortalama sıcaklıkların 21. yüzyılın sonlarına doğru 2-5$^0$C artacağı tahmin edilmektedir. Eğer sıcaklıklar bu seviyeye gelirse Kuzey Amerika'daki herhangi bir bölgede bulunan ortalama sıcaklık, günümüzdekinden 500-800 km kuzeye doğru kayacaktır; ve bu sıcaklıklara uyum sağlamış olan türler ya kendi yaşam alanlarını bu mesafeye kadar kaydıracaklar ya da bir yüzyıl içerisinde yeni oluşan sıcaklığa uyum sağlayacaklardır. Alpin tundralar gibi bazı habitatlar, ılıman ormanlar dağ yamaçlarına kadar genişlediğinde tamamen kaybolabilir.

Koruma biyologları, küresel ısınma oranını değiştiremeyebilirler; fakat onlar iklim değişimi sonuçlarının organizmaları nasıl etkilediğini tahmin edebilir ve bu etkileri azaltma yollarını bulmaya çalışırlar. Onların araştırmaları geçmiş iklim değişimlerinin analizlerini ve günümüzde hızlı iklim değişimi geçiren bölgelerin çalışmalarını içerir. Örneğin, yaklaşık olarak 10.000 yıl önce en son buzul çağından sonra tür alanlarının hızlı şekilde nasıl değiştiğini bilmek faydalı olacaktır. Hangi türler iklim değişimine ayak uydurdu, hangileri uyduramadı? Değişmiş tür alanlarının oranındaki farklılığın sonucu olarak geçmişteki ekolojik komüniteler günümüzdekinden ne kadar ve ne şekilde farklıdır?

Çoğu kuşlar gibi kolayca yayılan türler, uygun habitatlar bulabilmek için yayılış alanlarını iklim değişiklikleri kadar hızlı şekilde değiştirebilirler. Ancak diğer türlerin yaşam alanları, muhtemelen daha yavaş değişir. Yaklaşık olarak 8.000 yıl önce Kuzey Amerika'daki buzullar geri çekildikten sonra, rüzgar ile uzun mesafelere taşınabilen hafif tohumlara sahip olan çam ağaçları gibi bazı kozalaklı ağaçların yayılış alanları kuzeye doğru genişledi. Bu nedenle bugünkü iklimin izin verdiği kadar kuzey kesime doğru gelişim gösterdiler (**Şekil 59.9**). Öte yandan toprak solucanları, daha az başarılıydı. Buzullar, Amerika'nın kuzeyinde ve Kanada'daki bütün toprak solucanı türlerini yok etti; onlar, yaşam alanlarını kuzeye doğru çok yavaş şekilde hareket ettiren diğer Kuzey Amerika türlerine yerlerini bırakamadılar (Bugün Kuzey Amerika'nın birçok kesiminde bulunan toprak solucanları aslında Avrupa'dan tesadüfen getirilen egzotik türlerdir).

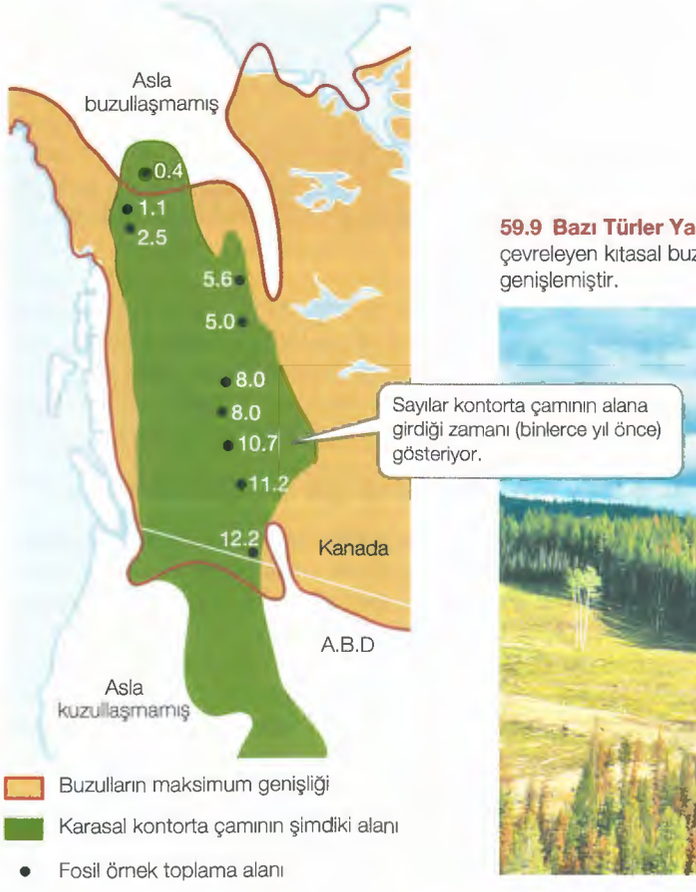
Eğer Dünya'nın yüzeyi öngörüldüğü gibi ısınırsa, sıcaklığın 2°C artışı bile, tropiklerin özellikle düşük rakımlarında, günümüzdeki nemli tropiklerin herhangi bir yerinde görülenden daha sıcak koşulların olduğu tamamen yeni iklimler oluşacaktır. Bu iklimlere uyum, çoğu tropik organizma için bile zor olabilir. 1980'lerin ortalarından beri, Kosta Rika Karayip ovalarındaki La Selva biyolojik istasyonundaki ortalama en düşük gece sıcaklığı yaklaşık olarak 20°C'den 22°C ye yükseldi. Daha sıcak gecelerde ağaçlar enerjilerinin çoğunu sadece yaşamlarını devam ettirmek için kullanırlar. Sonuç olarak sıcaklıklardaki bu küçük artış bile, altı farklı ağaç türünün büyümesini yaklaşık olarak % 20 azaltmıştır.

## 59.3 ÖZET

**Habitat bozulması, parçalanması ve yıkımı, aşırı tüketim, istilacı türlerin girişi, hızlı iklim değişikliklerine neden olan aktiviteleri içeren insan aktivitelerinin çoğu, türlerin varlığını tehdit eder.**

- Bugün meydana gelen habitat kaybı üç şekilde tanımlanır. **Bakınız ss. 1247-1248.**
- Niçin küçük habitat alanlarının yok olma oranı daha yüksektir? **Bakınız ss. 1247-1248 ve Şekil 59.5 ve 59.6.**
- Dağılma yeteneği ve iklim değişiminin etkileşimi yok olma olasılığını nasıl etkileyebilir? **Bakınız ss. 1249-1250.**

Eğer biz türleri korumak için bir eylem planı yapmazsak, tehlike altında gösterilen türler hakkındaki çalışmalar boş bir egzersiz olacaktır. Gelecek kısımda biyolojik çeşitliliği korumak için alınabilir uygun adımların bazılarını değerlendireceğiz.




**59.9 Bazı Türler Yaşam Alanlarının Genişletmiştir** Pleistosen dönemi boyunca Kuzey Amerika'yı çevreleyen kıtasal buzullar geri çekildikçe kontorta çamlarının yaşam alanları Kuzeye doğru genişlemiştir.



# 59.4 Biyoçeşitliliği Korumak İçin Biyologlar Hangi Stratejileri Kullanırlar?

Koruma biyologları, bilimsel teoriler, deneysel veriler, tehlikede ve tehdit altındaki türleri ve ekosistemleri korumaya yardım eden çeşitli disiplinlerden araçlar kullanır. Onlar türlerin mevcut olan risk faktörlerini tanımlar ve eylem planlarını tasarlamak için bilgiyi kullanırlar. Ancak, bu planları uygulamaya koymak için birçok farklı gruptan insanların birlikteliği gerekir. Bu yüzden koruma biyologları, arazi sahipleri, politikacılar, hukukçular, çevre eylemcileri ve genel halk ile birlikte çalışır. Şimdi koruma biyologlarının biyoçeşitliliği korumak için aldığı tedbirlerin bazılarını gözden geçirelim.

## Koruma alanları habitatları korur ve aşırı tüketimi engeller

Habitat değişimi ve kullanımının kısıtlandığı ya da yasaklandığı *koruma alanların* kurulması biyolojik çeşitliliği koruma çabasının önemli bir bileşenidir. Koruma alanları, habitatı korur ve bireylerin yok olmuş olan türlerin populasyonlarını tekrar yenileyen bozulmuş alanlarda yayılabildiği bir yuva gibi görev yapabilir.

Alanları korumaya karar verme, zorlu bir girişimdir. Alanda yaşayan türlerin toplam sayısı (*tür zenginliği*, bakınız Bölüm 57) ve alandaki *endemik türler*in sayısı iki güçlü kriterdir. Biyologlar bu kriterleri kullanarak alışılmadık zenginlik ve endemizm biyoçeşitlilik "sıcak noktalarının" birçoğunu tanımladılar (**Şekil 59.10**). Sıcak noktalar yeryüzünün kara yüzeyinin yaklaşık olarak %15.7 sini kaplar, fakat bu noktalar karasal omurgalı türlerinin % 77'sine ev sahipliği yapar. Çoğu sıcak nokta, insan nüfusunun yoğun olduğu alanlarda görülmektedir; bu yüzden habitat kayıpları devam etmektedir Bu bölgelerin her biri için koruma stratejisi geliştirmek, sadece türlerin dağılımının detaylı analizi ve özel kaynak bölgeleri (mağaralar, tatlı su kaynakları, göçmen kuşlar için mola yerleri gibi) gerekmez, aynı zamanda tehdit eden faktörler ve bölge içindeki biyoçeşitliliği destekleyen faktörlerin analizi de gerekir.

(A) Tropical rainforest hotspots




(B) Hotspots in other biomes




**59.10 Biyoçeşitliliğin Sıcak Noktaları** (A) Biyoçeşitliliğin korunması için en yüksek öncelikli sıcak noktalarının nedeneyse yarısı tropikal yağmur ormanı bölgeleridir. Kırmızı ile kuşatılan alanlar ada gruplarını çevreler. Geriye kalan alanların sadece üçü geniş bozulmamış yağmur ormanlarını temsil eder. S. Güney Amerika Amazon, C, Afrika'nın Basin Kongo ve N, Yeni Guinea'nın adası (B) Diğer ekosistemleri temsil eden 18 sıcak nokta (Yağmur ormanları hariç)




**59.11 Yakında Yok Olacak Merkezler** Yakında yok olacak 595 merkezi içeren alanlar sarı renkle gösterilmiştir. Bu alanlar ciddi şekilde yok olma riskinde olan 794 türe ev sahipliği yapar.

Koruma biyologları, 2005 yılında, başka hiçbir yerde bulunmayan tehdit altındaki türlerin bulundukları nokta yerleri belirleme uğraşı içerisine girerek, yakında yok olacak 595 merkez belirledi. Bu alanlar tropikal ormanlarda, adalarda, dağlık bölgelerde yoğunlaşmıştır (**Şekil 59.11**). Bu alanların sadece 1/3'ü yasal olarak korunmuş ve bu alanların çoğu hızlı gelişime maruz kalan alanlar tarafından çevrelenmiştir. Yakında koruma önlemleri alınmazsa, türlerin yok olması kaçınılmazdır.

## Bozulmuş ekosistemler restore edilebilir

Bir tür yalnızca habitat kaybından ziyade ekosistem bozulmasının bir sonucu olarak tehlikeye girdiği zaman, türün korunması için daha doğal bir habitat restorasyonu gerekebilir. **Restorasyon ekolojisinin** uygulayıcıları, birçok bozulmuş ekosistem insan yardımı görmediğinde çok yavaş iyileştiğinden dolayı, şimdi böyle yeniden inşa etmeyi amaçlayan metotlar geliştirmektedir.

Bu alanları destekleyen topraklar çok zengin olduğu için, tüm dünyanın otlakları tarım alanına dönüştürüldü. Örneğin 21. yüzyılın ortalarında Kuzey Amerika'nın çoğu bozkırları, tarım alanına dönüştürüldü ya da çiftlik hayvanlarıyla yoğun olarak otlatıldı. Avrupalı göçmenler geldiği zaman çayırlarda dolaşan büyük memeli sürüleri, azaltılarak, küçük alanlara yerleştirildi. Bunların geri kalan populasyonlarının çoğu, genetik çeşitliliği sürdürmek ya da orijinal ekolojik rollerini gerçekleştirmek için çok küçüktü. Ancak bu türler hayatta kaldı, bundan dolayı onların habitatları restore edilebilirse bunları geri kazanmak için fırsatlar vardır.

Büyük bir bozkır restorasyon projesi, Kuzeydoğu Montana'da devam etmektedir. Lewis ve Clark bu bölgeyi 200 yıl önce haritaladıkları zaman onlar büyük bizon, büyük boynuzlu geyik, geyik ve antilop sürülerinin yanı sıra onların predatör populasyonlarının bol olduğunu gördüler. Dünya Yaban Hayatı Koruma Vakfı (WWF) ve Amerikan Bozkır Kurumu arazi yöneticileriyle işbirliği halinde yönetilen bu restorasyon projesinin amacı doğal bozkırları ve Missouri nehrinin yanındaki 15,000 $km^2$ lik alanın faunasını restore etmektir (**Şekil 59.12**).

Bu iddialı proje, üç neden için yapılabilir. Birincisi, alandaki özel araziler birçok küçük çiftçi tarafından sahiplenildi, genişlemiş otlak sahiplerinin her biri Amerikan federal birimleri ya da Montana Eyaleti tarafından yönetilen kamusal topraklar otlatılmak üzere kiraya verildi. İkincisi, arazilerin çoğu asla sürülmedi, böylece doğal vejetasyon otlatma baskısı azaldığında hızlı şekilde düzelebildi. Üçüncüsü, alanın insan nüfusu azaldı. Çiftçiler yaşlanmakta, onların çocukları sıkı çalışmayı bırakıp kentsel olanaklar için tarımın değişken faydalarını terk etmektedir. Serbest gezen birkaç bin bizon sürüsü ve çok sayıda büyük boynuzlu geyik ve bunların predatörleri (kurtlar) ile birlikte görülmeye başladığında, doğanın bilincinde olan turistler vahşi yaşamı görüntülemek için alana akın akın gelmeye başladı. Onarılmış ekosistem, bu bölgeye uzun vadede büyük ekonomik faydalar sağlayabilir.

Birleşik Devletlerde insanların ekosistemi değiştirme, çalıştırma ve yerini değiştirme yeteneğine sahip olduğu görü-

**59.12 Kuzey Amerika Çayırlarının Restorasyonu** (A) Büyük bir çayır restorasyon projesi Montana'da Missouri nehrinin kuzeyinde devam etmekte (sarı alanlar). (B) Doğal çayır köpekleri genişlemiş çukurlar kazarak ve bitkileri kırparak vejetayonu devam ettiriyor. (C) İlk Bizon bu alana 2005'te yeniden getirildi.

(A)






(B) *Cynomys ludovicianus*



(C) *Bison bison*



**59.13 Sulak Alan Laboratuvarı** Sarı Diego yakınlarındaki Tijuana havzası sığ bir sulak alan habitatıdır. Bu doğal araştırma rezervindeki deneyler bu değerli ekosistemi restore etmenin yollarına ışık tutar.

şünün altında, şehir planlamacılara ekosistemi tahrip etme izninin verilmesi yatmaktadır. Özellikle sulak alanların tahribatına, sıklıkla şehir planlamacıların bu alanların tekrar yerine konabileceği iddialarından dolayı izin verilir. Ancak, yeni sulak alanlar oluşturmak, şimdiki mevcut olandan sürekli olarak artan detaylandırılmış ekolojik bilgi gerektirir.

Kıyısal sulak alanlarının % 90'ı tahrip edilen Güney Kaliforniya'da sulak alan onarımı yüksek önceliklidir. Türler, bozulmuş kıyısal sulak alanlarda kaybolmuştur. Bu yüzden türlerin alana yeniden sokulması için restorasyon gerekir. Bir ya da iki yaygın sulak alan türünün erken getirilmesi girişimleri ve ilgili türleri rehabilite edilmiş sulak alanlarda yeniden kolonileştirmek başarısız olmuştur. Nedenini anlamak için koruma biyologları Tijuana Haliç'inde büyük bir alan deneyi kurmuştur (**Şekil 59.13**). Burada olanlar, tür zenginliği karışımıyla gelişen böcekler ve kuşlar için önemli olan daha karmaşık bir vejetasyon yapısı deneysel alanı buldular ve ayrıca bitkilerin büyümesi için gerekli olan azotu zayıf alanlarda olan türlerden daha hızlı biriktirdiler.

### Bozulma modellerinin bazen restore edilmesi gerekir

Çoğu organizma, populasyonlarını devam ettirmek için yangın, rüzgar ya da otlatma gibi belirli bozulma örneklerine bağımlıdır (bakınız Kısım 57.4). Sağlıklı ekosistemi sürdürmek için gerekli periyodik bozukluğu bilme, koruma biyolojisinin yeni bir boyutudur. Örneğin birçok bitki türünün başarılı şekilde yerleşmesi ve hayatta kalması için periyodik yangınlara ihtiyaç duymasına rağmen, yıllardır Amerikan Orman Hizmetleri tüm orman yangınlarını önlemiştir. Ancak günümüzde, özellikle Batı Kuzey Amerika'da kontrollü yakma yaygın-

## YAŞAMI ARAŞTIRMAK

### 59.14 Tür Zenginliği Sulak Alan Restorasyonu Artırır

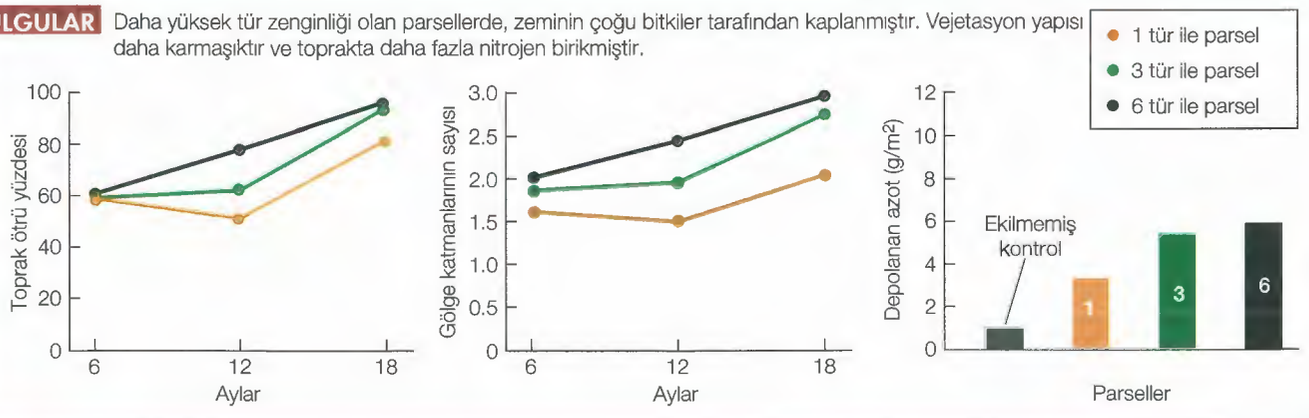
Biyologlar Tijuana Hallicinin bozulmuş ekosistemlerini restore etme girişiminde bulunduklarında, onlar sulak alan ekosistem sağlığının birkaç ölçsünün tür zenginliği olan alanlardan tür fakirliği olan alanlara göre daha hızlı bir şekilde geliştiğini buldular.

**HİPOTEZ** **Bozulmuş sulak alanları restore etme girişiminde bulunduklarında, karışık türlerin ekimi ekosistemi orijinal koşullara etkin bir türün ekiminden daha hızlı bir şekilde yaklaştırır.**

**YÖNTEM**

1. Bozulmuş sulak alan habitatlarının deney parsellerini sınırlama, ekili olmayan kontrol parselleri bırakma (yani insan müdahalesiz.)
2. Bölgede sulak alanın tipik tek bitki türü ile bazı deneyler parselleri ekimi. Rastgele seçilen bir araya toplanmış, 3 ya da 6 bitki türü ile diğer pilot parsellere ekimi. Tüm parsellerde aynı yoğunlukta fide ekimi.
3. Sonraki 18 ay içinde, fidelerin erken ölüm oranı için deney alanlarında tekrar ekim ve yabani otları temizlemek gerekebilir.

**BULGULAR** Daha yüksek tür zenginliği olan parsellerde, zeminin çoğu bitkiler tarafından kaplanmıştır. Vejetasyon yapısı daha karmaşıktır ve toprakta daha fazla nitrojen birikmiştir.




**SONUÇ** **Karışık türlerin ekiminin sulak alan restorasyon çalışmalarını hızlandırması gerekir.**

Orijinal alıntılar, tartışmalar için ve YAŞAMI ARAŞTIRMA şekillerinin tümüyle ilgili bağlantılar için **yourBioPortal.com** sitesini ziyaret ediniz.




**59.15 Doğal Yıkım Modellerini Taklit Etme** Ponderasa çamının büyüme halkalarında yara izlerinden anlaşıldığı gibi, düşük yoğunluklu öldürücü olmayan zemin yangınları, yangınların bastırılmasından önce Amerikanın Güneybatısındaki çam ormanlarında daha sık görülüyordu.

dır. Yangını ekosistem yönetimi aracı olarak kullanmak için, ağaçların yıllık büyüme halkalarının çalışmalarının belirlenebildiği alanlarda yangının geçmiş modellerini bilmek önemlidir (**Şekil 59.15**). Tarihsel motifi tekrar canlandıran kontrollü yakmanın bir şeması, yoğunlaşmaya neden olabilen yakıt çoğalmasını engelleyen ağaç öldüren örtü yangınlarına neden olan döküntü tabakasını azaltabilir.

### Ticareti sonlandırma bazı türlerin korunması için çok önemlidir

Tehlike altındaki türlerin çoğu üreme populasyonlarındaki azalmadan dolayı hayatta kalamamaktadır. Bu yüzden, bu türlerin kötüye kullanımını engellemek önemlidir. Bu türlerin ya da onların ürünlerinin ticaretinin yasaklanması için yasal mekanizma, Tehlike Altındaki Yabani Bitki ve Hayvan Türlerinin Uluslararası Ticareti (CITES) olarak adlandırılan uluslararası bir antlaşmadır. Birçok devlet, CITES üyesidir. Ulusal temsilciler, CITES koruması altındaki tür listelerindeki türlerin durumunu yeniden gözden geçirmek, türlerin daha fazla koruma ihtiyacını belirlemek ve yeni türler eklemek için her iki yılda bir toplanırlar. Şimdilerde CITES kuralları balina eti, gergedan boynuzu, papağan ve orkidelerin çoğu türü gibi ögelerin uluslararası ticaretini yasaklamıştır.

CITES 1989'da fildişinin uluslararası ticaretini yasaklamasıyla kuruldu. Fakat özellikle Japonya ve Çin'de fildişi için talep fazlaydı. Sonuç olarak, fillerin kaçak avlanması hayvanların tehdit edildiği Merkezi Afrika ve Doğu Afrika'nın ormanlarında devam etmektedir. Ancak Güney Afrika ülkeleri (Botswana, Namibya, Güney Afrika, Zambiya ve Zimbabwe) yerleşilen alanlara ya da zarar görmüş ürünlere dağılımını engellemek için gezinmelerine izin verilmiş sınırlı alanlarda populasyonlarını kontrol etmek için hükümet yetkililerinin öldürmek zorunda olduğu birçok file sahiptiler. Bu ülkeler ithaf edilmiş fillerin dişlerini onları koruma çabalarına destek sağlamak için satmak istedi. Diğer ülkeler ise fildişi ticareti üzerindeki sınırlama gevşetilirse, kaçak avcılığın tüm kıta üzerinde artacağından endişe etmekteydi.

Eğer bilim insanları, fildişinin nereden geldiğini belirleyebilirse, fildişi ticaretinin kontrolü ve düzenlenmesi olumlu olabilir. Samuel Wasser ve arkadaşları Washington Üniversitesi'nde fil dışkısından elde edilebilen 16 DNA markırı tanımladı. Malawi ve Zambiya'da park koruculari rutin devriyeleri sırasında taze gübre toplayarak kendi ülkelerindeki fil populasyonlarından numuneler elde edebildiler. Fildişlerinin kaynağı dışkı örneğinde bulunan 16 DNA markırın frekansına bağlı olarak fildişinden izole edilen DNA'ların eşleştirilmesi ile belirlenebilir. 2002 Haziran ayında, 6.5 ton yasadışı fildişi Singapur'da ele geçirildi. DNA analizleri fillerin Zambia'da öldürüldüğünü gösterdi.

Böyle koruma önlemleri, ilk satışından itibaren yaklaşık on yılın geçtiği 2008'in başlangıcında Namibya, Botswana, Zimbabwe ve Güney Afrika'dan fildişinin yasal satışına izin verilmesinin tartışmalı kararından kısmen sorumluydu. 100 tonun üzerinde fildişi (yaklaşık olarak 20.000 ölü file eşdeğer) izin verilmiş, alıcılara 2 haftadan fazla sürede Çin ve Japonya'da geleneksel tıpta kullanmak için açık artırma ile satılmıştır. Doğal nedenlerle ölen hayvanlardan yasal olarak elde edilen bu fildişlerinin satışı, filleri koruma çabaları için 15 milyon dolardan fazla gelir sağlamıştır. Satışlar, CITES tarafından izlenmesine ve en son izinli satış 1999'da kaçak avcılığı artıyor gibi görünmemesine rağmen, diğer Afrika ülkeleri ve birçok yaban hayatı koruma grupları gözetim ve uygulamanın yok olduğundan endişeliydiler. Yasal fildişi satışı, kaçak fildişi ile uluslararası marketlerde birbirine karışacak ve daha fazla yasadışı fil katliamını teşvik edecektir.

İllegal satışları kontrol altına almada, umut verici gelişme uluslararası online pazar alanı eBay tarafından 2009 Ocak ayında kendi platformunda fildişi satışını yasaklamasıydı. Uluslararası Hayvanları Koruma Fonu tarafından yapılan bir araştırmada, korunmuş yaban hayatı ürünlerinin üçte ikisinin online satışının eBay tarafından yapıldığını ortaya koydu. Bu yüzden korumacılar eBay'ın eylemlerinin pazarların yok edilmesinde ve kaçak avlanan fillerin korunmasında etkili olacağında iyimserdirler.

### Egzotik türlerin istilaları kontrol edilmeli ya da engellenmeli

Egzotik türlerin istilalarının kontrolü koruma biyolojisinin önemli bir bileşenidir. Tabi ki de istilacı türler tarafından yol açılan hasarı azaltmanın en iyi yolu, bu türlerin ilk girişini engellemektir. Küresel ticaretin çok büyük değeri göz önünde tutulursa, onların yayılmasını azaltmak imkansız görülebilir. Ancak, bazı umut verici gelişmelerde vardır. Örneğin, balast suyunda istilacı türlerin okyanus ötesine taşınması, balast suyu dışarıya pompalanmadan önce oksijensizleştirme yöntemiyle büyük ölçüde bertaraf edilebilir. Bu uygulama sudaki birçok organizmayı öldürmekle kalmaz, ayrıca balast suyu tanklarının ömürlerini uzatarak gemilere ekonomik faydalar sağlar. ABD Temsilciler Meclisi'nde büyük göllerde balast su-

larının arındırılmasında yük gemisi işletmecilerinin çalıştırılmasının öngörüldüğü Sahil Güvenlik Fonu yasa tasarısı geçirilmesine rağmen (7 ye karşı 395 oyla), senato kararı tartışılarak engellendi. Federal düzenleme yokluğunda, bazı eyaletler onların kendi balast suyu uygulamalarını yaptılar.

Egzotik türlerin satışı ve düzenlemenin önemi, planlanmış girişlerle azaltılabilir. 2002'de Amerikan Tarım Endüstrisi'nin bazı üyeleri istilacı potansiyeline sahip olan bir bitkinin satılmasından ya da getirilmesinden önce bir değer biçilmesi gerektiğini savunan kendi meslekleri için gönüllü bir yürütme tüzüğünü meslek haline getirdiler. Bahçıvanlar şimdiki istilacı türleri ya da gelecekte istilacı olabilecek türleri belirlemek, uygun alternatif türler tanımlamak için koruma biyologları ile birlikte çalışacaktır. İstilacı türlerin stokları aşamalı olarak azaltılacak ve bahçıvanlar istilacı olmayan bitkilerin kullanımını teşvik edeceklerdir.

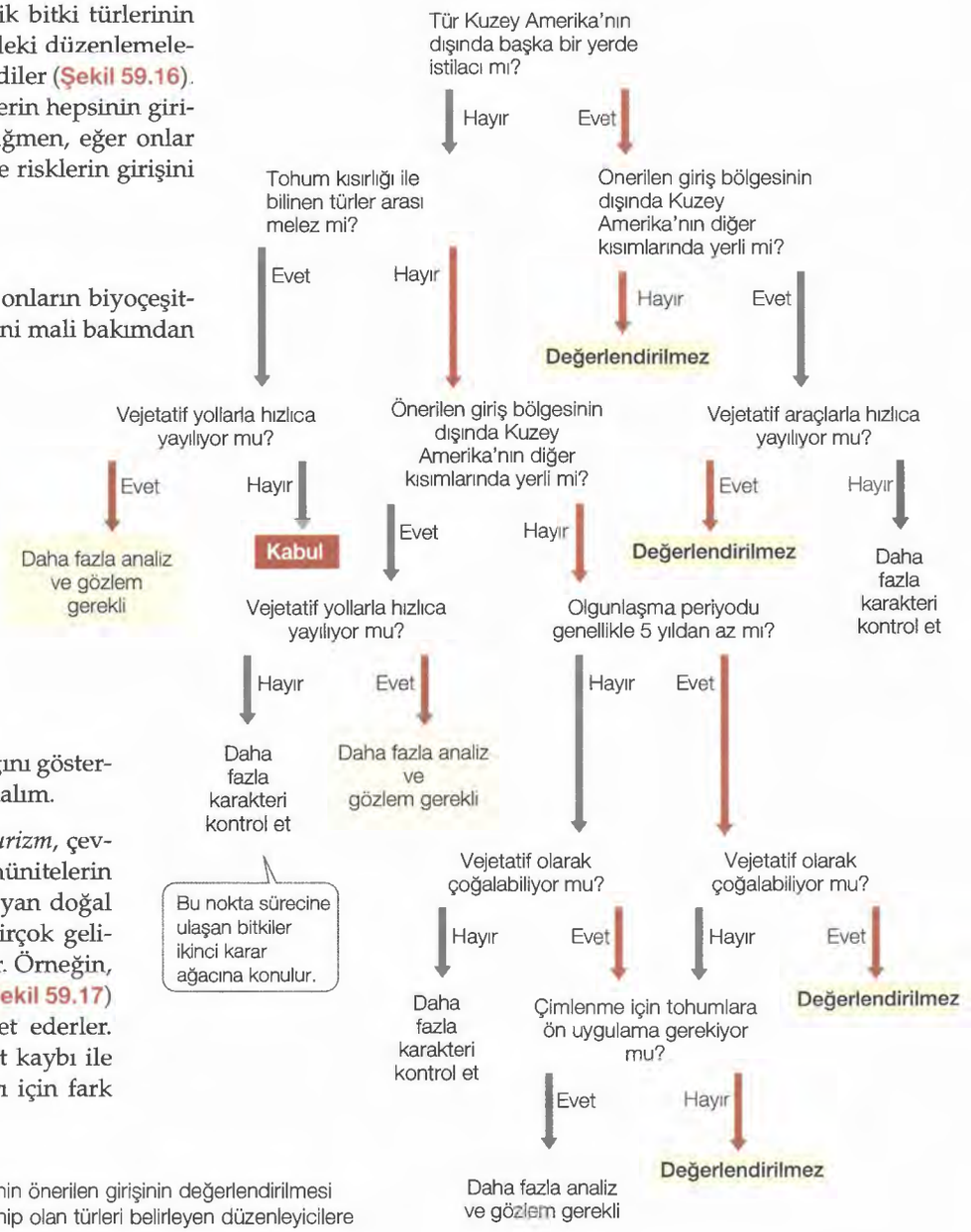
Koruma biyologları istilacı olan bitki türlerini tanımlamak, bahçıvanlara yardım etmek ve egzotik bitki türlerinin Kuzey Amerika'ya girişine izin verilmesindeki düzenlemelerin yapılması üzerine bir karar ağacı geliştirdiler (Şekil 59.16). Protokoller bu karar ağaçlarının istilacı türlerin hepsinin girişini bertaraf edilemediğini öngörmesine rağmen, eğer onlar dikkatle takip ederlerse büyük ölçüde böyle risklerin girişini azaltabilirler.

### Biyoçeşitliliğin piyasa değeri olabilir

İnsan toplumunda ekosistemlerinin değeri onların biyoçeşitliliğine bağlıdır, fakat biyoçeşitliliğin değerini mali bakımdan değerlendirmek zordur. Biyoçeşitliliğin ekonomik değere sahip olduğu algılandığı zaman, endüstriler ve hükümet birimleri onu korumak için daha büyük önem verirler. *Ekolojik ekonomi*lerin disiplinler arası alanı biyoçeşitliliğin ekonomik değerini belirlemek için araçlar sağlar.

Birçok çalışma, korunan biyoçeşitliliğin piyasa değerini göstermektedir. Bu gibi durumlar, biyoçeşitliliği koruma tartışmalarının sadece ekolojik ya da etik görüşün ilgi uyandırıcı olmadığını, ayrıca ekonomik görüşün de ilgi uyandırdığını gösterdi. Şimdi onların ikisine daha yakından bakalım.

**YABAN KÖPEKLERİ VE EKOTURİZM** *Ekoturizm*, çevresel olarak biyoçeşitliliğin ve bölgesel komünitelerin ekonomik refahın korunmasına katkı sağlayan doğal alanlara güvenilir seyahattir. Ekoturizm, birçok gelişen milletler için büyük bir gelir kaynağıdır. Örneğin, turistler yaban köpeklerine (*Lycaon pictus*; Şekil 59.17) ilgilerinden dolayı Afrika'yı sık sık ziyaret ederler. Ancak kuduz ve köpek hastalıkları, habitat kaybı ile birlikte, kara yolu trafiği, çiftlik hayvanları için fark edilen tehditlerden dolayı planlanmış imhalar ve birçok diğer faktörler kıta boyunca yaban köpeği populasyonlarının büyük bir kısmını yok etti. Bu durum, onları Afrika'nın en çok tehlike altındaki ikinci karnivoru yapmaktadır. Onlar bir zamanlar 39 ülkede bulunuyordu, günümüzde sadece 14 ülkede bulunmaktadırlar. Onların tehlike durumu, bu büyüleyici hayvanların bakışlarını yakalama ile ilgilenen turistleri üzdü. Güney Afrika, Afrika'nın geriye kalan 5.000 köpeğinin yaklaşık 400'üne ev sahipliği yapıyor ki bunların çoğu Kruger Milli parkında yaşamaktadır. Bir araştırmaya göre, Güney Afrika'ya gelen ziyaretçilerin yaklaşık üçü ya da dördünün yaban köpeklerini görebilmek için ekstra 12 Amerikan doları ödemeye istekli olduklarını ortaya çıkarmıştır. Koruma biyologları hayvan sahipleri ve çiftçilerle birlikte Güney Afrika ve




**59.16 Karar Ağacı** Bu diyagram egzotik bitki türlerinin önerilen girişinin değerlendirilmesi gerekli kriterleri içerir ve istilacı olma potansiyeline sahip olan türleri belirleyen düzenleyicilere yardım eder.

Kenya'da yaban köpeklerinin kaybolduğu alanlarda bunları yeniden getirmek için birlikte çalışmaktadır.

**FİNBOS (Güney Afrika'nın Karakteristik Bitki Örtüsü)** Bir grup ekonomist, ekolojist ve arazi idarecileri tarafından yürütülen çalışmada, Güney Afrika'nın Batı Cape bölgesinde *finbos* olarak adlandırılan tür bakımından olağanüstü zengin çalılık arazi komünitelerinden sağlanan ekonomik faydanın değeri hesaplanmak istendi (**Şekil 59.18A**). Bu bölgedeki 8.500 bitki türünün, üçte ikisi endemiktir. Finbos bitkileri, yaz kuraklığına, besin maddesi bakımından fakir topraklara ve bölgenin periyodik yangınlarına rağmen çok iyi gelişir.

Finbos vejetasyonunun geliştiği yüksek yerler Batı Cape'in su kaynaklarının yaklaşık olarak üçte ikisini sağlar. Ayrıca, aralarında *Protea* cinsine ait bitkilerin de yer aldığı bazı endemik bitki türleri çiçeklerini kesmek ve kurutmak için hasat edilir. Uluslararası piyasalar, bir finbos çalısının bitkisel çay olarak kullanılmasını geliştirdi. Yüzlerce ya da binlerce ekoturistin her yıl finbosları görmek için bölgeye ziyareti ayrıca kazanç sağladı. Finbos, ayrıca kentsel alanların yakınında ikamet eden halk için rekreasyon imkanları sağladı.

Son zamanlarda, diğer kıtalardan birkaç ağaç ve çalı, finbosları istila etti. Endemiklerden daha uzun ve daha hızlı büyüyen bu bitkiler yangınların şiddetinde ve yoğunluğunun artma sürecinde doğal vejetasyonun yerine geçti. Dahası, bu istilacılar terleme yoluyla endemiklerden daha fazla su kaybettiklerinden dolayı, istilacı türler, bu yerli bitkilerle örtülmüş alanların yarısından daha azında akarsuları azaltarak bölgedeki insanların su kaynaklarının azaltılmasına yol açtı (**Şekil 59. 18B**).

Biz finbos biyoçeşitliliğinin piyasa değeri hakkında, onun sağladığı hizmetleri değiştirme ya da devam ettirmenin maliyetini hesaplayarak fikir sahibi olabiliriz. İstilacı ağaçları ve çalıları keserek ve kazarak, yangınları kontrol altına alıp, egzotik bitkileri uzaklaştırma istilacıların yoğunluğuna bağlı olarak hektar başına 140 $ ile 830 $ arasında bir maliyete sahiptir. Alternatif olarak, finbos vejetasyonu tarafından sağlanan hizmetler değiştirilebilir, fakat maliyeti yüksektir. İyi düzenlenmiş 10.000 hektar su havzası olarak Batı Cape'e aynı miktar suyu veren kanalizasyon suyunu bitkilerle arıtma inşaatı yapmanın maliyeti için 135 milyon dolara ve her yıl sistemin çalıştırılması için de 2.6 milyon dolara gereksinim duyulacaktır. Deniz suyunu arındırmak yukarıdakine göre 4 kat daha fazla maliyetlidir. Böylece, mevcut alternatiflerle, su havzasındaki doğal vejetasyonu koruma maliyetinden 1.8 ile 6.7 kat arasından daha yüksek maliyette su temin edecektir. Finbos vejetasyonunu koruyup devam ettirmek, onun sağladığı hizmetlerin yerini alabilecek teknolojik olarak çok gelişmiş olan yöntemlerden daha ucuz olacaktır ve daha fazla istihdam yaratacaktır.

## Basit değişiklikler biyoçeşitliliği korumaya yardımcı olabilir

Koruma alanların kurulması, biyoçeşitliliği sürdürme çabalarının önemli bir bileşenidir, fakat tek başına bu eylem küresel biyoçeşitlilik kaybını durdurmak için yeterli değildir. İnsanların yaşadığı ve kaynakların elde edildiği geniş araziler, biyoçeşitliliğin korunmasında önemli rol oynamalıdır. Dikkatlice kullanıldığında, bu alanların korumaya şimdiki durumlarından daha fazla katkı sağlayabilecek olması, iyi haberdir. Konutlar, kaynaklar ya da eğlence için ekosistemlerin kullanılma uygulamaları ve bu şekilde biyoçeşitliliğin devam ettirilmesi, **uzlaşma ekolojisi** olarak bilinir.

*Lycaon pictus*

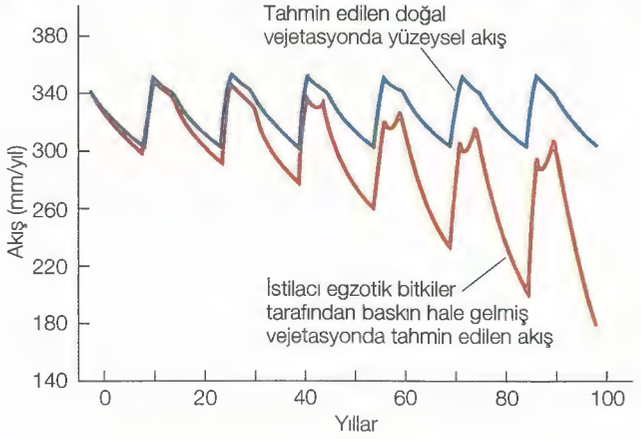


**59.17 Seyahatçilerin Gözünden Bir Manzara** (A) Nadir Afrikan yaban köpeklerinin vahşi hayatını görmek için sık sık Afrika'yı ziyaret eden turistler bu köpekleri görme isteklerini ifade ediyorlar. Böylesi türlerin korunması bu bölgelerin ekonomik ilgilerinden dolayı olabilir.

(A)



(B)




**59.18 Biyoçeşitlilik Ekosisteminin İşlevini Sürdürür** (A) Güney Afrika'nın Batı Cape bölgesinin eşsiz finbos ekosistemi alanın suyunun çoğunu sağlar. (B) Egzotik ağaçlar ve çalılar tarafından istila edilmiş veya edilmemiş finbos havzalarından gelen nehir akıntılarının bilgisayar similasyonu.

Uzlaşma ekolojisi, çoğu ekosistem hizmetlerinin lokal olarak sağlandığı ve insanların yerel çıkarlarını korumak için ulusal ya da küresel konular üzerindekinden daha fazla çaba harcadıkları prensibi üzerine kurulmuştur. Ulusal Yaban Hayatı Federasyonu, insanların bahçelerinin yaban hayatı dostu olarak sertifikalandırılmasına yönelik çok başarılı bir program kurmuştur. Sertifikasyon kriteri, kuşlar için besin sağlayan çalılar dikme ve çimenler üzerine pestisit uygulamasından kaçınmayı içermektedir. Arizona'nın Tucson şehri, burayı birçok kuş türü için uygun habitat yapmak amacıyla büyük bir proje başlattı; bu kuşlar, sadece, Kuzey Amerika'daki çoğu şehirde yaşayan tipik şehir kuşları değildi.

Bazı endüstriyel alanlar bile biyoçeşitliliği destekleyebilir. Florida'nın güneyindeki Turkey Point elektrik santrali, güç ünitelerini soğutmak için büyük miktarda su kullanmaktadır. Suyu boşaltmadan önce ısınan suyu soğutmak için Florida Power & Light Şirketi 6.000 dönümlük alanı kaplayan 38 kanallı bir sistem oluşturdu. Bu soğutma kanalları, çeşitli yerli ve egzotik bitkileri destekleyen alçak banketlerle birbirinden ayrıldı. Kırmızı mangrovlar, sadece bu kanallar boyunca yetişir. Bu kanallar, günümüzde, yüksek tehlike altındaki bir tür olan Amerikan timsahı populasyonlarının varlığını sürdürmesini destekler. Birleşik Devletlerdeki tüm genç timsahların yaklaşık % 10'u bu kanallarda yaşamaktadır. Soğutma sistemi şirketi, biyoçeşitlilik değerini keşfederek biyologlara timsahları izlemek için iş vermekte ve timsahların devam eden üreme başarılarını sağlamak için aktif bir şekilde çalışmaktadır.

### Hapsedilerek uygulanan yetiştirme programları birkaç türü koruyabilir

Dünyada tehlike altında bulunan birçok türden birkaçı, kendilerine karşı mevcut olan dış tehlikelerin azaltılma ya da ortadan kaldırılma sürecinde hapsedilerek varlıkları sürdürülebilir. Ancak, hapsedilerek uygulanan bu üretme işlemi, bu tehlikelerle başa çıkmak için zaman kazandıran geçici bir önlemdir. Hayvanat bahçeleri, akvaryumlar ve botanik bahçeleri, dünyanın nadir ve tehlike altındaki türlerinin küçük bir bölümünden daha fazlası için yeterli miktarda populasyonların varlığını sürdürmesi için yeterli alana sahip değildir. Yine de, hapsedilmiş üreme uygulamaları, kritik dönemlerde türlerin korunmasında, yaban hayatına yeni bireyler kazandırmak için kaynak sağlanmasında, halkın tehlike ve tehdit altındaki türlere ilgisinin çekilmesinde, önemli bir rol oynayabilir.

Kuzey Amerika'nın en büyük kuşu olan Kaliforniya akbabası, günümüzde sadece hapsedilmiş üreme programı sayesinde yaşamını sürdürmektedir (**Şekil 59.19**). İki yüzyıl önce, akbabalar İngiliz Kolombiyası'dan Kuzey Meksika'ya yayılıyordu, fakat 1978'de yabani populasyonu yok olmaya doğru gitti. Leş yiyen bu kuşların birçoğu, kurşun içerikli saçmalarla vurulan hayvan leşlerini yediği için öldü. Akbabaları tamamen yok olmaktan korumak için, biyologlar 1983 yılında sadece 22 bireyin kaldığı bilinen tüm akbabaları yakaladı ve hapsedilmiş yetiştirme programını başlattı.

Hapsedilerek üretilmiş olan ilk kuşlar, 1992'de Los Angeles'in kuzeyindeki dağlara bırakıldı. O zamandan beri, hapsedilerek üretilmiş olan kuşlar, Kuzey Arizona ve Baja Kaliforniya'ya salınmaktadır. Bu kuşlar, uzak alanlarda kurşundan yoksun besinlerle beslendi ve onlar serbest bırakılmadan önce enerji hatlarından kaçınmaları için eğitildi. Böylece ölümlerin ana kaynağı azaltıldı. Günümüzde, hapsedilerek üretilmiş olan kuşlar, onların yabani doğumlu eski kuşaklarının yaptığı gibi aynı tüneme alanlarını, banyo havuzlarını ve dağ tepelerini kullanmaktadır. Aralık 2008'de, Dünya'da 327 akbabanın var olduğu biliniyordu; bunların yarısı yabani doğada yaşıyordu. Yumurtadan çıkmış ilk kondor akbaba yavrusu, 2003'te; yani yirmi yıl içinde ilk kez doğada tüylendi.

Aralarında enerji hatlarının, pestisitlerin ve müze koleksiyoncularının yer aldığı akbabaların yaşamlarını tehdit eden büyük tehditlerin çoğu azaltıldı. Kurşun zehirlenmesi hala bir problemdir, fakat 1 Temmuz 2008'de yürürlüğe giren Ridley-Ağaç Akbabaları Koruma Kanununa göre, Kaliforniya avcıları akbabaların yayılış alanları içinde avlandıkları zaman kurşun içermeyen mermiler kullanmaları gerekmektedir. Bu kanun tasarısı, kuşların çiftlik hayvanlarını öldürdüğü yanlış inanış nedeniyle çiftlik sahiplerinin onların vahşi doğaya yeniden salınmasına sesli bir şekilde karşı çıktığı günlerdeki halkın tutumunda ortaya çıkan bir değişime işaret etmektedir.

### Samuel Plimsoll'un Mirası

Ondokuzuncu yüzyıl boyunca, birçok İngiliz ticaret gemisi dünyadaki okyanuslara açıldı. Bu gemiler limanı terk ettikten

(A)



(B) *Gymnogyps californianus*



**59.19** (A) Kafeslerde yetiştirilen Kaliforniya Akbabaları el kuklaları takan insanlar tarafından besleniyor. Bu yüzden onların yakalayıcıları üzerinde bir izlenime sahip olmuyor ve doğada hayatta kalabiliyorlar. (B) Numaralanmış kanat etiketleri koruma biyologlarına yetişkin akbabaları tanımak ve salıverildiğinde izlemek için izin verir. Kuzey Amerika'nın en büyük kuş türün hayatta kalması bu kısıtlandırılmış üreme projesine bağlıdır.

sonra, Dünya'nın geri kalanı ile teması kalmadı. Kaza yapması halinde, kurtarılmak için sinyal vermesi imkansızdı. Fakat gemi sahipleri kendi gemilerini aşırı yükleyerek, bu uygulamaların onların bazılarının denize açılamamasına ve batmasına yol açmasına rağmen kazançlarını maksimuma çıkardı.

Parlamento üyesi Samuel Plimsoll, İngiliz gemilerinin ve denizcilerinin kaybolma oranına endişelendi. O, her büyük açık deniz gemisinin gövdesinde boyanmış "yükleme çizgisinin" olmasını isteyen yasanın geçirilmesine meclisi ikna etti. Bu çizginin pozisyonu geminin yapısal gücü ve gövdesinin şekli gibi faktörleri kullanarak hesaplandı. Eğer yükleme çizgisi suyun altında ise geminin limandan ayrılmasına izin verilmedi. Bilindiği üzere uygulamaya konan "Plimsoll çizgisi", İngiliz gemilerinin ve denizcilerinin kayıp olmasını önemli ölçüde azalttı. Uluslararası toplum, 1930 yılında yükleme çizgisi düzenlemelerinin evrensel uyumu konusunda anlaştı. Yeryüzündeki türlerin artan kaybı, insan aktivitelerinin yükünün gezegeni Plimsoll çizgisinin altına ittiğini akla getirdi. Fakat toplum bu çizgiyi nerede ve nasıl çizmeli? Bizim kararımız bilimsel bilgi temelli olması gerekir; fakat Samuel Plimsoll'un zamanında olduğu gibi bilim "yok olmanın kabul edilebilir oranını" açıklayamaz. Etik düşünceler yakında, diğer türler bizimle birlikte yeryüzünde hayatta kalabilsinler diye, bizim ekosistemi kullanım yöntemimizi değiştirme hakkında verdiğimiz kararlarda, kendisini gösterecektir.

## 59.4 ÖZET

**Biyoçeşitliliği korumak için, koruma alanlarını bir kenara koymak, doğal olarak bozulmuş örnekleri ve ekosistemleri onarmak, tehlike altındaki türlerin ticaretini ve istilacı türlerin taşınmasını kısıtlamak, tehlike altındaki türlerin populasyonlarının artışı, ayrıca ekosistemleri sürdürmenin faydalarını tanımak gerekir.**

- Koruma alanları kurulurken koruma biyologlarının düşündüğü önceliklerden bazıları nelerdir? Bakınız ss. 1251-1252 ve Şekil 59.11-59.13
- Restorasyon ekolojisi ve uzlaşma ekolojisi arasındaki farkı açıklayınız. Bakınız ss. 1252-1257
- Plimsoll çizgisi benzetmesinin dünyanın biyoçeşitliliğinin korumak için iyi bir uygulama olduğunu düşünüyor musunuz? Neden ya da neden değil?

# BÖLÜM ÖZETİ

### 59.1 Koruma Biyolojisi Nedir?

- Koruma biyolojisi, kendini biyoçeşitliliğin korunması ve sürdürülmesine adayan uygulamalı bir bilim dalıdır.
- Koruma biyologları, biyoçeşitliliği korumanın gerekli olduğu evrimsel süreci anlamayı tanımlarlar. Onlar ekosistemlerin dinamik ve insanların bu ekosistemlerin bir parçası olduğunu anladılar.
- Tür yok oluşları her zaman olmuştur. Fakat günümüzde bu yok oluşlar korkutucu bir hızla gerçekleşmektedir.
- İnsanlara ürün, hava ve suyu temizleme hizmetleri gibi birçok fonksiyon sağlayan ekosistemin sürdürülmesini içeren biyoçeşitliliğin koruması için birçok ilgi uyandıran sebep vardır.

### 59.2 Biyologlar Biyoçeşitlilikteki Değişimleri Nasıl Tahmin Ederler?

- Bizim biyoçeşitlilik anlayışımız yetersizdir. Biz kaç tür var, onlar nerede yaşar ya da bilimsel olarak bilinen türlerin hangilerinin yok olduğunu bilmiyoruz.
- Biyologlar habitat kayıplarının neden olduğu, muhtemel türlerin yok olma oranını tahmin etmek için tür-alan etkileşimlerini ve ada biyocoğrafyası teorisini kullanabilirler.
- Türlerin yok olma risklerini tahmin etmek için, populasyon büyüklüğü, genetik varyasyon, fizyoloji, morfoloji ve davranış verileri üzerine ait istatistiksel modelleri hesaba katarlar.
- Nadirlik daima endişe için bir neden değildir, fakat populasyonları hızlı şekilde küçülen türler genellikle yok olma riskindedir.

### 59.3 Türlerin Varlığını Tehdit Eden Faktörler Nelerdir?

- Habitat kaybı, dünya genelinde türlerin tehlikede olmasının en önemli sebebidir. Habitatlar artan oranda parçalandıkça, daha fazla tür bu habitatlardan kaybolur. Küçük habitat parçaları sadece küçük populasyonları barındırabilir ve sınır etkisinden olumsuz etkilenir. İnceleyiniz Şekil 59.5 ve 59.6, Animasyonla ÖĞRENME 59.1
- Aşırı tüketim tarihsel olarak türlerin yok olmasının en önemli nedenidir ve günümüzde biyoçeşitlilik için hala büyük bir tehdittir.
- Kendi orijinal bölgelerinin dışındaki bölgelere götürülen bazı türler istilacı tür haline gelirler. Bu istilacı türler, yerli türleri tüketerek, onlarla rekabet ederek ya da onlara hastalık bulaştırarak onların yok olmasına neden olurlar.
- İklimde bir sıcaklık artışı olduğunda burada bulunan türler kendi alanlarını hızlı bir şekilde değiştiremediği için, muhtemelen iklim, türlerin yok oluşunun önemli bir nedeni olacaktır. İnceleyiniz Şekil 59.9

### 59.4 Biyoçeşitliliği Korumak İçin Biyologlar Hangi Stratejileri Kullanırlar?

- Koruma alanları kurmak, biyoçeşitliliği korumak için önemlidir. Koruma alanları tür zenginliği, endemizm, tehditlerin yakınlığı ve temsil edilen ekosistemleri korumak için ihtiyaçlar göz önünde bulundurularak seçilir.
- Restorasyon ekolojisi önemli bir koruma stratejisidir. Çünkü birçok parçalanmış ekosistem insan yardımı olmadan geri kazanılamayacak ya da çok yavaş bir şekilde geri kazanılacaktır. İnceleyiniz Şekil 59.15
- Tehlike altındaki türlerin uluslararası ticareti birçok ülke tarafından desteklenen düzenlemelerle kontrol edilir.
- Koruma biyologları, istilacı hale gelmiş türleri ve bu türlerin yeni alanlara yerleşmesini engellemek için çalışırlar.
- İnsanların yaşadığı ve kaynakların çıkarıldığı tabiata rağmen, adımlar biyolojik çeşitliliği korumak için atılabilir. Bu uygulamalar uzlaşma ekoloji olarak bilinir.
- Hapsedilerek yetiştirme programları bazı tehlikede olan türlerin kısa zamanda tehditlerin devamını azaltarak ya da ortadan kaldırarak tehlike altındaki bazı türler korunabilir.

**Bu bölümü yeniden incelemek için BAKINIZ WEB AKTİVİTESİ 59.1.**

## DENEME TESTİ

1. Aşağıdakilerden hangisi günümüzde türlerin yok olmasının büyük bir sebebi değildir?
   *a.* habitat tahribi
   *b.* deniz seviyesinin yükselmesi
   *c.* aşırı tüketim
   *d.* egzotik avcıların girişi
   *e.* egzotik patojenlerin girişi
2. Günümüzde Amerika'da türlerin tehlikeye girmesinin en önemli nedeni,
   *a.* iklim değişimi
   *b.* istilacı türler
   *c.* aşırı tüketim
   *d.* habitat kaybı
   *e.* mutualistlerin kaybı
3. Türlerin neslinin tükenmesi insan toplumu için önemlidir. Çünkü;
   *a.* Amerika'da yazılan tıbbi reçetelerin çeyreğinden fazlası bitkisel ürünleri içerir.
   *b.* insanlar estetik zevklerini diğer organizmalarla etkileşimlerinden elde ederler.
   *c.* tür yok oluşlarının yükselmesi ciddi etik konulara neden olmaktadır.
   *d.* biyoçeşitlilik faydalı ekosistem hizmetlerinin sürdürülmesine yardım eder.
   *e.* hepsi
4. Bir habitat alanı küçüldükçe, o.....
   *a.* tür populasyonları gerekli büyüklükte alanları barındırmayabilir.
   *b.* sadece birçok türün populasyonlarını barındırır.
   *c.* sınır etkisi tarafından önemli ölçüde etkilenir.
   *d.* çevrelenmiş habitatlardaki türler tarafından işgal edilir.
   *e.* hepsi.
5. Bir bitki türü yeni bir alana getirildiği zaman muhtemelen istilacı olacak, eğer o.....
   *a.* yeteri kadar uzarsa
   *b.* getirildiği diğer yerlerde istilacı olmuşsa.
   *c.* getirildiği alanda yaşayan türlerle yakından ilişkiliyse.
   *d.* onun tohum yayıcıları özelleşmişse.
   *e.* uzun ömürlü bir yaşama sahipse.
6. Küresel ısınma bir endişedir, çünkü
   *a.* iklimdeki değişim oranı hedeflenmiş birçok türün kendi alanlarını değiştirebilme oranından daha hızlıdır.
   *b.* zaten tropikler çok sıcaktır
   *c.* iklimler binlerce yıldır çok sabittir, birçok türün değişebilen sıcaklıkları tolere etme yeteneği yoktur.
   *d.* iklim değişimi özellikle endemik türler için zararlı olacaktır.
   *e.* Hiçbiri.
7. Bilim insanları alandaki yangınların oluş sıklığının geçmişini belirleyebilir, .....yaparak
   a. eski köylerin alanlarındaki kömürleri inceleyerek.
   b. topraktaki karbonu ölçerek.
   c. yıkılmış ağaç gövdelerini rakyoaktivite yardımıyla tarihlendirerek
   d. yaşayan ağaçların büyüme halkalarındaki yangın izlerini inceleyerek.
   e. ormanların yaş yapısını belirleyerek.
8. Hapsedilerek yetiştirme faydalı bir koruma aracıdır,..... olduğu zaman
   *a.* birkaç türün hayvanat bahçelerinde, akvaryumlarda ve botanik bahçelerinde yetiştirilmesi için boş yer olduğu zaman.
   *b.* kısıtlanmış türlerin alanlarının orijinleri bilindiği zaman.
   *c.* tehlike altındaki türler azaltıldığında, böylece çitlikte yetiştirilen türler daha sonra vahşi yaşama geri bırakılabilir.
   *d.* yeterli koruyucu olduğunda.
   *e.* Hiçbiri; çiftlikte yetiştirme asla faydalı olamaz. Çünkü o türlerin doğal habitatında korunması gerektiğinden uzağa yöneltir.
9. Restorasyon ekolojisi önemli bir alandır. Çünkü
   *a.* birçok alan büyük ölçüde bozulmuştur.
   *b.* birçok alan küresel iklim değişimine duyarlıdır.
   *c.* birçok alan plansız yerleşimden zarar görmüştür.
   *d.* birçok tür genetik olarak fakirleşmiştir.
   *e.* yangın birçok alan için bir tehdittir.
10. Uzlaşma ekolojisi alanı geliştirildi. Çünkü
    *a.* biyoçeşitliliği korumanın tüm diğer metotları başarısız oldu.
    *b.* koruma alanları biyoçeşitliliği korumak için gerekir.
    *c.* koruma alanları tek başına biyoçeşitliliği korumak için yeterli değildir.
    *d.* bilim insanları günümüzde hastalıkları kontrol edemiyor.
    *e.* Biz diğer türlerle uzlaşamayız.

## TARTIŞMA

1. Geçmişte insanlar tarafından yok olmaya bırakılmış birçok büyük omurgalılar vardı. Bu modelin gelecekte de devam etmesini bekliyor musunuz? Değilse, neden?
2. Koruma biyologları kapsamlı bir şekilde hangisinin iyi olduğunu tartıştı; birçok koruma alanı (daha fazla tür içerebilir) ya da birkaç büyük koruma alanı (populasyonların türlerini barındıran gerekli büyüklükteki alanlardan yalnız bir tanesi olabilir). Koruma alanlarının boyutları ve konumları hakkında karar vermede hangi ekolojik süreçler değerlendirilmelidir?
3. I. Dünya Savaşı sırasında, doktorlar yaralı askerleri "aciliyetlerine göre" sıralayan bir sistem uyguladı. Yaralılar 3 kategoriye ayrıldı; onlara yardım etmek için ne yapılırsa yapılsın ölmesi neredeyse kesin olanlar, yardım edilmezse bile muhtemelen iyileşecek olanlar ve acil tıbbi müdahale edilirse, hayatta kalma şansı büyük ölçüde olanlar. Sınırlı tıbbi kaynaklar üçüncü kategoridekilere öncelikle yönlendirildi. Türlerin korunmasına karşı benzer bir durumda benimsenen bazı uygulamalar nelerdir?
4. Faydalı tartışmalar biyolojik zenginliğin korunmasının önemi hakkındaki tartışmalara hakim oldu. Sizce, hangi etik ve ahlaki tartışmaların rol oynaması gerekir?
   Amerika'nın güney batsındaki çöl Kanada koyunu tehlikedeydi. Onun temel avcısı olan puma da bölgede tehdit altında bulunuyordu. Eğer varsa, hangi koşullar altında, bu nadir türlerin birinin populasyonunu baskılamak diğer endemik türe yardım etmek için uygun olacaktır?

## ARAŞTIRMA

Ormanda yaşayan arıların yaptığı tozlaşmanın, Kosta Rika'da ormanın kilometrelerce içerisinde yetişen kahve bitkilerinin tohum üretimini artırdığı bulundu. Orman organizmalarının yakındaki tarımsal ürünlere sağladığı diğer faydalar (böcek pestisitlerinin kontrolü gibi) nelerdir? Hangi uzaklıkta bu etkilerin hissedilmesi muhtemeldir? Bu etkilerin önemini test etmek için hangi deneyler tasarlanmalı ve bunlar orman alanının uzaklığı ile nasıl değişiklik gösterir?

# Ek A: Canlıların Soy Ağacı

Filogeni, modern biyolojik taksonominin düzenleyici prensipleridir. Modern filogeninin yol gösterici ilkesi, *monofilidir*. Bir monofiletik grup, bir atasal soy hattını ve ondan türemiş olanların *tümünü* içeren bir grup olarak kabul edilir. Herhangi böyle bir grup, filogenetik ağaçtan tek bir kesim ile elde edilebilir.

Burada gösterilmiş olan ağaç, soy ağacında yer alan ve yaşamakta olan belli başlı organizma grupları arasındaki akrabalık ilişkilerine rehberlik etmektedir; bu canlı grupları, kitap boyunca bahsedilmiş olan gruplardır. Dallanmayla "ayrılma" pozisyonları, canlı soy hatlarının göreceli dallanma sırasına işaret etmektedir; fakat zaman ölçeğinin, aynı olduğu anlamında değildir. Ayrıca, dalların uçlarında yer alan grupların, eşit filogenetik "ağırlığa" sahip olma zorunluluğu yoktur. Örneğin Ginkgo [63], gerçektende kendi soy hattının en ucunda yer alır; bu açık tohumlu grubu, sadece tek bir tane yaşayan türden oluşmuştur. Buna zıt olarak, eudikotların filogenisi [55], bu noktadan başlayarak bu boyutta birçok ağacı daha doldurmaya devam edebilir.

Sözlükteki madde başlıkları, bu kitabın Yedinci Ünitesinde değinilmiş olan organizmaların bazı temel özelliklerinin resmi olamayan tanımlardır. Her madde başlığı, grubun halk arasında yaygın olarak kullanılan ismini vermekte ve bunu grubun bilimsel resmi ismi izlemektedir (parantez içerisinde). Köşeli parantez içerisindeki rakamlar, ilgili grupların ağaç üzerindeki yerine işaret etmektedir.

Bazen, monofiletik olmayan fakat yine de tümü bazı yaygın özelliklerin varlığını (ya da yokluğunu) paylaşan organizmalardan oluşmuş topluluk için resmi olmayan bir ismi kullanmak kullanışlı olmaktadır. Biz bunlara, "kolaylık sağlaya terimler" ismini vermekteyiz; böyle gruplar, tırnak işareti içerisinde gösterilmiştir ve onlara bilimsel isim verilmemiştir. Örneğin "prokaryotlar", "protistler" ve "algler" gibi. Bu grupların tek bir kesme işlemiyle, soy ağacından ayrılamayacağına dikkat ediniz; onlar, soy ağacının farklı yerlerinde ortaya çıkan birbirinden uzaktan akraba olan gruplardan oluşmuş bir topluluğu temsil etmektedir. Biz, burada, tırnak işaretlerini, monofiletik olduklarına inanılmayan iki mantar grubunu belirtmek için de kullanmış durumdayız.

Bu ağacın daha fazla ayrıntılarını içeren (fotoğraflar, yayılış haritaları, tür listeleri ve teşhis anahtarları) bir interaktif sürümünü, yourBioPortal.com adresinde bulabilirsiniz.

## -A-

**açık tohumlular** (*Gymnospermae*) [13] Tohumları "çıplak" olan (yani, bir karpel içerisinde hapsedilmemiş olan) tohumlu bitkiler [12]. Büyük olasılıkla monofiletiktirler; fakat statüleri henüz tartışmalıdır. Bu grubun içerisinde kozalaklılar [61], gnetofitler [62], ginkgo [63] ve sikadlar [64] yer alır.

**akciğerli balıklar** (*Dipnoi*) [128] Tetrapoda'nın yaşayan en yakın akrabaları olan sucul lob yüzgeçlilerin [35] bir grubu. Bu hayvanlar, havadan oksijeni almada kullanılan değişime uğramış bir yüzme kesesine sahiptir; böylece bazı türler, geçici olarak kuruyan habitatlarında yaşamlarını sürdürebilirler.

**"algler"** Fotosentetik sucul Chromalveolata [5] ve bazı Plantae [8] gruplarının uzaktan akraba çeşitli üyelerini kapsayan kullanışlı bir terim.

**alveolata üyeleri** (*Alveolata*) [7] Plazma zarını destekleyen, yassılaşmış keseciklerden (alveoller) oluşmuş bir tabakaya sahip olan tek hücreli ökaryotlar. Alveolata'nın belli başlı grupları arasında dinoflagellatlar [52], Apicomplexa üyeleri [53] ve silliler [54] yer alır.

**amborella** (*Amborella*) [60] New Caledonia'da bulunan çalılar ya da küçük ağaçlar. Bu bitkiler, yaşayan diğer kapalı tohumluların [14] kardeş grubu oldukları sanılmaktadır.

**ambulacraria üyeleri** (*Ambulacraria*) [30] Derisidikenliler [119] ve yarım kordalılar [120].

**amfibiler** (*Amphibia*) [129] Epidermal pullar, tüyler ya da kıllar içermeyen ve bezler bulunan deriye sahip olan dört üyeliler [36]. Doğrudan gelişim de yaygın olmasına karşın, amfibi türlerinin çoğu, sucul bir larval formdan karasal bir ergin forma tam bir başkalaşım geçirirler. Belli başlı amfibi grupları arasında, kurbağalar, kara kurbağaları (Anura), semenderler ve bacaksız kurbağalar yer alır.

**amfipodlar** (*Amphipoda*) Birçok denizel ve tatlısu habitatında bol olarak bulunan küçük kabuklular[117]. Bu organizmalar, herbivor, leş yiyici ve küçük predatörler olarak önemlidirler; birçok sucul organizmanın önemli besin kaynağını oluştururlar.

**amipler** (*Amoebozoa*) [85] Hareket etmede ve besinleri yutmada lob şeklindeki yalancı bacaklarını kullanan ökaryot [4] grubu. Amoebozoa'nın belli başlı grupları arasında, Lobosea, plazmodiyal cıvıksı mantarlar, hücresel cıvıksı mantarlar yer alır.

**amniyotlar** (*Amniota*) [37] Memeliler, sürüngenler ve onların soyu tükenmiş olan yakın akrabaları. Bu hayvanlar, amniyotik yumurta (amniyon, koriyon ve allantoyisten oluşan zar grubuna sahiptir), suya geçirimsiz epidermis (epidermal pullara, kıllara ya da tüylere sahip) ve erkek bireylerde iç döllenmeye olanak sağlayan penisin bulunması gibi, karasal yaşama uyumu sağlayan pek çok özelliğe sahip olmalarıyla karakterizedirler.

**anthozoa üyeleri** (*Anthozoa*) Cnidaria'nın [98] bir büyük grubu. Denizşakayıklarını, deniz kalemlerini ve mercanları içerir.

**apicomplexa üyeleri** (*Apicomplexa*) [53] Yaşam döngülerinin bazı evrelerinde apikal kompleks adı verilen yapıya sahip olmalarıyla tanınan parazitik Alveolata [7] üyeleridir.

**arbusküler mikorizal fungi** (*Glomeromycota*) [88] Bitki kökleriyle yakın simbiyotik ilişkiye girmiş olan bir mantar [19] grubu.

**archosaur üyeleri** (*Archosauria*) [39] Dinozorları ve timsahları [134] içeren sürüngen[38] grubu. Dinozor gruplarının çoğu, Kretase döneminin sonunda ortadan kalkmıştır; kuşlar [133], yaşayan yegane dinozorlardır.

**arkeler** (*Archaea*) [3] Çekirdekten yoksun ve hücre duvarında peptidoglikan içermeyen bir hücreli organizmalar. Bir zamanlar bakterilerle birlikte gruplandırılmış olan bu organizmalar, kendilerini farklı kılan zar lipitlerine sahiptirler.

**at kılı solucanları** (*Nematomorpha*) [111] Tatlısularda yaşayan oldukça ince ve uzun vücuda sahip olan Ecdysozoa'ya [27] ait solucan grubu. Bu hayvanlar, ergin dönemlerinde beslenmezler ve larva döneminde böceklerin ve tatlısu ıstakozlarının parazitidir.

**atkuyrukları** (*Sphenophyta* ya da *Equisetophyta*) [66] Halkalar şeklinde dizilmiş indirgenmiş megafillere sahip olan damarlı bitkiler [11].

**atnalı yengeçleri** (*Xiphosura*) Dış kısımlarında yer alan büyük kabukları, karapas, abdomen ve kuyruk benzeri telson olmak üzere üç kısımdan meydana gelmiş denizel keliserliler [115]. Günümüzde yaşayan sadece beş türü mevcuttur; fakat fosil formlardan birçok ilave türü bilinmektedir.

## -B-

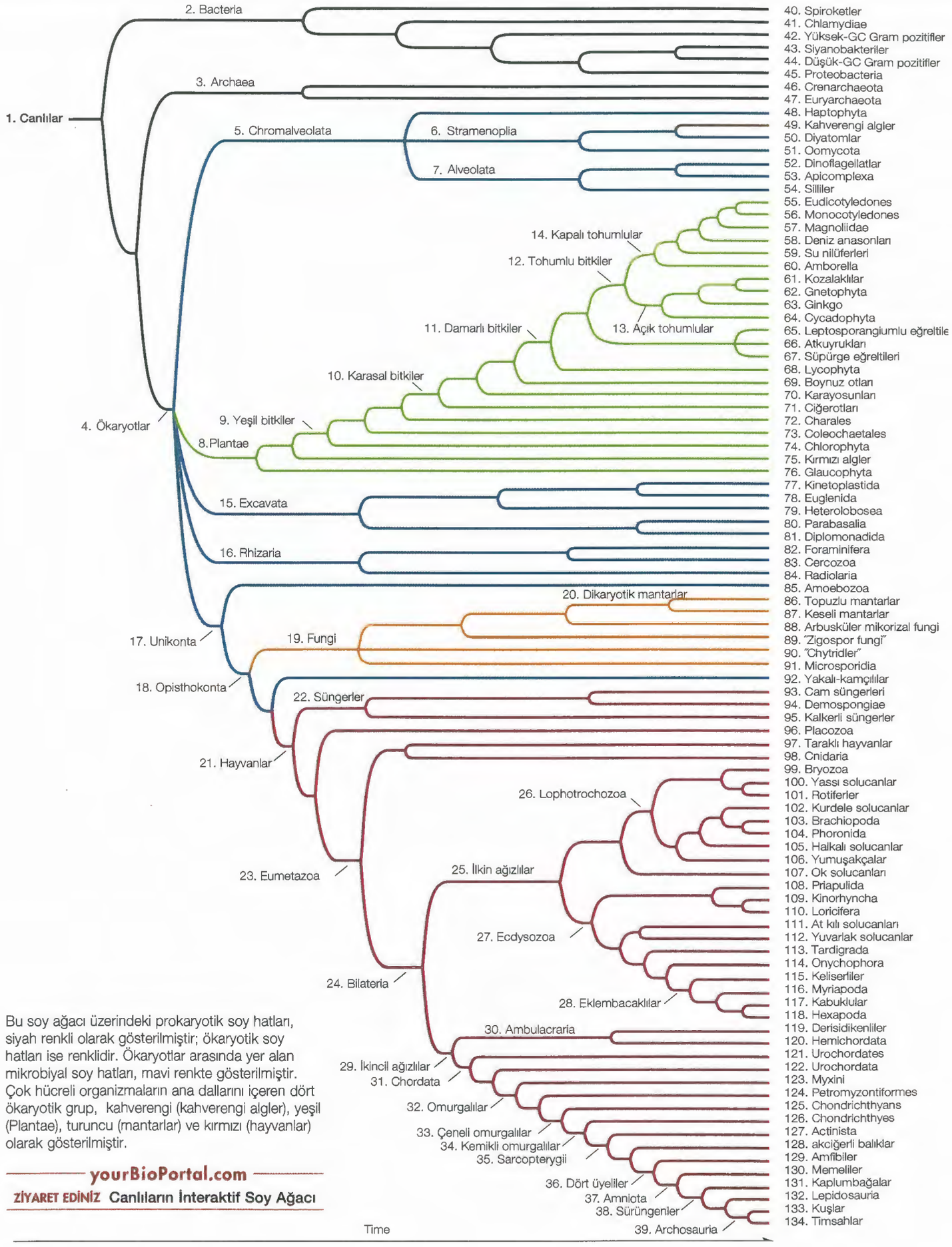
**bacaksız amfibiler** (*Gymnophiona*) Zeminde tünel açan ya da sucul olan amfibi [129] grubudur. Vücutları ince ve uzun olup bacaklardan yoksundur, kısa bir kuyrukları vardır (ya da kuyruk hiç yoktur), gözler indirgenmiştir ve deriyle ya da kemikle örtülmüştür, baş üzerinde bir çift duyu tentakülü yer alır.

**bakteriler** (*Eubacteria*) [2] Çekirdekten yoksun, kendilerine özgü ribozomlar ve başlatıcı tRNA'ya sahip olan ve genellikle hücre duvarlarında peptidoglikan içeren bir hücreli organizmalar. Farklı bakteri grupları, nükleotid sekans verileri esas alınarak ayırt edilir.

**banyosüngerleri** (*Demospongiae*) [94] Tüm sünger türlerinin %90'ınından fazlasını içeren süngerlerin [22] üç grubunun en büyük olanı. Bu süngerler, silisten yapılmış spiküllere, spongin liflere (protein) ya da her ikisine de sahiptirler.

**batraklar** (*Cephalochordata*) *Bakınız* sefalokordatlar [121].

**bilateral simetrililer** (*Bilateria*) [24] Bu hayvan grubu, bilateral simetriğe ve belirgin üç ayrı doku tabaksına (endoderm, ektoderm ve mezoderm) sahiptir. İlkin ağızlıları [25] ve ikincil ağızlıları [29] içerirler.




Bu soy ağacı üzerindeki prokaryotik soy hatları, siyah renkli olarak gösterilmiştir; ökaryotik soy hatları ise renklidir. Ökaryotlar arasında yer alan mikrobiyal soy hatları, mavi renkte gösterilmiştir. Çok hücreli organizmaların ana dallarını içeren dört ökaryotik grup, kahverengi (kahverengi algler), yeşil (Plantae), turuncu (mantarlar) ve kırmızı (hayvanlar) olarak gösterilmiştir.

yourBioPortal.com
ZİYARET EDİNİZ Canlıların İnteraktif Soy Ağacı

**boynuz otları** (*Anthocerophyta*) [69] Sporofitleri kaideden (zeminden itibaren) gelişen damarsız bitkiler. Hücreleri, bir tane plaka şeklinde iri kloroplast taşır.

**böcekler** (*İnsecta*) [123] Hexapoda [118] içerisindeki en büyük grup. Böcekler, dışarıya bakan ağız parçalarına ve Johnston organı adı verilen duyu reseptörü taşıyan bir çift antene sahip olmalarıyla karakterizedir. Çoğu, ergin dönemlerinde iki çift kanada sahiptir. Böcekler, diğer tüm canlı [1] gruplarının sahip oldukları toplam tür sayısından daha fazla sayıda, tanımlanmış türe sahiptir ve birçok türü de keşfedilmeyi beklemektedir. Belli başlı böcek grupları, Tablo 32.2'de verilmiştir.

**brachiopodlar** (*Brachiopoda*) [103] İki kapağı birbirine benzeyen ve birbirine menteşelenmiş olan kabuğa sahip olan ve kabuk kapakları orta çizgide simetrik bir şekilde karşılaşan Lophotrochozoa [26] üyeleridir. Kabuklarının simetrik olması dışında yüzeysel olarak midyelere benzerlik gösterirler.

## -C-

**cam süngerleri** (*Hexactinellida*) [93] İskeletleri silisten oluşmuş dörtlü ya da altılı sivri uçlu spiküllerden meydana gelmiş olan süngerler.

**canlılar** (*Life*) [1] Yaşamakta olan tüm organizmaları içerisine alan monofiletik grup. Nükleik asit-temelli genetik sisteme (DNA ya da RNA), metabolizmaya ve hücresel yapılara sahip omlarıyla karakterize edilirler. Virüsler gibi bazı parazitik formlar, bu özelliklerin bazılarını ikincil olarak kaybetmişlerdir ve gereksinimlerini karşılamak için kendi konaklarının hücresel ortamına güvenirler.

**cercozoa üyeleri** (*Cercozoa*) [83] İplik şeklindeki yalancı bacaklarıyla hareket eden bir hücreli ökaryotlar [4]. Bu grup foraminiferler [82] ve ışınlılar [84] ile birlikte Rhizaria'yı [16] oluşturur.

**Charales** [72] Komşu hücreleri arasında plazmodesmataya sahip olan, dallanan ve apikal büyüme gösteren çok hücreli yeşil algler. Karsal bitkilerin [10] yaşayan en yakın akrabalarıdır; yumurtaları ana birey üzerinde alıkonulur.

**Chromalveolata üyeleri** (*Chromalveolata*) [5] Bazı moleküler kanıtlar tarafından desteklense de kloroplastları bir kırmızı algden köken almış olduğu söylenen tartışmalı grup. Belli başlı Chromalveolata grupları arasında Alveolata [7], Stramenopila [6] ve Haptophyta [48] yer alır.

**"chytridler"** [90] Kamçılı gametlere sahip olan çoğu sucul, mikroskobik fungusların [19] oluşturduğu parafiletik grup için kullanılan kullanışlı bir terim. Bazılarında, döl almaşı görülür.

**ciğerotları** (*Hepatophyta*) [71] Stomaları olamayan iletim demetsiz bitkiler; sporofitin sapı, bitkinin tüm uzunluğu boyunca uzanır.

**Cnidaria üyeleri** (*Cnidaria*) [98] Avlarını yakalamak ve kendilerini savunmak için özelleşmiş iğneleyici organellere (nematositler) ve kör bir kese şeklinde olan gastrovasküler boşluğa sahip olan, sucul, çoğu denizel olan Eumetazoa [23] üyeleri. Taraklı hayvanlar, yaşayan en yakın akrabalarıdır [97].

**Coleochaetales** [73] İnce duvarlı hücrelerden oluşmuş yassı filizlerle karakterize edilen çok hücreli yeşil algler. Bunların, Charales [72] ve karasal bitkilere [10] kardeş grup olduğu düşünülmektedir.

**Crenarchaeota üyeleri** (*Crenarchaeota*) [46] Arkelerin [3] rRNA baz sekansı esas alınarak tanımlanan ve çeşitlilik gösteren büyük bir grubu. Bunların çoğu, aşırı termofiliktir (ekstrem ortamlarda yaşarlar); fakat bu grup, aynı zamanda, denizel ortamlarda en bol arkeler olabilirler.

## -Ç-

**çeneli omurgalılar** (*Gnathostomata*) [33] Ağızlarında çeneleri bulunan omurgalıların [32] büyük grubu. Bu grupta kıkırdaklı balıklar [125], ışın yüzgeçli balıklar [126] ve Sarcopterygii [35] yer alır.

**çeneliler** (*Gnathostomata*) *Bakınız* çeneli omurgalılar [33].

**çiçekli bitkiler** *Bakınız* kapalı tohumlular [14].

**damarlı bitkiler** (*Tracheophyta*) [11] Ksilem ve floemleri olan bitkiler. Belli başlı grupları arasında Lycophyta [68] ve Euphyllophyta yer alır.

## -D-

**dekapodlar** (*Decapoda*) Vücutlarının thoraks bölgesinde yer alan sekiz çift üyeden beş çifti bacak olarak işlev gören (maksilliped olarak isimlendirilen diğer üç çift üye ağız parçası olarak işlev görür), denizlerde, tatlısularda ve yarı karasal olarak yaşayan kabuklu [117] grubu. Bu grup içerisinde yengeçler, ıstakozlar, kerevitler ve karidesler yer alır.

**deniz fıskiyeleri** (*Ascidiacea*) "Deniz fıskiyeleri"; tulumluların [122] en büyük grubu. Aynı zamanda tunikatlar olarak da bilinen bu grup, ergin dönemde sesildirler, denizlerde yaşarlar ve torba şeklindeki filtreleriyle yiyecekleri süzerek beslenirler.

**deniz fıskiyeleri** *Bakınız* Ascidiacea.

**deniz örümcekleri** (*Pycnogonida*) Bu hayvanlar, bu kitapta keliserlilerin [115] bir grubu olarak ele alınmıştır, fakat bazen eklembacaklıların [28] bağımsız bir grubu olarak düşünülür. Deniz örümcekleri, indirgenmiş bir gövdeye, ince ve çok uzun bacaklara sahiptir.

**deniz örümcekleri** *Bakınız* Pycnogonida.

**denizanaları** (*Scyphozoa*) Yaşam döngülerinde medüz formunun baskın olduğu denizlerde yaşayan Cnidaria [98] grubu. Genellikle denizanaları olarak bilinirler.

**denizhıyarları** (*Holothuroidea*) İnce uzun hıyar biçiminde vücuda ve derimsi bir vücut örtüsüne sahip derisidikenliler [119]. Bu hayvanlar, okyanusların tabanında leş yiyicidirler.

**denizkestaneleri** (*Echinoidea*) Kabuğu dikenlerle kaplı olan derisidikenliler [119]. Çoğunluğu küremsi vücuda sahip olmasına karşın bazı grupların (kum dolarları gibi) vücutları yassılmıştır.

**denizlaleleri** (*Crinoidea*) Ağzı anüsün yanında yer alan U biçiminde bir bağırsağa ve ağzın etrafında dizilmiş olan beslenme kollarına sahip olan derisidikenliler [119]. Bu hayvanlar, bir sap aracılığıyla zemine bağlanırlar ya da serbest yüzücüdürler. Denizlaleleri, orta ve geç Paleozoik döneminde çok boldular; fakat günümüzde sadece birkaç yüz kadar yaşaya türe sahiptirler. Deniz zambaklarını ve tüylü yıldızları içerirler.

**denizyıldızı** (*Asteroidea*) *Bakınız* deniz yıldızları.

**denizyıldızları** (*Asteroidea*) Vücudun merkezindeki belirgin diskten çıkarak ışınsal olarak uzanan beş tane (ya da daha fazla sayıda) kalın "kola" sahip olan derisidikenliler [119].

**derisidikenliler** (*Echinodermata*) [119] Yaşamlarının en azından bazı evrelerinde beşin katları şeklinde ışınsal simetriye sahip, kalsifiye olmuş plakalardan ve dikenlerden yapılmış iç iskeletleri olan denizlerde yaşayan ikincil ağızlıların büyük bir grubu. Denizyıldızlarını, denizlalelerini, denizkestanelerini, denizhıyarlarını ve yılan yıldızlarını içerirler.

**dikaryotik funguslar** (*Dikarya*) [20] Genetik olarak birbirinden farklı olan iki haploid çekirdeğin birlikte yer aldığı ve bu çekirdeklerin aynı hif içerisinde bölündüğü fungus [19] grubu; topuzlu fungusları [86] ve keseli fungusları [87] kapsar.

**dinoflagellatlar** (*Dinoflagellata*) [52] Bir tanesi ekvatoriyal oluk içerisinde ve diğeri uzunlamasına oluk içerisinde yer alan iki kamçıya sahip olan Alveolata [7] grubu; çoğu fotosentetiktir.

**diplomonadlar** (*Diplomonadida*) [81] Mitokondrilerden yoksun olan bir grup ökaryot [4]; bu organizmaların çoğunun ikili hücreleri, iki tane çekirdeğe ve bu hücrelerin her biri dört tane kamçıya sahiptir.

**diyatomlar** (*Bacillariophyta*) [50] İki parçadan oluşmuş silisli hücre duvarlarına sahip olan birhücreli Stramenopila [6] üyeleri.

**dört üyeliler** (*Tetrapoda*) [36] Sarcopterygii'nin [35] ana grubu olup amfibileri [129] ve amniyotları [37] içerir. İsimlerini sahip oldukları dört tane eklemli üyeden (ancak bu üyeler, bazen ikincil olarak indirgenmiş olabilir ya da birkaç dört üyeli grubunda tamamen kaybedilmiş olabilir) almışlardır.

**düşük-GC Gram pozitifler** (*Firmicutes*) [44] DNA'larında düşük (G+C)/(A+T) oranına sahip olan çeşitlilik gösteren bakteri [2] grubu; Gram-pozitifler, çoğunlukla fakat her zaman değil, endospor üretirler.

**Ecdysozoa üyeleri** (*Ecdysozoa*) [27] İlkin ağızlıların [25] iki ana grubundan biri. Bu grup, dış iskeletlerinin periyodik olarak değiştirilmesiyle tanınır. Yuvarlak solucanlar [112] ve eklembacaklılar [28], Ecdysozoa'nın en büyük iki grubudur.

## -E-

**eklembacaklılar** (*Arthropoda*) Ecdysozoa'nın [27] en büyük grubu. Eklembacaklılar, dayanıklı dış iskelete, segmentli vücuda ve eklemli bacaklara sahip olmalarıyla tanınırlar. Bu grup içerisinde keliserliler [115], Myriapoda [116], kabuklular [117] ve Hexapoda (böcekler ve onların akrabaları) [118] yer alır.

**embriyofitler** *Bakınız* karasal ortamda yaşayan bitkiler [10]

**Eumetazoa üyeleri** (*Eumetazoa*) [23] Farklı hücrelerin oluşturduğu iyi organize olmuş doku tabakalarıyla, simetrileriyle, sindirim kanalıyla ve sinir sistemleriyle karakterize olmuş hayvanlar (gerçi bazı Eumetazoa üyelerinde bu özelliklerin bir kısmı ikincil olarak kaybolmuştur).

**euphyllofitler** (*Euphyllophyta*) Lycofitlere kardeş grup olan damarlı bitkilerin bu grubu, megafillere sahip olan tüm bitkileri kapsar.

**euryarkeler** (*Euryarchaeota*) [47] Arkelerin rRNA sekansı esas alınarak teşhis edilen büyük bir grubu. Bu grup, birçok metanojen organizmayı, aşırı halofilleri ve termofilleri kapsar.

**"eğreltiler"** Ekseriyetle genç yaprakları katlanmaksızın uç kısımda sarmal oluşturmuş olan ve bileşik yapraklara benzerlik gösteren geniş yapraklara sahip olan damarlı bitkiler

[11]. Monofiletik grup olamamalarına karşın çoğu eğrelti türü, bir monofiletik klad olan Pteridopsida ya da Polypodiopsida içerisinde yer alır [65].

**Eutheria üyeleri** (*Eutheria*) Vivipar olan memeli grubu [130]. Bu hayvanlar doğduklarında çok iyi gelişmişlerdir (memelilerin diğer iki grubu olan Prototheria ve keselilere göre). Avustralya ve Güney Amerika dışında yaşayan çok bilindik diğer memelilerin çoğu, Eutheria üyesidir (bakınız Tablo 33.1).

**Excavata üyeleri** (*Excavata*) [15] Kamçıya sahip olan birhücreli ökaryotların çeşitlilik gösteren bir grubu; bu organizmaların çoğu, bir beslenme oluğuna sahiptir ve bazıları mitokondriden yoksundur.

## -F-

**foraminiferler** (*Foraminifera*) [82] Yiyecekleri yakalayıcı bir ağ oluşturmak üzere dallanmış ince yalancı bacaklara sahip olan amipsi organizmalar. Bu organizmaların çoğu, kalsiyum karbonattan meydana gelmiş bir dış kabuk oluşturur.

## -G-

**ginkgo** (*Ginkgophyta*) [63] Yaşayan sadece tek bir türle temsil edilen bir açık tohumlu [13] grubu. Kızsaçının (ginkgo) tohumu, yumurtalıktan köken almayan etsi bir dokuyla kuşatılmıştır; onun için bu bir meyve değildir.

**glaucofitler** (*Glaucophyta*) [76] Kloroplastları peptidoglikanın izlerini taşıyan birhücreli tatlısu algleri. Peptidoglikan, bakterilerin hücre duvarının yapı maddesidir.

**gnetofitler** (*Gnetophyta*) [62] Üç tane çok farklı soy hattına sahip olan açık tohumlu [13] grubu; bu bitkilerin tümü, diğer açık tohumluların aksine damarlı oduna sahiptirler.

## -H-

**halkalı solucanlar**(*Annelida*) [105] Toprak solucanlarını, sülükleri ve poliketleri içeren segmentli solucanlar. Lophotrochozoa'nın [26] büyük gruplarından birisidir.

**haptofitler** (*Haptophyta*) [48] Bir hücreli, fotosentetik Chromalveolata [5] üyeleri; uzunlukları birbirinden birazcık farklı olan iki tane kamçıya sahiptirler. Kamçılarının yüzeyi düzdür. Fitoplankton olarak bol miktarlarda bulunurlar; bazıları denizel alg patlamaları oluşturur.

**hayvanlar** (*Animalia* ya da *Metazoa*) [21] Çok hücreli heterotrof ökaryotlar. Hayvanların büyük çoğunluğu Bilateria [24] grubuna aittir. Hayvanların diğer grupları arasında Cnidaria [98], Ctenophora [97], Placozoa [96] ve süngerler [22] yer alır. Hayvanların yaşayan en yakın akrabaları, yakalıkamçılılardır [92].

**Heterolobosea üyeleri** (*Heterolobosea*) [79] Ameboid, kamçılı ve kist şeklindeki evreler arasında dönüşüm geçirebilen renksiz Excavata [15] üyeleri.

**Hexapoda üyeleri** (*Hexapoda*) [118] Altı tane yürüme bacağının (atasal eklembacaklılardaki bacak sayısı indirgenmiştir) ve üç segmentli thoraksın varlığıyla tanınan eklembacaklı grubu. Bu grup, böcekleri ve onların akrabalarını içerir (bakınız Tablo 32.2).

**hücresel cıvıksı mantarlar** (*Dictyostelida*) Stres altında olduklarında çok hücreli bir pseudoplazmodyum oluşturmak üzere bir araya toplanan bireysel amiplerin yer aldığı Amoebozao [85] üyeleri.

**Hydrozoa üyeleri** (*Hydrozoa*) Bir Cnidaria [98] grubu. Bazı türlerinde evrelerden biri ya da diğeri ortadan kalkmış olmasına karşın, çoğu türü hem medüz ve hem de polip evresi geçirir.

## -I-

**ışın-yüzgeçli balıklar** (*Actinopterygii*) [126] Tatlısularda ve denizlerde yaşayan kemikli omurgalıların [34] çok fazla çeşitlilik gösteren grubu. Bu hayvanlar, çoğunlukla hidrostatik organ olarak işlev gören indirgenmiş yüzme keselerine ve yumuşak ışınlarla (lepidotrichia) desteklenmiş yüzgeçlere sahiptir. İnsanların aşina olduğu balıkların çoğu bu grup içerisinde yer alır.

## -İ-

**ikincil ağızlılar** (*Deuterostomia*) [29] Bilateria [24] grubunun iki ana dalından bir tanesi; gelişimin erken evresinde embriyoda oluşan blastoporun karşı tarafında ağız şekillenir (ilkin ağızlılardakine zıt olarak). Ambulacraria [30] ve Chordata [31] gruplarını içerir.

**ilkin ağızlılar** (*Protostomia*) [25] Bilateria'nın [24] iki ana grubundan bir tanesi. İlkin ağızlılardaki ağız, (ikincil ağızlılardakine zıt olarak) tipik olarak, erken gelişim sırasındaki blastopordan (eğer varsa) gelişir. Belli başlı ilkin ağızlı grupları, Lophotrochozoa [26] ve Ecdysozoa'dır [27].

**izopodlar** (*İsopoda*) Sıkı bir başın, sapsız bileşik gözlerin, dört çift ağız parçasının bulunmasıyla karakterize olmuş kabuklular [117]. Bu hayvanlar, tuzlu, tatlı ve acı sularda geniş bir şekilde yayılmış bol miktarlarda bulunan hayvanlardır; bazı türleri ise (tespihböcekleri) karasal ortamlarda yaşar.

## -K-

**kabuklular** (*Crustacea*) [117] Vücutları baş, thoraks ve abdomenden oluşmuş (baş ve thoraks kaynaşmış olabilir), denizlerde, tatlısularda ve karasal ortamlarda yaşayan eklembacaklıların [28] ana gruplarından birisi; bu hayvanların vücudu kalın bir dış iskeletle örtülüdür ve üyeleri iki dallıdır. Kabuklular, nauplius larvasından başkalaşım geçirirler. Bu grupta, dekapodlar, izopodlar, krill, kazmidyeleri, amfipodlar, kopepodlar ve ostrakodlar yer alır.

**kafadanbacaklılar** (*Cephalopoda*) Tipik yumuşakça ayağının kaslı hidrostatik kollara ya da tentaküllere dönüşmüş olduğu aktif, avcı yumuşakçalar [1061]. Bu grupta ahtapotlar, mürekkepbalıkları ve nautiluslar yer alır.

**kafataslılar** (*Craniata*) Bazı biyologlar, Myxini [123] grubunu omurgalılardan [32] çıkarırlar ve bu iki grubu birlikte ifade etmek için kafataslılar terimini kullanırlar.

**kahverengi algler** (*Phaeophyta*) [49] Çok hücreli olan ve hemen hemen tamamıyla denizlerde yaşayan bu Stramenopila [6] üyeleri, kloroplastlarında klorofil *a* ve klorofil *b* pigmentinin yanında genellikle fukoksantin içerir.

**kalkerli süngerler** (*Calcarea*) [95] Spikülleri kalsiyum karbonattan meydana gelmiş olan ve süzüntüyle beslenen denizel süngerler.

**kapalı tohumlular** (*Anthophyta* ya da *Magnoliophyta*) [14] Çiçekli bitkiler. Kapalı tohumluların belli başlı grupları arasında tek çenekliler, çift çenekliler ve Magnoliidae üyeleri yer alır.

**kaplumbağalar** (*Testudines*) [131] Vücutları bir kemik karapas (üst kabuk) ve bir plastron (alt kabuk) ile koruma altına alınmış olan sürüngen [38] grubu.

**karasal bitkiler** (*Embryophyta*) [10] Embriyosu koruyucu yapılar içerisinde gelişen bitkiler; aynı zamanda embriyofitler de denir. Sporofitler ve gametofitler çok hücrelidir. Karasal bitkiler, kütikülaya sahiptirler. Belli başlı grupları, ciğerotları [71], karayosunları [70], boynuz otları [69] ve damarlı bitkilerdir [11].

**kazmidyeleri** (*Cirripedia*) İki kez başkalaşım geçiren kabuklular [117] grubu. İlk olarak beslenen planktonik larvadan beslenmeyen yüzücü larvaya değişim ve ondan sonrada "kabuk" oluşturan sesil ergine başkalaşım görülür. Kabukları 4-8 plakadan meydana gelmiş olup sert bir zemine sıkıca bağlanmıştır.

**keliserliler** (*Chelicerata*) [115] Yiyecekleri sıkıca tutmada kullanılan (çoğu diğer eklembacaklıların çiğneyici mandiblelerine zıt olarak) sivri uçlu üyelere sahip olan eklembacaklılar [115]. Bu grup içerisinde örümcekgiller, at nalı yengeçleri, deniz örümcekleri ve soyu tükenmiş deniz akrepleri yer alır.

**kemikli omurgalılar** (*Osteichthyes*) [34] Bünyelerindeki iskeletleri, kemik oluşturmak üzere genellikle kemikleşmiş olan omurgalılardır [32]. Işın yüzgeçli balıkları [126], sölekantları [127], akciğerli balıkları [128] ve dört üyelileri [36] içerir.

**keseli mantarlar** (*Ascomycota*) [87] Eğer organizma çok hücreliyse içerisinde mayotik ürünler bulunan keseleri (askus) taşıyan mantarlar. Bazıları bir hücrelidir.

**keseliler** (*Marsupialia*) [130] Dişi bireylerinde, tipik olarak, yavruların büyütüldüğü bir kesenin (gelişimlerinin çok erken evresinde doğmuş olan yavruların büyütüldüğü) yer aldığı memeli grubu. Bu grup içerisinde keseli sıçanlar, koala ve kangurular yer alır.

**kıkırdaklı balıklar** (*Chondrichthyes*) [125] Çeneli omurgalıların [33] iki ana grubundan birisi; köpekbalıklarını, vatozları ve kimeraları kapsar. Kıkırdak iskelete ve çift yüzgeçlere sahiptirler.

Kıkırdaklı balıkların [125] en büyük grubu. Köpekbalıklarını, tırpana balıklarını ve vatoz balıklarını içerir. Yaşamakta olan diğer kıkırdaklı balıkların (kimeralar) aksine bu balıklar, değiştirilebilir dişlere sahiptirler.

**kırmızı algler** (*Rhodophyta*) [75] Kloroplastlarında fikoeritrin pigmentinin varlığıyla karakterize olmuş çoğunluğu çok hücreli olan denizlerde ve tatlısularda yaşayan algler.

**kimeralar** (*Holocephali*) Denizlerin dip kısımlarında yaşayan pulsuz kıkırdaklı balık [125] grubu; bu hayvanlar kalıcı (diğer kıkırdaklı balıklarda bulunan değiştirilebilir dişlerden ziyade), öğütücü tipte iri diş plakalarına sahiptir.

**Kinetoplastida üyeleri** (*Kinetoplastida*) [77] İçerdikler tek bir mitokondrilerinin içerisinde kinetoplastın (çok sayıda dairesel DNA molekülü içeren yapı) bulunmasıyla karakterize edilen birhücreli kamçılı organizmalar.

**Kinorhyncha üyeleri** (*Kinorhyncha*) [109] On üç segmentli vücuda ve geri çekilebilen bir hortuma sahip olan küçük (<1 mm) denizel Ecdysozoa üyeleri.

**kitonlar** (*Polyplacophora*) Yassılmış olan vücutlarının sırt kısmında birbiriyle eklemli sekiz plakadan oluşmuş bir koruyucu kalker plakaya sahip olan, yavaş hareket eden yumuşakçalardır[106].

**klamidiyalar** (*Chlamydiae*) [41] Çok küçük Gram-negatif bakteri grubu; bunlar, diğer organizmaların hücrelerinin içerisinde parazitik olarak yaşarlar.

**klitellumlular** (*Clitellata*) Gonadları hayvanın baş kısmına doğru yer alan bir şişkinlik (klitellum adı verilir) içerisinde yer alan halkalı solucanlar [105]. Toprak solucanlarını (oligoketler) ve sülükleri içerir.

**klorofitler** (*Chlorophyta*) [74] Yeşil alglerin en bol ve en fazla çeşitlilik gösteren grubu; bu grup, tatlısularda, denizlerde ve karasal ortamlarda yaşayan formları içerir. Bazıları birhücreli, bazıları koloni oluşturan ve bazıları da çok hücreli olan organizmalardır. Klorofitler, fotosentezlerinde klorofil *a* ve *c* pigmentlerini kullanırlar.

**Korarchaeota üyeleri** (*Korarchaeota*) Sadece, sıcak su kaynaklarından elde edilen nükleik asitlere dayalı kanıtlardan bilinen arke grubu [3]. Bunların Archaea içerisindeki filogenetik akrabalık ilişkileri bilinmemektedir.

**kordalılar** (*Chordata*) [31] İkincil ağızlıların [29] iki ana grubundan birisi; notokordon varlığıyla (en azından gelişimin bazı noktalarında), içi boş dorsal sinir kordonuyla ve post-anal kuyruğun bulunmasıyla karakterizedirler. Cephalochordata [121], Urochordata [122] ve Vertebrata [32] gruplarını kapsar.

**koşucu kuşlar** (*Palaeognathae*) İkincil olarak uçma yeteneklerini kaybetmiş ya da uçma yetenekleri zayıf olan kuş grubu [133]. Bu grup, uçma yeteneği olmayan kuşları (Afrika devekuşları, emu, Amerika devekuşları, kiviler ve tepeli devekuşları) ve uçma yeteneği zayıf olan Tinamiformes türlerini kapsar.

**kozalaklılar** (*Pinophyta* ya da *Coniferophyta*) [61] Kozalak taşıyan, odunsu tohumlu bitkiler [12].

**krill** (*Euphausiacea*) Zooplanktonun önemli bileşenlerini teşkil eden karides benzeri denizel kabuklu [117] grubu.

**kurdele solucanlar** (*Nemertea*) [102] Avı yakalamada kullanılan içi dışına dönebilen bir hortuma sahip olan segmentsiz Lophotrochozoa [26] grubu. Çoğu denizeldir, ancak bazı türleri tatlısularda ya da karada yaşar.

**kuşlar** (*Aves*) [133] Tüyleri olan, uçan (ya da ikincil olarak uçma yeteneklerini kaybetmiş olan) dört üyeliler [36].

**kuyruksuz kurbağalar** (*Anura*) Kurbağaları ve kara kurbağalarını içeren bu grup yaşayan amfibilerin [129] en büyük grubudur. Bu hayvanlar, kuyruktan yosundur, omurga sütunu kısadır ve uzamış olan arka bacakları sıçramaya uyum sağlamıştır. Türlerinin çoğu, iribaş adı verilen sucul larvaya sahiptir.

**kürekayaklılar** (*Copepoda*) Denizlerde, tatlısularda ya da nemli karasal habitatlarda bol miktarlarda bulunan küçük vücutlu kabuklu hayvanlar [117]. Bu hayvanların tek bir gözü, uzun antenleri vardır; vücutlarının şekli, gözyaşı damlası şeklindedir.

**kütük ayaklılar** (*Onychophora*) [114] Birçok çift yumuşak ve segmentsiz tırnaklı bacaklara sahip olan ince uzun ve segmentli olan Ecdysozoa [27] grubu. Aynı zamanda kadife solucanları olarak da bilinirler.

## -L-

**Larvacea üyeleri** (*Larvacea*) Yaşamları boyunca hem notokordlarını ve hem de sinir kordonlarını koruyan, tek başlarına yaşam süren planktonik Urochordata [122] üyeleri.

**Lepidosauria** (*Lepidosauria*) [132] Pulları üst üste binen sürüngenler [38]. Bu grupta tepegözler ve Squamata üyeleri (kertenkeleler, yılanlar ve bacaksız kertenkeleler) yer alır.

**leptosporangiumlu eğreltiler** (*Pteridopsida* ya da *Polypodiopsida*) [65] Genellikle bileşik yaprak benzeri geniş yapraklar taşıyan ve yapraklar üzerinde ince duvarlı sporangiyumlara sahip olan damarlı bitkiler [11].

**likofitler** (*Lycopodiophyta*) [68] Mikrofillere sahip olmalarıyla karakterize olmuş damarlı bitkiler [11]; bu grup içerisinde topuzlu yosunlar, başaklı karayosunları ve İsoetes türleri yer alır.

**Lobosea üyeleri** (*Lobosea*) Bir hücreli amiplerin [85] bir grubu; en fazla bilinen amipleri kapsar (örneğin, *Amoeba proteus*).

**"lofoforlular"** Monofletik bir grup değildirler. Lofofor adı verilen (ağzın etrafında U-biçiminde ya da dairesel bir halka üzerinde bir ya da iki sıra şeklinde dizilmiş olan, içerisi boş silli tentaküllerden oluşmuş yapı) beslenmeyle ilgili bir yapıya sahip olan birkaç Lophotrochozoa grubunu belirtmede kullanılan uygun bir terim.

**Lophotrochozoa üyeleri** (*Lophotrochozoa*) [26] İlkin ağızlıların [25] iki ana grubundan biri. Bu grup morfolojik olarak çeşitlilik gösterir; ve özellikle gen sekanslarından elde edilen verilerle desteklenmektedirler. Bryozoa üyelerini [99], yassı solucanları [100], rotiferleri [101], kurdele solucanları [102], Brachiopoda üyelerini [103], Phoronida üyelerini [104], halkalı solucanları [105] ve yumuşakçaları [106] kapsar.

**Loricifera üyeleri** (*Loricifera*) [110] Vücutları dört kısımdan oluşmuş ve altı plakayla kaplanmış olan küçük (<1 mm) Ecdysozoa [27] üyeleridir.

## -M-

**manolyagiller** (*Magnoliidae*) [57] Tek açıklıklı polen tanelerine ve iki tane çeneğe sahip olan kapalı tohumlu [14] grubu. Bu büyük grup, esas olarak nükleotid sekansı verilerine göre tanımlanmıştır; eudikotilodonlara ve monokotilodonlara diğer küçük üç kapalı tohumlu grubundan daha yakın akrabadırlar.

**mantarlar** (*Fungi*) [19] Beslenmeleri hücre dışında sindirilen maddelerin emilmesine dayalı olan ökaryotik heterotroflar; hücre duvarları kitin içerir. Belli başlı mantar grupları arasında Microsporidia [91], "chytridler" [90], "zigosporlu mantarlar" [89], arbüsküler mikorhizal mantarlar [88], keseli mantarlar [87] ve topuzlu mantarlar [86] yer alır.

**"mayalar"** Birbirinden uzaktan akraba bir hücreli mantar [19] gruplarını belirtmek için kullanılan bir terim.

**memeliler** (*Mammalia*) [130] Derileri kısmen ya da tamamıyla kıllarla kaplı olan dört üyeli [36] grubu; dişiler, yavrularını beslemek için süt üretir. Bu grup içerisinde Prototheria, keseliler ve Eutheria üyeleri yer alır.

**Metazoa üyeleri** (*Metazoa*) *Bakınız* hayvanlar [21].

**microsporidia** (*Microsporidia*) [91] Mitokondrileri olmayan ve kitin içeren hücre duvarına sahip olan parazitik birhücreli mantar [19] grubu.

**midyeler** (*Bivalvia*) Yumuşakçaların [106] büyük bir grubu; midyeleri içerir. Bu hayvanlar, tipik olarak, birbiriyle menteşelenmiş iki kabuğa sahiptir ve bu kabuklar orta çizgi boyunca asimetrik olarak karşılaşırlar.

**mikrobiyal ökaryotlar** *Bakınız* "protistler".

**miryapodlar** (*Myriapoda*) [116] İnce uzun segmentli vücuda sahip olan ve çok sayıda bacakların bulunmasıyla karakterize olmuş eklembacaklılar [28]. Bu grup içerisinde çiyanlar ve kırkayaklar yer alır.

**modern kuşlar** (*Neognathae*) Uçma yeteneği olmayan kuşlar (Afrika devekuşları, emu, Amerika devekuşları, kiviler ve tepeli devekuşları) ve Tinamiformes türleri dışında kalan tüm kuşları içeren ana grup. *Bakınız* koşucu kuşlar.

**monilofitler** (*Monilophyta*) Tohumlu bitkilere [12] kardeş olan damarlı bitki [11] grubu. Bu gruptaki bitkiler, megafillerin hakim olmasıyla karakterizedir. Eğreltiler[65], atkuyrukları [66] ve *Psilotum* türleri [67] bu grup içerisinde yer alır.

**Monogenea üyeleri** (*Monogenea*) Dış parazit olarak yaşam süren yassı solucan [100] grubu.

**monokotiller** (*Monocotyledones*) [56] Tek bir çeneğe, yapraklarında paralel damarlanmaya, saçak kök sistemine, tek açıklıklı polen tanelerine ve ekseriyetle üçün katları şeklinde çiçek organlarına sahip olmalarıyla karakterize olan kapalı tohumlu bitkiler [14].

**Monoplacophora üyeleri** (*Monoplacophora*) Segmentli vücut kısımlarına ve bir tane ince ve yassı olan yuvarlak bilateral simetrik kabuğa sahip olan yumuşakçalar[106].

**Myxini** (*Myxini*) [123] Vücutları ince uzun olup mukuslu deriye ve üç tane yardımcı kalbe ve kısmi kafatasına sahip omurgalılardır [32]; mideleri ve çift yüzgeçleri yoktur. *Aynı zamanda bakınız* Craniata; yuvarlak ağızlılar.

## -N-

**Nanoarchaeota üyeleri** (*Nanoarchaeota*) Son derece küçük olan termofilik arke [3] grubu; bu organizmaların genomları oldukça indirgenmiştir. Yegane tanımlanmış örneği, bir konak organizmaya tutunduğu zaman yaşamını sürdürebilir.

## -O-

**ok solucanları** (*Chaetognatha*) [107] Başlarının her bir yanında av yakalamada işlev gören dikenlere ve çift halde kancalara sahip olan ve yüzgeçleri bulunan küçük planktonik ya da bentik olan predatör denizel solucanlar.

**oligoketler** (*Oligochaeta*) Üyeleri parapodlardan, gözlerden ve öndeki tentaküllerden yoksun olan ve az sayıda seta taşıyan halkalı solucan [105] grubu. Toprak solucanları, en iyi tanınan oligoketlerdir.

**omurgalılar** (*Vertebrata*) [32] Kordalıların [31] en büyük grubu; omurga sütunu tarafından desteklenen sert bir iç iskelete sahip olmalarıyla ve önde konumlanmış olup beyni içerisine alan kafataslarının varlığıyla karakterize edilirler. Bazı biyologlar Myxini grubunu bu grubun dışında tutmasına karşın bu grup içerisinde Myxini [123], Petromyzontiformes [124] ve çeneli omurgalılar [33] yer alır.

**"omurgasızlar"** Omurgalılardan [32] olmayan herhangi bir hayvana [21] işaret etmek için kullanılan terim.

**"oomisetler"** (*Oomycota*) [51] Su küfleri ve akrabaları; besin maddelerini absorblamak suretiyle alan bu absorptiv heterotroflar ipliksi hiflere sahiptir.

**Opisthokonta üyeleri** (*Opisthokonta*) [18] Hareketli olan hücrelerde eğer kamçı varsa

posteriyor konumda olan Unikonta [17] grubu. Opisthokonta içerisinde mantarlar [19], hayvanlar [21] ve yakalı-kamçılılar [92] yer alır.

**ostrakodlar** (*Ostracoda*) Vücutları yanlardan basıklaştırılmış olup midyelerdekine benzer şekilde kalkerli ya da kitinsi iki kapaklı bir kabuk ile korunmuş olan denizel ya da tatlısu kabukluları [117].

## -Ö-

**ödikotlar** (*Eudicotyledones*) [55] Polenlerinde üç tane açıklığa sahip olan kapalı tohumlu [14] grubu. Tipik olarak iki tane çenekleri, ağsı damarlı yaprakları, kazık kök sistemleri, dört ya da beşin katları şeklinde tekrarlanmış çiçek organları vardır.

**öglenalar** (*Euglenida*) [78] Plazma zarının altında uzanan spiral protein şeritlerden meydana gelmiş pelikülaya, disk şeklinde mitokondrilere sahip olmalarıyla tanınan Excavata grubuna ait kamçılılar. Bazıları fotosentez yapar.

**ökaryotlar** (*Eukarya*) [4] Genetik maddeleri hücrelerindeki çekirdek içerisinde bulunan bir ya da daha fazla kompleks hücreden oluşmuş organizmalar. Özellikleri arkelerle [3] ve bakterilerle [2] çelişir.

**örümcekgiller** (*Arachnida*) Vücutları, altı çift üye taşıyan (ekseriyetle dört çifti bacak olarak kullanılır) sefalothoraks ve genital açıklığı taşıyan abdomen olmak üzere iki bölüme bölünmüş keliserlilerdir [115]. En bilindik örümcekgiller arasında örümcekler, akrepler, keneler ve akarlar yer alır.

## -P-

**palamut solucanları** (*Enteropneusta*) Bentik denizel yarım kordalılar [120]; palamut şeklinde bir hortuma, kısa bir yaka kısmına (boyun) ve uzun bir gövdeye sahiptirler.

**parabazalidler** (*Parabasalia*) [80] Mitokondrilerden yoksun olan birhücreli ökaryot grubu [4]; bu organizmalarda, hücrenin ön ucunun yakınında küme şeklinde kamçılar yer alır.

**parazit kelebekler** (*Trematoda*) İçerisinde birkaç farklı konağın yer aldığı oldukça kompleks yaşam döngülerine sahip olan solucan benzeri parazitik yassı solucan [100] grubu. Şerit solucanlar ile parafiletik olabilirler.

**Petromyzontiformes üyeleri** (*Petromyzontiformes*) [124] Ağızlarında çoğunlukla törpüleyici ve emici diskleri olan ince uzun vücutlu yılan benzeri omurgalılar [32].

**Phoronida üyeleri** (*Phoronida*) [104] Kitinsi tüpler salgılayan ve lofoforlarını kullanarak beslenen sesil yaşayan solucan benzeri denizel Lophotrochozoa grubu [26].

**Placodermi üyeleri** (*Placodermi*) Dişlerden yoksun olan soyu tükenmiş çeneli omurgalılar [33]. Bu hayvanlar, Devoniyen döneminde okyanuslardaki baskın predatörlerdi.

**Placozoa** (*Placozoa*) [96] Tropikal ve subtropikal denizlerin kıyı kısımlarında bulunan oldukça basit yapılı, yassı vücuda sahip olan ve az bilinen şeffaf hayvanlar. Birçok kanıt, bu hayvanların eumetazoanın [23] kardeş grubu olduğuna işaret etmektedir.

**Plantae** [8] En geniş şekilde tanımlanmış olan bitki grubu. Bu kitabın çoğu kısmında, "bitki" kelimesini daha sınırlı bir tanım olan "karada yaşayan bitkiler" [10] ile eş anlamlı olarak kullandık.

**plasentalılar** (*Theria*) Viviparlık (canlı doğurma) göstermeleriyle karakterize olmuş memelilerdir [130]. Eutheria ve Marsupialia gruplarını içerir.

**plazmodiyal cıvıksı mantarlar** (*Myxogastrida*) Beslenme evrelerinde plazmodyum adı verilen sönositik durumda bulunan Amoebozoa [85] üyeleri.

**poliketler** (*Polychaeta*) Vücutlarında bir çift ya da daha fazla sayıda gözlere, bir çift ya da daha fazla çiftler şeklinde beslenme tentaküllerine, parapodlara ve çoğu vücut segmentinden çıkarak uzanan çok sayıda setaya sahip olan çoğunlukla denizlerde yaşayan halkalı solucan [105] grubu. Klitelluma sahip olan solucanlarla parafiletik olabilirler.

**priapulida** (*Priapulida*) [108] İsimlerini fallus benzeri görünümlerinden almış olan segmentsiz, silindirik vücutlu solucan benzeri denizel Ecdysozoa grubu [27].

**"progymnospermler"** Devoniyen ve Misisipiyen dönemleri boyunca yaygın olan soyu tükenmiş damarlı bitkilerin [11] parafiletik grubu. Bu bitkiler, tohumdan daha çok sporla çoğalmaktaydılar. Bunlar, gerçek oduna sahip olan ilk bitkiler olup aynı zamanda sekonder ksilem ve sekonder floemi üreten damarlı kambiyumu olan ilk bitkilerdir.

**"prokaryotlar"** Monofiletik bir grup değildir; ancak yaygın olarak Bacteria [2] ve Archae [3] gruplarını içerecek şekilde kullanılmaktadır. Ökaryotlar dışında kalan hücresel organizasyona sahip tüm organizmaları kapsayan bir terimdir.

**proteobakteriler** (*Proteobacteria*) [45] Birçok patojeni, azot tespit edicileri, fotosentez yapıcıları içeren Gram-negatif bakterilerin aşırı çeşitlilik gösteren büyük bir grubu. Bu grup içerisinde alfa, beta, gama, delta ve epsilon proteobakterileri yer alır.

**prototheria** (*Prototheria*) Kretase ve erken Senozoik dönemlerinde yaygın olan fakat büyük çoğunluğu ortadan kalkmış memeli grubu [130]. Günümüzde yaşayan beş tür –ekidnalar ve ördek gagalı memeli- yumurta bırakarak çoğalan yegane memelilerdir.

**"protistler"** Bu terim monofiletik bir grubu tanımlamaz; fakat birbirinden uzaktan akraba ve ayrı olan çok sayıda farklı ökaryotik organizmaları belirtmede kullanılan genel bir terimdir. Bu organizmaların pek çoğu, fakat hepsi değil, mikrobiyaldır ve birhücrelidir. Aslında, karasal bitkiler [10], mantarlar [19] ya da hayvanlar [21] içerisinde yer almayan diğer ökaryot grupları belirtmek için kullanılan bir terimdir.

**pterobranchia** (*Pterobranchia*) Hortumları tarafından salgıladıkları tüpler içerisinde yaşam süren ve bir yere bağlı olarak kalan denizel yarım kordalıların [120] küçük bir grubu. Bu hayvanların sahip olduğu 1-9 çift kolun her biri avların yakalanmasında ve gaz alışverişinde işlev gören uzun tentaküllere sahiptir.

## -R-

**radiolariya** (*Radiolaria*) [28] Mikrotubüllerle desteklenmiş iğne şeklinde yalancı bacaklara sahip amipsi organizmalar. Çoğu, camsı iç iskelete sahiptir.

**rhizaria** (*Rhizaria*) [16] Çoğu amipsi olup yalancı bacaklara sahip olan bir hücreli ökaryotlar; birçoğu dış ya da iç kabuk taşır. Bu grup içerisinde foraminiferler [82], Cercozoa üyeleri [83] ve Radiolaria üyeleri [84] yer alır.

**rhyniofitler** (*Rhyniophyta*) Silüryen döneminde ortaya çıkıp Devoniyen döneminde yok olamaya başlamış ilkin damarlı bitki [11] grubu. Gerçek yaprakları ya da kökleri olamayan bu bitkiler dikotom olarak dallanmış gövdelerinin uç kısımlarında sporangiyumlara sahiptir.

**rotiferler** (*Rotifera*) [101] Baş kısmının etrafını çevreleyen taç adı verilen silli beslenme organına ve hidrostatik iskelet olarak işlev gören psödosölom tipinde vücut boşluğuna sahip olan küçük (<0.5 mm) Lophotrochozoa [26] üyeleri. Tatlısularda ve ıslak karasal ortamlarda yaşarlar.

## -S-

**sakal solucanları** (*Pogonophora*) Ağızları ve sindirim kanalları olamayan derin deniz solucanları [105]; bu hayvanlar, çözünmüş durumdaki organik maddeleri alarak beslenirler ve beslenme olayı, özelleşmiş organlarındaki (trofosom) endosimbiyotik bakteriler tarafından kolaylaştırılır.

**salpalar** *Bakınız* Thaliacea.

**salyangozlar** (*Gastropoda*) Yumuşakçaların [106] en büyük grubu. Salyangozlar, üzerinde iki ya da dört tane duyu tentakülünün (uçlarında çoğunlukla gözler yer alır) yer aldığı çok iyi gelişmiş bir baş kısmına ve ventralde yer alan ayağa sahiptir. Çoğu tür, tek düzlemde kıvrılmış olan ya da spiral şekilde kıvrılmış olan bir kabuğa sahiptir. Denizlerde, tatlısularda ve karasal ortamlarda yayılış gösterirler.

**sarcopterygii üyeleri** (*Sarcopterygii*) [35] Kemik iskelete sahip olan omurgalıların [34] iki ana grubundan birisi; bu grup, eklemli üyelerle (çift yüzgeçler ya da üyeler) karakterize edilir.

**sefalokordatlar** (*Cephalochordata*) [121] Yüzme yetenekleri zayıf, denizlerde bentik olarak yaşayan yılan benzeri kordalılardır [31]; aynı zamanda batraklar olarak da isimlendirilirler.

**semenderler** (*Caudata*) Hem larva evresinde ve hem de ergin dönemde belirgin olarak kuyruğa sahip olan amfibiler [129]; bu hayvanların bacakları, vücuda dik açıyla eklemlenmiştir.

**sıçrar kuyruklar** (*Collembola*) Gövdelerinin üçüncü ve dördüncü segmentleri üzerinde sıçramaya yarayan yapılara sahip olan kanatsız Hexapoda [118] üyeleri. Bu hayvanlar, bazı ortamlarda (özellikle toprak içerisinde, yaprak döküntüleri arasında ve bitkiler içerisinde) son derece bol miktarlarda bulunurlar.

**sikadlar** (*Cycadophyta*) [64] Büyük bileşik yapraklara sahip olan palmiyelere benzerlik gösteren açıktohumlular.

**silliler** (*Ciliophora*) [54] İki tip çekirdeğe (mikronukleus ve makronukleus) ve çok sayıda sile sahip olan Alveolata [7] üyeleri.

**siyanobakteriler** (*Cyanobacteria*) [43] Klorofil *a* molekülünü kullanmak suretiyle fotosentezi sürdüren, bir hücreli, koloni oluşturan ya da ipliksi olan bakterilerin oluşturduğu bir grup.

**sölakantlar** (*Actinista*) [127] Orta Devoniyen'den Kretase'ye kadar çeşitlenme gösteren fakat günümüzde yaşamını sürdüren sadece iki türle temsil edilen denizel lob yüzgeçli balık grubu [35]. Bu hayvanların göğüs ve anal yüzgeçleri, iskelet elemanlarıyla desteklenen etli bir sap kısmına sahiptir; onun için bu hayvanlar, lob yüzgeçli balıklar olarak isimlendirilirler.

**spiroketler** (*Spirochaetes*) [40] Sarmal olarak kıvrılmış bir yapıya sahip hareketli olan Gram negatif bakteriler, bu bakteriler, aksiyal filamentlerin varlığıyla karakterizedir.

**squamata** (*Squamata*) Lepidosauria'nın [132] ana grubu; bu grup, hareketli quadrat kemiklerinin bulunmasıyla (üst çenenin kafanın diğer kısımlarından bağımsız olarak hareket etmesine izin verir) ve erkek bireylerin hemipenislere (dışarıya döndürülebilen penislerden oluşmuş bir çift set) sahip olmasıyla karakterize olmuştur. Kertenkeleleri (bir parafiletik grup), yılanları ve bacaksız kertenkeleleri içerir.

**Stramenopila üyeleri** (*Heterokonta* ya da *Stramenopila*) [6] Yaşam döngülerinin bazı evrelerinde uzunlukları birbirine eşit olmayan iki kamçı taşıyan organizmalar. Bunların kamçılarının uzun olanı sıralar şeklinde dizilmiş tubüler kıllara sahiptir. Eğer kloroplastları varsa, dört tane zarla çevrilmiştir. Bu grupta yer alan belli başlı organizmalar kahverengi algler [49], diyatomlar [50] ve oomisetlerdir [51].

**su ayıları** *Bakınız* tardigradlar.

**su nilüferleri** (*Nymphaeaceae*) [59] Sığ suların tabanında bulunan toprak içerisine kök salan, yuvarlak yüzücü yapraklara sahip olan ve çiçekleri su yüzeyinin yukarısına uzanan sucul bir grup tatlısu angiospermi [14]. Bu bitkiler, *Amborella* [60] cinsi dışında kalan diğer çoğu çiçekli bitkiye kardeş gruptur.

**süngerler** (*Porifera*) [22] Vücutlarında sindirim kanalı ya da sinir sistemi olmayan ve genellikle farklılaşmış dokulardan yoksun olan büyük çoğunluğu asimetrik vücuda sahip olan ve süzerek beslenmeye uyum yapmış hayvan grubu. Cam süngerlerini [93], Demospongiae üyelerini [94] ve kalkerli süngerleri [95] kapsar.

**süpürge eğreltisi** (*Psilotophyta*) [67] Yapraklardan ve köklerden yoksun olan damarlı bitkiler.

**sürüngenler** (*Reptilia*) [38] Günümüzde varlığını sürdüren amniyotların iki ana grubundan bir tanesi; bu grupların akrabalıkları, benzer kafatası yapısı ve gen sekanslarıyla desteklenmektedir. "Sürüngen" terimi geleneksel olarak kuşları [133] dışarıda bırakır; fakat o zaman ortaya çıkan grup açıkça parafiletiktir. Bu kitapta kullanılan sürüngen terimi kaplumbağaları [131], Lepidosauria üyelerini [132], kuşları [133] ve timsahları [134] kapsamaktadır.

## -Ş-

**şerit solucanlar** (*Cestoda*) Ergin evrede genellikle omurgalıların sindirim kanallarında ve juvenil evrede ekseriyetle çeşitli diğer hayvan türlerinde yaşayan parazitik yassı solucanlar [100].

## -T-

**taraklı hayvanlar** (*Ctenophora*) [97] Işınsal simetri gösteren, diploblastik denizel hayvanlar [21] olup sindirim kanalları tamdır ve sillerin kaynaşmasından oluşmuş sekiz hat şeklinde dizilmiş plakalara sahiptirler (bu yapılara tarak adı verilir).

**tardigradlar** (*Tardigrada*) [113] Eklemli olamayan kalın bacaklara sahip, dolaşım ve gaz alışveriş organları olmayan küçük (<0.5mm) Ecdysoza [27] üyeleri. Bu organizmalar denizlerde kumlar arasında, geçici tatlısu göllerinde ve bitkiler üzerindeki su filminde yaşarlar. Aynı zamanda su ayıları olarak da bilinirler.

**tepegözlüler** (*Rhyncocephalia*) Büyük ölçüde fosillerden bilinen Lepidosauria [132] grubu; yaşamakta olan sadece iki tane tepegöz türü vardır. Üst çenenin quadrat kemiği, kafatasına sıkıca tespit edilmiştir. Squamata'nın kardeş grubudur.

**tespihböcekleri** *Bakınız* İsopoda üyeleri.

**Thaliacea** (*Thaliacea*) Tek başına ya da koloni oluşturan planktonik organizmalar şeklinde yaşayan denizel Urochordata [122] üyeleri. Aynı zamanda salpalar olarak da bilinirler.

**theropodlar** (*Theropoda*) İki ayak üzerinde duran, içi boş kemikleri olan, furkulaları ("lades kemiği") mevcut, ince uzun metatarsusları ve üç parmaklı ayakları olan , pelvisleri arkaya doğru sivrileşen Archosauria [39] üyeleri. Soyu tükenmiş olan çok iyi bilinen dinozorları (*Tyrannosaurus rex* gibi) ve yaşamakta olan kuşları [133] içerir.

**timsahlar** (*Crocodylia*) [134] İri vücutlu, avcılıkla geçinen sucul archosaur [39] grubu. Bunların yaşayan en yakın akrabaları kuşlardır [133]. Alligatorları, kaymanları, timsahları ve Ganj timsahlarını içerir.

**tohumlu bitkiler** (*Spermatophyta*) [12] Tohum üreten heterosporlu damarlı bitkiler [11]; bu bitkilerin çoğu odun üretir; dallanma aksilerdir (dikotom değildir). Belli başlı tohumlu bitki grupları açık tohumlular [13] ve kapalı tohumlulardır [14].

**"tohumlu eğreltiler"** Devoniyen ve Karbonifer boyunca gelişmiş olan soyu tükenmiş tohumlu bitkilerin parafiletik grubu. Bu bitkiler, üzerlerinde tohum taşıyan eğrelti yaprakları gibi büyük yapraklara sahip olmalarıyla karakterizedir.

**topuzlu mantarlar** (*Basidiomycota*) [86] Eğer çok hücreliyseler, mayoz ürünlerini topuz şeklindeki bazidiyumlar üzerinde taşıyan funguslar [19]. Bu mantarlar uzun süren dikaryotik evreye sahiptirler. Bazıları birhücrelidir.

**topuzlu yosunlar** (*Lycopodiophyta*) [68] Mikrofillerin varlığıyla karakterize olmuş damarlı bitkiler [11]. Likofitlere de bakınız.

**trakeofitler** *Bakınız* damarlı bitkiler [11].

**trilobitler** (*Trilobita*) Eklembacaklıların [28] keliserlilere [115] akraba olan soyu tükenmiş grubu. Trilobitler, Kambriyenden başlayıp Permiyen boyunca bol miktarda bulunuyorlardı.

**tunikatlar** *Bakınız* deniz fıskiyeleri.

**Turbellaria üyeleri** (*Turbellaria*) Genellikle etçil olan ve tatlısularda serbest olarak yaşayan yassısolucan [100] grubu. Bu hayvanların monofiletik olduğu konusu tartışmaya açıktır.

**unikontlar** (*Unikonta*) [17] Hareketli hücreleri tek bir kamçı taşıyan ökaryot [4] grubu. Belli başlı Unikonta grupları arasında Amoebozoa [85] üyeleri, mantarlar [19] ve hayvanlar [21] yer alır.

## -U-

**urokordatlar** (*Urochordata*) [122] Ergin dönemlerinde çoğunlukla kese benzeri süzme aygıtını kullanarak beslenen kordalı grubu [31]; bu hayvanların hareketli olan larva evreleri, iribaşlara benzerlik gösterir.

## -Y-

**yakalı-kamçılılar** (*Choanozoa*) [92] Sahip oldukları tek bir kamçının etrafı yakayla çevrilmiş olan birhücreli ökaryotlar [4]. Büyük çoğunluğu, bir yere bağlı olarak yaşar; bazıları koloni oluşturur. Hayvanların [21] , yaşayan en yakın akrabalarıdır.

**yarım kordalılar** (*Hemichordata*) [120] Ambulacraria'nın [30] iki ana grubundan biri; üç kısımdan oluşmuş vücut planına sahip olan denizel solucan benzeri organizmalar.

**yassısolucanlar** (*Platyhelminthes*) [100] Vücutları sırt-karın yönünde yassılmış olan ve genellikle ince-uzun yumuşak vücuda sahip olan Lophotrochozoa [26] üyelerinin bir grubu. Parazitik ya da serbest yaşam sürebilirler ve denizlerde tatlısularda ya da nemli karasal ortamlarda bulunurlar. Yassısolucanların belli başlı gruplarını bağırsak şeritleri, karaciğer kelebekleri, Monogena ve Turbellaria oluşturur.

**yeşil bitkiler** (*Viridiplantae*) [9] Klorofil *a* ve *b* pigmentlerine, selüloz içeren hücre duvarlarına, karbonhidrat depolama ürünü olarak nişastaya sahip olan ve kloroplastları iki zarla çevrelenmiş olan organizmalar.

**yılan yıldızları** (*Ophiuroidea*) Üreme ve sindirim organlarını içeren merkezi diskten çıkarak ışınsal olarak uzanan beş tane kamçı şeklinde kola sahip olan derisidikenliler [119].

**yıldız anason** (*Austrobaileyales*) [58] Eudikotilleri [55], monokotilleri [56] ve magnoliidleri [57] kapsayan çiçekli bitkiler kladının kardeş grubu olduğu düşünülen odunsu angiosperm grubu.

**yosun hayvanları** (*Ectoprocta* ya da *Bryozoa*) [99] Tatlısularda ya da denizlerde zemine bağlı olarak koloni şeklinde yaşayan Lophotrochozoa [26] üyeleri.

**yosun hayvanları** *Bakınız* Bryozoa üyeleri [99].

**yosunlar** (*Bryophyta*) [70] Gerçek stomalara ve dik duran "yapraksı" gametofitlere sahip olan damarsız bitkiler; sporofitleri ince uzun olup uç kısmındaki hücreler bölünür.

**yumuşakçalar** (*Mollusca*) [106] Lophotrochozoa'nın [26] büyük bir grubu olan yumuşakçalar, ayak, manto (çoğunlukla sert bir kalkerli kabuk salgılar) ve iç kitleden oluşmuş bir vücuda sahiptir. Bu grup içerisinde Monoplacophora üyeleri, kitonlar, midyeler, salyangozlar ve kafadanbacaklılar yer alır.

**yuvarlak solucanlar** (*Nematoda*) [112] *Bakınız* nematodlar.

**yuvarlak solucanlar** (*Nematoda*) [112] Kalın ve çok tabakalı olan bir kütikülaya sahip olan Ecdysozoa [27] grubuna ait ince uzun segmentsiz vücutlu büyük bir grup. Bu hayvanların çoğu türü henüz tanımlanmamış olmasına karşın en bol bulunan ve çeşitlilik gösteren hayvanlar arasında yer alırlar. Bu grupta yer alan hayvanların bazıları serbest yaşayan avcı türler ve leş yiyiciler olmasına karşın birçoğu da karasal bitkilerin [10] ve hayvanların [21] parazitidir.

**yuvarlakağızlılar** (*Cyclostomata*) Bu terim, muhtemelen monofiletik olan Petromyzontiformes [124] ve Myxini [123] gruplarını ifade etmek için kullanılmaktadır. Moleküler veriler, bu grubu desteklemektedir; fakat morfolojik veriler, Petromyzontiformes grubunun Myxini'ye göre çeneli omurgalılar [33] ile daha yakından akraba olduğuna işaret etmektedir.

**yüksek-GC Gram pozitif** (*Actinobacteria*) [42] DNA'larındaki (G+C)/(A+T) oranının görece yüksek olduğu Gram-pozitif bakteriler. Bu bakteriler, iplik şeklinde büyüme özelliğine sahiptir.

**"zigospor fungi"** (*Zygomycota*, eğer monofiletikse) [89] Zigosporangiyum oluşturmak üzere birleşen farklı eşleşme tiplerinden hiflerin olduğu, muhtemelen parafiletik olan mantarları [19] ifade eden bir terim.

# Ek B: Bazı Ölçü Birimlerinin Biyolojide Kullanımı

| ÖLÇÜ | BİRİMİ | EŞDEĞERİ | METRİK → İNGİLİZ DÖNÜŞÜMÜ |
|---|---|---|---|
| Uzunluk | metre (m) | temel birim | 1 m = 39.37 inç = 3.28 feet |
| | kilometer (km) | 1 km = 1000 ($10^3$) m | 1 km = 0.62 mil |
| | santimetre (cm) | 1 cm = 0.01 ($10^{-2}$) m | 1 cm = 0.39 inç |
| | milimetre (mm) | 1 mm = 0.1 cm = $10^{-3}$ m | 1 mm = 0.039 inç |
| | mikrometre (µm) | 1 µm = 0.001 mm = $10^{-6}$ m | |
| | nanometre (nm) | 1 nm = 0.001 µm = $10^{-9}$ m | |
| Alan | metre kare ($m^2$) | temel birim | 1 $m^2$ = 1.196 yarda kare |
| | hektar (ha) | 1 ha = 10,000 $m^2$ | 1 ha = 2.47 akre |
| Hacim | litre (L) | temel birim | 1 L = 1.06 kuart |
| | mililitre (mL) | 1 mL = 0.001 L = $10^{-3}$ L | 1 mL = 0.034 sıvı ons |
| | mikrolitre (µL) | 1 µL = 0.001 mL = $10^{-6}$ L | |
| Kütle | gram (g) | temel birim | 1 g = 0.035 ons |
| | kilogram (kg) | 1 kg = 1000 g | 1 kg = 2.20 pound |
| | metrik ton (mt) | 1 mt = 1000 kg | 1 mt = 2,200 pound = 1.10 ton |
| | miligram (mg) | 1 mg = 0.001 g = $10^{-3}$ g | |
| | mikrogram (µg) | 1 µg = 0.001 mg = $10^{-6}$ g | |
| Sıcaklık | Santigrat derece (°C) | temel birim | °C = (°F – 32)/1.8 |
| | | | 0°C = 32°F (su donar) |
| | | | 100°C = 212°F(su kaynar) |
| | | | 20°C = 68°F ("oda sıcaklığı") |
| | | | 37°C = 98.6°F (insanın vücut içi sıcaklığı) |
| | Kelvin (K)* | K = °C + 273 | 0 K = –460°F |
| Enerji | Jul (J) | | 1 J ≈ 0.24 kalori = 0.00024 kilokalori† |

*0 K (–273°C) "mutlak sıfırdır"; bu sıcaklıkta moleküllerin titreşimi ya da salınımı sıfıra ulaşmıştır –yani, tüm hareketlerin durmuş olduğu noktadır.

†Bir *kalori*, 1 gram suyun sıcaklığını 1°C yükseltmek için gerekli ısı miktarıdır. *Kilokalori* ya da diyetisyenlerin kullandıkları kalori, yiyeceklerin içerdikleri kaloriden bahsedilirken yaygın olarak ifade edilen kaloridir.

# Deneme Testlerinin Cevapları

### Bölüm 2

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | b | 6. | a |
| 2. | d | 7. | d |
| 3. | c | 8. | a |
| 4. | c | 9. | c |
| 5. | d | 10. | b |

### Bölüm 3

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | e | 6. | a |
| 2. | e | 7. | c |
| 3. | c | 8. | e |
| 4. | d | 9. | b |
| 5. | b | 10. | d |

### Bölüm 4

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | c | 6. | c |
| 2. | c | 7. | e |
| 3. | c | 8. | b |
| 4. | d | 9. | c |
| 5. | e | 10. | b |

### Bölüm 5

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | b | 6. | e |
| 2. | d | 7. | a |
| 3. | c | 8. | d |
| 4. | e | 9. | b |
| 5. | a | 10. | d |

### Bölüm 6

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | e | 6. | c |
| 2. | c | 7. | c |
| 3. | a | 8. | b |
| 4. | d | 9. | e |
| 5. | c | 10. | c |

### Bölüm 7

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | d | 6. | a |
| 2. | d | 7. | e |
| 3. | c | 8. | d |
| 4. | c | 9. | c |
| 5. | d | 10. | a |

### Bölüm 8

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | c | 6. | c |
| 2. | e | 7. | d |
| 3. | b | 8. | b |
| 4. | c | 9. | d |
| 5. | c | 10. | e |

### Bölüm 9

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | d | 6. | d |
| 2. | d | 7. | e |
| 3. | e | 8. | d |
| 4. | e | 9. | a |
| 5. | c | 10. | e |

### Bölüm 10

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | e | 6. | d |
| 2. | b | 7. | d |
| 3. | d | 8. | d |
| 4. | b | 9. | d |
| 5. | e | 10. | b |

### Bölüm 11

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | d | 6. | d |
| 2. | c | 7. | e |
| 3. | b | 8. | d |
| 4. | d | 9. | d |
| 5. | c | 10. | c |

### Bölüm 12*

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | e | 6. | d |
| 2. | a | 7. | b |
| 3. | d | 8. | b |
| 4. | d | 9. | b |
| 5. | d | 10. | b |

### Bölüm 13

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | c | 6. | b |
| 2. | a | 7. | d |
| 3. | c | 8. | d |
| 4. | b | 9. | c |
| 5. | e | 10. | c |

### Bölüm 14

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | c | 6. | d |
| 2. | d | 7. | b |
| 3. | e | 8. | d |
| 4. | b | 9. | d |
| 5. | a | 10. | c |

### Bölüm 15

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | a | 6. | b |
| 2. | c | 7. | d |
| 3. | b | 8. | d |
| 4. | b | 9. | d |
| 5. | d | 10. | b |

### Bölüm 16

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | b | 6. | c |
| 2. | e | 7. | c |
| 3. | a | 8. | d |
| 4. | e | 9. | b |
| 5. | b | 10. | a |

### Bölüm 17

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | c | 6. | e |
| 2. | c | 7. | b |
| 3. | a | 8. | b |
| 4. | e | 9. | b |
| 5. | e | 10. | a |

### Bölüm 18

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | b | 6. | b |
| 2. | b | 7. | c |
| 3. | a | 8. | a |
| 4. | c | 9. | e |
| 5. | e | 10. | d |

### Bölüm 19

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | c | 6. | c |
| 2. | b | 7. | e |
| 3. | a | 8. | b |
| 4. | b | 9. | a |
| 5. | d | 10. | b |

### Bölüm 20

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | c | 6. | b |
| 2. | a | 7. | a |
| 3. | c | 8. | e |
| 4. | b | 9. | d |
| 5. | c | 10. | b |

### Bölüm 21

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | d | 6. | d |
| 2. | e | 7. | a |
| 3. | d | 8. | e |
| 4. | c | 9. | b |
| 5. | d | 10. | c |

### Bölüm 22

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | b | 6. | b |
| 2. | e | 7. | e |
| 3. | a | 8. | a |
| 4. | b | 9. | e |
| 5. | e | 10. | d |

### Bölüm 23

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | c | 6. | c |
| 2. | e | 7. | a |
| 3. | d | 8. | e |
| 4. | c | 9. | c |
| 5. | a | 10. | e |

### Bölüm 24

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | a | 6. | e |
| 2. | a | 7. | e |
| 3. | d | 8. | e |
| 4. | a | 9. | b |
| 5. | b | 10. | e |

### Bölüm 25

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | d | 6. | a |
| 2. | b | 7. | c |
| 3. | e | 8. | b |
| 4. | c | 9. | c |
| 5. | a | 10. | d |

### Bölüm 26

| | | | |
|---|---|---|---|
| 1. | e | 6. | b |
| 2. | e | 7. | d |
| 3. | a | 8. | d |
| 4. | c | 9. | b |
| 5. | e | 10. | d |

### *Bölüm 12'deki Genetik Problemlerinin Cevapları

1. *BB* × *bb*; *bb* × *bb*; *Bb* × *bb*; *Bb* × *Bb*
2. 1/32

3*a*. Otozomal başat

3*b*. 1/4

4*a*. Erkekler (XY) sadece tek bir allel içerir ve sadece tek bir renge sahip olacaktır, siyah ($X^BY$) ya da sarı ($X^bY$). Dişiler, heterozigot ($X^BX^b$) olabilir.

4*b*. $X^bY$, sarı

5. Vücut rengi (*G*/*g*) ve kanat büyüklüğü (*A*/*a*) genleri bağlı genlerdir; göz rengi geni (*R*/*r*), diğer iki gene bağlı değildir. Harita mesafesi, 18. 5 birimdir.
6. Sarı, mavi ve beyaz oranı 1:2:1 şeklindedir.
7. $F_1$'deki bireylerin tümü yabanıl-tiptedir, *PpSwsw*; $F_2$, 9:3:3:1 fenotip açılım oranına sahip olacaktır. Benzer genotipler için Şekil 12. 7'ye (s. 244) bakınız.

8*a*. $F_2$'deki fenotip oranları 3:1 şeklindedir (Çifte başat: çifte çekinik).

8*b*. $F_1$ genotipi *PpByby* şeklindedir; onlar, sadece iki çeşit gamet üretirler (*Pby* ve *pBy*). Onları dikkatlice bir araya getirin ve 1:2:1 fenotip oranlarının $F_2$'de saptığını görünüz.

8*c*. Pembe-şişkin

8*d*. Şekil 11. 17 ve 11. 19'a bakınız (ss. 224-226). $F_1$ kuşağında krossing over meydana gelir.

9. *Rraa* ve *RrAa*

10*a*. $w^+ > w^e > w$

10*b*. Ebeveynlerin genotipleri $w^ew$ ve $w^+Y$ şeklindedir. Yavruların genotipleri, $w^+w^e$, $w^+w$, $w^eY$ ve $wY$ şeklindedir.

11*a*. $BX^a$, $BY$, $bX^a$, $bY$

11*b*. Anne $bbX^AX^a$, baba $BbX^aY$, erkek çocuk $BbX^aY$, kız çocuk $bbX^aX^a$

12. Yüzde 75

13. Gen, mitokondri DNA'sı üzerinde taşındığından dolayı, yavrulara sadece anne tarafından geçirilir. Böylece, eğer kadın hastalığa sahip değil fakat kocası hastalıklıysa, onların çocukları bu hastalıktan etkilenmeyecektir. Diğer taraftan eğer kadın hastalıklıysa fakat kocası hastalıklı değilse, onların çocukları bu hastalığa sahip olabilecektir.

### Bölüm 27
1. a 6. b
2. e 7. d
3. c 8. b
4. d 9. a
5. c 10. d

### Bölüm 28
1. d 6. e
2. c 7. c
3. e 8. b
4. b 9. b
5. b 10. d

### Bölüm 29
1. d 6. c
2. c 7. a
3. d 8. e
4. a 9. c
5. d 10. a

### Bölüm 30
1. b 6. a
2. d 7. e
3. e 8. a
4. c 9. e
5. d 10. c

### Bölüm 31
1. c 6. b
2. d 7. c
3. c 8. d
4. d 9. e
5. e 10. d

### Bölüm 32
1. b 6. e
2. e 7. b
3. c 8. d
4. d 9. d
5. a 10. e

### Bölüm 33
1. d 6. e
2. a 7. a
3. c 8. e
4. d 9. c
5. d 10. b

### Bölüm 34
1. c 6. b
2. b 7. b
3. e 8. c
4. e 9. a
5. a 10. d

### Bölüm 35
1. c 6. d
2. d 7. d
3. b 8. e
4. b 9. e
5. b 10. a

### Bölüm 36
1. d 6. c
2. d 7. e
3. c 8. d
4. a 9. d
5. c 10. e

### Bölüm 37
1. a 6. c
2. e 7. b
3. c 8. c
4. d 9. a
5. b 10. b

### Bölüm 38
1. d 6. e
2. b 7. a
3. e 8. c
4. b 9. c
5. d 10. d

### Bölüm 39
1. e 6. a
2. b 7. b
3. c 8. c
4. c 9. e
5. d 10. a

### Bölüm 40
1. c 6. b
2. c 7. e
3. a 8. a
4. d 9. e
5. b 10. b

### Bölüm 41
1. b 6. b
2. a 7. d
3. b 8. e
4. e 9. c
5. e 10. c

### Bölüm 42
1. a 6. a
2. b 7. d
3. e 8. d
4. e 9. a
5. c 10. d

### Bölüm 43
1. c 6. d
2. e 7. d
3. a 8. d
4. d 9. d
5. d 10. a

### Bölüm 44
1. a 6. c
2. c 7. b
3. e 8. b
4. a 9. b
5. d 10. c

### Bölüm 45
1. d 6. e
2. d 7. c
3. c 8. c
4. c 9. d
5. e 10. d

### Bölüm 46
1. d 6. e
2. d 7. b
3. a 8. c
4. e 9. c
5. e 10. d

### Bölüm 47
1. c 6. c
2. a 7. a
3. e 8. c
4. d 9. a
5. d 10. c

### Bölüm 48
1. e 6. d
2. a 7. e
3. b 8. a
4. c 9. a
5. b 10. e

### Bölüm 49
1. e 6. b
2. d 7. c
3. a 8. c
4. b 9. a
5. c 10. d

### Bölüm 50
1. d 6. d
2. a 7. b
3. c 8. d
4. d 9. c
5. c 10. e

### Bölüm 51
1. b 6. d
2. e 7. a
3. c 8. b
4. a 9. d
5. b 10. d

### Bölüm 52
1. d 6. b
2. a 7. e
3. d 8. a
4. a 9. c
5. d 10. e

### Bölüm 53
1. b 6. d
2. e 7. e
3. c 8. e
4. a 9. a
5. d 10. e

### Bölüm 54
1. d 6. c
2. a 7. c
3. a 8. c
4. d 9. d
5. a 10. b

### Bölüm 55
1. c 6. b
2. c 7. e
3. a 8. c
4. d 9. e
5. c 10. d

### Bölüm 56
1. a 6. a
2. c 7. b
3. b 8. d
4. c 9. e
5. d 10. b

### Bölüm 57
1. a 6. b
2. a 7. e
3. b 8. b
4. d 9. d
5. e 10. e

### Bölüm 58
1. e 6. e
2. d 7. a
3. b 8. e
4. c 9. d
5. c 10. b

### Bölüm 59
1. b 6. a
2. d 7. d
3. e 8. c
4. e 9. a
5. b 10. c

# Sözlük

## - A -

**3′ ucu** (3 üssü) DNA ya da RNA iplikçiğinin, şekerin (deoksiriboz ya da riboz) 3′ karbonunda serbest hidroksil grubuna sahip olan ucu.

**5′ ucu** (5 üssü) DNA ya da RNA iplikçiğinin, şekerin (deoksiriboz ya da riboz) 5′ karbonunda serbest fosfat grubuna sahip olan ucu.

**abissal düzlük** [Yunancada *abyssos*: dipsiz] Derin okyanus tabanı.

**abiyotik** [Yunancada *a*: değil + *bios*: canlı] Canlı değil. (Canlı olmanın zıttı.)

**absisik asit (ABA)** Büyümeyi inhibe eden büktü büyüme hormonu. Stomanın kapanmasına neden olur; bitkinin tuzluluk ve kuraklık stresine cevap vermesinde işlev görür.

**absisyon** [L. *abscissio*: kopup ayrılma] Yaprakların, taç yaprakların ve meyvelerin bitkiden ayrılıp dökülmesi.

**absorpsiyon** (1) Işıkla ilgili olarak: yansıma ya da iletme olmaksızın, tamamıyla alıkonması. (2) Su ve diğer moleküllerle ilgili olarak: emilme (porlardan ya da difüzyonla içeriye alınması).

**absorpsiyon spektrumu** Işığın dalga boyuna karşı hazırlanmış olan ışık absorpsiyon grafiği; her bir dalga boyunda ne kadar ışık absorblandığını gösterir.

**ACTH** *Bakınız* kortikotropin

**açık dolaşım sistemi** Hücre dışı sıvının, dolaşım sisteminin damarlarını terk ederek hücreler arasına sızdığı ve dokuları yıkayarak tekrar pompalanacağı dolaşım sistemine geri döndüğü dolaşım sistemi. (Kapalı dolaşım sisteminin zıttı.)

**ada biyocoğrafyası** Bir adadaki (ya da coğrafik olarak tanımlanmış izole bir alandaki) tür sayısının, türlerin adaya göç etme hızı ile yerli türlerin adadan ayrılma hızı arasındaki dengeyi gösterdiğini ileriye süren teori.

**adaptasyon** (1) Evrimsel biyolojide, bir canlının yaşamını sürdürmesini ve üremesini olası kılan belirli bir yapı, fizyolojik bir süreç ya da davranış. Aynı zamanda, böyle bir özelliğin gelişimine ya da varlığını sürdürmesine yol açan evrimsel süreçler. (2) Duyu nörofizyolojisinde, bir duyu hücresinin, uyarıların tekrarlanması sonucunda duyarlılığını kaybetmesi.

**adenin (A)** Nükleik asitlerde, ATP'de, NAD'de ve diğer bileşiklerin yapısında yer alan azot içeren baz.

**adenozin trifosfat** *Bakınız* ATP.

**adrenal bez** [L. *ad*:-e doğru + *renes*: böbrekler] Omurgalıların böbreklerinin yakınında konumlanmış olan bir endokrin bez; korteks ve medulla olmak üzere bez içeren iki kısımdan oluşmuştur.

**adrenalin** *Bakınız* epinefrin.

**adrenokortikotropik hormon** *Bakınız* kortikotropin.

**adsorpsiyon** Bir gazın ya da çözünmüş bir maddenin, bir katının yüzeyine tutunması.

**adventif kökler** [L. *adventitius*: dışarıdan gelen] Bitki gövdesinin toprak seviyesindeki ya da altındaki kısmından kökler; monokotil bitkilerin tipik saçak kök sistemi.

**aerenkima** Bitkilerde, hava boşlukları içeren parenkima dokusu.

**aerobik** [Yunancada *aer*: hava + *bios*: yaşam] Oksijenin varlığında gerçekleşen; oksijen isteyen. (Anaerobikin karşıtı.)

**afazi** sözcükleri kullanma ya da anlama yeteneğinde eksikliğin olması durumu.

**afferent** [L. *ad*: -e doğru + *ferre*: taşıyan] Merkezi sinir sistemine impuls taşıyan bir nöronda (afferent nöron) ya da kanı bir yapıya taşıyan bir kan damarında olduğu gibi, ona doğru taşıyan demek. (efferentin zıttı.)

**ağız** Boru şeklindeki sindirim kanalının ön ucuna yerleşmiş olup yiyeceklerin içeriye alındığı açıklık.

**AİDS** Kazanılmış bağışıklık yetersizliği sendromu, insan bağışıklık yetersizliği virüsü (HİV) tarafından vücudun T-yardımcı hücrelerinin indirgenmesiyle ortaya çıkan durum; bu durum, hastaları, fırsatçı hastalıklara karşı duyarlı kılar.

**ak madde** Merkezi sinir sisteminde akson bakımından zengin olan doku. (Gri maddenin zıttı.)

**akciğer** Hava ile gaz alışverişi yapmak için özelleşmiş olan bir iç organ.

**akibet haritası** Blastuladaki hücrelerin (blastomerler), ergin bireyin vücudundaki hangi özgül dokuların ve organların oluşmasına katkı yaptığını, yani onların "akibetini", gösteren diyagram.

**akifer** Yer altı suyunun oluşturduğu büyük gölcükler.

**akraba seçimi** Ortak atadan gelen aynı allelleri içeren akrabaların yaşam sürmesine yardım etme sonucunda ortaya çıkan kapsamlı uyum gücünün bileşeni. (Bireysel uyum gücünün zıttı.)

**akrozom** [Yunancada *akros*: en yüksek + *soma*: vücut] Bir spermin yumurta zarı ile ilk olarak kaynaşan ve yumurta içerisine giren öndeki ucunda yer alan yapı.

**aksiller tomurcuk** Yaprağın gövdeye birleştiği yerde (koltukta) oluşan tomurcuk.

**aksiyon potansiyeli** Bir nöronda, depolarizasyon ya da hiperpolarizasyon dalgası şeklini alan impuls.

**aksiyon spektrumu** Işık dalga boyuna karşı çizilmiş olan bir biyolojik sürecin grafiği; hangi dalga boylarının bu süreçte işlev gördüğünü gösterir.

**akson** (Yunancada eksen) Nöronda, aksiyon potansiyelini hücre gövdesinden uzaklara ileten kısım.

**akson tepeciği** Bir aksonla onun hücre gövdesi arasındaki birleşme yeri; aksiyon potansiyellerinin oluşturulduğu yer.

**akson terminalleri** Bir aksonun uçları; onlar, sinapslar oluşturur ve nörotransmitter salarlar.

**aktif merkez** Bir enzimin ya da ribozimin yüzeyindeki, substratın bağlandığı ve katalizleme olayının gerçekleştiği bölge.

**aktif taşıma** Bir maddenin, biyolojik bir zardan enerji harcanmak suretiyle, derişim gradiyentinin karşı yönünde taşınması –yani, o maddenin düşük yoğunlukta olduğu bölgeden yüksek yoğunlukta olduğu bölgeye taşınması. (*Aynı zamanda bakınız*, primer aktif taşıma, sekonder aktif taşıma; bunlara zıt olan kolaylaştırılmış difüzyon ve basit difüzyon.)

**aktin** [Yunancada *aktis*: ışın] Ökaryotik hücrelerde hücre iskeleti mikrofilamentlerini oluşturan bir protein; bu protein, kasın iki kasılgan proteinden birisidir.

**aktivasyon enerjisi ($E_a$)** Bir kimyasal reaksiyonun meydana gelme eğilimini engelleyen enerji bariyeri.

**akuaporin** Bitki ve hayvan hücre zarlarında osmozla suyun geçtiği bir taşıma proteini.

**alan filogenileri** Taksonların isimlerindeki filogenilerin bu taksonların yaşadığı ya da yaşamakta olduğu yerlerin isimleriyle değiştirilmesi.

**aldosteron** Memelilerin adrenal korteksinde üretilen bir steroid hormon. Bu hormon, böbreklerde sodyumun geri emilmesini ve potasyumun salgılanmasını teşvik eder.

**alel** [Yunancada *allos*: diğer, başka] Bir kromozom üzerindeki belirli bir lokusta yer alan bir genin alternatifi olan başka formu.

**alel frekansı** Belirli bir populasyonda, belirli bir alelin nispi oranı.

**alerjik reaksiyon** [Almancada *allergie*: değişmiş] Bağışıklık sisteminin, çoğu insanı etkilemeyen bir antijenin miktarına karşı aşırı reaksiyon vermesi; çoğunlukla IgE antikorları rol oynar.

**aleuron tabakası** Bazı tohumlarda, tohum kılıfının altında uzanan ve endospermi saran doku. Endospermde depolanmış olan makromolekülleri parçalayan sindirim enzimleri salgılar.

**alfa çeşitlilik** Tek bir komünite ya da habitat içerisindeki tür çeşitliliği (beta ve gamma çeşitliliğinin zıttı).

**alıcı alan** Görme sistemindeki belirli bir hücreyi aktive eden görüş sahasının alanı.

**allantoik zar** Hayvan gelişiminde, embriyo dışındaki endodermin ve komşu mezodermin allantoisi oluşturmak üzere dışarıya doğru geliştirdiği kese şeklindeki yapı; bu yapı, embriyonun oluşturduğu metabolik atıkları depolar.

**allantois** [Yunancada *allant*: sosis] Embriyonun azotlu atıklarını depolayan sosis biçimindeki kaseyi kuşatan embriyo dışındaki zar.

**allometrik büyüme** Bir canlının vücudundaki bazı kısımların diğerlerinden daha hızlı geliştiği büyüme şekli; bu olay, organizma büyüdüğünde, vücut oranlarındaki değişiklikle sonuçlanır.

**allopatrik türleşme** [Yunancada *allos*: başka + *patria*: vatan, memleket] Bir nehir gibi fiziksel coğrafik bir engelin araya girmesi (ya da kesmesi) nedeniyle üreme yalıtımının gerçekleşmesine bağlı olarak bir türden iki türün oluşması. Aynı zamanda coğrafik türleşme de denir (simpatrik türleşmenin tersi).

**allopoliploidi** Birden daha fazla türden köken almış iki kromozom takımından daha fazla kromozom takımına sahip olma durumu.

**allosterik düzenleme** [Yunancada *allos*: başka + *steros*: yapı] Bir proteinin (genellikle bir enzimin) aktivitesinin, onun aktif merkezinin dışındaki bir yere bir effektör molekülün bağlanmasıyla düzenlenme olayı.

**alt toprak** En üstteki toprak tabakasının hemen altında ve ana kayacın üzerinde uzanan toprak tabakası; üstteki topraktan maddelerin sızarak biriktiği tabaka. Aynı zamanda B horizonu olarak adlandırılır.

**alternatif splayz** RNA işlenmesi sırasında farklı ekzon takımları bir araya getirilerek tek bir genden, birbirinden farklı olgun mRNA'lar meydana getirilmesi işlemi.

**alturizm** Kendisini sergileyen bireye pahalıya mal olmasına karşın sergilenen davranışın diğer bireylere fayda sağlaması olayı.

**alveol** (çoğulu:alveoli) [L. *alveus*: boşluk] Özellikle akciğerlerde yer alan küçük, torba şeklinde kör keseler.

**amensalizm** Bir hayvan zarar görürken, diğerinin etkilenmediği etkileşim şekli. (Komensalizm ve mutualizmin zıttı.)

**amfipatik** [Yunancada *amphi*: her iki + *pathos*: duygu, his] Hem hidrofilik ve hem de hidrofobik bölgeleri olan bir molekül.

**amigdala** Korku oluşumunda ve korkunun hafızada kalmasında rol oynayan limbik sitemin bir öğesi.

**amilaz** Nişastanın genellikle maltoz ya da glukoza hidrolizini katalizleyen enzim.

**amin** Amino ($NH_2$) grubu içeren bir organik bileşik.

**amino asit değiştirme** Nükleotid dizisindeki bir değişikliğin, bir amino asidin yerini bir başkasının almasına yol açması.

**amino asit** Hem $NH_2$ ve hem de COOH gruplarını içeren bir organik bileşik. Proteinler, amino asit polimeridir.

**ammonotelik** [Yunancada *telos*: son] Bir hayvanın azotlu bileşiklerinin (özellikle proteinler) parçalanmasının son ürününün *amonyak* olması. (üreotelik ve ürikotelik olmanın zıttı.)

**amniyon** Sürüngenlerin (kuşlar dahil) ve memelilerin embriyolarının gelişirken içinde yer aldıkları içerisi sıvı dolu olan kese.

**amniyotik yumurta** Dört tane embriyo dışı zarı ve embriyoyu besleyen vitellüsü çevreleyen kabuklu yumurta. Bu evrimsel adaptasyon, memelilerin ve sürüngenlerin çoğu amfibiden daha kurak ortamlarda yaşayabilmesine ve üremesine izin verir.

**amplitüd (genlik)** Düzenli bir döngü boyunca gözlenen değişikliğin büyüklüğü.

**ana kayaç** Toprağı oluşturmak üzere parçalanan kayaçlardan oluşmuş toprak horizonu. Aynı zamanda anakaya ya da C horizonu olarak da bilinir.

**anabolik reaksiyon** [Yunancada *ana*: yukarıya doğru + *ballein*: fırlatmak] Basit moleküllerin birbirine bağlanmak suretiyle daha kompleks moleküllerin oluşturulduğu sentez reaksiyonu; bir enerji girdisinin olmasını ister ve bu enerjiyi oluşturulmuş olan kimyasal bağlardan alır. (Katabolik reaksiyonların zıttı.)

**anaç** Bahçecilikte kendisine bir başka bitkiden alınan bir tomurcuğun ya da gövdenin bir parçasının (kalemaşısı) aşılandığı kök ya da köklü gövde.

**anaerobik** [Yunancada *an*: değil + *aer*: hava + *bios*: yaşam] Moleküler oksijen ($O_2$) kullanılmaksızın meydana gelen. (Aerobiğin zıttı.)

**anafaz** [Yunancada *ana*: yukarıya doğru] Hücrede çekirdek bölünmesi gerçekleşirken kardeş kromatidlerin ilk kez birbirlerinden ayrıldığı (ya da mayoz I'de homolog çiftlerin birbirinden ayrıldığı) evre.

**analoji** [Yunancada *analogia*: benzeyen] İki özellik arasında benzerliğin, ortak atadan ziyade konvergent evrime uygun olarak gelişmiş olması. Bu yapıların *analojik* olduğu ifade edilir ve her biri diğerinin *analoğudur.* (Homolojinin zıttı.)

**anasal etki genleri** Meyve sineklerinde yumurtanın ve larvanın polaritesini belirleyen morfogenleri şifreleyen genler.

**androjen** Erkek bireylerdeki eşey hormonlarını oluşturan birkaç steroitten herhangi biri (çoğunlukla testosteron).

**angular girus** İnsan beyninin sözlü ve yazılı dili bütünleştirmek için gerekli olduğuna inanılan kısmı.

**ani aşırı duyarlılık** Bağışıklık sisteminin bir alerjene karşı hızlı ve kapsamlı bir şekilde geliştirdiği aşırı reaksiyon; bu reaksiyon fazla miktarda histamin salınmasıyla sonuçlanır. (Geciktirilmiş aşırı duyarlılığın zıttı.)

**ani hafıza** Şu anki olaylar için hemen hemen mükemmel bir şekilde gerçekleşen, fakat sadece birkaç saniye içerisinde sonlanan hafıza şekli. (Kısa süreli hafıza ve uzun süreli hafızanın zıttı.)

**animal yarımküre** Bazı hayvan yumurtalarının, zigotun ve embriyonun metabolik olarak aktif olan üst kısmı; yoğun besin maddesi içermez. (Vejetatif yarımkürenin zıttı.)

**anizogami** [Yunancada *aniso*: eşit olmayan + *gamos*: evlilik] Morfolojik olarak birbirine benzer olmayan erkek ve dişi gametlere sahip olma. (İzogaminin zıttı.)

**anjiotensin** Çevresel kan damarlarının büzülmesine yol açarak kan basıncının yükselmesini sağlayan peptid hormon. Aynı zamanda, böbrekteki efferent damarları büzerek, susamayı ve aldosteron salınmasını uyararak glomerular süzülmenin devam etmesini sağlar.

**anlamsız mutasyon** Bir kodonu dur kodonu haline dönüştürerek translasyonu erkenden sonlandıran gen sekansındaki bir değişiklik.

**anöploidi** Bir ya da daha fazla sayıda kromozomun ya da kromozom parçasının ya yokluğu ya da fazladan bulunması durumu.

**antagonistik etkileşimler** Bir tür fayda görürken diğerinin zarar gördüğü iki tür arasındaki etkileşimler. Bunlar arasında avlanma, otçulluk ve parazitizm yer alır.

**anten sistemi** Fotosentezde, ışık enerjisini absorblamada ve onu reaksiyon merkezine iletmede birlikte iş gören birbirinden farklı moleküllerden oluşmuş bir grup.

**anter (başçık)** [Yunancada *anthos*: çiçek] Bir çiçeğin erkek organının polen taşıyan kısmı.

**anteriyör** Vücut ekseninin baş bölgesine doğru ya da uç kısmına doğru olan ön kısmı. (Posteriyörün zıttı.)

**antheridiyum** [Yunancada *antheros*: çiçeklenme] Karalarda yaşayan iletim demetsiz bitkilerde ve eğreltiotlarında sperm üreten çok hücreli yapı.

**antidiüretik hormon (ADH)** Böbreklerden suyun geri emilmesini teşvik edici hormon. ADH, hipotalamustaki nöronlar tarafından üretilir ve bu nöronların uçlarının sonlandığı posteriyör hipofizden salınır. Bu hormona, aynı zamanda, vazopressin adı verilir.

**antijen** Bir omurgalı hayvanın vücudunda antikor ya da antikorların üretilmesini uyaran herhangi bir madde.

**antijenik determinant** Özgül bir antikor tarafından tanınıp bağlanan antijenin özel bir bölgesi. Aynı zamanda epitop olarak isimlendirilir.

**antikodon** mRNA'daki tamamlayıcı üçlüyle (bir kodon) çift oluşturan tRNA'daki üç nükleotid.

**antikor** Kandaki ve diğer doku sıvılarındaki bir yabancı maddeye özgül olarak bağlanan ve onun vücuttan uzaklaştırılmasını başlatan, bağışıklık sistemi tarafından üretilmiş olan milyarlarca çeşit proteinden bir tanesi.

**antiparalel** Moleküler oryantasyonuyla ilgili olarak, bir molekülün ya da molekülün kısımlarının birbirine zıt yönlerde konumlanmış olması.

**antiporter** Bir maddeyi bir yönde diğerini ise karşı yönde transferini sağlayan taşıyıcı zar proteini. (Simporter ve uniporterın zıttı.)

**antisens RNA** Translasyona uğrayacak bir mRNA'nın translasyonunu engellemek için onu hedef alarak onunla eşleşen tek zincirli RNA molekülü.

**anüs** Boru şeklindeki sindirim kanalının posteriyöründe yer alan ve katı atıkların dışarıya atıldığı açıklık.

**anyon** [Yunancada *ana*: yukarıya doğru ilerleyen] Negatif yüklü iyon. (Katyonun zıttı.)

**aort** [Yunancada *aorte*: aorta] Sistemik (akciğer dolaşımının zıttı) dolaşıma kan götüren atardamarların ana gövde kısmı.

**aort kapakçığı** Kalbin sol karıncığı ile aort arasında yer alan ve karıncıklar gevşediğinde kanın geriye karıncığa akmasını önleyen tek yönde açılan kapakçık.

**aortik cisim** Aortun bünyesinde yer alıp kandaki oksijen kısmi basıncının çarpıcı biçimde düşüşüne ya da kanın sağlanmasındaki bir azalmaya duyarlı olan kemoreseptör.

**apandis** İnsan sindirim sisteminde, sindirimle ilgili herhangi bir işlevi olmayıp körbağırsağın körelmiş kısmına karşılık gelir.

**apeks** Büyüyen bir gövde ya da kök gibi bir yapının ucu ya da en yüksek noktası.

**apikal dominansi** Bitkilerde apikal tomurcuğun, yan tomurcukların büyümesini baskılaması olayı.

**apikal** Ekseriyetle bitkilere gönderme yapmak suretiyle uçla ya da *apeksle* ilgili olan demek.

**apikal kanca** Birçok ödikot fidesinin gövdesinin, toprak içerisinde büyürken oldukça zarif olan gövde uçlarını korumak için almış olduğu kanca şeklindeki biçim.

**apikal meristem** Gövdenin ya da kökün uç kısmında yer alan meristem; bitkinin primer büyümesinden sorumludur.

**apomiksis** [Yunancada *apo*: -den uzak + *mixis*: eşeysel birleşme] Tohumların eşeysiz olarak üretilmesi.

**apoplast** Bitkilerde, devamlılık gösteren hücre duvarı ağı ve hücre dışı boşluklar boyunca maddelerin plazma zarından geçmeksizin taşınabilmeleri. (Simplastın zıttı.)

**apoptoz** Hücreyi ölüme götüren genetik olarak programlanmış olan olaylar serisi.

**aposematizim** Uyarıcı renklenme olayı; zehirli ya da av olan taklitçi türlerin parlak renkleri ya da çarpıcı desenleri, avcılar için bir uyarıcı olarak iş görür.

**ara filamentler** Çapları büyük mikrotübüller ile küçük mikrofilamentler arasına düşen hücre iskelet elemanları.

**ara nöron** İki nöron arasında bilgi iletişimini sağlayan nöron.

**arı döl yetiştirme** Homozigot ebeveynlere uygun olarak, ele alınan özellik ya da özellikler bakımından her zaman aynı sonucu veren genetik çaprazlama.

**arkabeyin** Gelişmekte olan omurgalı beyninin, omuriliği, varol köprüsünü ve beyinciği oluşturan bölgesi.

**arkadaş hücresi** Kapalı tohumlu bitkilerde, kalburlu boru elemanlarının yanında yer alan özelleşmiş hücre.

**arkegoniyum** İletim demetsiz kara bitkilerinde, eğreltiotlarında ve gimnospermlerde yumurtaları üreten çok hücreli yapı.

**arkenteron** [Yunancada *archos*: ilk + *enteron*: bağırsak] Hayvanın ilkin sindirim kanalı.

**arteriyol** Kanı bir atardamardan kılcal damar yatağına götüren küçük damar.

**artırarak düzenleme** Hormon salgılanması baskılandığı zaman, hormon için olan reseptörlerin bolluğunun artırılması işlemi. (Azaltarak düzenlemenin zıttı.)

**asetilkolin (ACh)** Omurgalıların sinir-kas bağlantılarında ve diğer bazı sinapslarda bilgi iletilmesini sağlayan bir nörotransmitter. Asetil kolin, daha sonra, asetilkolinesteraz enzimi(AChE) tarafından yıkılır.

**asidik** pH düzeyi 7.0'dan daha düşük olan (hidrojen iyonu konsantrasyonu, $10^{-7}$ molardan daha yüksektir.) (bazik durumun tersi.)

**asit** [L. *acidus*: keskin, ekşi] Bir çözeltide proton salabilen madde. (Bazın zıttı.)

**asit büyüme hipotezi** Öksin hormonunun proton pompalamasını artırmak suretiyle hücre duvarının pH'sını düşürdüğü ve polisakkaritleri gevşeten enzimleri aktive ettiğini ileri süren hipotez. Bitkilerde öksinle indüklenmiş hücre genişlemesini açıklamak için bu hipotez ileri sürülmüştür.

**asit yağışları** Atmosfere insan faaliyetleri sonucunda verilen asit oluşturan öncül moleküllerin sonucunda normalden daha düşük pH'ya sahip yağışların olması.

**askus** (çoğulu: asci) [Yunancada *askos*: kese] Kese mantarlarında, içerisinde mayoz bölünmeyle sporların (askosporların) üretildiği çomak biçimindeki sporangiyumlar.

**asosiyasyon korteksi** Omurgalı beyninde, bilgilerin daha yüksek düzeyde işlenmesinde rol alan korteks kısmı; farklı duyulardan ve hafızadan gelen bilgileri bütünleştirdiği ya da aralarında bağlantı kurduğu için bu isim verilmiştir.

**asosyatif öğrenme** Birbiriyle ilişkili olamayan iki uyarıyı aynı cevapla bağlantı kurarak öğrenme şekli.

**asölomat** Sölom boşluğuna sahip olmayan hayvan.

**astrosit** [Yunancada *astron*: yıldız] Beyindeki en küçük ve en geçirgen kan damarlarının çevresinde yer alarak kan-beyin bariyerinin oluşmasına katkı yapan bir tip glia hücresi.

**aşı kalemi** Bahçecilikte, bir bitkiden alınan ve köklü olan başka bir bitkiye (stok) aşılanan tomurcuk ya da dal.

**aşılama** Bağışıklık sistemini uyarmak için virüsleri, bakterileri veya onların proteinlerini vücuda enjekte etme işlemi. Enjekte edilen materyal, genellikle enjeksiyondan önce zayıflatılır.

**aşınma** Kayaların kırılarak toprak partiküllerine dönüştüğü mekanik ve kimyasal süreçler.

**aşırı duyarlılık cevabı** Bitkilerin mikrobiyal enfeksiyonlara karşı fitoaleksinleri ve patojenle ilgili proteinleri ürettiği savunma cevabı ve enfekte olmuş dokuların patojeni bitkinin diğer kısımlarından yalıtmak için apoptozis geçirmesi.

**atardamar (arter)** Oksijence zengin kanı, kalpten vücudun diğer kısımlarına götüren kaslı kan damarı. (Toplardamarın zıttı.)

**atasal özellik** Söz konusu grubun atasında, orijinal olarak bulunan özellik; bu özellik, atadan türemiş olan soylarda olduğu gibi korunmuş ya da değişikliğe uğramış olabilir.

**ateroskleroz** [Yunancada *athero*: bulamaç, lapa + *skleros*: sert] Atardamarların duvarında yağlı, kolesterolce zengin maddelerin birikmesiyle karakterize olan arterleri döşeyen astarlardaki hastalık. Fibroblastlar, bu birikintilerin içerisine sızdığında ve birikintiler içerisine kalsiyum karbonat çökeldiğinde, hastalık arterioskleroza ya da "arterlerin sertleşmesine" dönüşür.

**atlamalı iletim** [L. *saltare*: sıçrama] Miyelinli aksonlarda aksiyon potansiyellerinin hızlı iletimi; böyle isimlendirilmesinin nedeni, aksiyon potansiyellerinin akson boyunca yer alan Ranvier düğümleri arasında "atlamalı" olarak ilerlemesidir.

**atom** [Yunancada *atomos*: bölünemez] Bir kimyasal elementin en küçük birimi. Bir çekirdek ve bir ya da daha fazla sayıda elektrondan oluşmuştur.

**atom ağırlığı** Tüm izotopları normal oranlarda bulunduğunda bir elementi temsil eden atom örneklerinin kütle numaralarının ortalaması. Aynı zamanda, atomik kütle de denir.

**atom numarası** Bir atomun çekirdeğindeki protonların sayısı; bu sayı, aynı zamanda nötr atomun çevresindeki elektronlara eşittir. Atomun kimyasal özelliklerini belirler.

**atomik kütle** *Bakınız* atom ağırlığı.

**ATP (adenozin trifosfat)** Adenin, riboz ve üç tane fosfat grubunu içeren, enerji depolayan bileşik. ADP'den oluşturulduğu zaman, kullanılabilen enerji depolanır; yıkıldığı (ADP'ye ya da AMP'ye) zaman, endergonik reaksiyonları sürdürmek için enerji salınır.

**ATP sentaz** ATP'nin oluşturulmasıyla ilgili olarak protonların taşınmasını sağlayan bir integral zar proteini.

**atrial natriüretik peptid** Kalbin kulakçık kasları aşırı gerildiğinde kulakçık kası liflerinden salınan bir hormon; bu hormon, böbreklerden sodyumun geri emilmesini düşürür ve böylece kan hacmi de azalır.

**atrium (kulakçık)** [L. *atrium*: merkezi hol] Bir iç odacık. Omurgalıların kalbinde, kanın kendisinden karıncığa ya da karıncıklara girdiği ince duvarlı odacık ya da odacıklar. Aynı zamanda dış kulakçık.

**atriyoventriküler düğüm** Karıncıkların kasılmasını kontrol eden aksiyon potansiyellerini organize eden, kalp kasının değişikliğe uğramasıyla meydana gelmiş düğüm.

**Avagadro sayısı** Bir maddenin bir molündeki atomların ya da moleküllerin sayısı; $6.022 \times 10^{23}$ olarak hesaplanır.

**avcı (predatör)** Diğer organizmaları öldüren ve yiyen bir organizma.

**avirulans (*Avr*) genleri** Bir patojende bulunup bitkilerdeki savunmayı tetikleyebilen genler. *Bakınız* gen-için-gen direnci.

**aya** Bir yaprağın ince, yassı kısmı.

**ayar noktası** Düzenleyici bir sistemde, geri bildirim uyarısı için duyarlılık eşiği.

**ayrılma (segregasyon)** genetikte mayoz bölünme sırasında allelerin ya da homologların her birinin birbirinden ayrılarak haploid yavru çekirdeklerin her birine geçmesi; böylece üretilen yavru çekirdekler, diploid ana hücrede çift olarak bulunan üyelerin her ikisini de değil sadece bir tanesini içerir. Mendel tarafından açıkça ifade edilmiş olan bu prensip, onun ilk yasasıdır.

**ayrılmama** Mayoz II'de ya da mitozda kardeş kromatidlerin birbirlerinden ayılmaması veya mayoz I'de homolog kromozomların birbirinden ayrılmaması. Bu durum anöployidi ile sonuçlanır.

**ayrıştırıcı** Döküntülerdeki ve ölmüş organizmalardaki organik bileşikleri metabolize ederek inorganik maddeleri salan bir canlı; bu tür canlılar, bakteriler, protistler ve funguslar arasında bulunur. *Aynı zamanda*, detritus yiyicilere ve çürükçüllere de bakınız.

**azaltarak düzenleme** Bir hormonun yüksek konsantrasyonun devam etmesinin, onun reseptörlerinin sayısını azaltabildiği negatif geribildirim süreci. (Artırarak düzenlemenin zıttı.)

**azot tespiti** Atmosferdeki azot gazının ($N_2$) daha reaktif ve biyolojik olarak kullanışlı forma (amonyak) dönüştürülmek suretiyle yaşayan canlılar için kullanılabilir kılınması. Bu olay, bazıları serbest yaşayan ve bazıları bitki kökleri içerisinde yaşayan azot tespit eden bakteriler tarafından gerçekleştirilir.

## - B -

**B hücresi** Omurgalıların humoral bağışık cevabın oluşturulmasında işlev gören lenfosit tipi. Bir antijenik determinantın tanınması üzerine B hücresi, antikor salgılayan plazma hücresine gelişir. (T hücresinin zıttı.)

**bağ** *Bakınız* kimyasal bağ.

**bağ dokusu** Diğer dokuların etrafında yer alan ya da onları bağlayan doku çeşidi; hücreleri, kollajen içeren bir matriks içerisine gömülmüştür. Çok hücreli hayvanlardaki dört tane ana dokudan biridir.

**bağımsız dağılım** Mayoz sırasında, homolog olmayan kromozomlar üzerinde taşınan genlerin, ayrılarak gametlere geçişinin rastgele olması nedeniyle bu genlerin kalıtımının şansa dayalı olarak gerçekleşmesi. Bu kural, Mendel'in ikinci yasasında açıkça belirtilmiştir.

**bağırsak** Bir hayvanın sindirim kanalı.

**bağırsak** Mideyi izleyen, sindirim ve emilim olaylarının büyük kısmının gerçekleştiği sindirim kanalı bölümü.

**bağışıklık hafızası** Bir antijenle ilk kez karşılaşıldıktan sonra aynı antijenle ikinci kez karşılaşılınca daha hızlı ve daha şiddetli cevap verme kapasitesi.

**bağışıklık sistemi** [L. *immunis*: muaf tutma] Bir hayvandaki bakteriler, virüsler ve kirleticiler gibi yabancı maddeleri tanıyarak ortadan kaldırmak ya da etkisiz hale getirmek için girişimde bulunan sistem.

**bakım metilazı** DNA replikasyon geçirdiği zaman yeni DNA iplikçiğinin metilasyonunu katalizleyen bir enzim.

**bakteriyel yapay kromozom (BAC)** Bakterilerde kullanılan DNA klonlama vektörü; bu vektör 150.000 baz çiftine kadar yabancı DNA taşıyabilir.

**bakteriyofaj** [Yunancada *bakterion*: küçük çubuk + *phagein*: yemek] bakterileri enfekte eden herhangi bir virüs grubu. Faj olarak da isimlendirilirler.

**bakteroid** Endosimbiyotik bakterilerden gelişmiş olan azot tespit eden organeller.

**baroreseptör** [Yunancada *baros*: ağırlık] Basınç algılayan hücre ya da organ. Bazen stres reseptörü olarak da isimlendirilir.

**basılanma** Hayvan davranışında, bir hayvanın yaşamını sürdürebilmesi için kısa ve kritik bir dönem boyunca bir objeye ya da diğer organizmalara karşı belirli bir cevabı oluşturmayı hızlı bir şekilde öğrenmesi. *Bakınız* genomik damgalama.

**basınç akış modeli** Angiospermlerde floemdeki taşımaya ilişkin yürürlükte olan bir model. Bu model, kalburlu elemanlardaki taşımanın, kaynak ve havuz arasında ozmotik olarak yaratılmış olan basınç gradiyenti tarafından yönetildiğini savunmaktadır.

**basınç potansiyeli** Kapalı çözeltinin hidrostatik basıncının, çevredeki atmosfer basıncını aşması. (Çözünen potansiyeli ve su potansiyelinin zıttı.)

**basil** [L. küçük çubuk] Çubuk biçiminde olan çeşitli bakterilerden herhangi biri.

**baskınlık (dominans)** Genetikte, genin bir allelinin, homolog kromozomlarında iki farklı allel taşıyan heterozigot bireyin fenotipini belirlemesi olayı. (Çekinikliğin zıttı.)

**başkalaşım (metamorfoz)** [Yunancada *meta*: arasında + *morphe*: form, biçim] Bir gelişim evresi ile bir diğeri arasında bir değişikliğin meydana gelmesi; bir iribaşın kurbağaya gelişmesinde olduğu gibi. (*Bakınız* tam başkalaşım, tam olmayan başkalaşım.)

**başlama kodonu** Ribozomda translasyonun başlaması için bir işaret olarak iş gören mRNA üçlüsü (AUG). (Dur kodonunun zıttı.)

**başlama kompleksi** Protein translasyonunda, küçük ribozomal alt birimin bir mRNA molekülü ve mRNA tarafından kodlanan ilk amino asitle yüklü tRNA'nın oluşturduğu kombinasyon; bu kombinasyon translasyonun başlangıcında oluşturulur.

**başlama** Moleküler biyolojide, transkripsiyonun ya da translasyonun başlangıcı.

**başlama yeri** Bir promotör üzerinde transkripsiyonun başladığı yer.

**Bates mimikrisi** Tadı beğenilmeyen bir türün (model), tadı beğenilen bir tür (mimik) tarafından taklit edilerek aralarında görünüş olarak benzerliğin ortaya çıkması durumu.

**baz** (1) Bir çözeltide, hidrojen iyonu kabul edebilen madde. (asidin zıttı.) (2) Nükleik asitlerde, şeker-fosfat omurgadaki her bir şekere tutunmuş olan pürin ve primidinler.

**baz çifti (bp)** Çift zincirli DNA'da, bir zincirdeki bir pürinin diğer zincirdeki bir pirimidin ile *tamamlayıcı baz eşleşmesi* yaparak oluşturdukları nükleotid çifti.

**bazal cisim** Bir ökaryotik kamçı ya da silin bazalinde bulunan bir sentriyol.

**bazal metabolik hız (BMR)** Termoregülasyon için enerji harcamayan, uyanık durumdaki (fakat dinlenirken) kuş ya da memelide minimum enerji dönüşüm oranı.

**bazidiokarp** Bazidiyumlu mantarlar tarafından üretilen bazidiyum.

**bazidiyum** Bazidiyumlu mantarlarda, mayoz bölünmeyle içerisinde dört tane sporun meydana getirildiği bu mantarlar için karakteristik olan sporangiyum; bu sporlar daha sonra dışarıya verilirler.

**bazik** pH değeri 7'den yüksek olan (yani, hidrojen iyonu konsantrasyonu $10^{-7}$'den daha düşük düzeyde olan). (Asidik durumun tersi.)

**bazilar zar** İnsan iç kulağında yer alan ve ses dalgalarına yanıt olarak esneyip kıl hücrelerini aktive eden zar; farklı ses perdelerine yanıt olarak zarın farklı yerlerinde esneme meydana gelir.

**bazofil** Histamin salan ve T hücrelerinin gelişmesini teşvik eden fagositik beyaz kan hücresi tipi.

**bekçi hücreleri** Bitkilerde bir stomanın (delik) etrafını çevreleyen ve açılmasını kontrol eden özelleşmiş olan çift haldeki epidermal hücreler. *Bakınız* stoma.

**bentik zon** [Yunancada *benthos*: dip] Okyanusun tabanı.

**benzerlik matriksi** Nesne çiftleri arasındaki ayrılmanın derecesini karşılaştırmada kullanılan bir matriks. Moleküler sekanslar için, her bir sekans çiftinde aynı olan amino asitlerin ve nükleotidlerin sayısını ya da yüzdesi toplanmak suretiyle oluşturulur.

**besin ağı** Bir komünitedeki türler arasındaki bağlantıya işaret eden tüm beslenme ilişkilerini içeren set. Bu diyagram, hangi organizmaların yiyici olduğuna ve hangilerinin yenildiğine işaret eder.

**besin kofulu** Fagositozla oluşturulan ve içerisinde, yutulan besin partiküllerinin lizozomal enzimler tarafından sindirildiği zarla çevrili yapı.

**besin zinciri** Bir besin ağının, av olan türler ile onları tüketen avcıların oluşturduğu genel basit bir sıralama şeklindeki bölümü.

**beta çeşitlilik** Habitatlar arası çeşitlilik; bir komüniteden ya da habitattan diğerine tür kompozisyonundaki değişikliğin bir ölçüsü. (Alfa çeşitliliğin ve gamma çeşitliliğin zıttı.)

**beyaz kan hücreleri** Kan plazmasında yer alıp bağışıklık sisteminde savunma işlevi gören hücreler. Aynı zamanda lökositler olarak isimlendirilirler.

**beyin kökü** Omurgalı beyninin omurilik kordonu ve ön beyin arasındaki kısmı; omurilik soğanı, varol köprüsü ve orta beyinden oluşur.

**beyin** Sinir sisteminin merkezileşmiş bütünleştirici merkezi.

**bilateral simetri** Bir organizmanın orta hattı boyunca ilerleyen tek bir düzlemle bölündüğünde, organizmanın sadece sol ve sağ yarılarının birbirinin ayna görüntüsü şeklinde iki parça olduğu durum.

**bildirimsel hafıza** İnsanlarda yerlerin, olayların ve nesnelerin bilinçli olarak hatırlandığı ve tanımlandığı hafıza. (İşlemsel hafızanın zıttı.)

**bileşik** (1) Birden fazla elementten gelen atomlardan oluşmuş bir madde. (2) Eklembacaklıların *bileşik gözlerinde* olduğu gibi fazla sayıda birimden oluşmuş olan.

**bilimsel yöntem** Gözlem yaparak, hipotez kurarak ve bu hipotezleri test etmek için deneyler yürüterek dünyadaki olaylar hakkında bilgi edinme yolu.

**binoküler görme** Bir hayvanın iki gözünün görüş alanlarının üst üste binmesi; böyle bir durum, hayvanın üç boyutlu görmesine izin verir.

**birbirine zıt yönde akış** Birbirine yakın ve paralel olarak uzanmış olan damarlardaki sıvı akışının birbirine zıt yönde olması nedeniyle ısının ya da difüzyon yapabilen maddelerin maksimum düzeyde alış verişinin sağlanmasını destekleyen bir düzenlenme.

**birbirine zıt yönde akış ile çoğaltıcı** Memelilerin böbreğindeki doku sıvısının konsantrasyonunu, Henle kulpundaki birbirine zıt yönde akışla, seçici geçirgenlikle ve Henle kulpunun bölümleri tarafından iyonların aktif olarak taşınmasıyla artıran mekanizma.

**bireysel uyum gücü** Bir bireyin sadece üretmiş olduğu kendi yavrularından kaynaklanan uyum gücü. (Soy seçiliminin zıttı.)

**birincil bağışık cevap** Bağışıklık sisteminin bir antijene karşı ilk cevabı; bu olay antijenin lenfositler tarafından tanınmasını, effektör hücrelerin ve hafıza hücrelerinin üretilmesini içerir. (İkincil bağışık cevabın zıttı.)

**birincil eşey saptanması** Gametik cinsiyetin erkek ya da dişiyi genetik olarak saptaması. (İkincil eşey belirlenmesinin zıttı.)

**birincil oosit** [L. *oon*: yumurta + *kytos*: konteynır] Bir oogoniyumun diploid yavru hücresi. Birçok türde birincil oosit, ilk mayoz bölünmenin profazına girer, ondan sonra ikincil oositi ve bir kutup cismini oluşturmak üzere mayozu devam etmeden önce, uzunca bir süre gelişimini durdurarak bekler.

**birincil spermatosit** Bir spermatogoniyumun diploid yavru hücresi; bu hücre, ikincil spermatositi oluşturmak üzere ilk mayotik bölünmeyi geçirir.

**birincil tüketici** Bitki dokularını yiyen bir organizma (otçul).

**birincil üretici** Basit inorganik maddelerden kompleks organik moleküller sentezleyen, fotosentetik ya da kemosentetik organizma.

**birincil yapı** Bir proteindeki amino asitlerin özgün dizisi.

**birlik** Ekolojide, aynı kaynağı birbirlerinden birazcık farklı şekillerde kullanan tür grubu.

**birlikte evrimleşme (koevolusyon)** Bir türdeki bir adaptasyonun, bu türün etkileştiği başka bir türde bir adaptasyonun ortaya çıkmasına yol açtığı evrimsel süreç; bu olay, aynı zamanda karşılıklı (resiprokal) adaptasyon olarak da bilinir.

**biyocoğrafik bölge** Dünya'nın kıtasal ölçekte tanımlanmış olan birkaç bölgesinden birisi; bu bölgelerin her biri, diğerlerinden belirgin olarak farklılık gösteren biyotaya sahiptir. (Biyomun zıttı.)

**biyocoğrafya** Populasyonların, türlerin ve ekolojik komünitelerin Dünya'daki dağılış şekillerini inceleyen bilimsel çalışma alanı.

**biyofilm** Bir polisakkarid matriks içerisine gömülmüş durumdaki mikroorganizma topluluğunun; hemen hemen herhangi bir nemli yüzeyde oluşturduğu çok dayanıklı kılıf.

**biyoinformatik** DNA sekansları gibi karmaşık biyolojik bilgilerin analizinde, bilgisayarların ve/ya da matematiğin kullanılması.

**biyojeokimyasal döngü** Azot, fosfor ve karbon gibi inorganik elementlerin canlı organizmalar ve fiziksel ortam arasındaki hareketi.

**biyokütle** Belirli bir alanda bulunan tüm organizmaların ya da belirtilen organizma grubunun toplam ağırlığı.

**biyoloji** [Yunancada *bios*: yaşam + *logos*: çalışma] Canlıları bilimsel olarak çalışan bilim dalı.

**biyolojik tür kavramı** Türü, kendi aralarında gerçekte üreyebilen ya da potansiyel olarak üreme olasılığı olan ve benzer gruplardan üreme bakımından yalıtılmış doğal populasyonlar olarak tanımlayan tür tanımı. (Filogenetik tür tanımı ve morfolojik tür tanımının zıttı.)

**biyolüminesens** Bir organizmada, biyolojik işlemler sayesinde ışık üretilmesi.

**biyom** Yeryüzünün özellikle farklı bir vejetasyonla karakterize edilmiş olan büyük ekolojik komünitelerinden biri. Herhangi bir biyocoğrafik bölge, birbirinden farklı birçok biyom içerir.

**biyoremediasyon** Kirleticileri ortamdan kaldırmak için insanlar tarafından diğer organizmaların kullanılması.

**biyosfer** Dünyanın (karasal ve sucul ) ve içerisinde canlıların yaşayabildiği Dünya atmosferin tüm bölgeleri.

**biyota** Verilen bir alanda bulunan organizmaların –hayvanlar, bitkiler, mantarlar ve mikroorganizmalar- tümü. (Flora ve fauna ile zıt.)

**biyoteknoloji** İnsanlara faydalı olan materyali üretmek için hücrelerin ya da canlı organizmaların kullanılması.

**biyotik** [Yunancada *bios*: canlı] Canlı olan. (Cansızın zıttı.)

**biyotik değiş-tokuş** Daha önceden birbirinden ayrılmış olan kara kütleleri birleştiğinde, önceden yerleşilmemiş olan bölgeye iki farklı biyotadan gelen türün yayılış göstermesi.

**blastodisk** Büyük bir vitellüs kitlesinin yüzeyinde hücrelerin oluşturduğu disk şeklindeki embriyo; blastula ile karşılaştırılabilir, fakat

vitellüs kitlesinin zigotun tam segmentasyon geçirmesini kısıtladığı kuşlar ve sürüngenler gibi hayvanlarda meydana gelir.

**blastomer** Döllenmiş bir hayvan yumurtasının erken bölünmeleriyle üretilmiş olan hücrelerden herhangi biri.

**blastosit** Döllenmiş yumurtanın (zigot) ilk bölünmeleriyle oluşan erken embriyo. Memelilerde, hücrelerden oluşmuş içi boş top şeklinde yapıdır.

**blastosöl** [Yunancada *blastos*: filizlenmek + *koilos*: boşluk] Bir blastulanın merkezi boşluğu.

**blastula** Hayvan embriyosunun erken evresi; birçok türde, blastosöl adı verilen merkezi boşluğun çevresini kuşatmış olan hücrelerin oluşturduğu içi boş küre. (Blastodisk ile zıt.)

**boşaltım** Bir organizma tarafından üretilmiş olan metabolik atıkların salınması.

**Bowman kapsülü** Glomerulusu çevreleyerek süzülen süzüntüyü toplayan, podosit hücrelerinden ve tubülün diğer hücrelerinden oluşturulmuş ayrıntılı yapı.

**bozulma** Çevreyi değiştirmek suretiyle populasyonları, komüniteleri ya da ekosistemleri bozan kısa–süreli olay.

**böbrekler** Omurgalılardaki bir çift boşaltım organı.

**bölücü seçme** Populasyondaki fenotip dağılımının her iki ucundakilerin tercih edildiği doğal seçme tipi. (Yönelik seçme ve dengeleyici seçmenin zıttı.)

**branşioller** Omurgalıların akciğerinde bronşlardan dallanmış olan en küçük hava yolları.

**brassinosteroidler** Bitkilerde gövdenin ve polen tüplerinin uzamasını teşvik eden ışık etkilerine aracılık eden steroid hormonlar.

**Broca alanı** İnsan beyninin konuşma için gerekli olan kısmı. Bu alan, asıl motor korteksin hemen önündeki frontal lobda yer alır.

**bronş** (çoğulu: bronchi) Omurgalı akciğerinde trakenin dallandığı ana hava yolları.

**brüt birincil üretim** Bir komünitedeki birincil üreticiler tarafından yakalanan enerji miktarı.

**brüt birincil verimlilik (GPP)** Bir komünitede birincil üreticilerin, fotosentez yoluyla güneş enerjisini depolanmış kimyasal enerjiye dönüştürme oranı.

**buharlaşma ısısı** Bir molekülü sıvı halden kaynama noktasındaki gaz haline dönüştürmek için sağlanması gerek enerji miktarı.

**buharlaşma** Suyun sıvı halden gaz haline geçmesi.

**bulboüretral bezler** İnsan erkek üreme sisteminde, küçük hacimlerde alkali, mukoid salgı üretip salgılayan yapılar; bu salgılar, üretradaki asidikliği nötralize eder ve üretranın iç kısmını kayganlaştırarak semenin geçişini kolaylaştırır.

**büyüme faktörü** Hücreleri bölünmek için uyaran bir kimyasal sinyal.

**büyüme hormonu** Ön hipofizden salınan ve birçok anabolik süreci uyaran bir peptid hormon.

**büyüme** Vücudun ve onun organlarının büyüklüklerinde hücre bölünmesiyle ve hücrelerin genişlemesiyle artışın olması.

## - C -

**$C_3$ bitkileri** Fotosentezde karbonun tespit edilmesi sırasında ilk kararlı ürün olarak 3PG'yi üreten ve $CO_2$ alıcısı olarak ribuloz bisfosfatı kullanan bitkiler.

**$C_4$ bitkileri** Fotosentezde karbonun tespit edilmesi sırasında ilk kararlı ürün olarak okzaloasetatı üreten ve $CO_2$ alıcısı olarak fosfoenolpirüvatı kullanan bitkiler. $C_4$ bitkileri de $C_3$ fotosentezinin reaksiyonlarını gerçekleştirir.

**Calvin döngüsü** 3PG'yi oluşturmak üzere $CO_2$'nin RuBP ile reaksiyona girdiği ve 3PG'nin bir şekere indirgendiği fotosentez evresi; diğer ürünler bitkinin arta kalan kısımlarına salınırken RuBP yenilenir. Calvin-Benson döngüsü olarak da bilinmektedir.

**CAM** *Bakınız* crassulacean asit metabolizması.

**cAMP (siklik AMP)** ATP'den oluşturulan ve ikinci mesajcı olarak davranan bir bileşik.

**Caspari şeridi** Suberin ve lignin içeren hücre duvarlarından oluşmuş olup endodermis içerisinde bulunan bir bant. Bu bant, suyun endodermisten geçini kısıtlar.

**cDNA** *Bakınız* tamamlayıcı DNA.

**cDNA kütüphanesi** Bir canlının yaşam döngüsünde belirli bir zamanda belirli bir dokunun mRNA'sının köken aldığı tamamlayıcı DNA'ların bir koleksiyonu.

**cGMP (siklik guanozin monofosfat)** G proteinlerinin yer aldığı sinyal iletim yolunun bir kısmını teşkil eden bir hücre içi haberci. (*Bakınız* G protein.)

**cins (genus)** (çoğulu: genera) [Yunancada *genos*: stok, çeşit] İkili adlandırma sisteminde taksonomistler tarafından ayrı bir isimle tanımlanmış olan birbiriyle akraba ve birbirlerine benzerlik gösteren tür grubu.

**cinsel birleşme** Bir erkek bireyin spermlerini, dişi bireyin üreme kanalına boşaltmasıyla sonuçlanan üreme davranışı.

**Corti organı** Basınç dalgalarından ("ses dalgaları") gelen mekanik kuvvetleri aksiyon potansiyellerine dönüştüren ve ses olarak algılanmasını sağlayan iç kulaktaki yapı.

**CpG adaları** G rezidülerine komşu olarak çok bol miktarda C rezidülerini içeren DNA bölgeleri. Özellikle promotörlerde boldurlar; bu bölgeler ekseriyetle sitozin metilasyonunun olduğu yerlerdir.

**crassulasean asit metabolizması (CAM)** Kendisine sahip olan bitkilere geceleyin karbon dioksit depolayıp gündüzleyin stomalar kapalı olsa bile fotosentez gerçekleştirebilme yeteneği veren bir metabolik yol.

## - Ç -

**çakışma** Tek bir amino asidin, messenger RNA'daki iki ya da daha fazla sayıda farklı kodon tarafından temsil edilebilme durumu. Amino asitlerin çoğu, birden fazla kodon tarafından temsil edilebilir.

**çekinik** Genetikte, baskın bir allelin varlığında fenotipi belirleyemeyen bir allel. (Başatlığın zıttı.)

**çekirdek (nükleus)** [L. *nux*: çekirdek veya fındık] (1) Ökaryotik hücrelerin merkezi olarak konumlanmış olan ve kromozomları içeren çift zarla kuşatılmış bölüm. (2) Beyinde, ortak özellikleri ya da işlevleri paylaşan tanımlanabilir nöron grubu.

**çekirdekçik (nükleolus)** Ökaryotik hücrelerin çekirdeği içerisinde yer alan küçük ve genellikle küremsi cisim. Ribozomal RNA'nın sentezlendiği yer.

**çekum** [L. kör] Kalın bağırsaktan dallanan kör köse. Çekum, geviş getirmeyen memelilerin birçoğunda, yiyeceklerin sindirilmesine katkı yapan mikroorganizmalardan oluşmuş koloniler içerir.

**çenek** [Yunancada *kotyledon*: içi boş alan] Bir "tohum yaprağı". Rezerv maddeleri depolayan ve sindiren bir embriyonik organ; tohum çimlendiği zaman genişleyebilir.

**çerçeve kayması mutasyonu** Bir genin sekansında bir ya da iki komşu nükleotidin ilave edilmesi ya da delesyonu. Translasyon sırasında mRNA'nın yanlış okunması, işlevsel olamayan proteinin üretilmesiyle sonuçlanır. (Yanlış anlamlı mutasyon, anlamsız mutasyon ve sessiz mutasyonun zıttı.)

**çevre** Bir populasyon, organizma ya da hücreyi etkileyen ya da onlarla etkileşim içerisinde olan onların etrafındaki her şey. Dış ya da iç olabilir.

**çevrecilik** Doğal kaynakların ya da ekosistemlerin yönetilmesine ilişkin hem kişisel kararda ve hem de kamu politikasını bilgilendirmede, ekonomik, etik ve diğer birçok faktörle birlikte ekolojik bilgilerin kullanılması.

**çevresel sinir sitemi (PNS)** Beyin ya da omurilik kordonu dışında uzanan ya da yer alan ve onları destekleyen nöronlardan oluşmuş olan, merkezi sinir sitemine bilgi ileten ve merkezi sinir siteminden bilgi taşıyan sinir sistemi bölümü.

**çiçek durumu** Birkaç tane ya da çok sayıda çiçekten oluşmuş yapı.

**çiçek** Kapalı tohumlu bir bitkinin üreme organı.

**çiçek meristemi** Çiçekle ilgili meristemlerin yanı sıra diğer küçük yapraksı yapıları (brakteler) üreten meristem.

**çiçek meristemi** Kapalı tohumlularda çiçek organlarını (taçyapraklar, çanakyapraklar, erkek organlar ve dişi organlar) meydana getiren meristem.

**çiçek organı kimlik genleri** Kapalı tohumlularda çiçek meristem hücrelerinin akıbetini belirleyen genler; bu genlerin ifade edilmesi, meristem kimlik genlerinin ürünleri tarafından tetiklenir.

**çifte döllenme** Kapalı tohumlu bitkilerde, iki sperm çekirdeğinin bir yumurtayı döllediği işlem. Sperm çekirdeklerinden bir tanesi, zigotu oluşturmak üzere yumurtanın çekirdeği ile birleşir; diğer çekirdek ise, triploid endospermin (büyüyen bitki embriyosunu besleyecek doku) ilk hücresini oluşturmak üzere iki tane polar çekirdek ile birleşir.

**çiftleşme tipi** Aynı suşun bir başka üyesiyle eşeysel olarak üreyemezken aynı türün bir başka suşunun üyeleriyle eşeysel olarak üreyebilme yeteneğine sahip olan bir türün özel suşu.

**çimlenme** Bir tohumun ya da sporun filizlenmesi.

**çizgili kas** *Bakınız* iskelet kası.

**çoğalan hücre çekirdek antijeni (PCNA)** Ökaryotlarda DNA replikasyonunun süreçselliğini garanti altına alan bir protein kompleksi.

**çok düşük yoğunluklu lipoproteinler (VLDL)** Esas olarak vücut genelinde yer alan yağ dokudaki yağ hücrelerine taşınan trigliserit yağlardan meydana gelmiş olan lipoproteinlerdir; aşırı yağ depolanmasıyla alakalı olmaları nedeniyle kalp-damar hastalıkları için yüksek risk teşkil ederler.

**çok potonsiyelli (multipotent)** Sınırlı sayıda hücre tipine farklılaşabilme yeteneğinde olan. (Plüripotent ve totipotentin zıttı.)

**çok tekrarlı diziler** Kısa (100 baz çiftinden daha kısa), transkripsiyon geçirmeyen DNA dizileri, bu diziler art arda binlerce kez tekrarlanmıştır.

**çok yıllık** [L. *per*: boyunca + *annus*:yıl] Yıllar boyu yaşamını sürdüren bir bitki. (Yıllık ve iki yıllığın zıttı.)

**çözelti** Bir sıvı (çözücü) ve onun çözmüş olduğu çözünmüş maddeler.

**çözücü** Bir çözelti oluşturulurken içerisinde bir maddenin çözüldüğü sıvı.

**çözünen** Bir çözelti oluşturmak üzere sıvı (çözücü) içerisinde çözünmüş olan madde.

**çözünmüş madde potansiyeli** Herhangi bir çözeltinin çözünmüş madde içeriğinden kaynaklanan özelliği; bu, sıfır ya da negatif bir değer olabilir. Çözünmüş madde potansiyeli daha negatif olan bir çözelti, farklı geçirgen zardan daha fazla su alma eğilimindedir. (Basınç potansiyeli ve su potansiyelinin zıttı.)

**çubuk hücreleri** Omurgalı retinasındaki ışığa duyarlı hücreler; bu duyu reseptör hücreleri, son derece loş olan ışıkta duyarlı olup bu koşullarda siyah ve beyaz görmeden sorumludurlar.

**çürükçül** [Yunancada *sapros*: çürümüş] Karbon ve enerjisini ölmüş organik maddelerden gelen besin maddelerini absorblayarak elde eden bir organizma (genellikle bir bakteri ya da fungus).

**çürükçül heterotroflar** Besin maddelerini bünyesine alabilmesi için çevredeki daha büyük besin moleküllerinin üzerlerine enzimler salgılayarak parçalayan organizmalar (ekseriyetle bir fungus).

## D

**DAG** *Bakınız* diaçilgliserol

**dağılım** Bir populasyon içerisinde bireylerin aralıklı olarak yayılışı.

**dağılma** Bir ana organizmadan ya da mevcut olan bir populasyondan canlıların ayrılarak uzaklara hareket etmesi.

**dalak** Venöz kan rezervuarı olarak hizmet eden ve dolaşımda yer alan yaşlanmış ve hasarlı kırmızı kan hücrelerini ortadan kaldıran organ.

**dalga boyu** Elektromanyetik radyasyon gibi bir dalga dizisinin birbirini izleyen pikleri arasındaki mesafe.

**darboğaz** *Bakınız* populasyon darboğazı.

**defensin** Fagositler tarafından üretilen bir protein tipi; bu protein, zarflı virüsleri ve bakterileri onların plazma zarları içerisine yerleşerek öldürür.

**değişken bölge** Bir immünoglobulin molekülünün ya da T hücresi reseptörünün, antijen bağlama yeri içeren ve onun özgüllüğünden sorumlu olan kısmı. (Sabit bölgenin zıttı.)

**delesyon** Bir genin ya da kromozomun devamlılık gösteren parçasından bir kaybın olması sonucunda ortaya çıkan bir mutasyon. Böyle mutasyonlar, hemen hemen hiçbir zaman geriye yabanıl tipe dönmez. (Duplikasyon ve nokta mutasyonlarının zıttı.)

**demet kını hücresi** Bitkilerin damarlarını kuşatan dokunun bir bölümü; $C_4$ bitkilerinde kloroplast içerir.

**demetilaz** DNA metilasyonunun tersine, sitozinden metil gruplarının kaldırılmasını katalizleyen bir enzim.

**demografi** Populasyon yapısının ve onu değiştiren süreçlerin çalışılması.

**denatürasyon** Bir enzimin veya bir nükleik asit molekülünün yapısında ısı ya da diğer etkenler tarafından değişikliklerin ortaya çıkartılması nedeniyle aktivite kaybı meydana gelmesi.

**dendrit** [Yunancada *dendron*: ağaç demek] Bir nöronun ekseriyetle aksiyon potansiyellerini taşıyamayan lifi. Aksonla karşılaştırılacak olursa, ekseriyetle daha fazla dallı ve görece kısadır; yaygın olarak bilgileri ,nöronun hücre gövdesine taşır.

**deney** Hipotezleri desteklemek ya da reddetmek için ve sorulara cevap bulmak için bir test işlemi. Bilimsel yöntemin temelini oluşturur. *Bakınız* karşılaştırmalı deney ve kontrollü deney.

**denge kurucu doğal seçme** Populasyondaki iki uçtaki fenotiplere seçilimin uygulandığı ve arada kalan tiplerin korunduğu seçilim tipi. (Bölücü doğal seçmenin zıttı.)

**denge** Zıt kuvvetlerin dengelendiği ve net bir değişikliğin olmadığı durum.

**denitrifikasyon** Nitrat ve nitrit iyonlarının azot gazını oluşturmak üzere indirgendiği metabolik faaliyet; belirli toprak bakterileri tarafından gerçekleştirilir.

**denitrifikasyon yapanlar** Azotu atmosfere azot gazı ($N_2$) şeklinde salan bakteriler.

**denizel** [L. *mare*: deniz, okyanus] Okyanusla ya da okyanusta yaşayan organizmalarla ilişkili. (Sucul ve karasal ile karşılaştırınız.)

**deoksiribonükleik asit** *Bakınız* DNA.

**deoksiriboz** Nükleotidlerde ve DNA'da bulunan beş karbonlu şeker.

**depolarizasyon** Hücrenin iç tarafını dış tarafına göre daha az negatif ya da daha pozitif kılan, zarın iki tarafı arasındaki dinlenme potansiyelindeki bir değişiklik. (Hiperpolarizasyonun zıttı.)

**deri değiştirme** Kuşlarda tüylerin dökülmesi ya da eklembacaklılarda tüm dış iskeletin atılmasında olduğu gibi dıştaki örtünün tamamının ya da bir kısmının atılma işlemi.

**dermal doku sistemi** Bir bitkinin dış tarafındaki örtü; genç bitkilerde epidermisten, kapsamlı ikincil büyüme göstermiş olan bitkilerde ise peridermden oluşur. (Temel doku sisteminin ve vasküler doku sisteminin zıttı.)

**desmotubül** Plazmodezmleri karşıdan karşıya geçerek iki bitki hücresinin endoplazmik retikulumlarını birbirine bağlayan zarsı uzantılar.

**desmozom** [Yunancada *desmos*: bağ + *soma*: vücut demek] Hayvan hücrelerinde hücreleri birbirine bağlayan bağlantı tipi.

**determinasyon** Gelişim sırasında bir embriyonik hücrenin ya da hücre grubunun akıbetinin ne olacağının (örneğin, epidermis hücresine mi veya nöronlara mı gelişeceği) belirlendiği süreç.

**detritus yiyici** [L. *detritus*: aşınmak + *vorare*: yalayıp yutmak] Enerjisini ölmüş bedenlerden ya da başka organizmaların atık ürünlerinden elde eden bir organizma.

**devirsiz elektron taşınması** Fotosentezde, ATP, NADPH ve $O_2$ oluşturan elektron akışı.

**dış döllenme** Gametlerin çevreye salınması; sucul hayvanlar için tipiktir. Aynı zamanda yumurta dökme de denir. (İç döllenmenin zıttı.)

**dış grup** Filogenetikte, asıl söz konusu olan gruplarla (iç grup) karşılaştırmak için referans noktası olarak kullanılan organizma grubu.

**dış iskelet (ekzoiskelet)** [Yunancada *exos*: dış taraf + *skleros*: sert] Üzerine kasların tutunduğu, vücudun dış tarafında yer alan sert örtü. (iç iskeletin zıttı.)

**dış solungaçlar** sudan gaz alış verişini gerçekleştirmek için geniş yüzey alanı sağlayan ve vücut yüzeyinin çok fazla dallanmış ve katlanmalar oluşturmuş uzantıları; amfibi larvaları ve birçok sucul böcek larvası için tipiktir.

**dışarıya göç** Bir canlının içerisindeki yaşadığı habitatından planlı ve ekseriyetle yönelik olarak ayrılması.

**dışkı** [L. *faeces*: artık, pislik] Sindirim sisteminden atılan atıklar.

**diaçilgliserol (DAG)** Hormonlar iş görürken, belirli fosfolipidlerin baş gruplarının hidrolitik olarak kaldırılmasıyla üretilen ikinci mesajcı.

**diensefalon** Omurgalılarda ön beynin talamusa ve hipotalamusa gelişen kısmı.

**diffüz birlikte evrimleşme** Benzer seçilim baskılarını yaşamış tür gruplarında benzer özelliklerin evrimleşmesi.

**Difüzyon** Herhangi bir engel olmadığı zaman, moleküllerin ya da diğer partiküllerin rastgele hareket etmesiyle tek düze bir dağılımın meydana gelmesi.

**dihibrit çaprazlama** İki lokustaki alleller bakımından farklılık gösteren ebeveynlerin çaprazlanması.

**dikaryon** [Yunancada *di*: iki + *karyon*: çekirdek demek] Genetik olarak ayırt edilebilir özellikte iki çekirdeği olan bir hücre ya da organizma. Mantarlarda yaygın bir özelliktir.

**dinlenme potansiyeli** Dinlenme halindeki canlı bir hücrenin zar potansiyeli. Bir hücre dinlenme halindeyken iç kısmı, dış kısmına göre daha negatiftir.

**dioik** [Yunancada *di*: iki + *oikos*: ev demek] İki eşeyin iki ayrı bireyde "bulunduğu" ve böylece yumurtaların ve spermlerin aynı bireyde üretilmediği canlılar. Örnekler: insanlar, meyve sinekleri, hurma ağaçları. (Monoik durumun zıttı.)

**diploblastik** İki hücre tabakasına sahip olan. (Triploblastik durumun zıttı.)

**diploid** [Yunancada *diplos*: çifte demek] Bir canlının mevcut kromozomları arasında yer alan her bir kromozomun iki kopyasının (homologlar) olması durumu. *2n* ile gösterilir. (Haploid durumun zıttı.)

**diplontik** Sadece gametlerin haploid hücreler olduğu ve mitozun sadece diploid hücrelerde gerçekleştiği yaşam döngüsü tipi. (Haplontik durumun zıttı.)

**direnç (*R*) genleri** Patojenlerin özgül suşlarına karşı dayanıklılık veren bitki genleri.

**disakkarid** İki monosakkaritten (basit şekerlerden) yapılmış karbonhidrat.

**distal** Bağlanma noktasından ya da bir referans noktasından uzakta yer alan. (Proksimalin zıttı.)

**distal kıvrıntılı tubül** Böbrek tubülünün, Henle kulpunu geçtikten hemen sonra kortekse ulaştığı ve toplama kanalına bağlandığı kısmı. (Proksimal kıvrıntılı tubül ile karşılaştırınız.)

**disülfid köprüsü** İki molekülü ya da aynı molekülün birbirinden uzaktaki kısımlarını birbirine bağlayan iki kükürt atomu (-S-S-) arasındaki kovalent bağ.

**diyafram** [Yunancada *diaphrassein*: barikat demek] (1) Memelilerde nefes alıp vermeden sorumlu olan ve göğüs boşluğunu karın boşluğundan ayıran kastan yapılmış zar. (2) Doğum kontrol yönteminde, kadının serviksi üzerine yerleştirilerek sperm girişini engelleyen kauçuk tabaka.

**diyapoz** Bir organizmanın gün uzunluğuna cevap olarak içine girdiği gelişimin ya da üremenin durdurduğu evre; diyapoz, bir canlının daha iyi yaşam sürmesini olanak sağlar.

**diyastol** [Yunancada genişleme demek] Kalp döngüsünün, kalp kasının gevşediği bölümü. (Sistolün zıttı.)

**dizi hizalama** DNA'daki homolog pozisyonları ya da iki (ya da daha fazla) organizma ortak bir atadan dallandıktan sonra meydana gelmiş olan delesyonların ve ilave nükleotid girmiş yerlerin yerlerini saptamak suretiyle amino asit sekansını belirleme yöntemi.

**DNA (deoksiribonükleik asit)** Yaşayan tüm canlıların temel kalıtım maddesi. Ökaryotlarda, özellikle hücre çekirdeğinde depolanmıştır. DNA, deoksiribozu kullanan nükleik asittir.

**DNA helikaz** İkili sarmalı çözen bir enzim.

**DNA ligaz** Replikasyon ve rekombinasyon sırasında, kırılmış DNA iplikçiklerini birleştiren enzim.

**DNA metilasyonu** Metil gruplarının DNA'daki, ekseriyetle sitozin ya da guanin bazlarına eklenmesi.

**DNA metiltransferaz** DNA metilasyonunu katalizleyen enzim.

**DNA mikroarray** Küçük cam ya da plastik kareler üzerinde tespit edilmiş olan binlerce tek iplikçikli DNA dizisiyle, hedef sekans olarak hücreden elde edilen RNA ya da DNA seçilip bunların hibritleşmesini sağlama işlemi.

**DNA parmak izi** Bir bireyin sadece kendisine özgü olan allel sekans örüntüsü; yaygın olarak birbirini izleyen kısa tekrarlardan ve tek nükleotid polimorfizmlerinden oluşur.

**DNA polimeraz** Bir DNA kalıbından DNA iplikçiğinin oluşturulmasını katalizleyen enzim grubundan herhangi biri.

**DNA topoizomeraz** Replikasyon ve transkripsiyon sırasında DNA kangalını çözen ve saran bir enzim.

**doğal artış oranı (*r*)** Bir populasyonun yoğunluğu düşük ve çevre koşulları elverişli olduğu zaman sergilediği büyüme oranı.

**doğal katil hücreler** Virüsle enfekte olmuş olan hücrelere, bazı tümör hücrelerine ve bunların yanı sıra antikorla etiketlenmiş hedef hücrelere saldıran lenfosit tipi.

**doğal seçme** Aynı populasyona ait olan çeşitli genotiplerin bir sonraki kuşağa yavru aktarmadaki göreceli başarıları. Charles Darwin tarafından önerilmiş olan evrimleşme mekanizması.

**doğrudan transdüksiyon** Hücrelerin cevap vermesi ile ilgili olarak reseptörün effektör olarak davrandığı bir hücre haberleşme mekanizması. (Dolaylı transdüksiyonun zıttı.)

**doku** İşlevsel bir birim şeklinde organize olmuş olan benzer hücrelerin oluşturduğu grup; ekseriyetle bir organın kısımlarını oluşturmak üzere diğer dokularla bütünleşmişlerdir.

**doku nakli** Bir canlıdan diğerine dokunun yapaya olarak transplantasyonu. Bahçecilikte, bir bitkiden alınan bir tomurcuk ya da bir gövde parçasının, bir diğerinin köküne yerleştirilmek suretiyle transfer edilmesi; bu olay, bitkide bir eşeysiz çoğalma şeklidir.

**doku sıvısı** Dolaşım sisteminin damarları içerisinde yer almayan hücre dışı sıvı.

**doku sistemi** Bitkilerde, embriyogenez sırasında tesis edilen ve farklı işlevleri olan organize olmuş üç doku sisteminden herhangi biri: dermal doku, vasküler doku ve temel doku.

**dolaşım sistemi** Kaslı bir pompa (kalp), bir sıvı (kan ya da hemolenf) ve maddeleri vücudun her yerine taşıyan bir seri kan damarından meydana gelmiş bir sistem.

**dolaylı transdüksiyon** Reseptöre bağlanma ve hücre cevabı arasındaki etkileşimde ikinci bir habercinin aracılık ettiği hücre haberleşme mekanizması. (Doğrudan transdüksiyonun zıttı.)

**domain** (1) Bir protein içerisindeki bağımsız yapısal bir eleman. Domain, tanınabilir bir nükleotid dizisi tarafından şifrelenir ve çoğunlukla proteinin arta kalan diğer kısmından ayrı olarak katlanır. Benzer domainler, filogenetik gruplar arasında farklı protein çeşitleri şeklinde görünebilir (örneğin, "homeobox domaini; "kalsiyum bağlayan domain" gibi).

**dondurup-kırma** Transmisyon ve taramalı elektron mikroskopisinde bir doku hazırlama tekniği; bu teknikte doku dondurulur ve ondan sonra donmuş yapının kırılarak dokunun açığa çıkarılmasında bir bıçak kullanılır. Kırılma, sıklıkla, zar içerisindeki en az direncin olduğu yerde olur.

**dormansi** Bazı sporlarda, tohumlarda ve tomurcuklarda olduğu gibi, normal faaliyetlerin askıya alındığı durum.

**dorsal** [L. *dorsum*: sırt demek] Sırt kısmıyla ya da üst yüzeyle ilgili olan. (Ventral tarafın zıttı.)

**dorsal dudak** Amfibi embriyolarında blastoporun dorsal kısmı. Bu bölge, yakınında yer alan embriyonik bölgeleri yönettiği için "organize edici" olarak da isimlendirilir.

**doymamış yağ asidi** Hidrokarbon zincirinde bir ta ne ya da daha fazla çift bağ içeren yağ asidi. (Doymuş yağ asidinin zıttı.)

**doymuş yağ asidi** Hidrokarbon zincirinde yer alan karbon atomları arasındaki tüm bağların tek bağlı olduğu –yani, tüm bağların hidrojen atomları ile doyurulmuş olduğu- yağ asidi. (Doymamış yağ asidinin zıttı.)

**döl almaşı** Eşeyli üreyen bazı canlılarda ve özellikle bitkilerde, çok hücreli haploid ve diploid evrelerin birbirini izlemesi.

**döllenme** Gametlerin birleşmesi. Singami olarak da bilinir.

**dördüncül (quaterner) yapı** Protein alt birimlerinin özgün üç boyutlu düzenlenmeleri.

**dövüş ya da kaç cevabı** Ani bir tehlikeye karşı, epinefrin hormonunun aracılık ettiği hızlı fizyolojik cevap.

**duodenum (onikiparmak bağırsağı)** Omurgalıların incebağırsağının başlangıç bölümü. (İleum ve jejunum kısımlarının zıttı.)

**duplikasyon** Kromozomun bir parçasının iki katına çıktığı mutasyon olayı; çoğunlukla bir kromozomun homologundan kopan parçanın, diğerine eklenmesi durumunda bu olay gerçekleşir. (Delesyonun zıttı.)

**dur kodonu** Ribozomdaki protein translasyonunun sonlanmasına işaret eden üç tane mRNA kodonundan herhangi biri: UAG, UGA, UAA.

**duyarlı periyot** Bazı öğrenme tiplerinin mutlaka gerçekleşmesi gerektiği ya da bu öğrenme olaylarının diğer zamanlardakinden çok daha kolay olduğu yaşam evresi. Kuşlar arasında şarkıların öğrenilmesi tipiktir.

**duyu dönüştürülmesi** Çevresel uyarıların ya da bilgilerin nöral sinyallere dönüştürülmesi.

**duyu nöronu** Duyusal uyarıların belirli bir tipini, aksiyon potansiyellerine dönüştüren özelleşmiş nöron.

**duyu reseptör hücresi** Fiziksel ya da kimyasal uyarının belirli bir tipine duyarlı olan hücre.

**düşük yoğunluklu lipoproteinler (LDL)** Kolesterolü biyosentez ve depolanma için vücutta taşıyan lipoproteinler; LDL'ler, kalp-damar hastalıklarının gelişmesinde büyük risk oluşturan "kötü" lipoproteinlerdir.

**düz endoplazmik retikulum (SER)** Ribozomdan yoksun olan ve tubüler görünüme sahip olan endoplazmik retikulum kısmı. (Granüllü endoplazmik retikulumun zıttı.)

**düz kas** Otonom sinir sisteminin sinirleriyle donatılmış, tek çekirdekli hücrelerin oluşturduğu tabakalardan meydana gelmiş olan kas dokusu.

**düzenleyici gen** Kodladığı protein ürün (ya da RNA), başka bir genin ifade edilmesini kontrol eden gen.

**düzenleyici sekans** Bir düzenleyici genin protein ürününün bağlandığı DNA sekansı.

**düzenleyici sistem** Bir fizyolojik işlevin ya da bir parametrenin ideal düzeyde varlığını sürdürmesi için geribildirim bilgi sistemini kullanan sistem. (Kontrollü sisteme zıt.)

**düzenleyici T hücreleri ($T_{reg}$)** Kendi antijenlerine toleransa aracılık eden T hücreleri sınıfı.

## - E -

**effektör protein** Hücre haberleşmesinde, bir sinyal iletim yoluna hücresel cevap vermekten sorumlu olan protein.

**efferent** [L. *ex*: dış + *ferre*: taşımak] Nöronların impulsları merkezi sinir sisteminden dışarıya doğru taşımasında (efferent nöronlar) ya da kanı bir yapıdan dışarıya doğru taşıyan kan damarlarında olduğu gibi, bir yapıdan dışarıya doğru ya da ondan uzağa taşıyan demek.(Afferentin zıttı.)

**ekdizon** [Yunancada *ek*: -den dışarı + *dyo*: giydirmek] Böceklerde deri değiştirmeyi indükleyen bir hormon.

**eklem** İskelet sistemlerinde iki ya da daha fazla kemik arasındaki birleşme yeri.

**ekoloji** [Yunancada *oikos*: ev demek] Canlı (biyotik) ve cansız (abiyotik) çevreyle organizmaların etkileşimlerinin bilimsel olarak çalışılması.

**ekolojik verim** Bir beslenme basamağından bir sonrakine aktarılan enerjinin tümü; bu, tüketici üretiminin üretici üretimine oranı olarak ifade edilir.

**ekosistem** Bir göl ya da orman gibi belirli bir habitatın organizmaları ile bu organizmaların içerisinde birlikte yaşadıkları fiziksel çevre.

**ekosistem hizmetleri** Ekosistemlerin insan toplumlarına fayda sağlayan kaynakların sürekliliğini sağlaması süreçleri.

**ekosistem mühendisi** Mevcut habitatları değiştiren ya da yeni habitatlar yaratan yapılar inşa eden bir organizma.

**eksik baskınlık** Heterozigot fenotipin iki homozigot fenotip arasında bir ara değere sahip olması durumu.

**eksik çiçek** İşlevsel erkek organı ya da işlevsel dişi organı olmayan çiçek. (Tam çiçeğin zıttı.)

**ekspiratuar rezerv volüm** Normal nefes vermenin ötesinde zorlanmak suretiyle dışarıya verilebilen hava miktarı. (Enspiratuar rezerv volüm, tidal volüm ve vital kapasitenin zıttı.)

**ekspresivite** Bir genotipin, fenotipte ifade edilme derecesi; çevre tarafından etkilenebilir.

**ekstansör** Bir üyeyi uzatan kas.

**ektoderm** [Yunancada *ektos*: dış taraf + *derma*: deri demek] İlk olarak gastrulasyon sırasında tanımlanan üç embriyonik tabakanın en dışta olanı. Bu tabaka, deriyi, duyu organlarını ve sinir sistemini meydana getirir.

**ektoterm** [Yunancada *ektos*: dış taraf + *thermos*: ısı demek] Vücut sıcaklığını düzenlemek için vücut dışı ısı kaynaklarına bağlı olan bir hayvan. (Endotermin zıttı.)

**ekzergonik** Reaksiyonun ürünlerinin, reaksiyona giren maddelerdekinden daha az serbest enerjiye sahip olduğu ve ortama serbest enerji salınmasının gerçekleştiği bir kimyasal reaksiyon. (Endergoniğin zıttı.)

**ekzokrin bez** [Yunancada *exo*: dışarı + *krinein*: ayırmak] Tükürük bezi gibi, vücuttan dışarıya doğru ya da sindirim kanalının içerisine salgı salgılayan herhangi bir bez. (Endokrin bezin zıttı.)

**ekzon** Ökaryotlarda, bir polipeptidin bir kısmını kodlayan bir DNA molekülü kısmı. (İntronun zıttı.)

**ekzositoz** Hücre içerisindeki bir keseciğin plazma zarıyla kaynaşarak içeriğini dışarıya saldığı bir işlem. (Endositozun zıttı.)

**ekzotoksin** Yaşayan ve çoğalan bakteriler tarafından salınan ekseriyetle çözünür tipte ve çok zehirli olan protein. (Endotoksinin zıttı.)

**elektriksel sinaps** Aksiyon potansiyellerinin presinaptik hücreden postsinaptik hücreye doğ-

rudan aktarıldığı sinaps tipi. (Kimyasal sinapsın zıttı.)

**elektroensefalogram (EEG)** Beyinden gelen elektriksel potansiyellerin kaydedildiği bir grafik.

**elektroforez** *Bakınız* jel elektroforezi.

**elektrokardiyogram (ECG ya da EKG)** Kalpten gelen elektriksel potansiyellerin kaydedildiği bir grafik.

**elektrokimyasal gradiyent** Bir iyonun bir zarın iki tarafı arasındaki konsantrasyon gradiyenti + zarın iki tarafı arasındaki voltaj farklılığı.

**elektromanyetik radyasyon** Hem elektriksel ve hem de manyetik özelliklere sahip olan ve uzayda kendi kendine yayılan dalga.

**elektron** Çekirdeğin dış tarafında yer alıp negatif yük taşıyan ve çok küçük kütleye sahip olan atomaltı parçacık.

**elektron kabuğu** Atom çekirdeğinin çevresinde yer alan elektron yörüngelerindeki belirli tespit edilmiş enerji düzeylerinin olduğu bölge.

**elektron taşınması** Enerji salmak suretiyle bir seri proteinden elektronların geçişi; salınan bu enerji, konsantrasyon gradiyentinin sağlanmasında ya da NADH veya ATP gibi kimyasal formlarda hapsedilebilir.

**elektronegatiflik** Bir bileşiğin yapısında yer alan bir atomun elektronları çekme eğilimi.

**element** Sıradan kimyasal işlemler sayesinde daha küçük maddelere dönüştürülemeyen bir madde.

**emboli** [Yunancada *embolos*: durdurucu] Kan dolaşımındaki bir pıhtı. Bir pıhtı ya da gaz kabarcığı ile bir damarın tıkanması, *embolizm* olarak ifade edilir.

**embriyo** [Yunancada *en*: içinde + *bryein*: büyüme] Tohum, yumurta ya da rahim gibi koruyucu bir yapı içerisinde yer alan, genç bir hayvan ya da bitki sporofiti.

**embriyo dışı zarlar** Sürüngenlerin, kuşların ve memelilerin gelişmekte olan embriyoları destekleyen fakat onların bir parçası olmayan dört tane zar; bu gruplar, filogenetik olarak amniyotlar olarak bilinirler. (*Bakınız* amniyon, allantois, koriyon ve vitellüs kesesi.)

**embriyo kesesi** Kapalı tohumlulardaki dişi gametofit. Ovül içerisinde bulunan ve zarla kuşatılmış olan fakat aralarında selüloz duvarı bulunmayan sekiz tane ya da daha az sayıda hücreden oluşmuştur

**embriyonik kök hücre (ESC)** Blastosistdeki bir pluripotent hücre.

**emilim sonrası evre** Besinlerin sindirim kanalında olmadığı ve böylece besin maddelerinin emilmediği evre. (Emilim evresinin zıttı.)

**endemik** [Yunancada *endemos*: yerli] Belirli bir bölgeye özgün olan ve böylece çoğunlukla görece sınırlı bir yayılışa sahip olan.

**endergonik** Ürünlerin, reaksiyona giren maddelerden daha fazla miktarda serbest enerjiye sahip olduğu ve böylece gerçekleşmesi için enerjiye gereksinim duyan bir kimyasal reaksiyon. (Ekzergoniğin zıttı.)

**endoderm** [Yunancada *endo*: içinde + *derma*: deri] Gastrulasyon sırasında beliren üç embriyonik germ tabakasının en içte yer alanı. Bu tabaka, sindirim ve solunum yollarını ve onlarla birlikte yer alan yapıları verir.

**endodermis** Bitkilerde, köklerde ve bazı gövdelerdeki korteksin iç tarafını belirleyen özelleşmiş hücre tabakası. Bu tabaka sıklıkla, çözünmüş maddelerin serbest difüzyonuna bir engeldir.

**endoisklet (iç iskelet)** [Yunancada *endo*: içinde + *skleros*: sert] Diğer yumuşak vücut dokuları tarafından kaplanmış olan iç iskelet. (Dış iskeletin zıttı.)

**endokrin bez** [Yunancada *endo*: içinde + *krinein*: ayrılmak] Kana hormon salgılayan salgı hücrelerinin oluşturduğu topluluk. *Endokrin sistem*; vücutta hormon üreten ve salan tüm *endokrin hücrelerden* ve endokrin bezlerden oluşur. (Ekzokrin bezlerin zıttı.)

**endometriyum** Rahmin epitel astarı.

**endoplazmik retikulum (ER)** [Yunancada *endo*: içinde + L. *reticulum*: ağ] Ökaryotların sitoplazmasında bulunan zarsı tüpler ve yassılmış kesecikler. İki formu mevcuttur: üzerinde ribozomların olduğu granüllü ER; ve ribozomlardan yoksun olan düz ER.

**endorfinler** Memeli beyninde ağrıyı kontrol etme yollarında nörotransmitter olarak işlev gören moleküller.

**endosimbiyoz teorisi** [Yunancada *endo*: içinde + *sym*: birlikte + *bios*: yaşam] Ökaryotik hücrenin, bir prokaryotik hücrenin diğerini yutması yoluyla ortaya çıktığını ileri süren teori.

**endositoz** Sıvı ya da katı partiküllerin, hücre plazma zarının içeriye doğru çökmesiyle hücre içerisine alınması işlemi. (Ekzositozun zıttı.)

**endosperm** [Yunancada *endo*: içinde + *sperma*: tohum] Sadece kapalı tohumlu bitkilerde bulunan, tohumun özelleşmiş olan triploid dokusu; gelişen embriyo için depolanmış olan besin maddelerini içerir.

**endospor** [Yunancada *endo*: içinde + *spora*: tohum ekmek] Bazı bakterilerde, zor çevre koşullarında yaşamını sürdürebilen dinlenme durumundaki yapı.

**endotel** Bir kan damarının iç yüzeyini astarlayan tek katlı epitel hücre tabakası.

**endoterm** [Yunancada *endo*: içinde + *thermos*: ısı] Kendi metabolik enerjisini harcayarak vücut sıcaklığını kontrol edebilen bir hayvan. (Ektotermin zıttı.)

**endotoksin** Belirli Gram negatif bakterilerin dış zarlarını meydana getiren ve bakteri çoğaldığında ya da parçalandığında salınan bir lipopolisakkarit. (Ekzotoksinin zıttı.)

**enerji bütçesi** Bir hayvan ve onun çevresi arasındaki tüm enerji alış veriş yollarının kantitatif tanımı.

**enerji** İş yapma ya da bir nesneyi zıt bir kuvvete karşı hareket ettirme kapasitesi. Fiziksel ve kimyasal sistemlerde bir değişiklik yapabilme kapasitesi.

**enerji maliyeti** Bir hayvan bir davranışı sergilerken harcadığı enerji ile dinlendiği durumda harcamış olacağı enerji arasındaki fark.

**engelleme rekabeti** Bireylerin, bir diğerinin kaynaklara erişmesini aktif olarak engellediği rekabet şekli. (Kullanma rekabetinin zıttı.)

**enine kesit** Bir yapının uzun eksenine dik olarak alınan kesit. Aynı zamanda transversal kesit de denir.

**enkefalinler** Memeli beyninde, ağrıyı kontrol etme yollarında nörotransmitter olarak davranan moleküller.

**entalpi (*H*)** Bir sistemin toplam enerjisi.

**entropi (*S*)** [Yunancada *tropein*: değişmek] Herhangi bir sistemdeki düzensizliğin derecesinin ölçüsü. Kapalı bir sistemde kendiliğinden gerçekleşen reaksiyonlara, her zaman, entropideki bir artış eşlik eder.

**enzim** [Yunancada *zyme*: mayalama (maya ekmek de olduğu gibi)] Bir kimyasal reaksiyonu hızlandıran katalitik protein.

**epi-** [Yunancada üzerinde, üzerine] Bir başkasının üstünde konumlanmış olan bir yapıya işaret etmek için kullanılan ön ek; örneğin epidermis, epifit.

**epiblast** Kuş blastulasının, blastodiskin kenarlarındaki hipoblast ile birleşmiş olan üstte yer alan kısmı.

**epiboli** Hücrelerin, blastulanın yüzeyinde oluşmuş blastopora doğru hareketi.

**epidermis** [Yunancada *epi*: üzerinde + *derma*: deri] Bitkilerde ve hayvanlarda, en dıştaki hücre tabakaları. (Bitkilerde sadece bir hücre kalınlığındadır.)

**epididimis** [Yunancada *epi*: üzerinde + *didymos*: testis] Testislerde sperm depolayan ve spermleri seminifer tübüllerinden vas deferense ileten kıvrılmış tübüller.

**epifiz bezi** Beyin yarımküreleri arasına yerleşmiş olan ve melatonin hormonunu salgılayan bez.

**epigenetik** DNA sekansında herhangi bir değişiklik olmaksızın bir genin ya da gen grubunun ifadesindeki değişikliklerin çalışılması.

**epinefrin** [Yunancada *epi*: üzerinde + *nephros*: böbrek] Böbrek üstü bezinin medullası tarafından üretilen "dövüş ya da kaç" hormonu. (Aynı zamanda adrenalin olarak da bilinir.)

**epistasi** Genler arası etkileşim olayında, bir genin belirli bir allelinin varlığı, başka bir genin ifade edilip edilmeyeceğini belirlemesi.

**epitel** Organları astarlayan ya da kaplayan tabakaları oluşturan, tübülleri meydana getiren vücut yüzeyini örten hayvan dokusu tipi; çok hücreli hayvanlardaki belli başlı dört doku tipinden bir tanesi.

**epitop** *Bakınız* antijenik determinant.

**ER** *Bakınız* endoplazmik retikulum.

**eritropoietin** Oksijen yokluğuna yanıt olarak böbrekler tarafından üretilen ve kırmızı kan hücrelerinin üretilmesini uyaran hormon.

**eritrosit** [Yunancada *erythros*: kırmızı + *kytos*: konteyner] Kırmızı kan hücresi.

**esansiyel asitler** Hayvanın kendisi tarafından sentezlenemeyen ve yiyeceklerle birlikte alınması zorunlu olan amino asitler ve yağ asitleri.

**esansiyel elementler** Bitkilerin ve hayvanların normal büyümeleri ve üremeleri için gerekli olan mineral besin maddeleri.

**ester bağı** Bir yağ asidinin karboksil grubunun bir alkolün hidroksil grubu ile reaksiyona girerek su salınması sonucunda oluşan bağ. Lipitler bu şekilde oluşur.

**estivasyon (yaz durgunluğu)** [L. *aestivalis*: yaz mevsimi] Yaz mevsimi sırasında dormansinin (uyku durumu) ortaya çıkması ve metabolizma düzeyinin düşmesi (hipometabolizm); ekseriyetle hüküm süren kuraklık ve/ya da aşırı sıcaklık nedeniyle ortaya çıkar. (Hibernasyonun zıttı.)

**eşey kromozomu** Eşey belirlenmesinin bir kromozomal mekanizma ile gerçekleştiği organizmalarda, kromozomlardan bir tanesi cinsiyetin belirlenmesinde iş görür.

**eşeye bağlı kalıtım** Cinsiyetin belirlenmesi için bir kromozomal mekanizmaya sahip olan organizmanın eşey kromozomları üzerindeki genlerin kalıtılma biçimi.

**eşeyli üreme** Gametlerin birleşmesini gerektiren üreme şekli.

**eşeysel seçilim** Bir eşey tarafından zıt eşeye ait bireylerde bulunan özelliklerin seçilmesi olayı. Aynı zamanda, eşlerle çiftleşmek için bireyler arasındaki rekabetin bir sonucu olarak, bir eşeydeki özelliklerin tercih edilir (favori) olması.

**eşeysiz üreme** Gametlerin birleşmesi olmaksızın üreme.

**eşik** Elektriksel olarak uyarılabilen bir zarın, bir aksiyon potansiyeli çıkarmasına neden olan depolarizasyon düzeyi.

**etilen** Kimyasal formülü $H_2C=CH_2$ şeklinde bir gaz olan bitki büyüme hormonlarından birisi. Meyvenin olgunlaşmasında, diğer büyüme ve gelişme olaylarında işlev görür.

**etoloji** [Yunancada *ethos*: karakter + *logos*: çalışmak] Doğal ortamlarda birçok tür üzerine odaklanarak onların davranışlarının çalışılması ve davranışın evrimi konusundaki sorulara göndermeler yapılması.

**evrim** Herhangi bir kademeli değişim. Çoğunlukla, organik evrime ya da Darwin tarafından önerilen evrime işaret eder; evrimde, genetik ve oluşan fenotip canlı populasyonlarında kuşaktan kuşağa değişiklik geçirir. (*Bakınız* makroevrim, mikroevrim; türleşme.)

**evrimsel dallanma** Tek bir evrimsel soy hattı içerisinde birçok türün meydana gelmesi.

**evrimsel geri dönüş** Daha önceden türemiş özelliği kazanmış bir grupta bir atasal özelliğin yeniden ortaya çıkması.

## F

**$F_1$** İlk yavru kuşak; ebeveynler (P) çiftleştikten sonra elde edilen döl.

**$F_2$** İkinci yavru kuşak; $F_1$ kuşağının üyeleri arasında gerçekleştirilen bir çiftleştirmeden elde edilen döl.

**fagosit** [Yunancada *phagein*: yemek + *kystos*: kese] Beyaz kan hücrelerinin iki büyük sınıfından bir tanesi; hayvanların özgül olmayan savunmalarından birisi; saldıran mikroorganizmalar fagositozla yenir.

**fagositoz** Bir hücre tarafından başka bir hücrenin ya da büyük bir partikülün endositozu.

**faj** *Bakınız* Bakteriyofaj.

**farklı gen ifadesi** Tüm hücreler aynı genleri içerdiği halde bir hücreyi diğerinden farklı kılan şeyin bu genlerin transkripsiyonunda ve translasyonunda faklılıklar olduğunu ileri süren hipotez.

**farklılaşma** Köken olarak benzer olan hücrelerin farklı gelişim yollarını izlemesi süreci; determinasyonun bilfiil ifade edilmesi.

**farming** Genetiği değiştirilmiş olan hayvanların sütlerinde tıbbi açıdan faydalı olan ürünleri üretmeleri amacıyla kullanılması.

**fauna** Belirli bir alanda bulunan tüm hayvanlar. (Floranın zıttı.)

**fayda** Sergilenen bir davranıştan ya da sahip olunan bir özellikten dolayı yaşamı sürdürmede ve üreme başarısında bir ilerlemenin olması.

**fenotip** [Yunancada *phanein*: göstermek] Bir bireyin hem genetik ve hem de çevre faktörleri sonucunda ortaya çıkan gözlemlenebilir özellikleri. (Genotipin zıttı.)

**fenotipik esneklik** *Bakınız* gelişimsel esneklik.

**fermentasyon** [L. *fermentum*: maya] Glukoz gibi bir maddenin oksijensiz koşullarda enerji elde etmek üzere laktik asit ya da alkol gibi daha küçük moleküllere parçalanması.

**feromon** [Yunancada *pheros*: taşımak + *hormon*: uyarmak, harekete geçirmek] Aynı türün bireyleri arasında iletişimde kullanılan bir kimyasal madde.

**fetüs** Gelişmekte olan embriyonun hamileliğin sekizinci haftasından (belli başlı organ sistemlerinin oluştuğu nokta) doğum anına kadar olan evrelerini belirtmek için tıbbi ve yasal terim.

**fırsat maliyeti** Bir hayvanın verilen bir davranışı sergilediği süre boyunca bazı diğer davranışları ortaya koyamaması nedeniyle kaybettiği faydaların toplamı.

**fibrin** Kan pıhtısının yapısını oluşturmak üzere polimerleşerek uzun iplikçikler oluşturan bir protein.

**fibrinojen** Dolaşım sisteminde yer alan ve sıvının dışarıya akmasıyla uyarılabilen bir protein; bu protein kan pıhtısının oluşumuna yapısal olarak katkı sağlar.

**Fick'in difüzyon yasası** Bir molekülün yüksek konsantrasyonda bulunduğu bir alandan daha düşük konsantrasyonda bulunduğu alana difüzyon hızını belirleyen faktörleri tanımlayan eşitlik.

**fiili neden** Bir davranış ya da morfolojiden sorumlu olan en yakın genetik, fizyolojik, nörolojik ve gelişimsel mekanizmalar.

**fikobilin** Kırmızı, sarı, turuncu ve yeşil ışığı absorblayan, siyanobakterilerde ve bazı kırmızı alglerde bulunan pigment.

**filogenetik ağaç** Organizmalardan ya da onların genlerinden türemiş soy hatlarını gösteren bir grafik.

**filogeni** [Yunancada *phylon*: kabile, soy + *genesis*: kaynak] Belirli bir organizma grubunun ya da onların genlerinin evrimsel tarihi.

**fitoaleksinler** Bitkilerin fungal ya da bakteriyel enfeksiyonlara cevap olarak patojenlere karşı ürettikleri toksik maddeler.

**fitokrom** [Yunancada *phyton*: bitki + *chroma*: renk] Bitkilerdeki gelişimi ve diğer birçok olayı düzenleyen bitki pigmenti.

**fitomerler** Bitkilerde bir sürgünü meydana getiren tekrarlanmış modüller; bu modüllerin her biri bir nodyumda gövdeye bağlanmış olan bir ya da daha fazla sayıda yapraktan oluşmuştur; bir internodyum; ve bir ya da daha fazla sayıda koltukaltı tomurcuğu.

**fitoplankton** Fotosentez yapan planktonik organizmalar.

**fitoremediasyon** Bitkilerin çevre kirliliğinin temizlenmesinde kullanıldığı bir biyoremediasyon şekli.

**fizyoloji** [Yunancada *physis*: doğal form] Canlı organizmaların ve onları oluşturan bireysel organların, dokuların ve hücrelerin fonksiyonlarının bilimsel olarak çalışılması.

**fizyon** *Bakınız* ikiye bölünme.

**fleksör** Bir üyeyi büken kas.

**floem** [Yunancada *phloos*: kabuk] Damarlı bitkilerde, şekeri ve çözünmüş diğer maddeleri kaynaktan havuza taşıyan iletim dokusu.

**flora** Belirli bir alanda bulunan bitkilerin tümü. (Faunanın zıttı.)

**florigen** Bir vejetatif sürgünün apeksinin bir çiçeğe dönüştürülmesinde rol alan bitki hormonu.

**folikül** [L. *folliculus*: küçük çanta, torba] Memelilerin dişi bireylerinde, olgunlaşmamış yumurtayı çevreleyen besleyici hücreler.

**folikül uyarıcı hormon (FSH)** Ön hipofiz tarafından üretilen bir gonadotropin.

**fonksiyonel grup** Daha büyük moleküllere bağlandığı zaman onlara özgül özellikler katan atomların karakteristik bir kombinasyonu.

**fosfat grubu** $-OPO_3H_2$ şeklindeki fonksiyonel grup.

**fosfodiester bağı** Nükleik asit zincirinde iki nükleotidi birbirine bağlarken oluşan bağ.

**fosfolipid** Bir fosfat grubu içeren lipid; hücre zarının önemli bileşenidir. (*Bakınız* lipid).

**fosfolipid ikili tabaka** Biyolojik zarların temel yapısal birimi; iki molekül kalınlığındaki fosfolipid tabakadaki fosfolipid molekülleri, hidrofobik olan "kuyruk" kısımları içeriye doğru ve fosfattan dolayı hidrofilik olan baş kısımları dışarıya doğru olacak şekilde bir arada sıkıca paketlenmiştir. Aynı zamanda ikili lipid tabakası da denir.

**fosforilasyon** Bir fosfat grubunun eklenmesi.

**fosil** Bir organizmadan köken almış olan olan ya da böyle bir yapının herhangi bir izine işaret eden, jeolojik zamanlar boyunca korunmuş tanımlanabilen herhangi bir yapı.

**fosil yakıtlar** Aralarında petrol, doğal gaz, kömür ve turbanın yer aldığı jeolojik çağlar boyunca, oksijensiz sedimentler içerisine gömülmüş olan organik maddelerden oluşmuş yakıtlar.

**fotoheterotrof** Enerjisini ışıktan ve gereksinim duyduğu karbonu organik bileşiklerden elde eden bir organizma. (Kemolitotrof, kemoheterotrof, fotoototrofun zıttı.)

**foton** [Yunancada *photos*: ışık] Görünebilir radyasyonun bir kuantumu; ışık enerjisinin bir "paketi".

**fotoototrof** Enerjisini ışıktan ve karbonunu karbon dioksitten elde eden bir organizma. (Kemolitotrof, kemoheterotrof, fotoheterotrofun zıttı.)

**fotoperiyodisite** Bir canlının fizyolojik ya da davranışsal cevapların gündüz ya da gece uzunluğu tarafından kontrol edilmesi.

**fotoreseptör** (1) Bitkilerde, bir foton absorblandığı zaman bir fizyolojik cevabı tetikleyen pigment. (2) Hayvanlarda, ışık enerjisini hisseden ve cevap veren bir duyu reseptör hücresi.

**fotosentez** [esas itibariyle "ışıktan sentez" demek] Yeşil bitkiler ve siyanobakteriler tarafından gerçekleştirilen metabolik süreçler; bu olayda görülebilir ışık yakalanarak ATP ve glukoz gibi bileşiklerin sentezinde enerji kullanılır.

**fotosistem** [Yunancada *phos*: ışık + *systema*: birlik] Pigmentler ve proteinlerden oluşmuş olan kloroplast tilakoidinde ışık hasat eden kompleks.

**fotosistem I** Fotosentezde 700 nm dalga boyundaki ışığı absorblayan ve elektronları ferrodoksine ve oradan da NADPH'a geçiren kompleks.

**fotosistem II** Fotosentezde 680 nm dalga boyundaki ışığı absorblayan ve elektronları kloroplasttaki elektron taşıma zincirine geçiren kompleks.

**fotosolunum** Oksijenin ışık güdümünde alınması ve karbon dioksitin salınması; karbon, fotosentezin erken reaksiyonları tarafından üretilir.

**fototropinler** Fototropizmaya ve diğer bitki cevaplarına aracılık eden mavi ışık reseptörlerinin bir sınıfı.

**fototropizma** [Yunancada *photos*: ışık + *trope*: döndürme] Bitkinin büyümesinin ışığa doğru yönelmesi.

**fovea** [L. *fovea*: bir küçük çöküntü] Omurgalı retinasındaki, en keskin görme alanı.

**Frank-Starling yasası** Kalbin atım hacmi, kalbe dönenen kan miktarındaki artışla artar.

**frekansa-bağlı seçilim** Bir populasyon içerisindeki belirli bir özelliğe sahip olan bireylerin oranıyla şiddeti değişen seçilim.

## G

**G başlık** mRNA'nın 5'ucuna eklenmiş olan kimyasal olarak değişikliğe uğramış GTP; bu başlık, mRNA'nın ribozoma bağlanmasını kolaylaştırır ve mRNA'nın yıkılmasını önler.

**G protein** Sinyal dönüştürme işleminde rol alan bir zar proteini; GDP ya da GTP'nin bağlanmasıyla karakterizedir.

**G1** Hücre döngüsünde, mitozun sonu ve S fazının başlangıcı arasındaki boşluk.

**G2** Hücre döngüsünde, S (sentez) fazı ve mitozun başlangıcı arasındaki boşluk.

**gama çeşitlilik** Coğrafik bölgelerdeki bir dizi komüniteler ya da habitatlarda bulunan bölgesel çeşitlilik. (Alfa ve beta çeşitliliğin zıttı.)

**gamet** [Yunancada *gamete/gametes*: karı, koca] Olgun eşeyli üreme hücresi: yumurta ya da sperm.

**gametangiyum** (çoğulu: gametangia) [Yunancada *gamos*: evlenme + *angeion*: damar] İçerisinde gametin oluşturulduğu herhangi bitki ya da mantar yapısı.

**gametofit** Bitkilerde ve döl almaşının görüldüğü fotosentez yapan protistlerde, gametleri üreten çok hücreli haploid evre. (Sporofitin zıttı.)

**gametogenez** Gametlerin üretilmesine yol açan özelleşmiş hücre bölünme serisi. (*Bakınız* oogenez ve spermatogenez.)

**gangliyon** (çoğulu: ganglia) [Yunancada tümör demek] Benzer özelliklere ya da işleve sahip olan nöronlar kümesi.

**gangliyon hücreler** İnsan gözünün retinasının önünde yer alıp bilgiyi bipolar hücrelerden beyne ileten hücreler.

**gastrik çukurlar** Midenin duvarında, salgı hücreleriyle astarlanmış olup içeriye doğru uzanan katlanmalar.

**gastrin** Midenin aşağı bölgesindeki hücreler tarafından salgılanarak midenin sindirim salgılarını salgılamasını ve hareketlerini uyaran hormon.

**gastrovasküler boşluk** Hem sindirime (gastro) ve hem de dolaşıma (vasküler) hizmet eden boşluk; denizanalarının ve diğer Cnidaria üyelerinin vücudundaki merkezi boşluk.

**gastrulasyon** Bir blastulanın gastrulaya gelişimi. Embriyonik gelişimde blastulanın , kitlesel hücre hareketleri sayesinde bir *gastrula*ya dönüşmesi; gastrula, belirgin bir vücut ekseni ve üç tane germ tabakası olan bir embriyodur.

**gebelik** [L. *gestare*: taşımak] Bir memeli hayvan embriyosunun rahim içerisinde geliştiği dönem. Aynı zamanda hamilelik olarak da bilinir.

**gelişimsel esneklik** Bir canlının çevresel koşullara cevap olarak gelişim tarzını değiştirme kapasitesi.

**gelişimsel modül** Embriyoda, diğer böyle modüllerden bağımsız olarak bir fiziksel yapıyı belirleyen genleri ve sinyal yollarını kapsayan işlevsel bir birim.

**gen** [Yunancada *genes*: üretmek] Kalıtım birimi. Burada, tek bir polipeptid ya da RNA için bilgi taşıyan genetik işlev birimi olarak kullanılmıştır.

**gen ağacı** Bir gen ailesinin üyelerinin ya da farklı türlerdeki tek bir genin evrimsel akrabalık ilişkisinin grafik olarak gösterilmesi.

**gen ailesi** Tek bir atasal genden türemiş olan gen grubu; bu genlerin aynı kromozomlar üzerinde olması gerekmez. Omurgalılardaki globin genleri, bir gen ailesinin klasik bir örneğini oluşturur.

**gen akışı** Bireylerin ya da gametlerin göçü sayesinde populasyonlar arasında gen alış verişinin olması.

**gen havuzu** Bir populasyondaki tüm bireylerde bulunan tüm genlerin farklı allellerinin tümü.

**gen için gen direnci** Bitkilerde, patojenlere karşı dirençlilik mekanizması; bu dirençlilik, bir patojenin *Avr* genleri ve bir bitkinin *R* genleri ürünlerinin özgül etkileşimleri tarafından tetiklenir.

**gen tedavisi** Vücutlarındaki hücrelerinde işlevsel olmayan gen allellerini içeren bireylere, işlevsel alleller içeren hücreleri sağlamak suretiyle bir genetik hastalığı tedavi etme yöntemi.

**genetik alet takımı** Evrimsel gelişim biyolojisinde, evrimsel zamanlar boyunca korunmuş olan gelişim mekanizmalarını kontrol eden DNA sekansları.

**genetik anahtarlar** Promotörler ve onlara bağlanan transkripsiyon faktörleri gibi genetik alet takımının nasıl kullanıldığını kontrol eden mekanizmalar. Bu anahtarlar üzerinde bir araya gelen ve anahtarları çalıştıran sinyal çağlayanları, genlerin ne zaman ve nerede açılacağını ve kapanacağını belirler.

**genetik harita** Bir kromozom üzerinde yer alan genlerin kromozom üzerindeki konumlarının, genlerin rekombinasyon frekansları esas alınarak belirlenmesi.

**genetik** Kalıtsal bilginin birimleri olan genlerin yapısının, işlevinin ve kalıtımının bilimsel olarak çalışılması.

**genetik kod** Nükleotid üçlüleri şeklindeki talimat seti; bir mRNA'daki doğrusal nükleotid dizisi, bir proteindeki doğrusal amino asit dizisine tercüme edilir.

**genetik markör** (1) Gen klonlanmasında, başka bir genin, DNA segmentinin ya da kromozom parçasının varlığına işaret eden teşhis edilebilir bir fenotipe sahip olan bir gen. (2) Genel olarak, varlığı o kromozom üzerindeki diğer bağlı genlerin bulunmasıyla ilişkili olan tek bir nükleotid polimorfizmi gibi bir DNA sekansı.

**genetik sürüklenme** Rastgele (şansa bağlı olarak) süreçlerin sonucu olarak gen frekanslarında değişiklerin meydana gelmesi.

**genetik yapı** Bir Mendel populasyonundaki farklı genotiplerin ve her bir lokustaki farklı allellerin frekansları.

**genişleyen üçlü tekrar** Bir insan genindeki üçlü baz çifti dizisi kararlı değildir ve yüzlerce kez tekrarlanabilir. Çoğunlukla, tekrar ne kadar fazla olursa, genin aktivitesi de o ölçüde azalmaktadır. Genişleyen üçlü tekrarlar, Huntington hastalığı ve kırılgan-X sendromu gibi bazı insan hastalıklarında meydana gelmektedir.

**genomik damgalanma** Bir genin ifade ediliş şeklinin ebeveynsel kaynaklı olarak belirlenmesi (yani, genin ifade edilmesinin, anadan ya da babadan kalıtılmasına bağlı olarak belirlenmesi).

**genomik eşdeğerlik** Hücrelerin çekirdekleri, embriyonik gelişimin erken evreleri boyunca aktarıldıklarında onlardan bilgi kaybı olmadığına ilişkin prensip.

**genomik kütüphane** Bir genom üzerinde bir restriksiyon endonükleazın etkisi sonucunda meydana getirilmiş olan klonlanmış DNA parçalarının tümü.

**genomik** Tüm gen setlerinin ve onların etkileşimlerinin bilimsel olarak çalışılması.

**genotip** [Yunancada *gen*: üretmek + *typos*: etki, izlenim] Tek bir özellik ya da özellik grubuyla ilgili olarak bir bireyin genetik yapısının tam tanımı. (Fenotipin zıttı.)

**gerçekleştirilen niş** Bir türün diğer türler ile etkileşimiyle belirlenmiş olan nişi. (Asıl nişin zıttı.)

**geribildirim bilgisi** Düzenleyici sistemlerde, sistemin ayar noktası ve onun mevcut durumu arasındaki ilişki hakkındaki bilgi.

**gerilme reseptörü** Bir kasın bağ dokusu içerisine gömülmüş olan değişikliğe uğramış kas hücresi; bu hücre, o kasın gerilmesine cevap veren bir mekanoreseptör olarak görev görür.

**germ hattı mutasyonu** Gametleri üreten bir hücredeki (yani bir germ hattı hücresindeki) mutasyon. (Somatik mutasyonun zıttı.)

**germ tabakaları** Gastrulasyon sırasında meydana gelmiş olan üç embriyonik tabaka (ektoderm, mezoderm ve endoderm). Aynı zamanda hücre tabakaları ya da doku tabakaları da denir.

**geviş getirenler** Sığır ya da koyun gibi geviş getiren otçul memeliler, bu hayvanlar, işkembe, börkenek, kırkbayır ve şirden adı verilen dört odacıklı mideye sahip olmalarıyla karakterizedir.

**ghrelin** Midedeki hücreler tarafından üretilip salgılanan ve iştahın açılmasını uyaran hormon.

**giberellin** Bitkilerde gövdenin uzamasında, tohumun çimlenmesinde, bazı türlerin çiçeklenmesinde vs rol oynayan hormon sınıfı.

**Glia** [Yunancada *glia*: yapıştırıcı] Sinir sisteminin aksiyon potansiyeli iletmeyen hücreleri.

**glikloiz** [Yunancada *gleukos*: şeker + *lysis:* parçalamak] Glukozun pirüvik aside enzimatik olarak yıkılması.

**glikojen** Hayvanlarda ve mantarlarda bulunan enerji depo polisakkariti; glukozun dallanmış zincirli bir polimeri olup nişastaya benzerlik gösterir.

**glikolipid** Şekerlerin bağlanmış olduğu bir lipid.

**glikoprotein** Şekerlerin bağlandığı bir protein.

**glikozidik bağlantı** Karbonhidrat (şeker) moleküllerinin arasına bir oksijen atomunun (-O-) girdiği bağ.

**glikozilasyon** Karbonhidratların protein gibi başka bir molekül tipine eklenmesi.

**glioksizom** Bitkilerde bulunan ve içerisinde depolanmış olan yağların karbonhidratlara dönüştürüldüğü organel.

**gliserol** Üç tane hidroksil grubu olan üç karbonlu alkol; fosfolipidlerin ve trigliseritlerin yapısal elemanı.

**Glomerulus** [L. *glomus*: top] Böbrekte kanın süzülmesinin gerçekleştiği yerler. Her glomerulus, afferent ve efferent arteriyollerin servis yaptığı kılcal damar yumağından oluşur.

**glomerüler süzülme hızı (GFR)** Böbreğin glomeruluslarından kanın süzülme hızı.

**glukagon** Pankreastaki Langerhans adacıklarının alfa hücreleri tarafından üretilen hormon. Glukagon, karaciğerin glikojeni yıkmasını ve kana glukoz salmasını uyarır.

**glukoneogenez** Glukozun, amino asitler, laktat ya da gliserol gibi diğer maddelerden biyokimyasal olarak sentezi.

**glukoz** [Yunancada *gleukos*: şeker, tatlı demek] En yaygın monosakkarid; nişasta, glikojen ve selüloz gibi polisakkaritlerin monomeri.

**Golgi aygıtı** Ökaryotik hücrelerin sitoplazmasında bulunan, aynı merkezli olarak kıvrılmış zarlardan oluşmuş bir organel, hücreden ekzositoz yoluyla salgı salgılamada işlev görür.

**gonad** [Yunancada *gone*: tohum] Hayvanlarda gamet üreten organ: ovaryum (dişi gonad) ya da testis (erkek gonad).

**gonadotropin** Gonadları uyaran bir tropik hormon tipi.

**gonadotropin-salıcı hormon (GnRH)** Hipotalamus tarafından üretilip gonadotropinleri salgılaması ("salması") için anteriyör hipofizi uyaran hormon.

**Gondwana** Kambriyenden (540 myö) Jura (138 myö) dönemine kadar varlığını sürdüren güneydeki büyük kara kütlesi. Bu kara kütlesinin günümüzdeki kalıntıları, Güney Amerika, Afrika, Hindistan, Avustralya ve Antarktika'dır.

**göğüs boşluğu** [Yunancada *thorax*: göğüs zırhı] Memelilerin vücut boşluğunun, kaburgalar, omuzlar ve diyafram tarafından sınırlandırılmış olan bölümü. Bu boşluk, kalbi ve akciğerleri içerir.

**gövde** Bitkilerde, yaprakları ve/ya da çiçekleri taşıyan ve bitkinin diğer organları arasında maddeleri taşıyıp dağıtan organ.

**gözbebeği** Omurgalı gözünde ışığın geçtiği açıklık.

**Gram boya** Bakterileri karakterize etmede kullanışlı olan ve ayırım sağlayan mor renkli bir boya. Gram pozitif bakterilerin peptidoglikan bakımından zengin olan duvarları, mor renge boyanır; Gram negatif bakterilerin duvarları ise genellikle turuncuya boyanır.

**granüllü endoplazmik retikulum (GER)** Dış yüzeyine ribozomların tutunmuş olduğu endoplazmik retikulum kısmı. (Düz endoplazmik retikulumun zıttı.)

**gravitropizm** [Yunancada *tropos*: dönmek] Bir bitkinin yerçekimine cevap olarak ona doğru büyümesi.

**gri madde** Sinir sisteminde yer alan, nöronların hücre gövdeleri bakımından zengin olan doku. (Ak maddenin zıttı.)

**guanin (G)** DNA, RNA ve GTP'de bulunan azot içeren baz.

**güçlendirme** Daha büyük izolasyon sağlamak için doğal seçilime uygun olarak populasyonlar arasında güçlendirilmiş üreme izolasyonunun evrimi.

**günlük ritimler (sirkadiyen ritimler)** [L. *circa*: yaklaşık + *dies*: gün] Yaklaşık her 24 saatte bir tekrarlanan büyüme ya da aktivite ritmi.

## - H -

**haberci (raportör) gen** Bir konak hücrede rekombinant DNA'nın varlığına işaret eden rekombinant DNA'daki genetik markör.

**habis (malignant)** sınırsız büyüyen ve/ya da geliştiği orijinal yerden vücuttaki başka yerlere yayılan bir tümörü belirtmede kullanılır. (İyi huylunun zıttı.)

**habitat** Bir canlının içerisinde yaşadığı belirli bir ortam. Bir *habitat yaması*, o hayvan için daha az uygun olabilen diğer habitat tipleri tarafından çevrelenmiş belirli bir habitat alanıdır.

**hafıza hücreleri** Antijenle karşılaşmanın ardından üretilen uzun ömürlü lenfositler. Bu hücreler vücutta varlığını sürdürür ve antijenle sonradan tekrar karşılaştıklarında hızlı cevap verme yeteneğine sahiptirler.

**halofit** [Yunancada *halos*: tuz + *phyton*: bitki] Tuzlu ortamda büyüyen bir bitki.

**Hamilton kuralı** Açık bir fedakârlık davranışının uyumsal olabilmesi için, o davranışın uyum gücü açısından yararlanıcıya sağladığı yarar ile davranışı gösteren ve ondan yarar gören bireyler arasındaki akrabalık derecesinin çarpımının, davranışın onu gösterene olan maliyetinden daha büyük olması gerektiğini öne süren prensip.

**haplodiploidi** Diploid bireylerin (döllenmiş yumurtalardan gelişirler) dişi ve haploid bireylerin (döllenmemiş yumurtalardan gelişirler) erkek olduğu, eşey saptama mekanizması; bu olay, arılar için tipiktir.

**haploid** [Yunancada *haploeides*: tek] Her kromozomun sadece tek bir kopyasından oluşmuş bir kromozom takımına sahip olma durumu; 1*n* ya da *n* olarak gösterilir. (Diploidin zıttı.)

**haplontik** Sadece zigotun diploid hücre olduğu ve mitozun sadece haploid hücrelerde meydana geldiği yaşam döngüsü tipi. (Diplontik durumun zıttı.)

**haplotip** Ekseriyetle bir birim olarak (bireysel "kelimelerden" ziyade bir "cümle" olarak kalıtılan) kalıtılan birbirine bağlı nükleotid dizisi.

**Hardy-Weinberg dengesi** Eşeyli üreyen populasyonlarda, ele alınan bir lokustaki allel frekansı evrimleşmeyi sağlayan etkenler tarafından etkilenmediğinde bu durum, populasyonda herhangi bir evrimleşme olayıyla sonuçlanmayacaktır.

**hareketli** Bir yerden başka bir yere hareket edebilen. (Bir yere bağlı yaşayanın zıttı.)

**harita birimi** Genetik çaprazlamalardan hesaplanan, iki gen arasındaki uzaklık; rekombinasyon frekansı.

**hata sinyali** Düzenleyici sistemlerde, sistemin ayar noktası ve onun mevcut durumu arasındaki herhangi bir farklılık.

**haustoriyum** (çoğulu: haustoria) [L. *haustus*: çekip almak] Mantarların ya da bazı parazitik bitkilerin, bir konak bitkiden besin maddelerini almada kullandıkları özelleşmiş bir hif ya da diğer yapılar.

**hava keseleri** Kuşların solunum sisteminde solunan havayı içeriye alan yapılar; hava keseleri, alınan taze havanın akciğerler içerisinde tek yönde ilerlemesini sağlar, fakat kendileri gaz değiştirme yüzeyleri değildir.

**Havers sistemleri** Sıkı kemikte birbiriyle iletişim kurmuş olan osteoblastların eylemlerini yansıtan organizasyon birimleri.

**havuz** Bitkilerde, fotosentez ürünlerini alan kökler, gelişen meyveler ve genç yapraklar gibi herhangi organ. (Kaynağın zıttı.)

**hayatta kalanlar ($l_x$)** Hayat tablolarında, aynı yaşa sahip ($x$ yaşına) olup yaşamını sürdüren bireylerin oluşturduğu kohorttaki bireylerin oranı. Bu veriye ait grafik, hayatta kalma eğrisidir.

**hedef hücre** Üzerinde, belirli hormonların ya da diğer kimyasal aracıların bağlanması için uygun reseptörlerin yer aldığı hücre.

**heksoz** [Yunancada *hex*: altı] Altı tane karbon atomu içeren bir şeker.

**heliks** Bir vida ya da yay şeklinde olan; bu biçim DNA'da ve proteinlerde görülür.

**hemizigot** [Yunancada *hemi*: yarı + *zygotos*: birleşmiş] Diploid bir organizmanın, söz konusu bir özellik için tek bir allele sahip olması durumu; tipik olarak memelilerin erkek bireylerindeki X-bağlı genler ve kuşların dişilerindeki Z-bağlı genlerde durum böyledir. (Homozigot ve heterozigot durumun zıttı.)

**hemoglobin** [Yunancada *heaema*: kan + Latincede *globus*: küre] Omurgalıların kırmızı kan hücrelerinde bulunan (ve aynı zamanda bazı omurgasız hayvanlarda da bulunan) oksijen taşıyan protein.

**Henle kulpu** Memelilerin böbrek tubülünün korteksten medullaya inen ve tekrar kortekse çıkan, U harfi şeklindeki uzun ilmek; Henle kulpu, medulla içerisindeki doku sıvısında bir konsantrasyon gradiyenti yaratır.

**Hensen düğümü** Kuş embriyolarında primitif oluğun ön ucunda yer alan bir yapı; bu yapı, gastrulasyon sırasında üzerinden geçen hücrelerin akıbetini belirler.

**hepatik** [Yunancada *hepar*: karaciğer] Karaciğerle ilgili denmek.

**hermafroditizm** Erkek ve dişi eşey organlarının aynı organizmada birlikte bulunması.

**hetero-**[Yunancada *heteros*: diğer, farklı] İki ya da daha fazla sayıda farklı koşula, yapıya ya da işleme işaret eden ön ek. (Homo- ön ekinin zıttı.)

**heterokroni** Gelişimle ilgili olayların zamanlanmasındaki değişme; bu değişme, ergin organizmalarda farklı sonuçların ortaya çıkmasına yol açar.

**heteromorfik** [Yunancada *heteros*: farklı + *morphe*: form, biçim] Bir bitkinin heteromorfik iki yaşam evresinde olduğu gibi, farklı biçime ya da görünüme sahip olmak. (İzomorfik durumun zıttı.)

**heterosist** Azot tespiti yapan bazı siyanobakterilerin filamentlerinde yer alan kalın hücre duvarlı iri hücre tipi.

**heterospor** Bir tanesi dişi megaspora diğeri erkek mikrospora gelişen iki tip sporun üretilmesi.

**heteroterm** Kış uykusuna yatan hayvanlarda olduğu gibi, vücut sıcaklığının belirli bir dönemde sabit bir düzeyde kalmasını kontrol edebilen fakat diğer zamanlar bunu başaramayan bir hayvan.

**heterotipik** Farklı tipte hücrelerin yapışmasıyla ilgili demek. (Homotipikle zıt.)

**heterotrof** [Yunancada *heteros*: farklı + *trophe*: beslenme] Yiyecek olarak önceden yapılmış organik molekülleri kullanan bir organizma. (Ototrofun zıttı.)

**heterotrofik süksesyon** Detritus temelli komünitelerdeki süksesyon olayı; bu olay, bitkilerin katılımı olmaksızın gerçekleşen diğer süksesyonlardan farklıdır.

**heterozigot** [Yunancada *heteros*: farklı + *zygotos*: birleşmek] Diploid organizmalarda, homolog kromozom çifti üzerinde söz konusu genin farklı allellerinin bulunması. (Homozigot durumun zıttı.)

**heterozis** Heterozigot yavrular, homozigot ebeveynleriyle karşılaştırılması durumunda daha üstün uyuma sahip olmaları. Bu olay, aynı zamanda, hibrid gücü olarak bilinir.

**hızlı kasılan lifler** Hızlı olarak yüksek gerilim yaratabilen, fakat çabuk yorulan iskelet kası lifleri ("sprinter" lifler). Glikoliz enzimlerinin bol miktarda bulunmasıyla karakterizedirler.

**hibernasyon** [Yunancada *hibernum*: kış] Bazı hayvanların kış mevsimi boyunca inaktif oldukları durum; bu olay, metabolik hızın ve vücut sıcaklığının düşmesiyle karakterizedir.

**hibrid** [L. *hybrida*: melez] (1) Genetik olarak birbirine benzemeyen ebeveynlerin yavruları. (2) Moleküler biyolojide, farklı kaynaklardan elde edilmiş nükleik asitlerden oluşturulmuş bir ikili sarmal.

**hibrid gücü** *Bakınız* heterozis.

**hibridoma** Bir antikor üreten hücrenin bir miyeloma (tümör) hücresiyle kaynaşması sonucunda üretilen hücre; bu hücre, monoklonal antikorları üretir.

**hidrofilik** [Yunancada *hydro*: su + *philia*: sevmek] Su için bir ilgiye sahip olma. (Hidrofobik olmanın zıttı.)

**hidrojen bağı** Hafif pozitif yüklü hidrojen atomu ile yakında yer alan hafif negatif yüklü oksijen atomu ya da azot atomu arasındaki çekilimden doğan zayıf bir elektrostatik bağ.

**hidrokarbon** Sadece karbon ve hidrojen atomlarını içeren bir bileşik.

**hidroksil grubu** Bir alkolde ya da şekerler üzerinde bulunan –OH grubu.

**hidroliz reaksiyonu** [Yunancada *hydro*: su + *lysis*: parçalamak] Suyun elemanlarını araya sokarak bir bağı kıran kimyasal reaksiyon ($AB + H_2O \rightarrow AH + BOH$). (Kondensasyon reaksiyonunun zıttı.)

**hidrolojik döngü** Okyanuslardan gelen suyun atmosfere, toprağa ve tekrardan geriye okyanuslara hareketi.

**hidroponik** Bir bitkiyi toprak yerine besin maddelerini içeren çözeltiye köklerini sokarak yetiştirme yöntemi.

**hidrostatik basınç** Bir boşlukta yer alan sıvının yarattığı basınç. Hücre duvarı olan bitkilerde, mantarlarda ve bazı protistlerde ozmotik yolla su alınması suretiyle yaratılır. Kapalı dolaşım

sistemine sahip olan hayvanlarda kalbin kasılıp gevşemesiyle (kalp atışlarıyla) yaratılır.

**hidrostatik iskelet** Çevredeki kaslar kasıldığı zaman, içerisi sıvı dolu boşluğun, yaratılan kuvveti vücudun bir yerinden diğer yerine aktarması.

**hif** (çoğulu: hyphae) [Yunancada *hyphe*: ağ] Mantarlarda ve Oomycota grubunda bulunan herhangi tek bir filament.

**hiper-** [Yunancada *hyper*: yukarı, fazla] Yukarı ya da daha fazla olmaya işaret eden ön ek. (hipo- ön ekinin zıttı.)

**hiperpolarizasyon** Bir zarın iki tarafı arasındaki dinlenme potansiyelindeki bir değişiklik; bu durumda, hücrenin iç kısmı dış kısmına göre daha negatif olur. (Depolarizasyonun zıttı.)

**hipertonik** Daha büyük çözünmüş madde konsantrasyonuna sahip olma. Bu terim, bir çözelti başka bir çözeltiyle karşılaştırılırken kullanılır. (Hipotonik ve izotonik durumun zıttı.)

**hipo-** [Yunancada *hypo*: altında, aşağı] Altında, aşağısında ya da daha az olduğuna işaret eden ön ek. (hiper- ön ekinin zıttı.)

**hipoblast** Kuş blastulasının, blastodiskin kenarlarındaki epiblast ile birleşen, aşağıdaki doku kısmı.

**hipofiz bezi** Omurgalılarda beynin tabanına tutunmuş olan küçük bir bez. Bu bezin hormonları, diğer bezlerin aktivitelerini kontrol eder.

**hipokampus** [Yunancada denizatı] Uzun süreli hafızanın yer aldığı ön beyin bölgesi.

**hipoksia** Oksijen yetersizliği.

**hipotalamus** Talamusun aşağısında uzanan beyin kısmı; hipotalamus, su dengesini, üremeyi, sıcaklık düzenlemesini ve metabolizmayı koordine eder.

**hipotermia** Vücut sıcaklığının normal vücut sıcaklığının altında olması.

**hipotez** Bir soru için, kendisinden test edilebilir tahminlerin üretilebildiği, deneme kabilinden cevap. (Teoriyle karşılaştırınız.)

**hipotonik** Daha az çözünmüş madde konsantrasyonuna sahip olma. Bu terim, bir çözelti başka bir çözeltiyle karşılaştırılırken kullanılır. (Hipertonik ve izotonik durumun zıttı.)

**His demeti** Kalbin kulakçıklarından karıncıklarındaki kas kitlesine aksiyon potansiyellerini ileten, değişikliğe uğramış kalp kası lifleri.

**histamin** Hasarlı dokulardan salınan ya da alerjenlere karşı mast hücreleri tarafından salınan bir madde. Histamin, damarların geçirgenliklerini artırır ve ödeme (şişkinlik) neden olur.

**histon** Bir ökaryotik kromozomun yapısal birimi olan bir nükleozomun iç kısmını oluşturan protein gruplarından herhangi biri.

**HIV** İnsan bağışıklık yetersizliği virüsü; bu retrovirüs, kazanılmış bağışıklık yetersizliği sendromuna (AİDS) neden olur.

**hiyerarşik sekanslama** Genetik markörlerin haritalandığı ve DNA sekanslarının, sekansı bilinen örtüşen bölgelerle yan yana getirerek eşleştirmelerin yapıldığı DNA sekanslama yaklaşımı. (shotgun sekanslamanın zıttı.)

**holoparazit** Tamamıyla parazitik olan bitki (yani, fotosentez yapamayan bir bitki).

**homeobox** belirli homeotik genlerde bulunan 180-baz çiftlik DNA parçası; diğer genlerin ifade edilmesini düzenler ve böylece, gelişimle ilgili büyük ölçekli süreçleri kontrol eder.

**homeostasis** [Yunancada *homos*: aynı + *stasis*: pozisyon] Fizyolojik ya da davranışsal geri bildirim cevapları aracılığıyla, kararlı bir durumun korunması; örneğin sabit bir sıcaklık ya da kararlı bir sosyal yapı.

**homeotik genler** Gelişim sırasında embriyonun bir bölgesinden bir organın oluşmasını belirlemede işlev gören genler.

**homeotik mutasyon** Homeotik gende ortaya çıkarak, normal olarak embriyonun bir bölgesi tarafından oluşturulandan farklı bir organın oluşmasına yol açan mutasyon.

**homo-** [Yunancada *homos*: aynı] İki ya da daha fazla durumun, yapının ya da işlemin birbirine benzer olduğuna işaret eden ön ek. (Hetero- ön ekinin zıttı.)

**homolog** (1) Sitogenetikte, aynı genetik kompozisyona ve sekansa sahip olan kromozom çiftlerinden bir tanesi (ya da daha büyük bir seti). Diploid organizmalarda, bir ebeveynden kalıtılan her kromozom diğer ebeveynden gelen özdeş (mutasyonal değişiklikler dışında) kromozomla –yani kendi homologuyla- eşleşir. (2) Evrimsel biyolojide, farklı türlerdeki iki ya da daha fazla özellikten birinin, ortak bir atadan köken alma nedeniyle benzerlik göstermesi.

**homoloji** [Yunancada *homologia*: hemfikir olmak; anlaşmak] Ortak bir atadan kalıtılmaya uygun olarak, iki ya da daha fazla özellik arasındaki benzerlik. Bu yapıların *homolog* oldukları ifade edilir ve her bir yapı diğerinin *homologudur*. (Analojinin zıttı.)

**homoplazi** [Yunancada *homos*: aynı + *plastikos*: biçim, kalıp] Çok sayıda grupta, bu grupların ortak atasından kalıtılmayan bir özelliğin varlığı. Bu durum, konvergent evrimden, tersine (geriye giden) evrimden ya da paralel evrimden kaynaklanabilir.

**homosporluluk** Hem dişi ve hem de erkek üreme organlarını taşıyan tek tip gametofiti meydana getiren tek bir tip spor üretmek. (Heterosporluluk durumunun zıttı)

**homotipik** Aynı tip hücrelerin yapışmasıyla ilgili olmak. (Heterotipiğin zıttı.)

**homozigot** [Yunancada *homos*: aynı + *zygotos*: birleşmek] Diploid organizmalarda, her iki homolog kromozom üzerinde bir genin aynı allellerinin bulunması durumu.Bir birey, bir gen bakımından homozigot başka bir gen bakımından heterozigot olabilir. (Heterozigotun zıttı.)

**horizonlar** Bir toprak profilinin, üst toprağı (A horizonu), alt toprağı (B horizonu) ve ana kayacı ya da yatağı (C horizonu) içeren horizontal tabakaları.

**hormon** [Yunancada *hormon*: uyaran demek] Çok hücreli organizmalarda bir yerde çok az miktarlarda üretilen ve etki ettiği hedef hücrelerin bulunduğu başka bir yere taşınan bir kimyasal sinyal.

**Hox genleri** Omurgalılarda, *Drosophila*'da ve diğer hayvan gruplarında bulunan korunmuş homeotik genler. Hox genleri, homeobox domainini içerir ve bu hayvanlarda örüntüyü ve eksen oluşumunu belirler.

**humoral bağışık cevap** Dolaşım sisteminde yer alan ve hücre dışı bakteriyel ve viral enfeksiyonlara karşı aktif olan antikorları üreten B hücrelerinin aracılık ettiği bağışıklık sistemi cevabı. (Hücresel bağışıklık cevabının zıttı.)

**humus** En üstteki toprak tabakası; bu tabaka, topraktaki organik maddelerin çoğunu içerir, fakat sızma nedeniyle çoğu mineral besin maddeleri tükenmiş olabilir. Aynı zamanda A tabakası olarak da isimlendirilir.

**humus** Toprağın yüzeyindeki bitkilerin ve hayvanların kısmen ayrıştırılmış olan kalıntıları.

**hücre adhezyon molekülleri** Embriyonun gelişimi sırasında, hücrelerin seçilerek dokuların bünyesine katılmasını etkileyen hayvan hücresinin yüzeyindeki moleküller.

**hücre akıbeti** Embriyodaki farklılaşmamış bir hücrenin, erginde oluşacağı hücre tipi.

**hücre bağlantıları** Epitel hücrelerinin plazma zarlarıyla ilişkili olan özelleşmiş yapılar. Bu bağlantıların bazıları, hücrelerin birbirine tutunmasına ve bazıları da hücreler arası iletişime katkı yapar.

**hücre bölünmesi** Bir hücrenin iki yeni hücre oluşturmak suretiyle çoğalması. Ökaryotlardaki bu süreç, çekirdek bölünmesini (mitoz) ve sitoplazma bölünmesini (sitokinez) içerir.

**hücre** Canlı organizmaların en küçük yapısal birimi. Çok hücreli organizmalarda, dokuların ve organların yapı taşları.

**hücre dışı matriks** Hücrelerin çevresinde yer alan ve hücrelerin birbirine tutunmasını da içeren pek çok işlevi yerine getiren heterojen kompozisyona sahip madde.

**hücre döngüsü** Bir hücrenin bir bölünmeden bir sonraki bölünmeye kadar geçirmiş olduğu evrelerin tümü. Hücre döngüsü, interfazın tüm evrelerini ve mitozu içerir.

**hücre duvarı** Bitki, mantar, birçok protist ve çoğu prokaryotun hücrelerini kuşatan nispeten sert bir yapı; bu hücrelere biçim verir ve onların hipotonik ortamda genişlemelerini sınırlar.

**hücre iskeleti** Bir ökaryotik hücrenin biçimini veren, organellerini düzenleme ve hareket ettirme kapasitesi sağlayan mikrofilamentlerden ve mikrotubüllerden oluşmuş ağ.

**hücre solunumu** Çeşitli moleküllerden alınan elektronların elektron taşıyıcılar aracılığıyla oksijene aktarılması suretiyle suyun meydana getirildiği ve enerji salınmasının gerçekleştiği katabolik süreç.

**hücre tanıma** Zar proteinleri ya da karbonhidratlarının aracılığıyla hücrelerin bir diğerine bağlanması olayı.

**hücre teorisi** Yaşayan tüm canlıların yapısal ve fizyolojik temel biriminin hücreler olduğunu ve tüm hücrelerin daha önce mevcut olan hücrelerden geldiğini ifade eden teori.

**hücresel bağışık cevop** Bağışıklık sisteminin, parazitlere, funguslara, hücre içerisindeki virüslere ve yabancı dokulara (graft) karşı T hücreleri aracılığıyla verilen cevap. (Humoral bağışık cevabın zıttı.)

- I -

**ısı şok proteinleri** Yüksek ve düşük sıcaklıklara ya da çevresel streslerin diğer türlerine maruz kalan hücrelerde ifade edilen şaperon proteinleri.

**ışık reaksiyonları** Fotosentezde ışık enerjisinin kimyasal enerjiye dönüştürüldüğü başlangıç evresi.

**ışıktan bağımsız reaksiyonlar** Işık reaksiyonlarında yakalanmış olan kimyasal enerjinin, karbonhidrat oluşturmak üzere $CO_2$'nin indirgenmesinde kullanıldığı fotosentez reaksiyonları.

**ışınsal simetri** Merkezden düşey doğrultuda geçen her düzlemle vücudun ayna görüntüsü olacak şekilde iki yarıya bölünme durumu; bir silindir, uzunluğu boyunca merkezinden geçecek şekilde kesilecek olursa bu simetri şekli sergilenir.

- İ -

**iç çevre** Çok hücreli organizmalarda hücreleri çevreleyen hücre dışı sıvı.

**iç döllenme** Spermin dişi üreme kanalının içerisine salınması; karasal ortamda yaşayan çoğu hayvanlar için tipiktir. (Dış döllenmenin zıttı.)

**iç hücre kitlesi** Memeli blastulasından (blastosit) türemiş olan bu iç hücre kütlesi, vitellüs kesesini

(hipoblast vasıtasıyla) ve embriyoyu (epiblast vasıtasıyla) meydana getirecektir.

**iç solungaçlar** Koruyucu vücut boşlukları içerisine hapsedilmiş olan solungaçlar; yumuşakçalar, eklembacaklılar ve balıklar için tipiktir.

**içgrup** Bir filogenetik çalışmada, esas ilginin olduğu organizma grubu. (Dış grubun zıttı.)

**içzar sistemi** Golgi aygıtı, endoplazmik retikulum ve eğer varsa lizozomlardan oluşmuş olan ve maddeyi bir diğeri ile değiştiren hücre içi zar sistemi.

**idrar** Omurgalılarda, protein ve nükleik asit metabolizmasının toksik olan azotlu yan ürünlerini içeren sıvı atık.

**idrar torbası** Vücut dışına boşaltılıncaya kadar içerisinde idrarın depolandığı yapı.

**ifade edilen vektör** Plazmid gibi bir DNA vektörü. Bu vektör, kendisinin konak hücredeki bir mRNA'ya ve proteine ekspresyonu için komşu sekanslar içeren bir DNA sekansı taşır.

**iğ ipliği** Mitoz bölünme sırasında bölünmekte olan hücrenin her iki kutbundan çıkarak yayılan ve çekirdek bölünmesi sırasında kromozomların hareketinde rol oynayan mikrotubül dizisi. Biçimlerinden dolayı bu isim verilmiştir.

**iki tabakalı lipid** *Bakınız* fosfolipitten oluşmuş iki tabaka.

**iki tabakalı yapı** İki tabaka kalınlığında olan yapı. Biyolojide, çoğunlukla, zarlardaki iki tabakalı fosfolipid tabaka için kullanılır. (*Bakınız* fosfolipid iki tabakalı yapı.)

**ikili isimlendirme** Her bir türe iki kelimden oluşan bir isim verilmesini öngören taksonomik isimlendirme sistemi (Cins ismini, tür ismi takip eder.)

**ikili sarmal** Birbirinin tamamlayıcısı ve birbirine zıt yönde paralel olan iki zincirin birbirine sarılmış konfigürasyonuna ve DNA'ya işaret eder.

**ikinci mesajcı** Bir hücre üzerindeki yüzey reseptörüne bir hormon (ilk mesajcı) bağlandıktan sonra hedef hücre içerisinde salınan cAMP gibi bir bileşik; ikinci mesajcı, hücre içerisindeki daha sonraki reaksiyonları tetikler.

**ikincil bağışık cevap** Bir antijenle ikinci kez ya da sonradan karşı karşıya gelinince hafıza hücreleri tarafından başlatılan hızlı ve şiddetli cevap. (Birincil bağışık cevabın zıttı.)

**ikincil bitki gövdesi** Sekonder büyüme ile üretilmiş olan bitki kısmı; odunsu dokudan oluşur. (Birincil bitki gövdesinin zıttı.)

**ikincil cinsiyet belirlenmesi** Dış eşey organları ve vücut kılları gibi ikincil cinsiyet karakterlerinin oluşması. (Primer cinsiyet belirlenmesinin zıttı.)

**ikincil metabolit** Bir bitki tarafından sentezlenmiş olan fakat temel hücresel metabolizma için gerekli olmayan bir bileşik. Tipik olarak, otçullara ya da parazitlere karşı koyan bir işlevi olabilir.

**ikincil yapı** Bir proteinin α heliks ve β pilili tabaka gibi bölgesel olarak düzenlenmiş yapısı.

**ikiye bölünme** Bir prokaryotun hücresinin büyüklükleri birbiriyle kıyaslanabilir iki yavru hücreye bölünerek gerçekleşen çoğalma olayı.

**ikiyıllık** Yaşam döngüsünün vejetatif büyüme evresini ilk yıl, çiçek açma ve yaşlanma olayını ikinci yıl tamamlayan bir bitki (tek yıllık ve çok yıllık olanların zıttı.)

**iklim** Bir bölgedeki uzun süreli ortalama atmosferik koşullar (sıcaklık, yağış, nemlilik, rüzgarın yönü ve hızı gibi).

**ileri besleme bilgisi** Düzenleyici sistemlerde, sistemin ayar noktasını değiştiren bilgi.

**iletim demeti** Damarlı bitkilerde, kalın duvarlı lifler kadar ksilem ve floem de içeren vasküler doku kordonu.

**iletişim** Bir organizmadan (ya da hücreden) gelen bir işaretin, başka bir organizmanın (ya da hücrenin) işlevinin ya da davranışının değişmesine yol açması olayı.

**ileum** İnce bağırsağın son bölümü.

**imbibisyon (emme)** Bitki tohumu tarafından suyun alınması; çimlenmedeki ilk basamaktır.

**immünoglobulinler** Disülfid bağlarıyla bir arada tutulan dört tane polipeptid zincirinden oluşmuş –iki tane özdeş hafif zincir ve iki tane özdeş ağır zincir- bir tetramer içeren protein sınıfı; bağışıklık sisteminde reseptör ve effektör olarak etkindirler.

**immünoserolojik yöntem** Bir örnekteki bir antijenin konsantrasyonunu ölçmek için antikorların kullanılması.

**implantasyon** Erken memeli embriyosunun, rahim astarına tutunarak içerisine gömülmesi işlemi.

**in vitro** [L. cam içerisinde] Organizmanın dışında, laboratuvarda gerçekleşen bir biyolojik süreç. (İn vivo durumunun zıttı.)

**in vivo** [L. canlı] Yaşayan organizmanın ya da hücrenin içerisinde gerçekleşen bir biyolojik süreç. (In vitro durumunun zıttı.)

**ince bağırsak** Mide ve kalın bağırsak arasındaki sindirim kanalı bölümü; duodenum, jejunum ve ileum bölümlerinden oluşmuştur.

**indirgenme** Reaksiyona giren bir kimyasal maddenin elektron kazanması; her ne şekilde olursa olsun bir indirgenme olayına bir yükseltgenme eşlik eder. (Yükseltgenmenin zıttı.)

**indüklenebilir** Sadece belirli bir bileşiğin varlığında ya da belirli koşullar altında üretilen. (Konstitütifin zıttı.)

**indüklenen uyum** Bir enzimin substratına bağlandığında biçiminde meydana gelen değişikliğin, enzimin aktif merkezini substrat için açık hale getirmesi.

**indüklenmiş mutasyon** Hücrenin dışındaki bir mutajene maruz kalma nedeniyle ortaya çıkan bir mutasyon. (Kendiliğinden gelişen mutasyonun zıttı.)

**indüklenmiş pluripotent kök hücreler (iPS hücreler)** İfade edilen birkaç genin ilave edilmesiyle farklılaştırılmış olan hücrelerden in vitro olarak multipotent ya da pluripotent kök hücrelerin üretilmesi.

**indükleyici** (1) Bir proteinin sentezini uyaran bir bileşik. (2) Embriyonik gelişimde, bir grup hedef hücrenin belirli bir yönde farklılaşmasına neden olan bir madde.

**indüksiyon** Embriyonik gelişimde, belirli hücrelerin diğer hücrelerin akıbetini belirleyen bir faktörü üretip salgıladığı süreç.

**inhibitör** Bir biyolojik süreci engelleyen bir madde.

**inisiyaller** Hayvan kök hücreleriyle kıyaslanabilir şekilde bitki meristemlerini sürekli kılan hücreler. Bir inisiyal bölündüğü zaman, bir yavru hücre bir başka inisyal hücreye gelişirken diğeri, daha özelleşmiş olan bir hücreye farklılaşır.

**inositol trifosfat ($IP_3$)** Zar fosfolipitlerinden türemiş olan bir hücre içi ikincil haberci.

**insan koriyonik gonadotropini (hCG)** Korpus luteumun varlığını sürdürmesi ve hamileliğin devam etmesine yardım etmek üzere plasentadan salgılanan hormon.

**inspiratuar rezerv volüm** Solunumda normal alınan havanın üzerine alınabilen hava miktarı. (Tidal volüm, vital kapasite ve ekspiratuar rezerv volüm ile karşılaştırınız.)

**instar** Bir böceğin deri değiştirme evreleri arasındaki olgun olmayan bir evresi.

**insülin** [L. *insula*: ada] Pankreasın adacık hücrelerinde üretilen ve glukozun, depo maddesi olan glikojen şekline dönüşümünü vadeden bir hormon.

**integrin** Hayvanlarda hücre zarında yer alan ve epitel hücrelerinin hücre dışı matrikse tutunmasına aracılık eden zarı bir baştan bir başa kateden proteinler.

**integüment** [L. *integumentum*: kaplama] Koruyucu yüzey örtüsü. Açık- ve kapalı tohumlularda ovülü çevreleyen ve ileride tohum kılıfı olacak olan doku tabakası.

**interfaz** Hücre döngüsünde, birbirini izleyen çekirdek bölünmeleri arasındaki periyot; bu periyot boyunca kromozomlar dağınık durumdadır ve çekirdek kılıfı bozulmamıştır. İnterfaz sırasında hücre, genetik bilginin transkripsiyonu ve translasyonu bakımından oldukça aktiftir.

**interferens RNA (RNAi)** *Bakınız* RNA interferensi.

**interferon** Virüsle enfekte olmuş hayvan hücreleri tarafından üretilen bir glikoprotein; bu protein, komşu hücrelerin virüse karşı direncini artırır.

**internod** Bitki gövdesinin iki boğumu arasındaki bölge.

**intron** Bir genin pre-mRNA'ya transkribe edilen şifrelenen bölgesi içerisinde yer alan fakat translasyondan önce kesilip çıkarılan kısmı. (Ekzonun zıttı.)

**inversiyon** Bir kromozomun bir parçası içerisindeki genlerin sırasının ender olarak 180° tersine dönmesi.

**iris** [Yunancada *iris*: gökkuşağı] Göz bebeğini çevreleyen ve göze giren ışık miktarını düzenleyen deliği ayarlayan yuvarlak, pigmentli zar.

**iskelet kası** Oldukça düzenli sıralanmış aktin ve miyozin mikrofilamentleri içeren çok çekirdekli hücrelerden meydana gelmiş olmasıyla tanınan kas dokusu tipi. Aynı zamanda çizgili kas da denir. (Kalp kası ve düz kasla karşılaştırınız.)

**iskelet sistemi** Yönelik hareketler meydana getirmek için kasların çekebildiği ve dayanak yeri olarak kullandığı sert destek sağlayan organ sistemleri.

**isteğe bağlı anaerob** Oksijenin varlığına ya da yokluğuna bağlı olarak metabolizmasını anaerobik ve aerobik arasında değiştirebilen bir prokaryot. (Bunun alternatifi isteğe bağlı aerobtur.)

**istilacı tür** Hızla çoğalan, geniş şekilde yayılış gösteren ve girmiş olduğu bölgedeki yerli türleri olumsuz yönde etkileyen bir yabancı (egzotik) tür.

**istilacılık** Bir patojenin, konağın vücudu içerisindeki çoğalma yeteneği. (Toksin üretme yeteneğinin zıttı.)

**işitme sistemi** Basınç dalgalarını reseptör potansiyellerine dönüştüren mekanoreseptörleri kullanan bir duyu sistemi; bu sistem, ses dalgalarını toplayan, onları yardımcı organlara yönlendiren ve onların mekanoreseptörler üzerindeki etkilerini artıran yapıları içerir.

**işlevli mutasyon kazanılması** Bir proteinin yeni bir işlev kazanmasıyla sonuçlanan mutasyon. (İşlevli mutasyonun kaybının zıttı.)

**işlevsel genomik** Sekanslanmış tüm genomlar tarafından tanımlanmış olan genler tarafından şifrelenen proteinlerin işlevsel rollerinin tayin edilmesi.

**iteroparus** [L. *itero*: tekrar + *pario*: yaratmak] Yaşam boyunca birçok kere çoğalmak. (Bir kez çoğalmanın zıttı.)

**iyon** [Yunancada *ion*: gezgin, dolaşan] Bir atom, bir ya da daha fazla sayıda elektron kazandığın-

da ya da kaybettiğinde meydana gelen elektriksel yüklü partikül.

**iyon kanalı** İçine gömülmüş olduğu zardan iyonların difüzyonla geçmesine izin veren integral zar proteini.

**iyonik bağ** Pozitif ve negatif yüklü iyonlar arasındaki bir elektrostatik çekim.

**iyonotropik reseptörler** Kendi ligandı ile birleştiği zaman bir iyon çeşidine karşı zar geçirgenliğini doğrudan değiştiren bir reseptör.

**izo-**[Yunancada *iso*: eşit] İki ayrı nesnenin aynı elemanları paylaştığını ifade etmede kullanılan bir ön ek.

**izogami** Morfolojik olarak özdeş olan erkek ve dişi gametlere sahip olma durumu. (Anizogaminin zıttı.)

**izomerler** Aynı sayıda ve aynı çeşit atomlardan oluşmuş olan, fakat atomları bir arada tutan bağlar bakımından farklılıklar olan moleküller.

**izomorfik** [Yunancada *isos*: eşit + *morphe*: biçim] Bir organizmanın haploid ve diploid yaşam evreleri özdeş olduğu zaman aynı biçimde ya da formda görünmeleri. (Heteromorfik durumun zıttı.)

**izotonik** Aynı miktarda çözünmüş madde konsantrasyonuna sahip olan iki çözelti için söylenir. (Hipertonik ve hipotoniğin zıttı.)

**izotop** [Yunancada *isos*: eşit + *topos*: yer] Bir kimyasal elementin izotopları, çekirdeklerinde aynı sayıda protona sahiptir (böylece periyodik tablodaki yerleri aynıdır); fakat nötron sayıları farklıdır.

**izozimler** Bir organizmada aynı reaksiyonu katalizleyen fakat amino asit dizileri bir miktar farklılık gösteren enzimler.

**jejunum** Besin maddelerinin emiliminin çoğunun gerçekleştiği ince bağırsağın orta bölümü. (*Bakınız* duodenum, ileum.)

**jel elektroforezi** [L. *electrum*: sarı ışık + Yunancada *phorein*: taşımak] Bir jele elektrik alan uygulayarak molekülleri (DNA fragmentleri gibi) molekül ağırlıklarına ve elektrik yüklerine göre birbirinden ayırma tekniği.

**jelimsi örtü** Bir denizkestanesi yumurtasının dış kısmında yer alan ve spermdeki akrozomal reaksiyonu tetikleyen koruyucu tabaka.

**juvenil hormonu** Böceklerde, larval büyümenin sürdürülmesini sağlayan ve olgunlaşmayı ya da pupalaşmayı engelleyen bir hormon.

## - K -

***K*-stratejist** Yaşam döngüsü stratejisi, kendisini kendi çevresinin taşıma kapasitesinde (*K*) ya da ona yakın olarak bulunmasına izin veren bir tür. (*r*-stratejistin zıttı.)

**kabuk** Bir bitkinin vasküler kambiyumunun dışında yer alan tüm dokular.

**kaburgalar arası kaslar** Kaburgalar arasında yer alıp göğüs kafesini yükselterek ve baskılayarak nefes alıp vermeyi artırabilen kaslar.

**kahverengi yağ** Memelilerde ısı üretmek için özelleşmiş olan yağ doku. Çok miktarda mitokondriye, kılcal kan damarlarına ve oksidatif foforilasyonla eşlenmeyen bir proteine sahiptir.

**kalburlu boru elmanı** Angiospermlerdeki floemin karakteristik hücreleri; bu hücreler sitoplazma içerir fakat görece az sayıda organele sahiptir ve bu hücrelerin uç duvarları (*kalburlu plakalar*) komşu hücreleri birbirine bağlayan deliklere sahiptir.

**kalıp iplikçik** Çift iplikçikli DNA'da, protein sentezinde kullanılacak olan bir RNA transkripti meydana getirmek üzere transkripsiyon geçiren iplikçik. Aynı zamanda, bir komplementer RNA meydana getirmek için kullanılan RNA iplikçiğini de ifade eder.

**kalıp** Yüzeyinde bir başka molekülün, DNA replikasyonunda olduğu gibi, tamamlayıcı tarzda sentezlendiği bir molekül.

**kalıtılabilir özellik** Kısmen de olsa genler tarafından saptanan özellik.

**kaliks** [Yunancada *kalyx*: fincan, kadeh] Bir çiçeğin çanak yapraklarının tümüne birlikte verilen isim.

**kalori** [L. *calor*: ısı] 1 gram suyun sıcaklığını 1°C yükseltmek için gerekli ısı miktarı. Fizyologlar genellikle ölçü birimi olarak kilokaloriyi (kcal) kullanır (1 kcal = 1.000 kalori). Beslenme uzmanları da kilokaloriyi kullanırlar; fakat onu *Kalori* olarak ifade ederler (büyük K harfini kullanırlar).

**kalp** Dolaşım sistemlerinde, hücre dışı sıvıyı vücutta hareket ettiren kas yapılı bir pompa.

**kalp kası** Kalbin yapısını oluşturan ve onun çarpmasından sorumlu olan kas dokusu tipi. Tek çekirdekli, çizgilenme gösteren ve dallanmış olan hücrelerden oluşmuştur. (Düz kasla ve iskelet kasıyla zıt özelliklere sahip.)

**kalsitonin** Tiroit bezi tarafından üretilen bir hormon; kandaki kalsiyum düzeyini düşürür ve kemik oluşturulmasını teşvik eder. (Paratiroit hormonunun zıttı.)

**Kambriyen patlaması** Kambriyen periyodu boyunca çok hücreli canlıların hızlı bir şekilde çeşitlenmesi.

**kamçı** [L. *flagellum*: kamçı] Hücreyi hareket ettiren uzun, kamçı şeklinde uzantı. Prokaryotların kamçısı, ökaryotlarda bulunandan tamamıyla farklıdır.

**kan pulcukları** Memelilerin kemik iliğindeki bir hücrenin parçacıkları olarak meydana gelen, çekirdeği olmayan zarla çevrili cisimler. Kanın pıhtılaşması olayında önemlidirler.

**kan** Vücudun her yanına pompalanan doku sıvısı; dolaşım sisteminin bir öğesi.

**kan-beyin bariyeri** Beyindeki kan damarlarının, birçok kimyasal maddenin kandan beyine difüzyonunu önleme özelliği.

**kanal protein** Zardan sıvı geçiş yolu oluşturan bir integral zar proteini; bu kanaldan çözünmüş durumdaki özgül maddeler geçebilir.

**kanopi** Bir ağacın yaprak taşıyan kısmı. Bir ekolojik komünitenin büyük odunsu bitkilerinin yapraklarının ve dallarının topluca oluşturdukları örtü katmanı.

**kantitatif özellik lokusları** Kantitatif varyasyon gösteren bir kompleks karakteri saptayan gen grubu.

**kapalı dolaşım sistemi** Dolaşım sistemindeki sıvının, devamlılık gösteren damarlardan oluşmuş bir sistem içerisinde dolaştırıldığı dolaşım sistemi tipi. (Açık dolaşım sisteminin zıttı.)

**kapılı kanal** Üç boyutlu biçimini değiştiren ve böylece bir uyarıya cevap olarak iyon geçirgenliğini değiştiren bir zar proteini. Açık olduğu zaman özgül iyonların zardan geçişine izin verir.

**kapsamlı uyum gücü** Bir bireyin, hem üretmiş olduğu kendi yavruları aracılığıyla ve hem de doğrudan kendisinden türememiş olan akrabalarının yaşam sürdürmesi üzerindeki etkileri sayesinde sonraki kuşaklara yapmış olduğu katkıların tümü.

**kapsid** Bir virüsün nükleik asidini kuşatan dış kılıf.

**karaciğer** Büyük sindirim bezi. Karaciğer, omurgalılarda safrayı salgılar ve kanın oluşumunda işlev görür.

**karakter** Genetikte, göz rengi gibi, gözlenebilen özellik. (Özellikle karşılaştırın.)

**karakter kayması** Aynı savunak içerisindeki aynı kaynaklar için türlerin rekabet etmesi nedeniyle, morfoloji ve/ya da davranışta çeşitlenme eğiliminin görüldüğü evrimsel olgu.

**karasal (terrestrial)** [L. *terra*: yeryüzü] Karasal ortamda yaşayanla ilgili olan. (Sucul ve denizelin zıttı.)

**karboksilaz** Karboksil gruplarının bir substrata eklenmesini katalizleyen bir enzim.

**karbon iskelet** Organik moleküllerin yapısal temelini oluşturan karbon atomlarından oluşmuş zincirler ya da halkalar. Diğer atomlar ya da fonksiyonel gruplar, karbon atomlarına bağlanırlar.

**karbonhidrat** Yapısında 1:2:1 oranında karbon, hidrojen ve oksijen içeren organik bileşikler (yani, genel formülü $C_nH_{2n}O_n$ şekilde olan bileşikler). Yaygın olan örnekleri arasında şekerler, nişasta ve selüloz yer alır.

**kardeş gruplar** Her biri diğerinin en yakın akrabası olan iki filogenetik grup.

**kardeş kromatid** Yeni replike olmuş kromatid çiftinin her biri.

**kardeş kromozomlar** Mitoz sırasında anafaz evresinin başlayıp ilerlemesiyle birbirinden ayrılmış olan kromatidler.

**kardiyak** [Yunancada *kardia*: kalp] Kalple ve onun işlevleriyle ilgili olan demek.

**kardiyak döngü** Kalbin iki kulakçığının kasılmasını iki karıncığın kasılmasının izlemesi ve ondan sonra gevşemenin olması.

**kardiyovasküler sistem** [Yunancada *kardia*: kalp + L. *vasculum*: küçük damar] Kalp, kan ve damarlardan oluşmuş olan dolaşım sistemi.

**karıncık** Kanı vücuda ve akciğerlere pompalayan kastan yapılmış kalp odacığı.

**karnivor** [L. *carn*: et + *vovare*: yemek] hayvan dokularını yiyen bir canlı. (Çürükçül, otçul ve omnivor olanlarla zıt.)

**karotenoid** Yaygın olarak bulunan ve fotosentezde yardımcı pigment olarak işlev gören sarı, turuncu ya da kırmızı renkli lipid pigment; mantarlarda da bulunur.

**karotid cisim** Karotid damarında yer alıp kan teminindeki düşüşü ya da kandaki oksijenin kısmi basıncının çarpıcı biçimde düşüşünü algılayan kemoreseptör.

**karpel** [Yunancada *karpos*: meyve] Çiçeğin, bir ya da daha fazla sayıda ovül içeren organı.

**karşılaştırmalı deney** El değmemiş çeşitli örneklerden ya da populasyonlardan elde edilen verilerin, karşılaştırıldığı; fakat değişkenlerin kontrol edilmediği ya da onların saptanmasına bile gereksinim duyulmadığı deney tasarımı. (Kontrollü deneyin zıttı.)

**karşılaştırmalı genomik** Farklı organizmalar arasındaki DNA sekanslarının bilgisayar yardımıyla karşılaştırılması sayesinde, ilgili işlevleri ile genlerin ortaya çıkarılması.

**karşılıklı (resiprokal) çaprazlama** Bu tip çaprazlamada genotipi A olan dişi genotipi B olan erkekle çiftleştirilirken diğer çaprazlamada genotipi B olan dişi genotipi A olan erkekle çiftleştirilir.

**karşılıklı uyum** *Bakınız* birlikte evrimleşme.

**karyogami** İki hücrenin çekirdeklerinin kaynaşması. (Plazmogaminin zıttı.)

**karyotip** Bir hücredeki kromozomların sayısı, biçimleri ve tipleri.

**kas dokusu** Aktin ve miyozin etkileşimleriyle kasılabilen, uyarılabilir doku; çok hücreli hayvanlarda belli başlı dört ana dokudan bir tanesi. Kas dokusunun iskelet kası, düz kas ve kalp kası olmak üzere üç tipi vardır.

**kas lifi** Tek bir kas hücresi. İskelet kası örneğinde, sinsitiyum yapmış çok çekirdekli bir hücre.

**kasılgan koful** Osmoz ile içeriye alınan fazla suyu toplayıp daha sonra bu suyu hücreden dışarıya atmak için kasılan özelleşmiş bir koful.

**kaspaz** Hedef proteinlerin bölünmesini katalizleyen ve apoptoz olayında aktif olan proteaz gruplarından bir tanesi.

**katabolik reaksiyon** [Yunancada *kata*: parçalamak + *ballein*: fırlatmak] Kompleks moleküllerin daha dasit olanlara yıkıldığı ve enerjinin açığa çıktığı sentetik reaksiyon. (Anabolik reaksiyonun zıttı.)

**katalizör** [Yunancada *kata*: parçalamak] Tüm reaksiyon boyunca kendisi tüketilmeksizin reaksiyonu hızlandıran kimyasal madde. Katalizörler, reaksiyonun aktivasyon enerjisini düşürürler. Enzimler, biyolojik katalizörlerdir.

**katyon** Bir ya da daha fazla pozitif yüke sahip olan bir iyon. (Anyonun zıttı.)

**kaudal** [L. *cauda*: kuyruk] Kuyrukla ya da vücudun posteriyör kısmı ile ilgili olan.

**kayan DNA kelepçesi** Replikasyon sırasında DNA polimerazı DNA'ya bağlı kalmasını sağlayan protein kompleksi.

**kayan filament teorisi** Aktin ve miyozin filamentler arasında çapraz köprülerin oluşup yıkılmasına dayalı olarak filamentlerin birbirinin üstünde kaymasına neden olan kas kasılma mekanizması.

**kaynak** Bir organizmanın varlığını sürdürmesi ve büyümesi için tükettiği ve kullandığı çevresinde bulunması gereken şeyler.

**kaynak paylaştırma** Türeler arası rekabetten kaynaklanan seçilim baskısının, rekabet eden türlerin sınırlı kaynakları kullanmasında çeşitli şekillerde değişikliklere yol açarak onların bir arada kalmasına izin vermesi durumu.

**Kazık kök sistemi** Eudikotil bitkiler için tipik olan, ana kökün (*kazık kök*) büyüyerek aşağıya doğru uzandığı ve dış tarafa doğru yan köklerin yer aldığı kök sistemi. (Saçak kök sisteminin zıttı.)

**kemik** Omurgalı iskelet sistemlerinin, çözünmeyen kalsiyum fosfat kristalleri ve kollajen liflerden oluşmuş hücre dışı matriks içeren sert elemanı.

**kemiozmoz** Mitokondrilerde ve kloroplastlarda, protonların zardan pompalanmasının (elektriksel yük ve pH gradiyentine karşı) ardından bu protonların ATP sentaz aktivitesine sahip bir kanal proteininden geçerek geri dönmeleri sürecinde ATP'nin oluşturulması olayı.

**kemoheterotrof** Karbonu ve enerjiyi, organik maddelerden elde etmek zorunda olan bir canlı. (Kemolitotrof , fotootrotrof ve fotoheterotrofun zıttı.)

**kemolitotrof** [Yunancada *lithos*: taş, kaya] Karbon kaynağı olarak karbon diokisiti kullanan ve enerjisini çevresindeki inorganik maddelerden elde eden bir canlı; aynı zamanda kemoototrof da denir. (Kemoheterotrof, fotootrotrof ve fotoheterotrofun zıttı.)

**kemoototrof** *Bakınız* kemolitotrof.

**kemoreseptör** Çevredeki belirli özgül molekülleri (koku molekülleri ya da feromonlar gibi) algılayan bir duyu reseptör hücresi.

**kendi kendine uyumsuzluk** Bitkilerde, kendi kendini döllemeyi önleme mekanizmasına sahip olma durumu.

**kendiliğinden mutasyon** DNA replikasyonundaki bir hata gibi, hücre içerisindeki mekanizmalardan kaynaklanan bir genetik değişiklik. (İndüklenmiş mutasyonların zıttı.)

**kenetlenme proteini** Bir ribozomu, ribozomda yapılmakta olan yeni bir proteine sinyal sekansı bağlamak suretiyle endoplazmik retikulum zarını bağlayan (kenetleyen) reseptör protein.

**kesim yeri** Restriksiyon endonükleazın tanıdığı ve üzerine etki ettiği özgül DNA baz sekansı.

**kesintili zincir** DNA replikasyonunda kesintili olarak sentezlenen yavru zincir. (*Bakınız* Okazaki parçacıkları.)

**kesintisiz zincir** DNA replikasyonunda, devamlılık göstererek sentezlenen yavru zincir. (Kesintili zincirin zıttı.)

**kesip çıkarma onarımı** Hasarlı DNA'yı ortadan kaldırıp uygun nükleotidlerle değiştirme mekanizması.

**kıkırdak kökenli kemik** Gelecekteki oluşacak olan olgun kemiğe benzerlik gösteren bir kıkırdak yapıdan gelişmiş olan kemik tipi; bu kıkırdak yapı gittikçe sertleşerek olgun kemiğe dönüşür. (Zarsı kemiğin zıttı.)

**kıkırdak** Omurgalıların eklemlerinde, dış kulağında ve başka yerlerinde bulunan dayanıklı bağ dokusu. Bazı hayvan gruplarında tüm iskeleti oluşturur.

**kıl hücresi** Hayvanlardaki bir mekanoreseptör tipi. Havadaki ve sudaki ses dalgalarını ve diğer hareket formlarını algılar.

**kılcallar** [L. *capillaris*: kıl] Hayvanlarda, atardamarların sonlandığı yerle toplardamarların başladığı yer arasında yer alan oldukça küçük borucuklar şeklinde olan kan taşıyan en küçük damarlar. Kılcallar, kan ve doku sıvısı arasında madde alışverişinin yapıldığı yerdir.

**kısa tekrarlı dizi (STR)** DNA'nın kısa (1-5 baz çifti), orta derecede tekrarlanmış dizisi. Belirli bir yerdeki bir STR kopyasının sayısı, bireyler arasında değişir ve kalıtılır.

**kısıtlama noktası (R)** Hücre döngüsünün G1 evresi sırasında, hücre döngüsünün geri kalan kısmının geçirilmesinin engellendiği özgül zaman.

**kıtaların kayması** Dünyada milyarlarca yıllık bir süreçte oluşmuş olan kıtaların yavaş yavaş hareketleri.

**kıyı bölgesi** Kıyıdan kıta sahanlığının sınırına kadar uzanan denizel yaşam bölgesi. Görece sığ ve iyi oksijenlendirilmiş sulara sahip olmasıyla, sıcaklığın ve tuzluluğun nispeten kararlı olmasıyla karakterizedir.

**kilit taşı tür** Bir komünitenin kompozisyonu üzerinde baskın etkiye sahip olan tür.

**kilomikron** Proteinle kaplanmış olan lipid partikülleri; bunlar, yenen besinlerdeki yağlardan oluşturulur ve hücre dışı sıvı içerisine salgılanır.

**kimus** [Yunancada *kymus*: özsu demek] Mideyi astarlayan hücrelerden ve tükürük bezi hücrelerinden salgılanan sindirici özsu ile midede yer alan yenmiş yiyeceklerin oluşturduğu karışım.

**kimyasal bağ** İki atomu kararlı bir şekilde birbirine bağlayan çekici güç.

**kimyasal evrim** Cansız maddelerin kimyasal dönüşüm olayları sonucunda canlıların ortaya çıktığını ileri süren teori.

**kimyasal geçitli kanal** Özgül bir molekülün varlığına ya da yokluğuna göre açılan ya da kapanan geçitli kanal tipi; bu durumda, bu özgül molekül kanal proteinine ya da ayrı bir reseptöre bağlandığında, kanal proteininin üç boyutlu yapısını değiştirir.

**kimyasal reaksiyon** Bir maddenin atomlarının kompozisyonunun ya da dağılımının değişmesi sonucunda özelliklerde değişikliklerin meydana gelmesi.

**kimyasal sinaps** Postsinaptik hücrede değişiklikleri uyarmak için presinaptik hücreden nörotransmitter maddelerin salındığı nöronların bağlantı yeri. (Elektriksel sinapsın zıttı.)

**kinaz** *Bakınız* protein kinaz.

**kinetik enerji** [Yunancada *kinetos*: hareket etmek] Hareket enerjisi. (Potansiyel enerjinin zıttı.)

**kinetokor** Üzerine mikrotubüllerin tutunduğu sentromer üzerindeki özelleşmiş yapı.

**kireçleme** Kalsiyum karbonat, kalsiyum hidroksit ya da magnezyum karbonat gibi – yaygın olarak *kireç* olarak bilinen- bileşiklerin topraktaki asitleşmeyi tersine çevirmek üzere toprağa verilmesi ve bitkilerin kullanabileceği kalsiyum miktarında artışın sağlanması.

**kitin** [Yunancada *kiton*: tünik, gömlek] Eklembacaklıların dış iskeletinin dayanıklı fakat esnek olan organik elemanı; azot içeren kompleks bir polisakkarittir. Aynı zamanda mantarların hücre duvarında da bulunur.

**kitlesel yok oluş** Yok olma oranlarının aralarda kalan diğer zamanlardakinden çok daha yüksek olduğu evrimsel tarih dönemi.

**kiyazma** (çoğulu: kiyazmata) [Yunancada çapraz demek] Mayozun profaz I evresinde homolog kromozom çiftleri arasındaki X-biçimindeki bağlantı. Kiyazma, homolog kromozomlar arasında krossing overin gerçekleştiğinin görünür göstergesidir.

**klad** [Yunancada *klados*: dal demek] Bir ata ve ondan türeyen tüm soylardan oluşmuş olan monofiletik grup.

**klimaks komünite** Süksesyondaki nihai evre; nispeten uzun süre varlığını koruyan lokal iklimsel ve toprak koşulları altında kendisini sürekli kılabilme yeteneğine sahip olan bir komünite.

**klinal varyasyon** [Yunancada *klinein*: meyilli olmak] Bir türün fenotipinin, bir coğrafik gradiyent üzerinde kademe kademe değişiklik göstermesi.

**klon** [Yunancada *klon*: ince dal, sürgün demek] (1) Eşeysiz çoğalma ile ortak bir atadan üretilmiş olan genetik olarak birbirinin aynı olan organizmalar ya da hücreler. (2) Bir DNA sekansının birbirine özdeş birçok kopyasının üretilmesinin ardından onları bir hücrenin ya da organizmanın içerisine sokarak eşeysiz olarak çoğaltılması.

**klonal delesyon** Hayvanın kendi vücuduna karşı bağışıklık reaksiyonu üretecek olan lenfosit klonlarının yıkılması ya da etkisiz hale getirilmesi olayı.

**klonal seçme** Antijene maruz kalındığında, seçilmiş T ya da B-hücre klonlarının aktifleştirilmesiyle sonuçlanan ve bağışıklık cevabının meydana gelmesine neden olan mekanizma.

**klorofil** [Yunancada *kloros*: yeşil + *phyllon*: yaprak demek] Kloroplastlarda ya da bazı bakterilerin zarlarında yer alan birkaç yeşil pigmentten herhangi biri; fotosentez için ışık enerjisini tutmaktan sorumludur.

**Kloroplast** [Yunancada *kloros*: yeşil + *plast*: tanecik] Fotosentezi gerçekleştiren enzimleri ve pigmentleri içeren çifte zarla kuşatılmış bir organel. Kloroplastlar, sadece ökaryotlarda bulunur.

**koanosit** Süngerlerin beslenmesinde işlev gören yakalı ve kamçılı olan hücreler.

**Koch postulatları** Belirli bir organizmanın belirli bir hastalığa yol açtığını belirlemek için öngörülmüş olan kurallar seti.

**kodominans** Bir lokustaki iki allelin farklı fenotipik etkiler ürettiği ve heterozigot bireylerde her iki allelin de etkisinin ortaya çıktığı durum.

**kodon** Belirli bir amino asidin polipeptid zincirine yerleşmesini yöneten mesenger RNA'daki üç nükleotid. (Antikodonun zıttı.)

**koenzim** Bir enzim tarafından gerçekleştirilen katalizleme olayında rol oynayan, protein olmayan bir organik molekül.

**kofaktör** Bir enzime zayıf bir şekilde bağlanan ve enzimin aktivitesi için gerekli olan inorganik iyon.

**koful** Bitki hücrelerinde depolama yapma ve depolanmış makromoleküllerin hidrolizi için ya da turgor için su konsantrasyonu sağlayan zarla kaplı organel.

**kohezin** Kromatidlerin birbirine bağlanmasında gerekli olan bir protein.

**kohezyon** Moleküllerin birbirlerine (ya da herhangi bir maddeye) yapışarak birbirinden ayrılmama eğilimi.

**kohlea** [Yunancada *kokhlos*: salyangoz demek] Omurgalıların iç kulağındaki sarmal tüp; bu tüp, işitmede işlev gören duyu hücrelerini içerir.

**kohort** [L. *cohors*: birlik şirketi] Benzer yaştaki organizma grubu.

**kokkus** (çoğulu: cocci) [Yunancada *kokkos*: üzümsü, tohum] Çeşitli şekillerde küresel ya da küremsi olan herhangi bir bakteri.

**koklama** [L. *olfacere*: koklamak] Koku (*olfaction*) duyusunun alınması.

**koku maddesi** Bir koku reseptörüne bağlanabilen bir molekül.

**kolaylaştırılmış difüzyon** Zardan, özgül bir taşıyıcı protein sayesinde pasif geçiş; bu geçiş, konsantrasyon gradiyentine karşı yönde gerçekleşmez. (Aktif taşıma ve difüzyonla karşılaştırınız.)

**kolaylaştırma** Süksesyonda, bir şekilde alana yerleşerek çoğalmış olan bir türün çevrede meydana getirmiş olduğu değişikliklerin başka türlerin alana yerleşip çoğalmasına izin vermesi. (İnhibisyonun zıttı.)

**koleoptil** Gövde uç meristemini ve bir çim fidesinin genç birincil yapraklarını topraktan çıkarken koruyan kılıf.

**kolesistokinin** Sindirilmemiş yağlar ve proteinler tarafından uyarıldığında, onikiparmakbağırsağının astarında üretilen ve salınan bir hormon. Bu hormon, safrakesesinden safranın salınmasını ve mide faaliyetlerinin yavaşlamasını uyarır.

**kollajen** [Yunancada *kolla*: yapıştırıcı demek] Kemikte ve bağ dokusunda yoğun olarak bulunan ipliksi bir protein.

**kollenkima** [Yunancada *kolla*: yapıştırıcı + *enchyma*. içine zerk etme demek] İşlevsel olgunlukta yaşamını sürdüren, köşelerdeki primer hücre duvarlarının kalınlaşması özelliğiyle esnek bir şekilde dayanıklılık sağlayan bitki hücresi tipi. (Parenkima ve sklerenkimanın zıttı.)

**kolon** [Yunancada *kolon*) Kalın bağırsak.

**komensalizim** [L. *com*: birlikte+ *mensa*. tablo demek] Birlikte yaşayan iki tür arasında bir katılımcının bu birliktelikten fayda sağladığı diğerinin ise etkilenmediği yaşam şekli.

**kompetitif inhibitör** Bir enzimin aktif merkezine bağlanarak enzimin kendi substratına bağlanmasını engelleyen substrat olmayan bir madde. (Kompetitif olmayan inhibitörün zıttı.)

**kompetitif olmayan inhibitör** Enzimin aktif merkezi dışındaki bir yere bağlanarak enzim aktivitesini inhibe eden substrat olmayan madde. (Kompetitif inhibitörün zıttı.)

**komplement sistem** Bağışıklık sisteminin bazı reaksiyonlarında rol oynayan on bir tane proteinden oluşmuş bir grup. Komplement proteinleri, immünoglobulin değildir.

**komünite** Belirli bir alanda yaşayan ve birbiriyle etkileşim içerisinde olan mikroorganizmalar, bitkiler ve hayvanlardan oluşmuş herhangi bir ekolojik grup.

**konak** Parazit ya da bir simbiyontu bünyesinde barındıran ve onu besleyen organizma.

**kondansasyon reaksiyonu** İki molekül birbirine bir kovalent bağla bağlanırken ortama bir su molekülünün salındığı kimyasal reaksiyon ($AH + BOH \rightarrow AB + H_2O$). (Hidroliz reaksiyonunun tersi.)

**kondüksiyon** Temas yoluyla bir nesneden diğerine doğrudan ısı transfer edilmesi.

**koni** Omurgalı retinasında yer alan ve renkli görmeden sorumlu olan fotoreseptör hücre tipi.

**konidium** (çoğulu: conidia) [Yunancada *konis*: toz demek] Hiflerin uçlarında ortaya çıkan ve sporangiyumlar içerisine hapsedilmemiş olan bir çeşit haploid fungal spor.

**konjugasyon** [L. *konjugare*: birlikte birleşmek] (1) Bakterilerde olduğu gibi, DNA'nın bir hücreden diğerine bir *konjugasyon tüpünden* geçirilmesi işlemi. (2) *Paramecium*'da genetik madde alışverişinin olduğu diğer sillilerde görülen, çoğalmanın olmadığı eşeyli süreç.

**konnekson** Aralıklı bağlantıda (gap junction) komşu hayvan hücrelerini birbirine bağlayan bir protein kanal.

**konstitütif** Daima mevcut olan; sürekli olarak sabit bir hızda üretilen. (İndüklenebilenin zıttı.)

**kontrollü deney** Bu deneydeki örnek, bağımsız değişkenlerin manipülasyonuna maruz kaldığı deney grubu ve hiçbir muameleye tabi tutulmayan kontrol grubu olmak üzere ikiye bölünür. Daha sonra, çeşitli gruplardan elde edilen veriler, deneysel manipülasyonunun bir sonucu olarak eğer bağımlı değişkelerde değişiklikler varsa bunları görmek için karşılaştırılır. (Karşılaştırmalı deneyin zıttı.)

**konveksiyon** Isının, hareket halindeki hava ya da su akıntısı sayesinde bir yüzeye ya da bir yüzeyden transferi.

**konvergent evrim** Birbirine benzer özelliklerin, farklı atasal özelliklerden birbirinden bağımsız olarak gelişmesi.

**koridor** Habitat parçaları arasında canlıların yayılış gösterebilmesi için bir bağlantı; bu bağlantılar, alt populasyonların korunmasında ciddi rol oynarlar.

**koriyon** [Yunancada *khorion*: plasenta demek] Memeli, kuş ve sürüngen embriyolarını koruyan zarların en dışta yer alanı; bu zar, memelilerde plasentanın bir kısmını oluşturur.

**kornea** Gözü kaplayan ve ışığın geçerek retinaya ulaşmasına izin veren berrak, şeffaf doku.

**korolla** [L. *corolla*: küçük taç] Bir çiçeğin taç yapraklarının tümü.

**koroner arter** Kalp kasına kan sağlayan bir atardamar.

**koroner tromboz** Bir koroner atardamarı tıkayan lifli bir pıhtı.

**korpus luteum** (çoğulu: corpora lutea) [L. sarı cisim] Yumurtlamadan sonra folikülden oluşmuş bir yapı; bu yapı, hamileliğin sürdürülmesi için önemli olan hormonlar üretir.

**korteks** [L. *cortex*: örtü, kabuk] (1) Bitkilerde, bir gövdenin ya da kökün epidermisi ile iletim dokusu arasında yer alan doku. (2) Hayvanlarda, böbreküstü bezi (adrenal korteks) ve beyin (serebral korteks) gibi belirli organların dış kısmındaki doku.

**kortikosteroidler** Böbreküstü bezinin korteksi tarafından üretilip salınan steroid hormonlar.

**kortikotropin** Ön hipofiz tarafından üretilen ve adrenal korteksten kortizol salınmasını uyaran bir tropik hormon. Aynı zamanda adrenokortikotropik hormon (ACTH) adı da verilir.

**kortikotropin-salgılatıcı hormon** Hipotalamus tarafından üretilip ön hipofizden kortizol salınmasını kontrol eden bir salgılatıcı hormon.

**kortizol** Stres cevaplarına aracılık eden bir kortikosteroid.

**koruma biyolojisi** Ana amacı Dünya'daki canlı çeşitliliğinin korunması olan ve bu konu üzerinde araştırmaların gerçekleştirildiği uygulamalı bilim dalı.

**korunmuş** Çok yavaş evrilmiş olan bir özelliğin ya da genin varlığını sürdürmesine işaret eder; aynı zamanda, birbirlerinden ayrılarak oldukça farklılaşmış olan grupların bireylerinde benzer ya da özdeş olan özelliklerin ve genlerin varlığını belirtmek için de kullanılır.

**koşula bağlı mutasyon** Sadece belirli çevre koşulları altında karakteristik bir fenotiple sonuçlanan mutasyon.

**kovalent bağ** İki atom arasında elektronların paylaşılmasına dayanan kimyasal bağ.

**kozalak** Kozalaklı ağaçlarda, merkezi eksenden dışarıya doğru uzanan spor taşıyan pullardan oluşmuş üremeyle ilgili yapı. (Strobilusun zıttı.)

**kök başlığı** Kök uç meristemi tarafından üretilen ve meristemi koruyan yüksük biçimindeki hücre kitlesi; kökün yerçekimiyle ilgili uyarıları kabul eden kısmı.

**kök** Bitkiyi toprağa bağlayan, su ve minareleri absorblayan ve bazı hormonları üreten organ. Bazı kökler, depolama organlarıdır.

**kök hücre** Hayvanlarda, sürekli olarak çoğalma yeteneğinde olan farklılaşmamış bir hücre. Bir kök hücre, daha fazla sayıda kök hücre meydana getirir ve farklılaşmış yavru hücrelerden oluşmuş büyük bir klon oluşturur. (*Ayrıca bakınız* embriyonik kök hücre.)

**kök kılı** Kök epidermis hücresinden dışarıya doğru uzanan ince uzun uzantılar; bu uzantılar, topraktaki çözeltiden suyu ve mineralleri absorblar.

**kök sistemi** Bitkiyi toprağa bağlayan, suyu ve çözünmüş mineralleri absorblayan ve gövde sisteminden gelen fotosentez ürünlerini depolayabilen organ sistemi.

**Krebs döngüsü** *Bakınız* sitrik asit döngüsü.

**kripsis** [Yunancada *kryptos*: saklı] Bir organizmanın, çevresindeki bazı nesnelerin kısımlarına benzerlik göstermesi ve böylece bu organizmanın düşmanlarının algılamasından kurtulması.

**kriptokromlar** [Yunancada *kryptos*: saklı + *kroma*: renk] Bitkilerde ve hayvanlarda mavi ışık etkisinin ortaya çıkmasına aracılık eden fotoreseptörler.

**kritik dönem** *Bakınız* duyarlı dönem

**kritik gece uzunluğu** Kısa gün bitkilerinin segilediği fotoperyodik çiçeklenme cevabında, üstünde çiçeklenmenin gerçekleştiği, altında ise bitkinin vejetatif kaldığı gece uzunluğu.

(Uzun gün bitkileri söz konusu olduğunda tersi uygulama.)

**kromatid** Moleküler duplikasyon olduktan sentromerlerin birbirinden ayrıldığı (mitozun ya da mayoz II'nin anafaz evresi sırasında) zamana kadar, yeni replikasyon geçirmiş olan kromozom.

**kromatin** Ökaryotik kromozomları yapan nükleik asit-protein kompleksi.

**kromozom** [Yunancada *kroma*: renk + *soma*: vücut] Bakterilerde ve virüslerde, hücrenin ya da virüsün genetik bilgisinin tümünü ya da büyük bölümünü içeren DNA molekülü. Ökaryotlarda, hücrenin genetik bilgisini taşıyan DNA ve proteinlerden oluşmuş yapı.

**kromozom mutasyonu** Bir kromozomun üzerindeki bir DNA parçasının konumunda / yönünde değişikliklerin olması ya da DNA parçasının kaybedilmesi durumu.

**krossing over** Bağlı genlerin rekombinasyon geçirdiği mekanizma. Genel olarak bu terim, iki homolog kromatid arasında karşılık gelen segmentlerin karşılıklı olarak değiştirilmesi için kullanılır.

**kserofit** [Yunancada *xerox*: kuru + *phyton*: bitki] Sınırlı su kaynağına sahip olan bir ortama uyum sağlamış bitki.

**ksilem** [Yunancada *xylon*: odun] Damarlı bitkilerde, suyu ve mineralleri ileten iletim dokusu; çeşitli bitkilerde bulunan ksilem, trakeid, damarlı elemanlar, lifler ve diğer çok özleşmiş hücreleri içerir.

**kurtarma etkisi** Metapopulasyonun alt populasyonları arasında hareket eden bireyler sayesinde, azalan populasyonların yok olmasını önleme süreci.

**kurucu etkisi** Çok az sayıda birey tarafından bir populasyonun tesis edilmiş olması nedeniyle allel frekansında rastgele değişikliğin ortaya çıkması durumu.

**kutikül** (1) Bitkilerde su kaybını azaltanvücudun dış yüzeyindeki mumsu tabaka. (2) Ecdysozoa üyelerinde, koruma ve destek sağlayan ve periyodik olarak değiştirilen dıştaki vücut örtüsü.

**kutup cismi** Oogenez sırasında mayozla üretilmiş olan işlevsiz bir çekirdek.

**kutup çekirdekleri** Angiospermlerde, megagametofitin merkezi hücresindeki iki çekirdek; bunlar, döllenmenin ardından endospermi meydana getirirler.

**kutuplaşmamış** Sahip olduğu elektrik yüklerinin bir uçtan diğerine dengeli ve tekdüze bir şekilde dağılmış olan. (Kutuplaşmışın zıttı.)

**kutuplu** İki ucunda ya da kutuplarında birbirinden ayrı ve zıt elektriksel yüke sahip olan.

**küçük nükleer ribonükleoprotein partikülü (snRNP)** RNA splayzında işlev gören, bir enzim ve bir küçük nükleer RNA molekülünden oluşmuş kompleks.

**kültür** (1) Laboratuvarda kontrollü koşullar altında yetiştirilen organizma topluluğu. (2) Bir insan toplumunu karakterize eden bilgi, aletler, değerler ve kurallar topluluğu.

**küresel simetri** Vücut kısımlarının merkezi bir noktadan dışarıya doğru ışınsal olarak konumlandığı ve bu merkezi noktadan geçen sınırsız sayıda düzlemin organizmayı benzer yarılara böldüğü en basit simetri şekli.

**kütle numarası** Bir atomun çekirdeğindeki proton ve nötronların toplam sayısı.

**kütlesel akış** Bir çözeltinin yüksek basınç potansiyeli bir bölgeden daha düşük basınç potansiyeli bölgeye hareketi.

## L

**Langerhans adacıkları** Pankreasta yer alan hormon üreten hücre kümeleri.

**larva** (çoğulu: larvae) [L. *lares*: rehber ruhları] Bir hayvanın görünüş olarak ergin evresinden çarpıcı bir şekilde farklı olan olgun olmayan evresi.

**lateral** [L. *latus*: yan] Yan tarafa ilişkin.

**lateral gen transferi** Bir türden bir başkasına genlerin aktarılması, bu olay bakterilerde ve arkelerde yaygındır.

**lateral kök** kazık kök sisteminde kazık kökten çıkarak dışarıya doğru uzanan bir kök; bu kök, ödikotlar için tipiktir.

**lateral meristem** Bitkinin ikincil büyümesini sağlayan iki meristem olan vasküler kambiyum ve mantar kambiyumundan herhangi biri.

**latisiferler** Bazı bitkilerde lateks gibi ikincil bitki ürünlerini içeren ince uzun hücreler.

**Laurasia** Pangaea'nın parçalanmasıyla meydana gelmiş olan iki büyük kıtanın en kuzeyde olanı.

**leghemoglobin** Azot tespit eden bitkilerin nodül hücrelerinin sitoplazmasında yer alan ve azot tespit eden bakterilerin solunumlarını desteklemek için onlara yeterli miktarda oksijen taşıyan oksijen taşıyıcı bir protein; bu protein aynı zamanda serbest oksijen konsantrasyonunu nispeten düşük düzeyde tutarak nitrojenaz enzimini korur.

**lek** Dişileri etkileyip onlarla çiftleşme şansı yakalamak için, erkeklerin alan sahiplenmeyle ilgili hünerlerini sergiledikleri, diğer erkeklere karşı savundukları ve onlarla yarıştıkları küçük gösteri alanı.

**lenf** [L. *lympha*: sıvı] Kandan ve diğer dokulardan köken alan ve vücuttaki hücrelerarası boşluklarda yer alan sıvı; bu sıvı, lenf sistemiyle tekrar kana döndürülür.

**lenf düğümü** Lenf sisteminin damarlarında bulunan özelleşmiş bir yapı. Lenf düğümleri, lenfositleri içerir; bu hücreler, lenf damarları içerisine geçmiş olan yabancı hücrelerle ve moleküllere karşılaştıklarında onlara cevap verirler.

**lenf sistemi** Hücrelerarası sıvıyı kana geri döndüren damar sistemi.

**lenfoid dokular** Bağışıklık sisteminin vücutta yayılmış olan dokuları; timüs, dalak, kemik iliği ve lenf düğümleri bu grupta yer alır.

**lenfosit** Beyaz kan hücrelerinin iki ana sınıfından bir tanesi; bu sınıf içerisinde T hücreleri, B hücreleri ve bağışıklık sisteminde önemli olan diğer hücre tipleri yer alır.

**lentisel** Bitkilerin periderminde gaz alış verişine izin veren bir süngerimsi bölge.

**leptin** Yağ hücreleri tarafından üretilen ve vücuttaki yağ rezervinin durumu hakkında beyne geribildirim bilgisi sağladığına inanılan bir hormon.

**lif** Kapalı tohumlularda ince ve uzun olup uçları gittikçe sivrilen sklerenkima hücreleri; ekseriyetle kalın duvarlara sahip olan bu hücreler ksilemde destek işlevi görürler. (*Aynı zamanda bakınız* kas lifi.)

**ligament** Bir eklemdeki iki kemiği birbirine bağlayan bağ dokusu bandı.

**ligand** Başka bir molekülün (ekseriyetle daha büyük olan) reseptör bölgesine bağlanan herhangi bir molekül.

**lignin** Bitki hücre duvarında diğer polimerler ile çapraz bağlar kurarak duvarın dayanıklılığını artıran bir kompleks, hidrofobik polifenolik polimer.

**liken** Bir mantarın bir siyanobakteri ile ya da birhücreli bir alg ile oluşturduğu simbiyotik birlikten doğan bir organizma.

**limbik sistem** Omurgalıların telensefalonunda yer alan ve duygular, dürtüler, içgüdüsel davranışlar, öğrenme ve hafıza ile meşgul olan evrimsel olarak ilkel yapıların bir grubu.

**linkaj** Aynı kromozom üzerindeki genler arasındaki bağlantı nedeniyle, genlerin rastgele dağılım gösterememesi ve seyrek olarak rekombinasyon yapmaları; genler birbirlerine ne kadar fazla yakın olurlarsa rekombinasyon frekansı o kadar düşük olur.

**lipaz** Yağları sindiren bir enzim.

**lipid** [Yunancada *lipos*: yağ] Katı yağları, sıvı yağları, mumları, steroidleri ve biyolojik zarları yapan fosfolipidleri içeren polar olmayan hidrofobik moleküller.

**litik döngü** Bir virüsün kendisini çoğaltması için konak hücrenin sentezleme makinesini kendi yönetimine aldığı ve daha sonra da konak hücreyi patlatarak yeni virüsleri ortama saldığı çoğalma döngüsü. (Lizojenik döngünün zıttı.)

**lizis** [Yunancada *lysis*: parçalanma] Bir hücrenin parçalanması.

**lizojeni** Virüsün konak hücrenin kromozomuna katılıp inaktif olarak kaldığı viral replikasyon şekli. Bu, aynı zamanda, lizojenik döngü olarak da isimlendirilir. (Litik döngünün zıttı.)

**lizozim** Tükürükte, gözyaşında ve burun salgıları içerisinde yer alıp bakteri hücre duvarını parçalayan bir enzim.

**lizozom** [Yunancada *lysis*: parçalama + *soma*: gövde] Golgi organelinden köken alan ve hidrolitik enzimler içeren zarla çevrili organel. (İkincil lizozomla karşılaştırınız.)

**lofofor** Birbirinden farklı birkaç hayvan grubunun ağızlarının çevresinde bulunan ve halka oluşturacak tarzda dizilmiş olan içerisi boş silli tentakülleri taşıyan vücut duvarının U-harfi şeklindeki katlantısı.

**lojistik büyüme** Özellikle bir organizmanın maksimum büyüklüğüne ya da bir populasyondaki maksimum organizma sayısına yavaş yavaş artışlarla yaklaşmak. (Üstsel büyümenin zıttı.)

**lokus** (çoğulu: loci) Genetikte, bir kromozom üzerindeki özgül bir yer. *Gen* ile eş anlamlı olarak düşünülebilir.

**lökosit** *Bakınız* beyaz kan hücreleri.

**lümen** [L. *lumen*: ışık] Sindirim kanalı ya da bir böbrek tubülü gibi herhangi bir tüp şeklindeki organın ya da yapının içerisindeki boşluk.

**lüteinleştirici hormon (LH)** Ön hipofiz tarafından üretilen ve eşey hormonlarını üretmesi için gonadları uyaran bir gonadotropin.

## M

**M fazı** Mitozun yer aldığı hücre döngüsü bölümü.

**MADS kutusu** Birçok bitki transkripsiyon faktöründe yer alan ve gelişimde aktif olan DNA-bağlayıcı domain.

**majör doku uyuşma kompleksi (MHC)** Çoklu allelleri olan bağlı genlerden oluşmuş bir kompleks; bu genler, hücrelerin kendinden olanı tanımasına yardım eden bir takım hücre yüzey antijenlerini kontrol eder ve dokuların reddedilmesine yol açabilir.

**makroevrim** [Yunancada *makros*: büyük] Uzun zaman periyodu boyunca gerçekleşen ve ekseriyetle birçok özellikte değişikliğin yer aldığı evrimsel değişiklikler. (Mikroevrimin zıttı.)

**makrofaj** Patojenleri endositozla yutan fagositoz yapan hücreler.

**makromolekül** Çok büyük (moleküler ağırlık>1.000) polimerik molekül. Makromoleküller, proteinler, polisakkaritler ve nükleik asitlerdir.

**makronütrient** Bitkilerde, bitki kuru maddesinin gramı başına en azından 1 miligram konsantrasyonda gereksinim duyulan mineral element; hayvanlarda, fazla miktarlarda gereksinim duyulan mineral element. (Mikronütrientin zıttı.)

**maksimum olabilirlik** İki ya da daha fazla sayıda hipotezden (filogenetik ağaçlarda olduğu gibi) hangisinin gözlemlenen verilere en iyi şekilde uyum gösterdiğini belirleyen istatistik yöntem.

**maliyet-fayda analizi** Evrimsel çalışmalarda, bir hayvanın aktivitelerinin her biri için sınırlı miktarda enerji ve zaman ayırdığını; her bir faaliyetin faydasının yanı sıra uyum maliyetinin de olduğunu varsayan yaklaşım.

**Malpighi tubülü** Böceklerde bulunan bir çeşit protonefridyum.

**mantar kambiyumu** [L. *cambiare*: alış veriş] Bitkilerde, ikincil büyümeyi sağlayan lateral meristem olup esas olarak mumsu-duvarlı koruyucu hücrelerden oluşmuştur; ve içerdiği hücrelerden bazıları kabuk haline gelecektir.

**markalayıp bırakıp yeniden yakalama yöntemi** Hareketli organizmaların populasyon büyüklüklerini tahmin etmek için, bireyleri yakalayıp markaladıktan sonra ortama salıp belirli bir süre sonra yakalama yoluyla yeniden örneklemenin gerçekleştirildiği yöntem.

**mast hücreleri** Tipik olarak bağ dokusu içerisinde bulunan ve doku zedelenmelerinde histamin salan hücreler.

**mavi ışık reseptörleri** Bitkilerde mavi ışığı (400-500 nm) absorblayan pigmentler. Bu pigmentler bitkilerde, aralarında fototropizma, stomaların açılıp kapanması ve bazı genlerin ifade edilmesinin yer aldığı birçok cevabın verilmesine aracılık ederler.

**mayoz** [Yunancada *meiosis*: azalma, eksilme] Bir diploid çekirdeğin dört tane haploid yavru hücre oluşturmak üzere bölünmesi. Bu süreç, birbirini izleyen iki çekirdek bölünmesi ve sadece bir kez kromozom replikasyonundan oluşur. *Mayoz I*'de homolog kromozomlar birbirinden ayrılır fakat onların kromatidleri birbiriyle bağlantısını sürdürür. İkinci bölünme olan *mayoz II* ise mitoz bölünmeye benzerlik gösterir ve kromatidler birbirinden ayrılır.

**medulla** (1) Böbrek üstü bezinde (adrenal medulla) ya da böbrekte (renal medulla) olduğu gibi bir organın içi yani öz bölgesi. (2) Omuriliğe bağlanan beyinsapı bölgesi.

**medüz** (çoğulu: medusae) Cnidaria üyelerinde, bir çana ya da şemsiyeye benzeyen serbest yüzücü, eşeyli yaşam evresi.

**megafil** Bir eğreltin, atkuyruğunun ya da tohumlu bitkinin genellikle geniş olan yaprağı; yapraklar birkaç taneden çok fazla sayıya kadar damar taşır. (Mikrofilin zıttı.)

**megaspor** [Yunancada *megas*: büyük + *spora*: ekmek, saçmak] Bitkilerde dişi gametofiti üreten haploid spor.

**megastrobilus** Kozalaklı bitkilerde dişi kozalak (tohumu taşıyan kozalak). (Mikrostrobilusun zıttı.)

**mekanik kapılı kanal** Plazma zarında yer alan ve mekanik kuvvet uygulanmasına açılarak ya da kapanarak cevap veren bir moleküler kanal.

**mekanoreseptör** Fiziksel hareketlere karşı duyarlı olan ve cevap olarak aksiyon potansiyeli üreten bir hücre.

**mekansal birikim** Bir postsinaptik hücredeki aksiyon potansiyellerinin üretilmesi ya da inhibisyonunda, postsinaptik hücre üzerinde farklı yerlerde üretilmiş olan depolarizasyonların ve hiperpolarizasyonların birbirini etkilemesi. (Zamansal birikimin zıttı.)

**melatonin** epifiz bezi tarafından salınan bir hormon. Fotoperiyodun algılanmasında ve günlük ritimlerin (sirkadiyen ritimler) düzenlenmesinde işlev görür.

**melezlemek (hibridize)** (1) Genetikte, iki farklı türden ya da bir tür içerisindeki ayırt edilebilir iki populasyondan gelen genetik maddenin birleştirilmesi. (2) Moleküler biyolojide, iki iplikçiği de farklı kaynaklardan gelmek üzere çift iplikçikli bir nükleik asit oluşturma.

**Mendel yasaları** *Bakınız* bağımsız dağılma; ayrılma.

**mercek** Omurgalı gözünde, retina üzerine düşen görüntülerin odaklanmasında ince ayar yapan kristalin proteininden yapılmış bir yapı.

**meristem** [Yunancada *meristos*: bölünme] Aktif olarak bölünen farklılaşmamış hücrelerden oluşmuş olan bitki dokusu.

**meristem kimlik genleri** Kapalı tohumlularda, ifade edilmeleri çiçek oluşumunu başlatan bir genlerin oluşturduğu grup; bu genler muhtemelen, meristem hücrelerinin akıbetini vejetatiften üremeye çevirmektedir.

**merkezi koful** Bitki hücrelerinde, metabolizma atıklarını depolayan ve turgorun korunmasını sağlayan büyük organel.

**merkezi silindir** [Yunancada *stylos*: sütun] Bitki gövdesinde vasküler dokunun merkezi silindiri.

**merkezi sinir sistemi (CNS)** Çoğu bilginin işlendiği, depolandığı ve geri alındığı sinir sistemi kısmı; omurgalılardaki beyin ve omurilik kordonu. (Çevresel sinir sisteminin zıttı.)

**messenger RNA (mRNA)** DNA iplikçiklerinden bir tanesinin bir bölgesinin transkripti; bu iplikçik, bir ya da daha fazla protein sentezi için bilgi (kodon dizisi şeklinde) taşır.

**meta-** [Yunancada: arasında, boyunca, ötesinde] Yeni bir forma ya da düzeye değişmeye ya da dönmeye işaret eden ön ek; örneğin metamorfozda kullanıldığı gibi.

**metabolik yol** Enzimler tarafından katalizlenen ve bir reaksiyonun ürününün bir sonraki reaksiyonun substratı olduğu bir seri reaksiyonun artarda dizilerek oluşturdukları reaksiyon dizisi.

**metabolizma** [Yunancada *metabole*: değiştirmek] Bir organizmada meydana gelen kimyasal reaksiyonların tümü ya da bu reaksiyonların bir bölümü (solunum metabolizması gibi).

**metabolom** Bir hücrede ya da organizmadaki tüm küçük moleküllerin sayısal tanımı.

**metabotropik reseptör** Bir ligand ile birleştiği zaman zarın bir iyona karşı geçirgenliğini dolaylı olarak değiştiren bir reseptör.

**metafaz** Süper kıvrım yapmış kromozomların sentromerleri, bölünme düzleminde (metafaz düzlemi ya da plakası) yer alan kromozomlarda kutuplara göre dikey durumda konumlanmış olduğu çekirdek bölünme evresi.

**metagenomik** Sağlam organizmalardan izole etmek yerine çevresel örneklerden DNA analiz etme yöntemi.

**metanefridyumlar** Halkalı solucanların çift olarak yer alan boşaltım organları.

**metapopulasyon** Alt populasyonlara bölünmüş olan bir populasyon; bu alt populasyonun bireyleri arasında zaman zaman gen alış verişi olur.

**metastaz** Kanser hücrelerinin orijinal olarak oluştukları yerden vücudun diğer kısımlarına yayılması.

**metilasyon** metil grubunun ($-CH_3$) bir moleküle eklenmesi.

**meyve** Kapalı tohumlularda, tohumları içeren olgunlaşmış ovaryum (ya da ovaryum grubu). Bazen, diğer bitki gruplarının üreme yapıları için de uygulanır.

**mezenşim** [Yunancada *mesos*: orta + *enchyma*: infüzyon] Mezodermden köken almış embriyonik ya da özelleşmemiş hücreler.

**mezoderm** [Yunancada *mesos*: orta + *derma*: deri] Üç embriyonik germ tabakasından. ilk kez gastrulasyon sırasında ortaya çıkan ortadaki tabaka. Bu tabaka, iskelet sistemini, dolaşım sistemini, kasları, boşaltım sistemini ve üreme sisteminin büyük bir kısmını meydana getirir.

**mezofil** [Yunancada *mesos*: orta + *phyllon*: yaprak] Yaprağın iç kısmında ye alan ve kloroplast içeren fotosentez yapan hücreler.

**mezoglea** [Yunancada *mesos*: orta + *gloia*: yapıştırıcı] Ctenophora, Cnidaria ve Scyphozoa üyelerinin hücresel iki doku tabakasını birbirinden ayıran kalın, jelimsi hücresel olmayan tabaka.

**MHC** *Bakınız* majör doku uyuşma kompleksi.

**mikorhiza** (çoğulu: mycorrhiza) [Yunancada *mykes*: fungus + *rhiza*: kök] Bir bitkinin kökü ile bir fungusun miseli arasındaki işbirliği.

**mikroevrim** Tür düzeyinin altındaki evrimsel değişiklikler gibi allel frekansını etkileyen değişiklikler. (Makroevrimin zıttı.)

**mikrofibril** Bitki hücre duvarında yer alan güçlü kümeleri (agregatlar) oluşturan çapraz bağlarla birbirine bağlanmış selüloz polimerler.

**mikrofil** Lycopodiophyta üyeleri ve akrabalarında bulunan tek damarlı küçük yaprak. (Megafilin zıttı.)

**mikrofilament** Ökaryotik hücrelerde, aktin monomerlerden yapılmış lifli yapı. Mikrofilamentler, hücre iskeletinde, hücre hareketinde ve kas kasılmasında rol oynar.

**mikroglia** Merkezi sinir sisteminde makrofaj olarak ve yangısal cevaplarda aracı olarak işlev gören glia hücreleri.

**mikroklima** İklimsel koşulların daha büyük ortamdakinden genellikle farklı olan daha küçük özel bir alan; yer altındaki oyuklarda yaşayan hayvanların yaşadıkları yer için olduğu gibi.

**mikronütrient** Bitkilerde, bitkinin gram kuru ağırlığı başına 100 mikrogramdan daha düşük konsantrasyonlarda gereksinim duyulan bir mineral element; hayvanlarda, günde 100 mikrogramdan daha az miktarda gereksinim duyulan bir mineral element. (Makronütrientin zıttı.)

**mikropil** [Yunancada *mikros*: küçük + *pylon*: kapı] Bir tohumlu bitki ovülünün integümentindeki açıklık; polen gelişerek bu açıklıktan içerideki dişi gametofite ulaşır.

**mikroRNA** Tipik olarak 21 baz uzunluğunda olan küçük, şifrelenmeyen RNA molekülü; bu molekül mRNA ya bağlanarak onun translasyonunu inhibe eder.

**mikrospor** [Yunancada *mikros*: küçük + *spora*: yayılmak, saçılmak] Bitkilerde, erkek gametofiti üreten haploid spor.

**mikrostrobilus** Kozalaklı ağaçlarda, erkek polenleri taşıyan kozalak. (Megastrobilusun zıttı.)

**mikrotubüller** Ökaryotik hücrelerin hücre iskeletinde, sentriyollerde, iğ ipliklerinde, silerde ve kamçılarda bulunan tubüler yapılar. Bu tubüller, harekette ve ökaryotik hücrelerin biçimlerinin korunmasında rol oynarlar.

**mikrovillus** (çoğulu: microvilli) İnce bağırsağı astarlayan hücreler gibi epitel hücrelerin yüzeyindeki uzantılar; bu çıkıntılar, onların iç yüzey alanını artırır.

**mineral besin maddeleri** Normal büyüme ve üremeleri için organizmaların gereksinim duydukları inorganik iyonlar.

**misel** [Yunancada *mykes*: fungus, mantar] Mantarlardaki hif kitlesi.

**misel** Duodenumda üretilen ve lipidlerin sindirilmesini ve emilmesini kolaylaştıran safra tuzlarıyla kaplı lipid partikülü.

**mitokondri** (çoğulu: mitochondria) [Yunancada *mitos*: iplik+ *chondros*: tanecik] Ökaryotik hücrede sitrik asit döngüsü enzimlerini, solunum zincirini içeren ve oksidatif fosforilasyonun gerçekleştiği organel.

**mitokondriyal matriks** Mitokondrinin iç zarıyla kaplanmış olan mitokondrinin sıvı iç kısmı.

**mitoz** [Yunancada *mitos*: iplik] Ökaryotlarda iki yavru çekirdeğin oluşumuna yol açan çekirdek bölünmesi; bu yavru çekirdeklerin her biri orijinal çekirdeğinki ile aynı olan kromozom takımına sahiptir.

**miyelin** Bazı aksonların etrafında bir kılıf oluşturan plazma zarının iç-içe tabakaları; miyelin, bir aksonun elektriksel olarak yalıtılmasını ve aksiyon potansiyellerinin iletim hızının artmasını sağlar.

**miyofibril** [Yunancada *mys*: kas + L. *fibrilla*: küçük lif] Kastaki aktin ya da miyozinin bir polimerik birimi.

**miyoglobin** [Yunancada *mys*: kas + L. *globus*: küre] Kas içerisinde bulunan, oksijen bağlayan molekül. Bu molekül, bir hem birimi ve tek bir globin zincirinden oluşmuştur; hemoglobinden daha az oksijen taşır.

**miyokardiyal enfarktüs** Kalp kasına kan taşıyan bir atardamarın tıkanması.

**miyozin** Kasın, kasılgan iki proteininden bir tanesi.

**model sistemler** Bunlar aynı zamanda yaygın bir şekilde araştırma öznesi durumunda olan küçük bir tür grubunu içeren model organizmalar olarak da bilinirler. Bunlar, laboratuvar koşullarına iyi uyum gösteren ve kendi üzerlerinde gerçekleştirilen deneylerden elde edilen bulgular, genişçe bir tür grubuna uygulanabilen organizmalardır. Klasik örnekleri arasında beyaz sıçanlar ve meyve sinekleri olarak bilinen *Drosophila* yer alır.

**Modern Sentez** Yirminci yüzyılın başlarında evrimin prensipleri olarak ortaya çıkmış olan evrimsel biyoloji anlayışının, modern genetiğin ilkeleriyle bütünleştirilmesi.

**modülerlik** Evrimsel gelişim biyolojisinde, moleküler metabolik yolların bir diğerinden bağımsız olarak işleyen farklı gelişimsel süreçleri belirlediğine ilişkin prensip. *Aynı zamanda bakınız* gelişimsel modül.

**mol** Bir bileşiğin, atomik kütle birimi olarak ifade edilen kendi molekül ağırlığına sayısal olarak eşit olan gram cinsinden ağırlığı. Moleküllerin Avogadro sayısı: $6.023 \times 10^{23}$ molekül.

**molekül ağırlığı** Bir moleküldeki atomların atom ağırlıklarının toplamı.

**molekül** İki ya da daha fazla sayıda atomun kovalent bağlarla veya iyonik çekimlerle birleştirilerek meydana getirilmiş olan kimyasal madde.

**moleküler alet kiti** Çoğu hayvan için ortak olan gelişimle ilgili genler ve proteinlerden oluşmuş bir set; bu setin, bu hayvanların farklı gelişimsel yollarının evriminden sorumlu olabileceği şeklinde ileri sürülmektedir.

**moleküler evrim** Makromoleküllerin evriminin mekanizmalarının ve sonuçlarının bilimsel olarak çalışılması.

**moleküler saat** Evrimsel zaman boyunca makromoleküllerin bir diğerinden çeşitlenmesinin yaklaşık olarak sabit hızı; evrimsel tarihteki geçmiş olayları tarihlendirmede kullanılır.

**monofiletik** [Yunancada *mono*: bir + *phylon*: kabile] Bir ata ve ondan türeyenlerin oluşturduğu grupla ilgili olan. (Parafiletik ve polifiletik durumun zıttı.)

**monohibrid çaprazlama** Ebeveynlerin sadece söz konusu tek bir tane lokusun allellerinin farklı olması göz önüne alınarak yapılan çaprazlama.

**monoik** [Yunancada *mono*: bir + *oikos*: ev] Her iki eşeyin hem yumurta ve hem de sperm üreten tek bir bireyde bulunması durumu. (Bunlar, bazı bitkilerde, aynı bitkinin farklı çiçeklerinde bulunur.) Örnekler arasında mısır, bezelye, toprak solucanları ve hidralar yer alır. (Dioik durumun zıttı.)

**monoklonal antibadi** Laboratuvarda, her biri aynı özgül antikoru üreten hibridoma hücrelerinin oluşturduğu bir klondan üretilmiş olan antikorlar.

**monokültür** Tarımda, evcilleştirilmiş olan ürün bitkisinin tek bir türünün büyük ölçekte ekilmesi.

**monomer** [Yunancada *mono*: bir + *meros*: birim] İki ya da daha fazlasının birleşerek oligomer (az sayıda monomer içeren) ya da polimer (çok sayıda monomer içeren) oluşturan bir küçük molekül.

**monosakkarid** Bir basit şeker. Oligosakkaritler ve polisakkaritler, monosakkaritlerden meydana getirilirler.

**monosinaptik refleks** Bir duyu nöronunda başlayan ve bir motor nöronu aktive etmeden önce tek bir tane sinaps yapan nöral refleks.

**monosomik** Normal diploid kromozom sayısından bir tane daha az sayıda kromozoma sahip olan organizma.

**morfogen** Konsantrasyon gradiyenti, hayvanlarda ve bitkilerde bir gelişim modelini belirleyen difüzyon yapabilen madde.

**morfogenezis** [Yunancada *morphe*: form, biçim + *genesis*: meydana gelme] Biçimin oluşması; determinasyon, farklılaşma ve büyümenin toplu sonucu.

**morfoloji** [Yunancada *morphe*: form, biçim + *logos*: bilim] Organik bedenlerin hem gelişimlerinin ve hem de işlevlerinin bilimsel yönden incelenmesi.

**morfolojik tür kavramı** Türün, görünüş olarak birbirine benzeyen bireylerden oluşmuş bir grup olarak tanımlanması. (Biyolojik tür kavramının, filogenetik tür kavramının zıttı.)

**motif** *Bakınız* yapısal motif.

**motor birim** Bir motor nöron ve onun kontrol ettiği kas lifleri (hücreleri).

**motor korteks** Kasılmaları için özgül kas liflerini doğrudan uyaran motor nöronları içeren beyin korteksi bölgesi.

**motor nöron** Bilgiyi, merkezi sinir sisteminden hareketi üreten hücreye taşıyan nöron.

**motor proteinler** Hücrelerin ya da hücrelerin içerisindeki yapıların biçimini değiştirmek ve hareket ettirmek için enerji kullanan özelleşmiş proteinler.

**mozaik gelişme** Her blastomerin ergin bireyin özgül bir kısmının oluşumuna katkı yaptığı, hayvanların embriyolarının gelişim tarzı. (Regülatif gelişme modelinin zıttı.)

**mRNA** *Bakınız* messenger RNA.

**mukoza epiteli** Mukus salgılayan hücreleri içeren bir epitel hücre tabakası; bu tabaka, sindirim ve solunum yollarında bulunur. Aynı zamanda mukoza olarak da isimlendirilir.

**mutajen** [L. *mutare*: değişmek + Yunancada *genesis*: kaynak] Mutasyon hızını artıran herhangi bir etken (örneğin, kimyasallar, radyasyon).

**mutasyon fonksiyon kaybı** Bir işlevsel proteinin kaybıyla sonuçlanan mutasyon. (Mutasyonla fonksiyon kazanmanın zıttı.)

**mutasyon** Genetik maddede rekombinasyonun yol açmadığı bir değişiklik.

**mutualizm** Türler arasında her iki türün de fayda gördüğü etkileşim tipi.

**Müller mimikrisi** Tadı nahoş olan iki ya da daha fazla sayıda türün görünümlerindeki konvergenslik.

## N -

**nakavt** Bir organizmanın tek bir geninin kalıcı olarak işlevsiz kılındığı moleküler genetik yöntemi.

**nauplius** [Yunancada *nauplios*: kabuklu] Kabuklular için tipik olan bilateral simetrik larva formu.

**nefron** [Yunancada *nephros*: böbrek] Böbreğin işlevsel birimi; bu birim, kandan süzülen süzüntüyü alan ve süzüntüden seçilen maddelerin geri emilimini gerçekleştiren bir tubülden oluşmuştur.

**negatif düzenleme** Bir genin normal olarak transkribe edildiği ve bir repressör proteinin promotöre bağlanmasının transkripsiyonu önlediği bir gen düzenleme tipi. (Pozitif düzenlemenin zıttı.)

**negatif geribildirim** Düzenleyici sistemlerde, sistemi ayar noktasına döndürmek için düzenleyici yanıt azaltan bilgi.

**nekroz** [Yunancada *nekros*: ölü] Toksinler gibi dış etkenlerin neden olduğu erken hücre ölümü.

**neksus (gap junction)** İki hayvan hücresinin plazma zarları arasındaki 2.7-nanometrelik boşluğa protein kanallar tarafından kurulmuş olan köprü. Bu bağlantılar, kimyasal maddelerin ya da elektriksel sinyallerin hücreden hücreye geçmesine izin verir.

**nematosist** [Yunancada *nema*: iplik + *kystis*: hücre] Denizanalarının ve diğer Cnidaria üyelerinin hücreleri tarafından meydana getirilen bir karmaşık iplik şeklinde yapı; nematosistler, esas olarak avları felç etmede ve yakalamada kullanılır.

**Nernst denklemi** İyonun tek bir tipine geçirgen olan zarın iki tarafında iyon konsantrasyonları farklı olması durumunda, potansiyeli hesaplayan bir matematiksel ifade.

**neslin tükenmesi** Bir organizma soy hattının ortadan kalkması.

**net birincil verimlilik (NPP)** Fotosentezle yakalanan enerjinin büyüme ve çoğalma ile birincil üreticilerin bünyelerine katılması.

**nihai neden** Davranışta, hayvanın belli bir şekilde davranma yetenek ve eğilimini ortaya çıkaran evrimsel süreçleri ifade eder. (Fiili nedenin zıttı.)

**niş** [L. *nidus*: yuva] Bir türün yaşmak, büyümek ve üremek için gereksinim duyduğu fiziksel ve biyolojik koşullar seti. (*Aynı zamanda bakınız* asıl niş, gerçekleştirilen niş.)

**nişasta** [O.E. *stearc*: sert] Bir glukoz polimeri; bitkiler tarafından enerji depolamada kullanılır.

**nitrat indirgenmesi** Nitratın ($NO_3^-$) amonyağa ($NH_3$) indirgenme işlemi.

**nitrat oluşturanlar** Amonyağı toprakta ve deniz suyunda nitrata yükseltgeyen kemolitotrof bakteriler.

**nitrik oksit (NO)** Düz kasların gevşemesine neden olan bir ikinci mesajcı olarak hizmet eden kararsız molekül (bir gaz). Bu gaz, sinir sisteminde nörotransmitter olarak çalışır.

**nitrojenaz** Azot tespit eden bakterilerde atmosferdeki azotun adım adım amonyağa indirgenmesine aracılık eden ve oksijenle kuvvetli bir şekilde inhibe olan bir enzim kompleksi.

**nod** [L. *nodus*: topuz, düğüm] Bitkilerde bir yaprağın gövde üzerine tutunduğu nokta.

**nodül** Azot tespit eden bitkilerin köklerinde azot tespitini gerçekleştiren bakterilere ev sahipliği yapan özelleşmiş yapı; leghemoglobin sayesinde bu yapının içerisindeki oksijen düşük seviyede tutulur.

**nokta mutasyonu** Tek bir nükleotidin kazanılması, kaybı ya da birbirinin yerini alması nedeniyle ortaya çıkan mutasyon.

**norepinefrin** Merkezi sinir sisteminde ve aynı zamanda sempatik sinir sisteminin post gangliyonik sinir uçlarında bulunan bir nörotransmitter madde. Aynı zamanda noradrenalin de denir.

**normal flora** Herhangi bir hastalığa yol açmadan vücut üzerinde ya da içerisinde yaşayan ve çoğalan mikroorganizmalar; bu mikroorganizmalar patojen olan organizmalarla mekan ve besin maddeleri için rekabet ederek özgül olmayan savunma oluştururlar.

**notokord** [Yunancada *notos*: sırt+ *chorde*: ip] Kordalıların hepsinin embriyolarında ve tünikatlar ile batrakların erginlerinde destek olarak iş gören jelatinimsi maddeden oluşmuş esnek çubuk.

**nöral boru** Omurgalı sinir sisteminin gelişiminin erken evresindeki içi boş borudan ibaret yapı; bu boru, anteriyör-posteriyör vücut ekseni boyunca uzanan dorsal ektodermin iki karşıt kıvrımı tarafından yaratılır.

**nörohormon** Nöronlar tarafından üretilerek salınan ve sonuçta bir hormon olarak iş gören bir kimyasal sinyal.

**nöron** [Yunancada *neuron*: sinir] Aksiyon potansiyeli üretebilen ve bu aksiyon potansiyelini sinaps yapmış olduğu başka bir hücreye kendi aksonu boyunca ileten sinir sistemi hücresi.

**nörotransmitter** Bir nöron (presinaptik hücre) tarafından üretilen ve sinaptik aralığa salınarak diğer bir hücrenin (postsinaptik hücre) uyarılmasına ya da inhibe edilmesine yol açan madde.

**nörulasyon** Omurgalıların gelişimlerinde sinir sisteminin oluşmaya başladığı evre.

**nötral allel** Şifrelediği proteinlerin işlevlerini değiştirmeyen allel.

**nötral teori** Çoğu mutasyonun, şifrelenen amino asiti etkilemediği ve bu tür mutasyonların populasyonlardaki birikiminin genetik sürüklenme ve mutasyon oranlarıyla yönlendirildiğini varsayan moleküler evrim görüşü.

**nötron** Maddenin belli başlı üç partikülünden birisi (proton ve elektronla birlikte) olup kütlesi yaklaşık olarak 1 atomik kütle birimi kadardır ve elektrik yükü yoktur.

**nükleik asit** Genetik bilginin depolanması, aktarılması ve ifade edilmesi için özelleşmiş olan, nükleotidlerden yapılmış bir polimer. DNA ve RNA, nükleik asitlerdir.

**nükleik asit hibritleşmesi** Tek iplikçikli nükleik asit probunun hedef sekans olan DNA ya da RNA'ya tamamlayıcı (komplementer) olarak yapıldığı ve bağlandığı bir teknik. Sonuçta meydana gelen iki-iplikçikli molekül, bir hibrittir.

**nükleoid** Bir prokaryotik hücrenin kromozomunun yer aldığı bölge. Ökaryotik çekirdeğin aksine, kromozom bir zarla kuşatılmamıştır.

**nükleotid değişimi** DNA sekansındaki bir baz çiftinin diğeriyle değiştirilmesi.

**nükleotid** Nükleik asitlerde, beş karbonlu şeker, bir fosfat grubu ve azot içeren bir bazdan oluşmuş olan temel kimyasal birim.

**nükleozit** Fosfat grubundan yoksun olan bir nükleotid; bir azotlu baz şekere bağlanmıştır.

**nükleozom** DNA molekülünün bir grup histon molekülünün etrafına sarıldığı ve bir başka tip histon molekülünün onları bir arada tuttuğu ökaryotik kromozom kısmı. Kromozom, çok sayıda nükleozomdan oluşturulur.

**nütrient** Besin maddesi; ya da mineral besin maddeleri olması durumunda, bir organizmanın yaşam döngüsünün tamamlanması için gerekli olan bir inorganik element.

- O -

**Okazaki parçacıkları** DNA replikasyonunda kesintili zinciri oluştururken kullanılan yeni sentezlenmiş DNA. DNA ligaz, Okazaki parçacıklarını birleştirmek suretiyle devamlılık gösteren bir iplikçik oluşturur.

**oksidatif fosforilasyon** Mitokondride solunum zincirinden elektron akışıyla bağlantılı olarak ATP sentezlenmesi.

**oksijenaz** Bir substrata $O_2$'den oksijen ilave edilmesini katalizleyen enzim.

**oksitosin** Posteriyör hipofizden salınan ve sosyal bağlanmayı teşvik eden hormon.

**oligodendrosit** Merkezi sinir sisteminde aksonları miyelinleyen bir tip glia hücresi.

**oligosakkarid** az sayıda monosakkarid içeren bir polimer.

**ommatidiyumlar** [Yunancada *omma*: göz] Bazı eklembacaklıların bileşik gözlerini oluşturan birimler.

**amnivor** [L. *omnis*: her şey + *vorare*: yemek] Hem hayvansal ve hem de bitkisel madde yiyen bir organizma. (Karnivor, detritus yiyici ve herbivorun zıttı.)

**omurga sütunu** [L. *vertere*: dönmek] Omurgalıların asıl destek yapısı olan, eklemli dorsal sütun.

**onkogen** [L. *onkos*: kitle, tümör + *genes*: doğmak] Hücre çoğalmasını uyaran bir proteini kodlayan gen. Onkogenlerdeki mutasyonlar, aşırı hücre çoğalmasıyla sonuçlanır ve kanser meydana getirebilir.

**oogenez** [Yunancada *oon*: yumurta + *genesis*: kaynak] Bir yumurta oluşumuna yol açan gametogenez olayı.

**oogoniyum** (çoğulu: oogonia) (1) Bazı alglerde ve mantarlarda, içinde yumurtanın üretildiği hücre. (2) Hayvanların dişi bireylerinde bir germ hücresinin diploid öncül hücresi.

**oosit** *Bakınız* primer oosit, sekonder oosit.

**operatör** Bir operonun repressörün bağlanma yeri olarak iş gören bölgesi.

**operon** Tipik olarak birkaç yapısal genden oluşmuş olup birlikte transkripsiyon geçiren transkripsiyonun genetik birimi; operon, en azından iki kontrol bölgesi içerir: promotör ve operatör.

**opsin** [Yunancada *opsis*: görmek] Görme pigmenti olan rodopsinin protein kısmı. (*Bakınız* rodopsin.)

**optik izomerler** Her biri diğerinin ayna görüntüsü olan iki izomer.

**optik kiyazma** [Yunancada *chiasma*: çapraz] Omurgalı beyninin alt yüzeyinde iki optik sinirin bir araya geldiği yapı.

**optimal beslenme kuramı** Maliyet-yarar yaklaşımının, beslenme seçeneklerinin uyum değerini belirlemeye uygulanması.

**orbital** Atom çekirdeğinin çevresinde bir elektronun bulunma olasılığının en fazla olduğu bölge.

**organ** [Yunancada *organon*: alet] Kalp, karaciğer, beyin, kök ya da yaprak gibi bir vücut parçası. Organlar, farklı bir işlevi yerine getirmek üzere bir araya gelmiş farklı dokulardan oluşur. Organlar ise organ sistemlerine katılır.

**organ kimlik genleri** Kapalı tohumlu bitkilerde, çiçeğin farklı organlarını belirleyen genler. (Homeotik genler ile karşılaştırınız.)

**organ sistemi** Bir fizyolojik işlevi yerine getirmek üzere birbiriyle ilişkili ve birbiriyle bütünleşmiş olan doku ve organ grubu.

**organel** Bir ökaryotik hücre içerisindeki zarla çevrelenmiş yapılardan herhangi biri. Örnekler arasında çekirdek, endoplazmik retikulum ve mitokondri yer alır.

**organik** (1) Karbon içeren herhangi bir kimyasal bileşikle ilgili olan. (2) Canlı maddenin herhangi bir yönüyle ilgili olan demek; örneğin, onun evrimi, yapısı ya da kimyası gibi.

**organizatör** İlkin amfibi embriyolarının erken dönemdeki gelişimlerini yöneten bir bölgesi. Aynı zamanda birincil embriyonik organizatör olarak da bilinir.

**organizma** Herhangi bir canlı varlık.

**organogenez** Gelişim sırasında organların ve organ sistemlerinin oluşması.

**orta beyin** Omurgalı hayvan beyninin üç bölgesinden bir tanesi. Beyinsapının bir kısmı; beyin yarımkürelerine gönderilecek olan duyu sinyalleri için bekleme istasyonu olarak hizmet eder.

**orta derecede tekrarlanmış sekanslar** Ökaryotik genomda 10-1.000 kez tekrarlanmış DNA dizileri. Bunlar, telomerlerdeki DNA'ların yanı sıra rRNA'ları ve tRNA'ları şifreleyen genleri içerir.

**orta lamel** [L. *lamina*: ince tabaka] Bitki hücrelerini ayıran polisakkarit tabaka; paylaşılmış olan bir orta lamel, iki hücrenin asıl duvarlarının dış tarafında uzanır.

**ortaya çıkan özellik** Bir kompleks sistemin bireysel kısımları tarafından sergilenmeyen özelliği.

**ortholoji** Türleşme olaylarına kadar homolog genlerin ayrılmasının (divergensinin) izlenebildiği homoloji tipi. (Paralojinin zıttı.)

**ossikül** [L. *os*: kemik] Derisidikenli iskeletlerinin kalsifiye olmuş yapı birimi.

**osteoblast** [Yunancada *osteon*: kemik + *blastos*: filizlenmek] Kemiğin protein matriksi içerisinde uzanan bir hücre.

**osteoklast** [Yunancada *osteon*: kemik + *klastos*: kırılmak] Kemiği çözen bir hücre.

**osteosit** Kendisinin oluşturmuş olduğu kemik içerisindeki lakünlerde hapsedilmiş olan bir osteoblast.

**otçul (herbivor)** [L. *herba*: bitki + *vorare*: yemek] Bitki dokularını yiyen hayvan. (Etçil, omnivor ve detritus yiyicilerin zıttı.)

**otoimmünite** Bir organizma tarafından kendi moleküllerine ya da hücrelerine karşı verdiği bağışık cevap.

**otokataliz** [Yunancada *autos*: kendisi + *kata*: parçalamak] Aktifleşmiş olan bir enzimin, aynı enzimin inaktif olan diğer moleküllerini aktifleştirmek için onları etkilemesini içeren bir pozitif geri bildirim işlemi.

**otokrin** Salgılandığı hücreye bağlanarak o hücrenin işlevini etkileyen bir kimyasal sinyal. (Parakrinin zıttı.)

**otonom sinir sistemi (ANS)** Bağırsakların ve bezlerinki gibi istemsiz işlevleri kontrol eden çevresel sinir sistemi bölümü. Aynı zamanda istemsiz sinir sistemi olarak da isimlendirilir.

**otopoliploidi** İki kromozom takımından daha fazla sayıda kromozom takımına sahip olma durumu; bu kromozomların tümü tek bir türden köken almıştır.

**ototrof** [Yunancada *autos*: kendisi + *trophe*: yiyecek] Enerji kaynağı olarak güneş enerjisini (fotototrof) ya da kimyasal olarak indirgenmiş maddeleri (bakınız kemolitotroflar) kullanan ve büyük ölçüde inorganik maddeleri ve suyu kullanarak yaşamını sürdürebilme yeteneğine sahip olan bir organizma. (Heterotrofun zıttı.)

**otozom** Ökaryotik canlılarda eşey kromozomu dışındaki diğer herhangi bir kromozom.

**oval pencere** Orta kulak kemikleri tarafından hareket ettirildiğinde iç kulaktaki basınç dalgalarını yaratan esnek zar.

**ovaryum (yumurtalık)** [L. *ovum*: yumurta] Bitkilerde ve hayvanlarda yumurtanın üretildiği dişi birey organı.

**ovaryum döngüsü** İnsanların dişi bireylerinde, yumurtaların ve hormonların üretildiği olayların aylık döngüsü. (Uterus döngüsünün zıttı.)

**oviparlık** Dişi tarafından yumurtaların dışarıya salındığı ve embriyonik gelişimin ana vücudunun dışında gerçekleştiği üreme şekli. (Viviparlığın zıttı.)

**ovoviviparlık** Döllenmiş yumurtanın gelişip ana vücudu içerisinde açıldığı, fakat embriyonun anaya bir plasenta vasıtasıyla bağlanmadığı üreme şekli.

**ovum** (çoğulu: ova) [L. yumurta] Dişi gamet.

**ovül** Bitkilerde, döllenmeden sonra tohuma gelişen megasporangiyum ve integümenti kapsayan yapı.

**ozmokonformer** Hücre dışı sıvısının ozmolaritesi, dış ortamdaki sıvının ozmolaritesiyle dengede olan bir sucul hayvan.

**ozmolarite** Bir çözelti içerisinde ozmotik olarak aktif olan partiküllerin konsantrasyonu.

**ozmoregülasyon** Bir organizmanın vücut sıvılarının kimyasal bileşiminin düzenlenmesi.

**ozmos** [Yunancada *osmos*: itmek] Geçirgenliği farklılık gösteren bir zardan, su potansiyelinin fazla olduğu bir bölgeden su potansiyelinin daha az olduğu diğer bölgeye suyun geçmesi olayı.

## - Ö -

**ödem** [Yunancada *oidema*: şişme demek] Sıvı birikiminin neden olduğu doku şişmesi olayı.

**ödünleşme** Bir adaptasyon ve onun yürürlüğe koyduğu uyum maliyeti tarafından sunulan uyum yararları arasındaki ilişki. Doğal seçme tarafından hoş görülen bir adaptasyon için, yararlar maliyeti aşmalıdır.

**ökaryotlar** [Yunancada *eu*: gerçek + *karyon*: çekirdek] Hücrelerinin genetik maddeleri bir çekirdeğin içerisinde yer alan organizmalar. Virüsler, arkeler ve bakteriler dışındaki tüm canlıları içerirler.

**öksin** [Yunancada *auxein*: büyüme] Bitkilerde büyümeyi ve gelişmeyi düzenleyen bir madde (en yaygın formu indolasetik asittir).

**ölü aralık** Taze hava alındığında akciğerlerde değiştirilemeyen volüm (çünkü nefes verildiğinde akciğerler hiçbir zaman tamamıyla boşalmaz).

**ön beyin** Omurgalı beyninin serebrum, talamus ve hipotalamusu kapsayan bölgesi.

**ön hipofiz** Omurgalılarda sindirim kanalı epitelinden türemiş olup tropik hormonları üreten hipofiz bezi kısmı.

**örüntü formasyonu** Hayvanların embriyonik gelişimi sırasında farklılaşmış olan dokuların, kanatlar gibi özgül yapılar şeklinde organizasyonu.

**ösosyal** Bal arılarında olduğu gibi, üremeyen bireyleri içeren bir sosyal gruba işaret eder.

**östrojen** Birkaç steroid eşey hormonundan herhangi biri; esas olarak memelilerin ovaryumları tarafından üretilir.

**östrus (kızana gelme)** [L. *oestrus*: kudurma, çılgınlık] Bazı memeli hayvanların dişi bireylerinde cinsel olarak maksimum düzeyde kabulün ortaya çıktığı kızgınlık dönemi. Bu dönem, genellikle, dişi bireyde yumurtaların salındığı dönemdir.

**ötrofikasyon** [Yunancada *eu*: gerçek + *trephein*: gelişmek, büyümek] Besin maddelerinin sulara katılmasıyla, sulardaki ekolojik süreçlerde ve suların bünyesindeki tür kompozisyonunda değişikliklerin olması.

**öz** Bitkilerde, vasküler doku silindirinin içerisinde bulunan görece özelleşmemiş olan doku.

**özellik** Genetikte, bir karakterin özgül bir formu. Göz rengi, bir karakterdir; kahverengi göz ve mavi göz ise özellikleridir. (Karakterin zıttı.)

**özgül ısı** Bir gram suyun sıcaklığını bir santigrat derece yükseltmek için absorblaması gereken enerji miktarı. Geleneksel olarak, suyun özgül ısısı bir olarak kabul edilir.

**özgül savunma** Omurgalı bağışık sisteminin özgül bir antijene karşı vermiş olduğu, antikor reaksiyonuna dayalı bir savunma reaksiyonu. (Özgül olmayan savunmanın zıttı.)

## - P -

**Pangaea** [Yunancada *pan*: hepsi, tümü] Permiyen periyodunda tüm kıtalar bir aradayken oluşturmuş oldukları tek bir kara kütlesi.

**pankreas** Omurgalıların midesinin yakınında yer alan ve ince bağırsağa sindirim enzimlerini, kan dolaşımına da insülin salgılayan bez.

**para-** [Yunancada *para*: benzeyen, akraba, yanında] Yanında olmaya ya da yardımcı konumda olmaya işaret eden ön ek.

**parabronşlar** Kuşların akciğerlerinde içerisinden havanın aktığı yollar (borucuklar).

**parafletik** [Yunancada *para*: yanında + *phylon*: kabile] Bazıları ortak bir atayı paylaşırken bazıları ortak atadan türememiş olan türlerin oluşturduğu bir grubu ifade eder. (Monofiletik ve polifiletikliğin zıttı.)

**parakrin** [Yunancada *para*: yakınında] Salgılandığı yerin yakınında lokal olarak etki eden bir hormon gibi bir kimyasal sinyal ile ilgili. (Otokrinin zıttı.)

**paraloji** Homolog genlerdeki ayrılmanın (divergensin) gen duplikasyonu olaylarına kadar izlenebildiği homoloji tipi. (Ortholojinin zıttı.)

**parasempatik sinir sistemi** Otonom sinir sisteminin sempatik sinir sitemine zıt olarak çalışan bölümü. (Sempatik sinir sisteminin zıttı.)

**paratiroit bezler** Paratiroit hormonunu üretip salgılayan, tiroit bezinin posteriyör yüzeyinde yer alan dört tane bez.

**paratiroit hormonu (PTH)** Paratiroit bezleri tarafından salgılanan ve osteoklast aktivitesini uyararak kan kalsiyum düzeyini yükselten hormon. Aynı zamanda parathormon olarak da isimlendirilir.

**parazit** Ekseriyetle kendisinden daha büyük olan bir organizmanın (konak olarak bilinir) vücudunu sömüren bir organizma. Parazitler, her zaman değil ama bazen konaklarını öldürürler.

**parçacık teorisi** Genetikte, genlerin döllenme olayından sonra fiziksel benliklerini korumayı sürdürdüklerine ilişkin teori.

**parenkima** Nispeten özelleşmemiş olan ve sekonder hücre duvarları olmayan hücrelerden oluşmuş bitki dokusu.

**parental (P) kuşak** Bir genetik çaprazlamada çaprazlanan bireyler. Onların yavruları, ilk ($F_1$) kuşaktır.

**parsimoni** Herhangi bir olayla ilgili olası açıklamalar arasından en basit olanının tercih edilmesi.

**partenogenez** [Yunancada *parthenos*: virjin] Döllenmemiş bir yumurtadan bir organizmanın meydana getirilmesi.

**partenokarpi** Döllenme olmaksızın çiçekten meyvenin oluşması.

**pasif taşıma** Bir zardan difüzyon; bu olay, bir kanala ya da taşıyıcı proteine gereksinim duyabilir ya da duymayabilir. (Aktif taşımanın zıttı.)

**patojen** [Yunancada *pathos*: ıstırap çekme + *genesis*: kaynak] Hastalığa yol açan bir organizma.

**paylaşılan türemiş özellik** *Bakınız* sinapomorfi.

**pelajik zon** [Yunancada *pelagos*: deniz] Açık okyanus.

**penetrans** Belirli bir genotipe sahip olup beklenen fenotipi gösteren bireylerin oranı.

**penis** Erkek hayvanlarda spermi dişilerin üreme kanalına aktarmada işlev gören yardımcı seks organı.

**pentoz** [Yunancada *penta*: beş] Beş tane karbon atomu içeren bir şeker.

**PEP karboksilaz** $C_4$ fotosentezinin ya da crassulacean asit metabolizmasının (CAM) başında 4-karbonlu dikarboksilik asit meydana getirmek üzere karbon dioksiti PEP ile birleştiren enzim.

**pepsin** [Yunancada *pepsis*: sindirim] Mide sıvısında yer alan ve protein sindiren enzim.

**pepsinojen** Düşük pH sayesinde ya da enzim aktivitesiyle pepsine dönüştürülen inaktif salgı ürünü.

**peptid bağı** Bir proteindeki amino asitler arasında yer alan bağ; bir karboksil grubu ile bir amino grubu arasında (–CO–NH–) su molekülünün çıkmasıyla meydana gelir.

**peptidoglikan** Birçok bakterinin hücre duvarı maddesi; tüm hücreyi saran tek bir büyük molekülden oluşmuştur.

**periderm** Esas olarak mantardan meydana gelmiş olan ikincil bitki gövdesinin dış tarafındaki doku.

**perisikl** [Yunancada *peri*: etrafında + *kyklos*: halka ya da daire] Bitki köklerinde endodermisin içerisinde yer alan fakat kök vasküler dokusunun dış tarafında kalan doku. Perisikl hücrelerinin meristematik aktivitesi, lateral kök tomurcuklarını üretir.

**peristalsis** Kas kasılmalarının boru şeklindeki bir organın boyunca dalga şeklinde ilerlemesi ve borunun içerisindeki içeriği itmesi.

**periton** Sölomlu hayvanlardaki vücut boşluğunun mezodermal astarı.

**periyot** (1) jeolojik zaman cetvelinde bir kategori. (2) Bir sirkadiyen ritim gibi döngüsel bir olaydaki tek bir döngünün süresi.

**peroksizom** Toksik olan peroksitlerin oluşturulduğu ve ondan sonra da suya dönüştürüldüğü reaksiyonlara ev sahipliği yapan organel.

**petal** [Yunancada *petalon*: yayılmak] Bir kapalı tohumlu bitki çiçeğinde, fotosentez yapmayan, çoğunlukla parlak renkli olan, tozlaşmayı gerçekleştiren böcekleri cezbeden değişikliğe uğramış bir steril yaprak.

**petiyol** [L. *petiolus*: küçük ayak] Bir yaprağın sapı.

**pH** Hidrojen iyonu konsantrasyonunun negatif logaritması; bir çözeltinin asitliğinin bir ölçüsü. Eğer bir çözeltinin pH=7 ise bu çözelti nötrdür; pH değerinin 7'den yüksek olması bazik çözeltileri karakterize eder. Asidik çözeltilerin pH değeri 7'den daha düşüktür.

**pigment** Görünebilir ışığı absorblayan bir madde.

**pinositoz** Çözünmüş maddeleri içeren sıvının bir hücre tarafından endositozu.

**pirimidin** Nükleik asitlerdeki azotlu bazların iki tipinden birisi. Pirimidinlerin her biri –sitozin, timin ve urasil - özgül pürinlerle eşleşir.

**pirojen** Vücut sıcaklığında artışa (ateşe) neden olan molekül; enfeksiyona yanıt olarak bağışıklık sistemi hücreleri tarafından ya da vücuda sızan patojenler tarafından üretilebilir.

**pirüvat oksidasyonu** Oksijenin varlığında pirüvatın mitokondrinin matriksinde asetil CoA ve $CO_2$'ye dönüştürülmesi.

**pirüvat** Üç karbonlu bir asit olan pirüvik asidin iyonlaşmış formu; glikolizin son ürünü ve sitrik asit döngüsünün ham maddesidir.

**pistil** [L. *pistillum*: tokmak] İçerisinde ovüllerin doğduğu angiosperm çiçeğinin yapısı. Tek bir karpelden ya da tek bir yapı içerisinde birleşmiş birkaç karpelden meydana gelmiş olabilir. Genellikle ovaryum, stilus ve stigma şeklinde farklılaşmıştır.

**plak** [Fr.:metal plaka ya da para] (1) Bir besin agar jelinin yüzeyinde gelişmiş olan bakterilerin oluşturduğu tabaka içerisindeki dairesel açıklık. (2) Prokaryotik organizmaların diş minesi üzerindeki birikintisi. Bu mikroorganizmalar tarafından üretilen asit, diş çürüğüne neden olur. (3) Atardamar duvarına fibroblastların girmesiyle ve yağın birikmesiyle oluşmuş yapı. (*Bakınız* ateroskleroz.)

**plaka tektoniği** [Yunancada *tekton*: kurucu, inşa edici] Dünya'nın taşküre plakalarının yapısının ve hareketlerinin bilimsel olarak çalışılması; bu plakalar, kıtaların kayma nedenidir.

**plankton** Serbest yüzen küçük sucul organizmalar. Planktonun fotosentez yapan üyelerine fitoplankton adı verilir.

**planula** [L. *planum*: yassı] Cnidaria üyeleri için tipik olan serbest yüzücü silli larva.

**plasenta** Memeli dişilerinde fetüsün beslenmesini ve fetüsün ürettiği atıkların ortadan kaldırılmasını sağlayan organ.

**plastid** Fotosentezin biyokimyasal reaksiyonlarının gerçekleştiği bitki hücre organellerinden herhangi biri.

**plazma hücresi** Bir B hücresinden gelişen, antikor salgılayan hücre; humoral bağışıklık sisteminin effektör hücreleri.

**plazma** İçerisinde kan hücrelerinin ve diğer maddelerin askıda olduğu kanın sıvı kısmı.

**plazma zarı** Hücreyi kuşatarak içeriye ve dışarıya moleküllerin ve iyonların giriş çıkışını düzenleyen zar. Her hücre, bir plazma zarına sahiptir.

**plazmid** Kromozom ya da kromozomlardan ayrı olan bir DNA molekülü; yani kromozom dışı ilave bir element; birçok bakteride bulunur. Plazmidler kromozomdan bağımsız olarak replikasyon geçirebilir.

**plazmodezm** (çoğulu: plamodesmata) [Yunancada *plassein*: ışık + *systema*: birlik] Komşu iki bitki hücresini birbirine bağlayan iplik şeklinde sitoplazmik uzantı.

**plazmogami** İki hücrenin sitoplazmasının kaynaşması. (Karyogaminin zıttı.)

**pleiotropi** [Yunancada *pleion*: daha fazla] Bir gen tarafından birden daha fazla karakterin belirlenmesi.

**plevra zarı** [Yunancada *pleuras*: kaburga, yan] Akciğerlerin dış tarafını ve göğüs boşluğunun davarını astarlayan zar. Bu zarların iltihaplanması, plörezi olarak bilinir.

**podositler** Nefronun glomerulus kılcallarını kuşatan ve süzülme yarıklarını oluşturan Bowman kapsülü hücreleri.

**polarite** (1) Kimyada, polar molekülü belirleyen bir kovalent bağdaki elektron paylaşımının eşit olmaması durumu. (2) Gelişimde, bir organizmanın ya da bir yapının bir ucu ile diğer ucu arasında farklılığın olması.

**polen** [Yunancada *pollin*: ince un] Tohumlu bitkilerde, erkek gametofiti (mikrogametofit) ve gameti (mikrospor) içeren mikroskobik tanecikler.

**polen tüpü** Polen tanesinden gelişen ve içerisinden spermin megagametofit içerisine salındığı yapı.

**poli A kuyruğu** Çoğu ökaryotik mRNA'ların 3′ ucuna transkripsiyondan sonra eklenen adenin nükleotidlerinden oluşmuş (50-250 adet) uzun bir dizi.

**poli-** [Yunancada *poly*: çok] Çoklu birimleri ifade etmek için kullanılan ön ek.

**poliandri** Bir dişinin çok sayıda erkekle çiftleştiği çiftleşme sistemi.

**polifiletik** [Yunancada *poly*: çok + *phylon*: kabile] Birbirinden uzaktan akraba olan ve ortak bir ataya sahip olmayan çok sayıda organizmanın oluşturduğu bir grubu belirtmede kullanılan terim. (Monofiletik ve parafiletik durumun zıttı.)

**polijini** Bir erkeğin çok sayıda dişiyle çiftleştiği çiftleşme sistemi.

**polimer** [Yunancada *poly*: çok + *meros*: birim] Monomer adı verilen benzer ya da aynı alt birimlerden yapılmış olan bir büyük molekül. (Monomer ve oligomerin zıttı.)

**polimeraz zincir reaksiyonu (PCR)** Atasal molekülün çok az bulunduğu yerlerde belirli bir DNA parçasının milyonlarca kopyasının hızlı bir şekilde üretilmesini sağlayan bir enzimatik teknik.

**polimorfik** [Yunancada *poly*: çok + *morphe*: form, biçim] Bir populasyonda bir özelliğin iki ya da daha fazla sayıda formunun birlikte bulunması.

**polip** [Yunancada *poly*: çok + *pous*: ayak] Cnidaria üyelerinde, bir yere bağlı olarak yaşayan eşeysiz yaşam evresi.

**polipeptid** Çok sayıda amino asitin peptid bağlarıyla birbirlerine bağlanıp meydana getirdikleri büyük molekül. Büyük polipeptidler, protein olarak isimlendirilirler.

**poliploidi** İki kromozom takımından daha fazla sayıda kromozoma sahip olma durumu.

**poliribozom (polizom)** İplik şeklindeki messenger RNA ve ona tutunmuş çok sayıda ribozomdan oluşmuş kompleks. Ribozomlar, mRNA boyunca hareket eder ve onlar ilerledikçe polipeptid zinciri sentezlenir.

**polisakkarid** Çok sayıda monosakkaritten (basit şekerler) oluşmuş bir makromolekül. Yaygın örnekleri arasında selüloz ve nişasta yer alır.

**polispermiyi engelleme** Bir yumurtaya bir spermin girmesinin ardından birden fazla sayıda spermin girişini önlemek için verilen birkaç cevaptan herhangi biri.

**populasyon** Aynı zamanda ve aynı yerde birlikte bulunan ve kendi aralarında üreyebilen herhangi bir organizma grubu.

**populasyon darboğazı** Normal olarak büyük olan bir populasyonun sadece çok az sayıda bireyinin yaşamını sürdürebildiği dönem.

**populasyon dinamikleri** Populasyonlardaki değişiklik süreçleri ve değişiklik örüntüleri.

**populasyon genetiği** Genetik varyasyonun ve onun populasyon içerisindeki etkilerinin çalışılması.

**populasyon yoğunluğu** Bir populasyonun belirli bir alan ya da hacimdeki birey sayısı.

**portal kan damarları** Bir kılcal kan damarı yatağında başlayıp bir başka kılcal kan damarı yatağında sonlanan kan damarları.

**post-** [L. *postere*: gerisinde, ardından takip eden] Daha sonra gelen bir şeyi ifade eden ön ek.

**posteriyör** Geriye doğru ya da geride olan. (Anteriyörün zıttı.)

**postsinaptik hücre** Sinapstaki bir nörondan bilgiyi alan hücre. (Presinaptik hücrenin zıttı.)

**postzigotik üreme engelleri** İki gametin çekirdekleri birleştikten sonra meydana gelen üreme süreçlerine karşı engeller. (Prezigotik üreme engellerin zıttı.)

**potansiyel enerji** Kimyasal bağlarda depolanmış olan enerji gibi, iş yapmayan enerji. (Kinetik enerjinin zıttı.)

**pozitif düzenleme** Bir yapısal genin transkripsiyonunu başlatmak için bir düzenleyici makromoleküle gereksinim duyulan gen düzenleme şekli; bu molekülün yokluğunda, transkripsiyon olmayacaktır. (Negatif düzenlemenin zıttı.)

**pozitif geribildirim** Düzenleme sistemlerinde, gelen bilginin düzenleyici cevabı artırması ve sistemin ayar noktasından sapmasının artması. (Negatif geribildirimin zıttı.)

**pozitif işbirliği** Bu işbirliği, bir molekül birkaç ligand bağlayabildiğinde ve her birinin bağlanması, molekülün konformasyonunu değiştirerek bir sonraki ligandın bağlanmasına daha kolaylaştırdığında ortaya çıkar. Hemoglobin tarafından dört tane $O_2$

molekülünün bağlanması, pozitif işbirliğinin bir örneğidir.

**pre-mRNA (öncül mRNA)** İşlevsel mRNA'yı üretmek üzere değişikliğe uğratılmadan önceki başlangıç gen transkripti.

**prekapiller sfinkter** Bir kılcal damar yatağına kan akışını kesebilen düz kastan oluşmuş kelepçe.

**presinaptik nöron** Sinapstaki başka bir hücreye bilgi aktaran hücre. (Postsinaptik hücrenin zıttı.)

**prezigotik üreme engelleri** İki gametin çekirdekleri birleşmeden önce meydana gelen üreme süreçlerine karşı engeller. (Postzigotik üreme engellerin zıttı.)

**primaz** DNA replikasyonu için bir primerin sentezini katalizleyen enzim.

**primer (birincil) büyüme** Bitkilerde, köklerin ve gövdenin uzamasıyla, yeni köklerin ve sürgünlerin dallanmak suretiyle çoğalmasıyla karakterize olan büyüme şekli. (Sekonder büyümenin zıttı.)

**primer aktif taşıma** Bir iyonu ya da molekülü onun konsantrasyon gradiyentine karşı taşımak için gerekli olan enerjiyi ATP'yi hidrolizinden elde eden aktif taşıma. (Sekonder aktif taşımanın zıttı.)

**primer** Bir yeni DNA zincirinin (primerin 3′ ucundan sentezlenir) sentezi için gerekli başlangıç materyali olan nükleik asit iplikçiği, ekseriyetle RNA.

**primer bitki gövdesi** Bitkinin primer büyüme tarafından üretilen kısmı. Bir bitkinin *odunsu olmayan* tüm kısımlarından oluşur; birçok otsu bitki, tamamıyla primer bitki gövdesinden oluşmuştur. (Sekonder bitki gövdesinin zıttı.)

**primer hücre duvarı** Bitki hücrelerinde, sitokinezin ardından orta lamelde oluşan, selüloz mikrofibrillerden, hemiselülozdan ve pektinlerden oluşmuş yapı. (Sekonder hücre duvarının zıttı.)

**primer lizozom** *Bakınız* lizozom.

**primer meristem** Primer bitki gövdesinin dokularını üreten meristem.

**primer süksesyon** Yakın zamanda açığa çıkmış buzul toprağı ya da lav akıntıları gibi canlıdan yosun olan bir alanda başlayan süksesyon. (İkincil süksesyonun zıttı.)

**primordiyum** (çoğulu: primordia) [L. orijin] Bir organın ya da diğer bir parçanın en ilkel (tam gelişmemiş) evresi.

**prion** Belirli bir proteinin inaktif formunu aktif proteine dönüştürmek suretiyle çoğalabilen enfeksiyon yapma yeteneğine sahip protein.

**pro-** [L. ilk, önce, favori] Bir evrimsel formun diğerinden daha önce ortaya çıktığını ya da gelişimle ilgili bir evrenin daha önce geldiğine işaret etmek için biyolojide kullanılan bir ön ek. Örneğin, prokaryot, profaz.

**prob** Tamamlayıcı sekansı içeren DNA moleküllerini belirlemede kullanılan, tek iplikçikli nükleik asit parçası.

**profaj** Konak bakterilerin kromozomlarına bağlanan ve onunla birlikte çoğalan fakat hücrenin parçalanmasına neden olmayan, enfeksiyon yapmayan birimler. Profaj, daha sonra, virüs yaşam döngüsünü tamamlamak için litik faza girer.

**profaz** Kromozomların yoğunlaşarak, dağınık iplik şeklindeki maddeden kompakt cisimcikler şekline dönüştüğü çekirdek bölünmesinin ilk evresi.

**progesteron** [L. *pro*: destekleme + *gestare*: taşımak] Hamileliğin devam ettirilmesini sağlayan dişi eşey hormonu.

**prokambiyum** Vasküler dokuyu üreten birincil meristem.

**proksimal kıvrıntılı tubül** Böbrek tubülünün glomerulusa yakın olan başlangıç bölümü. (Distal kıvrıntılı tubül ile karşılaştırınız.)

**proksimal** Tutunma noktasına ya da diğer referans noktasına yakın olan. (Distalin zıttı.)

**prolaktin** Ön hipofizden salınan bir hormon; bu hormonun işlevlerinden birisi, memelilerin dişi bireylerinde süt üretimini uyarmaktır.

**prometafaz** Çekirdek kılıfının parçalanmasıyla başlayan çekirdek bölünme evresi.

**promotör** RNA polimerazın transkripsiyonu başlatmak için bağlandığı DNA dizisi.

**prosedürel bellek** Motor etkinliklerin belleği. Bunlar, bilinçli olarak hatırlanamaz ve tanımlanamaz. (Bildirimsel belleğin zıttı.)

**prostaglandin** Hormon benzeri işlevleri olan özelleşmiş lipid gruplarından biri. Üretildikleri yerden hatırı sayılır derecede uzakta herhangi bir yerde görev yaptıkları açık değildir.

**prostat bezi** İnsanlarda erkek bireylerde, üretranın vas deferens ile birleştiği yerin etrafını sarar ve meni için asit nötralize edici sıvı sağlar.

**prostetik grup** Bir enzimin protein olmayan herhangi bir kısmı.

**protein** [Yunancada *protos*: ilk] Yirmi farklı amino asitten oluşmuş uzun zincirli polimer. İpliksi proteinlerde uzanmış olan polimer zinciri şeklinde ya da enzimlerde ve diğer globuler proteinlerde olduğu gibi kompakt bir makromolekül şeklinde sarılmış durumda olabilir.

**protein kinaz** ATP'den bir fosfat grubunun bir hedef proteine eklenmesini katalizleyen enzim.

**protein kinaz çağlayanı** Bir moleküler sinyale cevap olarak verilen bir seri reaksiyon; bu durumda bir seri protein kinaz, dizideki bir diğerini aktive eder, her basamaktaki sinyali güçlendirir.

**proteoglikan** Protein bir öz ve ona bağlı doğrusal uzun bir karbonhidrat zinciri içeren bir glikoprotein.

**proteoliz** [protein + Yunancada *lysis*: parçalamak] Bir proteinin ya da polipeptidin enzimle sindirilmesi.

**proteom** Bir organizma tarafından yapılabilen proteinlerin oluşturduğu grup. Pre-mRNA'nın seçenekli splayzından dolayı, proteinlerin sayısı, genellikle organizmanın genomunda mevcut olan protein şifreleyen genlerden daha fazladır.

**proteozom** Ökaryotik hücrelerin sitoplazmasında, ubiquitin tarafından etiketlenmiş olan hücresel proteinlere bağlanan ve onları sindiren çok büyük bir protein.

**protoderm** Bitki epidermisini veren primer meristem.

**proton** [Yunancada *protos*: ilk, önce] (1) Tek bir pozitif yüke sahip olan atomaltı parçacık. Bir atomun çekirdeğinde bulunan ve onun elementini belirleyen proton sayısı. (2) Bir hidrojen iyonu ($H^+$).

**proton hareket ettirici güç** Bir zarın iki tarafında, proton üzerindeki elektrostatik yüke uygun olarak bir kimyasal potansiyel (proton konsantrasyonundaki farklılık) ve ilave olarak bir elektriksel potansiyelden oluşmuş iki ögenin yarattığı güç.

**proton pompası** Hidrojen iyonlarını bir zarın karşı tarafına geçirip bir elektrik potansiyeli yaratmada ATP enerjisi kullanan aktif taşıma sistemi.

**protonefridyum** Yassı solucanların bir tubül ve bir alev hücresinden yapılmış olan boşaltım organı.

**protoplast** Bir bitki hücresinin canlı içeriği; plazma zarı ve her şey onun içerisinde yer alır.

**provirüs** Bir virüs tarafından yapılan çift iplikçikli DNA, konağın kromozomuna yerleştirilir ve onun içerdiği promotörler, konak hücrenin transkripsiyon aygıtı tarafından tanınır.

**psödogen (yalancı gen)** [Yunancada *pseudes*: sahte] Bir işlevsel gene homolog olan, fakat sekansındaki değişikliklerden dolayı ya da genomundaki yerinin değişmesinden dolayı ifade edilemeyen DNA parçası.

**psödopod** [Yunancada *pseudes*: sahte + *podos*: ayak] Hücre gövdesinden geçici olarak dışarıya doğru uzanarak hareket etmede, yüzeylere tutunmada ve parikülleri yutmada kullanılan uzantılar.

**psödosölomat** [Yunancada *pseudes*: sahte + *koiloma*: boşluk] Psödosölom adı verilen ve içerisi sıvıyla dolu olan vücut boşluğuna sahip olan hayvan; bu boşluk içerisinde birçok iç organ askıda durmaktadır ve boşluk, dış taraftan mezoderm ile kuşatılmıştır.

**pulmonar** [Yunancada *pulmo*: akciğer] Akciğerlerle ilgili.

**pulmonar dolaşım** Kanın oksijenlendirilmesi için kalpten akciğerlere ya da solungaçlara pompalandığı ve vücuda dağıtılmak üzere kalbe geri döndüğü, dolaşım sistemi bölümü. (Sistemik dolaşımın zıttı.)

**pulmonar kapakçık** Kalbin sağ karıncığı ile akciğer atardamarı arasında yer alan, tek yönlü açılan ve karıncıklar gevşediğinde kanın geriye karıncıklar içerisine dönmesini önleyen kapakçık.

**Punnett karesi** Her bir ebeveynden gelen gametleri bir karenin kenarına yazarak, genetik çaprazlama sonuçlarını tahmin etme yöntemi.

**pupa** [L. *pupa*: kukla, oyuncak bebek] Bazı böceklerde (Holometabol olanlarda) larva ve ergin arasındaki gelişim evresini kaplar.

**Purkinje lifleri** Uyarıları karıncık kaslarına ileten özelleşmiş kalp kası hücreleri.

**pürin** Nükleik asitlerdeki azotlu bazların iki tipinden birisi. Pürinlerin her biri –adenin ve guanin- özgül pirimidinlerle eşleşir.

## - Q -

**$Q_{10}$** Sıcaklığın 10°C arttığında biyokimyasal bir sürecin ya da reaksiyonun hızının artışını karşılaştırma değeri. Sıcaklığa duyarlı olmayan bir süreç 1'e eşit olan $Q_{10}$ değerine sahiptir; bu değerin 2 ya da 3 olması, sıcaklık arttığı zaman reaksiyonun hızlandığına işaret etmektedir.

## - R -

**R grubu** Belirli bir amino asidin atomlarının ayırt ettirici grubu; aynı zamanda yan zincir olarak da bilinirler.

***r*-stratejist** Yaşam hikayesi stratejisi, populasyon artışının (*r*) doğuştan (intrinsik olarak) yüksek olmasına izin veren bir tür. (*K*-stratejistin zıttı.)

**radikula** Embriyonik kök.

**radyasyon** Isının daha sıcak objelerden daha soğuk olanlara, infrared (kızıl ötesi) radyasyonla alış veriş yoluyla transfer edilmesi. *Aynı zamanda bakınız* elektromanyetik radyasyon; evrimsel açılım.

**radyoizotop** Bir elementin bir radyoaktif izotopu. Örneğin karbon-14 ($^{14}C$), hidrojen-3 ya da tritium ($^{3}H$)

**Ranvier boğumu** Aksonu kaplayan miyelin kılıftaki bir aralık; bu noktada, akson zarı aksiyon potansiyellerini tetikleyebilir.

**rastgele olmayan çiftleşme** Belirli bir özellik ya da özellik grubu esas alınarak çiftleşecek eşlerin seçildiği çiftleşme.

**reaksiyon merkezi** Enerjiyi ışığı absorblayan pigmentlerden alan ve onu redoks reaksiyonlarıyla kimyasal enerjiye dönüştüren, elektron transfer eden bir grup protein.

**reaktant** Bir başka madde ile kimyasal reaksiyona giren bir kimyasal madde.

**redoks reaksiyonu** Reaksiyona giren bir madde yükseltgenirken diğerinin indirgendiği bir kimyasal reaksiyon.

**refraksiyon periyodu** Bir aksiyon potansiyeli üretildikten sonra, uyarılabilen bu zardan başka bir aksiyon potansiyelinin çıkarılamadığı zaman aralığı.

**regülatif gelişim** Bir hayvanda, ilk blastomerlerin akıbetinin kesin olarak saptanmamış olduğu embriyonik gelişim modeli. (Mozaik gelişimin zıttı.)

**rejenerasyon** Bir organizmanın bir parçasından tam bir bireyin gelişmesi.

**rekabet** Ekolojide, mevcut kaynaklar türün kombine ihtiyaçları için yeterli olmadığı zaman, iki ya da daha fazla sayıda türün aynı kaynağı kullanması durumunda ortaya çıkan sonuç.

**rekabette saf dışı bırakma** Türler arasında sınırlı bir kaynak için rekabetin olması nedeniyle, bir türün diğerini tamamıyla saf dışı bırakması olayı.

**rekombinant DNA** Laboratuvarda üretilmiş olan iki ya da daha fazla genetik kaynaktan köken almış, bir DNA molekülü.

**rekombinant** Orijinal olarak iki bireyde mevcut olan genetik materyalde bulunan genlerin, aynı haploid gen komplementiyle sonuçlandığı bir bireysel mayotik ürün ya da kromozom ile ilgili demek.

**rekombinasyon frekansı**, Gamet oluşumu sırasında bağlı genler arasındaki krossing over olayına uygun olarak bir genetik çaprazlamadan elde edilen yavrular arasında atasal fenotiplerden farklı fenotiplere sahip olanların oranı.

**rektum** Bağırsağın anüsle sonlanan son kısmı.

**REM (hızlı göz hareketi) uykusu** Canlı rüyaların görülmesiyle, iskelet kaslarının gevşemesiyle ve hızlı göz hareketlerinin olmasıyla karakterize edilen uyku durumu.

**renal** [Yunancada *renes*: böbrekler] Böbreklerle ilgili olan.

**renal tubül** Kandan süzülen süzüntüyü toplayan, özgül iyonları, besin maddelerini ve suyu geri emerek kana geri döndüren, vücuttan boşaltım yoluyla atılması için üre gibi atık ürünleri ve iyonları konsantre hale getiren böbreğin yapısal birimi.

**replikasyon çatalı** Bir DNA molekülünde replikasyonun olduğu nokta. Atasal molekülün çözülmesiyle çatal oluşur.

**replikasyon** Genetik maddenin duplikasyonu.

**replikasyon kompleksi** DNA'nın replikasyonunda çalışan birkaç proteinin yakın ilişkisi.

**replikasyon orijini (*ori*)** Helikazın DNA ikili sarmalını çözdüğü ve DNA polimerazın DNA replikasyonunu başlatmak için bağlandığı DNA dizisi (sekansı).

**replikasyon öncesi kompleksi** Ökaryotlarda, DNA replikasyonunun başlamasında DNA'ya bağlanan bir protein kompleksi.

**replikon** Tek bir replikasyon orijininden replike olmuş DNA bölgesi.

**repressör** Özgül bir operatöre bağlanabilen ve operonun transkripsiyonunu önleyen bir düzenleyici gen tarafından kodlanan protein. (Aktivatörün zıttı.)

**reseptör aracılı endositoz** Özgül bir zar reseptörüne makromoleküllerin bağlanmasıyla başlatılan endositoz.

**reseptör** *Bakınız* reseptör protein, duyu reseptör hücresi.

**reseptör potansiyeli** Bir duyu hücresi uyarıldığı zaman onun dinlenme potansiyelindeki değişiklik.

**reseptör protein** Özgül bir moleküle bağlanabilen ya da hücre içerisindeki veya hücrenin bulunduğu dış ortam içerisindeki özgül bir uyaranı saptayabilen bir protein.

**restorasyon ekolojisi** Zarar görmüş ya da bozulmuş ekosistemleri restore etmenin uygulaması ve bilimi.

**restriksiyon enzimi** Çifte iplikçikli DNA'yı belirli yerlerden kesen bir enzim çeşidi; rekombinant DNA teknolojisinde geniş ölçüde kullanılır. Aynı zamanda restriksiyon endonükleaz adı da verilir.

**restriksiyon fragment uzunluğu polimorfizmi** *Bakınız* RFLP.

**retiküler sistem** Omurgalıların beyin kökünün merkezi bölgesi olan bu bölge, ön beyni ile omurilik kordonu arasında nöral sinyaller ileten kompleks sinir lifi demetlerini (tractus) ve aralarında uykudan uyanmanın da yer aldığı otonomik fonksiyonlarda rolü olan çeşitli nükleuslara uzanan kollateral lifleri içerir.

**retina** [L. *rete*: ağ] Omurgalı ya da kafadanbacaklı gözünde, ışığa duyarlı olan hücre tabakası.

**retinoblastoma proteini** Bir hayvan hücresinin kısıtlama noktasından geçmesini inhibe eden bir protein; bu proteinin inaktivasyonu, hücre döngüsünün ilerlemesi için gereklidir.

**retrovirüs** Revers transkriptaz içeren bir RNA virüsü. Onun RNA'sı, cDNA üretimi için kalıp olarak hizmet eder ve cDNA, konak hücrenin bir kromozomuna entegre olur.

**revers transkriptaz** RNA'yı kalıp olarak kullanarak DNA (cDNA) üretimini katalizleyen bir enzim; retrovirüslerin çoğalması için gerekli bir enzimdir.

**RFLP** Restriksiyon fragment uzunluk polimorfizmi; DNA sekansındaki önemli farklılıklardan kaynaklanan restriksiyon fragmentlerinin iki ya da daha fazla modelinin birlikte bulunması.

**ribonükleik asit** *Bakınız* RNA.

**riboz** Nükleotidlerde ve RNA'daki beş karbonlu şeker.

**ribozim** Katalitik aktiviteye sahip olan RNA molekülü.

**ribozom** Hücrede protein sentezinin yapıldığı küçük bir partikül.

**ribozomal RNA (rRNA)** Ribozomun yapısına katılmış olan RNA'nın birkaç çeşidi. Peptid bağı oluşumunda işlev görür.

**risk maliyeti** Bir davranışı sergilemenin sonucu olarak, zarar görme ya da ölme olasığındaki artış.

**rizoid** [Yunancada kök demek] Yosunların, ciğerotlarının ve birkaç damarlı bitkinin hücrelerinin kıl şeklindeki uzantıları; bunlar damarlı bitkilerdeki kökler ya da kök kılları gibi aynı işlevi yapmaya devam eder. Bu terim, aynı zamanda, bazı fungusların ve alglerin dallanmış kök benzeri uzantıları için de uygulanır.

**rizom** Toprak altında yatay olarak uzanan (bir köke zıt olarak) toprak altı gövdesi.

**RNA (ribonükleik asit)** Nükleotidleri deoksiriboz yerine riboz içeren ve DNA'daki timin bazının yerini urasil bazının aldığı çoğunlukla tek iplikçikli olan nükleik asit. Bazı virüslerde genom olarak işlev görür. (*Bakınız* ribozomal RNA, transfer RNA, mRNA ve ribozom.)

**RNA interferens (RNAi)** Hücre tarafından ya da sentetik olarak üretilen çift iplikçikli RNA tarafından mRNA translasyonunu indirgeme mekanizması, bu çift iplikli RNA, hedef mRNA'ya bağlanıp küçük tek iplikçi RNA'ya dönüştürülerek parçalanır.

**RNA polimeraz** Bir DNA kalıbından RNA oluşumunu katalizleyen bir enzim.

**RNA splayzı** Ökaryotlarda RNA işlenmesinin son evresi; bu olayda intronların transkriptleri, küçük nükleer ribonükleoprotein partiküllerinin (snRNP) eylemiyle kesilip çıkartılır.

**rodopsin** Görme sürecinde, ışık fotonunun fotoreseptör hücrelerinin zar potansiyelinde değişiklik yaratan dönüşüm işleminde kullanılan bir fotopigment.

**rRNA** *Bakınız* ribozomal RNA.

**rubisko** Ribuloz bifosfat karboksilaz/oksijenaz enziminin kısaltması; karbon dioksit ya da oksijeni ribuloz bifosfatla birleştiren bu enzim, sırasıyla, fotosentezde karbon tespit edilmesinin ya da fotosolunumun ilk basamağını katalizler.

## - S -

**S fazı** hücre döngüsünde, DNA'nın replikasyonun gerçekleştiği interfaz evresi. (G1 fazı, G2 fazı ve M fazı ile karşılaştırınız.)

**sabit bölge** Amino asit bileşimi, bir immünoglobulin molekülünün sınıfını belirleyen ve sınıf içerisinde yer alan immünoglobulinler arasında değişiklik göstermeyen immünoglobulin molekülü bölgesi. (Değişken bölgenin zıttı.)

**saçak kök sistemi** Çapları kabaca eşit olan çok sayıda yan köklerden oluşmuş olan monokotil bitkilerin tipik kök sistemi. (Kazık kök sisteminin zıttı.)

**safra** Kolesterolden, safra tuzlarından, çeşitli fosfolipidlerden ve bilirubinden (hemoglobinin parçalanma ürünü) karaciğerde sentezlenmiş olan salgı. Bu salgı, incebağırsaktaki yağları emülsifiye eder.

**safrakesesi** İnsan sindirim sisteminde safrayı depolayan organ.

**salıcı** Klişeleşmiş davranış modelinin yerine getirilmesini tetikleyen duyusal uyarı.

**santral dogma** Bilginin DNA'dan RNA'ya ve oradan da polipeptide aktarıldığını açıklar.

**santrifüj** [L. *centrum*: merkez + *fugere*: kaçmak] Örneklerin yüksek bir hızda bir merkezi eksen etrafında döndürüldüğü laboratuvar aleti. Farklı yoğunluklara sahip olan askıdaki maddeleri çöktürmede kullanılır.

**saptanmış büyüme** Bir canlının ya da organın, ergin evreye ulaşıldığında büyümesinin sonlandığı büyüme tarzı; bu durum, çoğu hayvanın ve bazı bitki organlarının karakteristiğidir. (Saptanmamış büyümenin zıttı.)

**sarkomer** [Yunancada *sark*: et + *meros*: birim] Bir iskelet kasının kasılma birimi.

**sarkoplazma** Bir kas hücresinin sitoplazması.

**sarkoplazmik retikulum** Bir kas hücresinin endoplazmik retikulumu.

**Schwann hücresi** Çevresel sinir sistemindeki aksonları miyelinleyen glia hücre tipi.

**seçici geçirgenlik** Bazı maddelerin geçişine izin verilirken diğerlerini dışarıda bırakma olayı; zarların bir özelliği.

**sefalizasyon** [Yunancada *kephale*: baş] Beynin ve duyu organlarının evrimsel süreçte hayvanın ön ucunda giderek yoğunlaşma eğilimi.

**segmentasyon** Bir hayvan vücudunun segmentlere bölünmesi.

**segmentasyon genleri** Vücut segmentlerinin sayısını ve polaritesini belirleyen genler.

**sekonder aktif taşıma** Enerji kaynağı olarak ATP kullanmayan aktif taşıma şekli; bu taşıma olayı, daha ziyade, primer aktif taşıma tarafından yaratılan konsantrasyon gradiyentinin aşağı yönünde gerçekleşen iyon difüzyonuyla eşleşmiş durumdadır.

**sekonder büyüme** Bitkilerde kalınlıkta artışa katkı yapan büyüme. (Birincil büyümenin zıttı.)

**sekonder hücre duvarı** Bazı bitki hücrelerinde hücre genişlemesinin durmasından sonra, primer hücre duvarına göre iç kısımda oluşan kalın selülozik yapı. (Primer hücre duvarının zıttı.)

**sekonder lizozom** Primer lizozomun besin kofulu ile kaynaşmasından sonra oluşturulan zarla kaplı organel; bu organelin içerisinde fagositozla alınmış olan makromoleküller monomerlerine hidroliz edilirler. (Lizozomun zıttı.)

**sekonder spermatosit** Primer spermatositin ilk mayoz bölünmesinin ürünlerinden bir tanesi.

**sekonder süksesyon** Orijinal olarak bir alanda yaşayan tüm canlıları ortadan kaldırmayan bir bozulmanın ardından yer alan süksesyon. (Primer süksesyonun zıttı.)

**sekonder tüketici** Birincil tüketicileri yiyen bir organizma.

**sekretin** Asidik kimus mevcut olduğu zaman, incebağırsağın daha yukarı bölgesinden salgılanan bir peptid hormon. Bu hormon, pankreas kanalını bikarbonat iyonlarını salgılaması için uyarır.

**selüloz** Bitkiler tarafından destekleyici yapısal madde olarak kullanılan, glukoz moleküllerinden oluşmuş düz zincirli bir polimer.

**semelparus** [L. *semel*: bir defa + *pario*: baba olmak] Yaşam boyunca sadece bir kez üreyen. (İteroparusun zıttı.)

**semen** [L. *semin*: tohum] Memelilerde erkek üreme sistemi tarafından üretilen ve spermleri içeren kıvamlı beyazımsı sıvı.

**seminifer tubülleri** Testislerde, içerisinde sperm üretiminin gerçekleştirildiği tubüller.

**sempatik sinir sistemi** Parasempatik sinir sistemine zıt olacak şekilde çalışan otonom sinir sistemi bölümü. (Parasempatik sinir sisteminin zıttı.)

**senesens** [L. *senescere*: yaşlanma] Yaşlanma; yaşlanmayla birlikte ortaya çıkan bozulmayla ilgili değişiklikler; artan yaşla birlikte ölüm olasılığı artar.

**sensör** *Bakınız* duyu reseptör hücresi.

**sentriyol** Hayvan ve protist hücrelerinde çekirdek bölünmesi sırasında mikrotubülleri organize etmeye yardım eden bir çift organel.

**sentromer** [Yunancada *centron*: merkez + *meros*: kısım] Kardeş ipliklerin birleştiği bölge.

**sentrozom** Bir hayvan hücresinin esas mikrotubül organize edici merkezi.

**sepal** [L. *sepalum*: kaplama] Çiçeğin en dış kısmındaki yapılardan biri; ekseriyetle korumada işlev görür ve tomurcuk evresindeyken çiçeğin diğer kısımlarını kuşatır.

**septum** (çoğulu: septa) [L. duvar] (1) Bazı fungusların hiflerinde görülen bir bölme ya da enine duvar. (2) Burun boşluğunu bölen kemiksi yapı.

**sera gazları** Atmosferdeki karbon dioksit ve metan gibi, güneş ışınlarını geçiren ancak Dünya yüzeyinden gelen ısıyı tutarak hapseden ve Dünyanın yüzeyindeki ısının artışına neden olan gazlar.

**serbest enerji (*G*)** İş yapabilmek için mevcut olan enerji, düzensizliğin artışı ya da azalışı için yapılmış olan bir ödenek.

**serebellum (beyincik)** [L. *cerebrum*'un yani beynin küçüğü] Kasların koordinasyonunu kontrol eden beyin bölgesi; arka beynin anteriyör ucunda konumlanmıştır.

**serebral korteks** Serebrumun üzerini kaplayan gri maddeden (nöronların hücre gövdelerinden oluşmuştur) oluşmuş ince tabaka.

**serebrum** [L. beyin] Ön beynin dorsal anteriyör kısmı olup memeli beynin en büyük kısmını oluşturur; sinir sisteminin şef koordinasyon merkezidir; iki tane *beyin yarımküresinden* oluşur.

**Sertoli hücreleri** Seminifer tubüllerindeki gelişen spermleri besleyen hücreler.

**serviks** [L. boyun] Rahmin vajina içerisine açıldığı açıklık.

**sesil** [L. *sedere*: oturmak] Kalıcı olarak bağlanma; bir yerden bir yere hareket edememe. (Hareketlinin zıttı.)

**sessiz mutasyon** Gen sekansındaki bir değişikliğin, proteinin amino asit sekansı üzerinde hiçbir etkisinin olmaması olayı. Böyle bir olayın olmasının nedeni, değişikliğin DNA'nın şifreleme yapmayan bölgesinde olması ya da amino asit için özgün olan kodonda meydana gelmiş olan değişiklikle ortaya çıkan kodonun yine aynı amino asiti şifreliyor olmasıdır. (Çerçeve kayması mutasyonu, yanlış anlamlı mutasyon ve anlamsız mutasyonun zıttı.)

**sfinkter** [Yunancada *sphinkter*: sıkıca bağlayan bir şey] Bir deliği (örneğin anüsü) kapatabilen halka şeklindeki kas.

**Shannon çeşitlilik indeksi** Çeşitliliği belirlemek için hem tür zenginliğini ve hem de türlerin düzgün dağılımını göz önünde bulunduran bir formül; matematiksel ifade üzerine dayanılarak bir seride örneklenmiş olan sonraki ögenin kesinliği tahmin edilebilir.

**shotgun sekanslama** Bir DNA molekülünü üst üste binen fragmentlere ayırıp her fragmentin sekanslandığı ve yüksek hızlı bilgisayarlarda analizi yapılarak fragmentlerin yeniden sıralandığı, görece hızlı olan DNA sekanslama yöntemi. (Hiyerarşik sekanslamayla karşılaştırın.)

**sıkı bağlantı** Epitel hücreleri arasında gerçekleşen ve komşu hücreler arasında herhangi bir boşluğun kalmadığı bağlantı tipi.

**sıkı kemik** Katı ve sert yapılı olan kemik tipi. (Süngerimsi kemiğin zıttı.)

**sınıf I MHC molekülleri** Virüsle enfekte olmuş hücrelere karşı yöneltilmiş olan hücresel bağışık cevaba katılan hücre yüzey proteinleri.

**sınıf II MHC molekülleri** İnsan humoral bağışık cevabının hücre–hücre etkileşimlerine (T-yardımcı hücrelerinin, makrofajların ve B hücrelerinin) katılan hücre yüzey proteinleri.

**sınır etkisi** Komşu komünitede ortaya çıkan fiziksel ve biyolojik faktörlerin etkisiyle bir komünitedeki ekolojik süreçlerde değişikliklerin meydana gelmesi.

**sınırlayıcı kaynak** Sağlanması bir populasyonun büyüklüğünü çok güçlü bir şekilde etkileyen, gerekli olan kaynak.

**sınırsız büyüme** Bir organizmanın ya da organın, yaşadığı sürece büyümeye devam ettiği, açık-uçlu büyüme tarzı; bazı hayvanların ve bitki kök ve gövdelerinin karakteristiğidir. (Sınırlanmış büyüme tarzının zıttı.)

**sıvı mozaik model** İçerisinde proteinlerin askıda bulunduğu sıvı haldeki iki fosfolipid tabakadan oluşmuş biyolojik zar yapısı için moleküler bir model; protein molekülleri, iki tabakalı düzlemde serbest olarak hareket eder.

**sıvı yağ** Oda sıcaklığında sıvı olan bir trigliserit. (Katı yağın zıttı.)

**sıvıyla beslenici** Diğer canlıların vücutlarından elde ettiği sıvılarla beslenen bir hayvan; örnekler arasında nektarla beslenen kuşlar ve kan emen böcekler yer alır.

**sızdırma** Toprağın daha üst tabakalarındaki mineral besin maddelerinin suda çözünmesini ve daha derinlerdeki tabakalara taşınmasını kapsayan bir işlem; bitki kökleri, bu mineral besin maddelerini kullanamaz.

**siklik AMP** *Bakınız* cAMP.

**siklik elektron taşınması** Fotosentezin ışık reaksiyonlarında ATP üreten fakat NADPH veya $O_2$ üretmeyen elektron akışı.

**siklin** Hücre döngüsündeki geçişlerle ilgili olan bir siklin-bağımlı kinazı aktive eden protein.

**siklin-bağımlı kinaz (Cdk)** Hedef proteinleri hücre döngüsündeki geçişlerde rol alan ve sadece siklin adı verilen ilave protein alt birimlerle kompleks oluşturduğunda aktif olan bir protein kinaz.

**sil** (çoğulu: cilia) [L. kirpik] Birçok birhücreli organizmanın hareket etmek ve suyu hareket ettirmek için kullandığı ve birçok çok hücreli canlının mukusu hareket ettirmede kullandığı kıl şeklideki organeller. Siller, genellikle kamçıdan daha kısadır.

**silahlanma yarışı** Antagonistik etkileşimler içerisinde yer alan türler arasında görülen karşılıklı adaptasyonlar serisi; bu olayda, bir tüketici türün uyumunu artıran adaptasyonlar, onun kaynak olarak kullandığı türün tüketici adaptasyonuna karşı koyması üzerinde seçilim baskısı yaratacaktır.

**simbiyoz** [Yunancada *sym*: birlikte + *bios*: yaşamak] İki ya da daha fazla sayıda türün, uzun süre yakın bir ilişki içerisinde birlikte yaşaması.

**simetri** Bir hayvanın vücudunun en azından bir düzlemle birbirine benzer, ayna görüntüsü şeklinde yarılara bölünebilmesi durumu. (*Bakınız* bilateral simetri, ışınsal simetri.)

**simpatrik türleşme** [Yunancada *sym*: aynı + *patria*: anayurt] Alt populasyonlar arasında herhangi bir fiziksel ayırım olmaksızın aralarında üreme yalıtımının oluştuğu türleşme olayı. (Allopatrik türleşmenin zıttı.)

**simplast** Bitki gövdesindeki canlı hücrelerin iç kısmında devamlılık gösteren ağ; bu ağ plamodezmlerin varlığından kaynaklanır. (Apoplastın zıttı.)

**simporter** İki maddeyi aynı yönde taşıyan zar proteini. (Antiporter ve uniportera zıt.)

**sinapomorfi** Bir filogenetik grubun atasında ortaya çıkan ve onun tüm üyelerinde mevcut olan (bazen değişikliklere uğramış olarak) ve böylece o grubu tanımlamaya ve sınırlamaya yardım eden bir özellik. Aynı zamanda paylaşılan türemiş karakter adı da verilir.

**sinaps** [Yunancada *syn*: birlikte + *haptein*: bağlamak] Bir nöronun hedef hücresiyle (başka

bir nöron ya da başka bir hücre tipi olabilir) karşılaştığı yerde meydana gelen özelleşmiş bağlantı tipi; burada, nörotransmitter molekül şeklindeki bilgi, sinaptik aralıktan karşı tarafa aktarılır.

**sinapsis** Mayozun ilk bölünmesi sırasında homolog kromozomların birbirleriyle çok özgül biçimde paralel olarak hizalanmaları (eşleşmeleri).

**sinerjidler** [Yunancada *syn*: birlikte + *ergos*: çalışmak] Angiospermlerde, megagametofitin bir ucundaki yumurta hücrelerine eşlik eden iki hücre.

**singami** *Bakınız* döllenme.

**sinir ağı** Nöronların işlevsel üç kategorisini –afferent nöronlar, ara nöronlar ve efferent nöronlar- içeren organize olmuş nöron grubu; bilgileri işleme yeteneğine sahiptir.

**sinir** Bir çok nöral akson ve bağ dokusundan oluşmuş bir yapı.

**sinir dokusu** Bilgiyi işleme ve iletmek için özelleşmiş olan doku; çok hücreli hayvanlarda bulunan dört ana doku tipinden bir tanesi.

**sinir-kas bağlantısı** Bir motor nöron aksonunun bir kas hücresini uyardığı sinaps (temas noktası).

**sinoatrial düğüm** [L. *sinus*: kavis + *atrium*: odacık] Memeli kalbinin peysmakeri.

**sinonim (sessiz) yerini alma** Bir dizideki bir nükleotidin bir başaksıyla değiştirilmesi ve bu değişikliğin özgül amino asidi etkilememesi olayı (örneğin, UUA→ UUG, her iki kodon da lösini şifreler). (Sinonim olmayan yerini alma, yanlış anlamlı mutasyon ve anlamsız mutasyon olaylarına zıt.)

**sinonim olamayan yerine geçme olayı** Bir gendeki bir nükleotidin yerini başka bir nükleotidin alması nedeniyle başlangıçtaki kodonun şifrelemiş olduğu özgün amino asidin değişmesi (Örneğin , AGC→AGA, ya da serin →arjinin). (Sinonim yerine geçme olayının zıttı.)

**sinyal iletim yolu** Hücreye gelen bir uyarının (bir reseptöre bağlanan hormon ya da nörotransmitter gibi) hücrenin yanıtına dönüştürülmesinde izlediği biyokimyasal basamaklar serisi.

**sinyal sekansı** Protein içerisinde yer alan ve proteini belirli bir organele yönlendiren sekans.

**siRNA (engelleyici küçük RNA)** RNA interferensinde kullanılan kısa, çift iplikçikli RNA molekülleri.

**sistem biyolojisi** Bir organizmanın genler, proteinler ve biyokimyasal reaksiyonlardan oluşmuş entegre ve interaktif bir sistem olarak ele alınıp çalışılması.

**sistematik** Canlılar arasındaki çeşitlilik ve akrabalık ilişkilerinin bilimsel olarak çalışılması.

**sistemik dolaşım** Akciğerlerden ya da solungaçlardan gelen oksijenlendirilmiş kanın vücudun diğer kısımlarında dolaştırıldıktan sonra kalbe geri döndürülmesi. (Akciğer dolaşımının zıttı.)

**sistemik kazanılmış direnç** Tek bir ajanın yaptığı enfeksiyonun ardından birçok bitki patojenine karşı genel bir direncin olması.

**sistol** [Yunancada *systole*: kasılmak] Kanı dolaşım sisteminde ilerletmek için kalbin odacıklarından birinin kasılması.

**sitokin** Bağışıklık sistemindeki hücreler tarafından üretilen ve bağışıklık sistemindeki diğer hedef hücreleri etkileyen bir düzenleyici protein.

**sitokinez** [Yunancada *kytos*: konteynır + *kinein*: hareket etmek demek] Bölünen bir hücrenin sitoplazmasının bölünmesi. (Mitozun zıttı.)

**sitokinin** Bitkilerde yaşlanma, hücre bölünmesi ve diğer olaylarda rol oynayan bitki büyüme maddeleri sınıfının bir üyesi.

**sitoplazma** Hücrenin çekirdek dışında kalan içeriği.

**sitoplazmik determinantlar** Hayvan gelişiminde, gen ürünlerinin uzamsal dağılımı, embriyonik eksen gibi şeyleri belirleyebilir.

**sitoplazmik segregasyon** Gelişmekte olan hayvan embriyosundaki sitoplazmik determinantların asimetrik dağılımı.

**sitotoksik T hücreleri ($T_c$)** Hücresel bağışıklık sisteminin virüs ile enfekte olmuş olan hücreleri tanıyan ve doğrudan ortadan kaldıran hücreleri.

**sitozin (C)** DNA ve RNA'da bulunan azot içeren baz.

**sitozol** Sitoplazmanın organeller ve diğer katı maddeler dışında kalan sıvı kısmı.

**sitrik asit döngüsü** Hücre solunumunda, asetil CoA'nın karbon dioksite okside edildiği ve hidrojen atomlarının NADH ve $FADH_2$ şeklinde depolandığı kimyasal reaksiyon dizisi. Aynı zamanda Krebs döngüsü olarak da bilinir.

**sklerenkima** [Yunancada *skleros*: sert + *kymus*: sıvı] aşırı derecede kalınlaşmış hücre duvarına sahip olan hücrelerden oluşmuş bitki dokusu. Bu hücreler, işlevsel olgunlukta ölüdürler. Sklerenkima hücrelerinin temel tipleri, lifler ve sklereitlerdir.

**sodyum-potasyum ($Na^+$-$K^+$) pompası** Primer aktif taşımadan sorumlu olan zıt yönde taşıyıcı (antiportör), bu pompa, sodyum iyonlarını hücrenin dışına ve potasyum iyonlarını hücrenin içerisine pompalar. Her iki durumda da iyonlar konsantrasyon gradiyentine karşı olarak pompalanmaktadır. Aynı zamanda sodyum-potasyum ATPaz olarak da isimlendirilir.

**solungaç** Su ile gaz alışverişini gerçekleştirmek için özelleşmiş olan organ.

**solunum** [L. *spirare*: nefes alıp verme] (1) Hücre solunumu. (2) Nefes alıp verme.

**solunum gazları** Oksijen ($O_2$) ve karbon dioksit ($CO_2$); bir hayvanın iç vücut sıvılarıyla dış ortam (hava ya da su) arasında alış veriş yaptığı gazlar.

**solunum zinciri** Hücre solunumunun terminal reaksiyonları; bu reaksiyonlarda elektronlar bir seri aracı taşıyıcılarla NAD ya da FAD'dan moleküler oksijene aktarılır ve aynı zamanda ATP sentezlenir.

**somatik hücre** [Yunancada *soma*: vücut] Üreme için özelleşmiş olan vücut hücrelerinin tümü. (Üreme hücrelerinin zıttı.)

**somatik mutasyon** Bir somatik hücredeki kalıcı genetik değişiklik. Bu mutasyonlar sadece bireyi etkiler; onlar yavrulara geçirilmez. (Eşey hücre öncüllerindeki mutasyonların zıttı.)

**somatosensoriyel korteks** Vücutta yayılmış olan mekanosensörlerden gelen girdileri kabul eden beyin korteksi bölgesi.

**somatostatin** Hipotalamusta yapılıp hipofiz bezinden ve bağırsaktan diğer hormonların salınmasını inhibe eden peptid hormon.

**samit** Bir embriyoyu uzunluğu boyunca bölen segmentlerden bir tanesi; hayvanın bu şekilde segmentasyonu, omurganın, kaburgaların ve onlarla ilgili kasların segmental olmasıyla sonuçlanır.

**sonlanma** Moleküler biyolojide, transkripsiyon ya da translasyonun sonu.

**Sorenson indeksi** Beta çeşitliliği ölçen matematik formülü.

**soy içi üreme** Yakın akrabalar arasındaki üreme.

**soy tür kavramı** Türü, yaşam ağacındaki bir dal olarak kabul eden tür tanımı; bu tanımda tür, bir türleşme olayıyla başlayıp bir yok oluşta ya da bir başka türleşme olayında sonlanan bir geçmişe sahiptir. (Biyolojik tür kavramı ve morfolojik tür kavramının zıttı.)

**soyağacı (pedigri)** Genetik bir özelliğin bir aile içerisinde aktarılma tarzı.

**sölom** [Yunancada *koiloma*: boşluk demek] Hayvanın vücudundaki bir boşluk; bu boşluk, kaslı mezoderm tarafından kuşatılmıştır ve aynı zamanda iç organların etrafını saran periton adı verilen mezodermal tabaka ile astarlamıştır.

**sömürü rekabeti** Bireylerin, paylaştıkları kaynakların miktarını azaltmadaki rekabetleri. (Engelleme rekabetinin zıttı.)

**sönositik** [Yunancada *koinos*: ortak + *kytos*. konteynır demek] Bazı mantar hiflerinde bulunan bir duruma işaret eder; bu durumda, "hücreler" tek bir plazma zarı ile kuşatılmış olan çok sayıda çekirdek içerir. Bu durum, sitokinez olmaksızın çekirdek bölünmesi olması nedeniyle ortaya çıkar.

**sperm** [Yunancada *sperm*: tohum] Erkek gamet.

**spermatid** Bir primer spermatositin ikinci mayoz bölünmesinin ürünlerinden bir tanesi; mayoza giren her bir primer spermatositten, sitoplazmik köprülerle birbirleriyle bağlantısını sürdüren dört tane haploid spermatid üretilir.

**spermatogenez** [Yunancada *sperm*: tohum + *genesis*: kaynak] Sperm üretimine yol açan gametogenez olayı.

**spikül** [L. *sperm*: ok ucu] Süngerler için tipik olan kalkerden oluşmuş sert iskelet elemanları.

**spinal refleks** Beynin katılımı olmaksızın afferent sinirlerle gelen bilgilerin omurilik kordonunda efferent sinirlere çevrilmesi olayı.

**splaysozom** Ökaryotik pre-mRNA'lardan intronları keserek çıkartan RNA-protein kompleksi.

**splayz** *Bakınız* RNA splayzı.

**spor** [Yunancada *spora*: tohum] (1) Gametlerin birleşmesi olmaksızın ergin bir organizmaya gelişme yeteneğinde olan, herhangi bir eşeysiz üreme hücresi. Bitkilerde, haploid sporlar gametofitlere; diploid sporlar sporofitlere gelişir. (2) Prokaryotlarda, elverişsiz dönemlerde canlılığını sürdürme yeteneğinde olan dayanıklı hücre.

**sporangiofor** Bir hiften uzanan ve bir ya da daha fazla sayıda sporangiyum taşıyan zigosporlu funguslar tarafından üretilen saplı üreme yapısı.

**sporangium** (çoğulu: sporangia) [Yunancada *spora*: tohum + *angeion*: damar ya da rezervuar] Bitkilerde ve funguslarda, içerisinde bir ya da daha fazla sayıda sporun meydana getirildiği özelleşmiş herhangi bir yapı.

**sporosit** Diploid sporofitin mayoz bölünmeyle bölünerek dört tane haploid spor üretecek olan özelleşmiş hücreleri. Bu sporların çimlenmesi, haploid gametofit üretecektir.

**stamen** [L. *stamen*: iplik] Bir çiçeğin erkek (polen üreten) organı; bu organ, genellikle polenleri taşıyan bir başçık ve başçık kısmına destek olan bir filamentten oluşmuştur.

**Starling kuvvetleri** Kılcal damarların duvarından suyun geçişinden sorumlu birbirine zıt olan iki kuvvet: kan basıncı, suyu ve çözünmüş olan küçük maddeleri damardan dışarıya çıkması yönünde etki ederken ozmotik basınç suyu geriye kılcal damarların içerisine çeker.

**steroid** Lipitlerin karbonları paylaşan çoklu halkalara sahip olan bir familyası. Steroid olan kolesterol, zarların önemli bir bileşenidir; diğer steroidler hormon olarak işlev görür.

**stigma** [L. *stigma*: marka] Dişi organdaki stilüsün tepesinde yer alan ve polenleri kabul eden kısım; bu kısmın üzerinde polen çimlenir.

**stilüs** [Yunancada *stylos*: kolon ya da sütun] Angiospermlerin çiçeğinde ovaryumun ucundan çıkarak uzanan ve tepe kısmında stigmayı ya da polen için kabul edici bir yüzeyi taşıyan doku sütunu.

**stoma** (çoğulu: stomata) [Yunancada *stoma*: ağız, açıklık] Bitki epidermisinde gaz alışverişine izin veren küçük delik; bu delik, bir çift bekçi hücre tarafından kuşatılmış olup bu hücrelerin ozmotik durumu, deliğin büyüklüğünü ayarlar.

**stoma çöküntüsü** Bitkilerde, stomanın hava akımlarının kurutucu etkisinden korunduğu yaprak yüzeyinin altında içeriye doğru çökmüş olan oyuk.

**stratosfer** Dünya atmosferinin troposfer tabakasının yukarısında yer alan kısmı; yer yüzünün yaklaşık olarak 18 kilometre yukarısından başlayıp 50 kilometre yukarısına kadar uzanır.

**strobilus** (çoğulu: strobili) Çeşitli bitki gruplarında (Lycopodiophyta, atkuyrukları ve kozalaklılar), üreme ürünlerin üretilmesi ve yayılmasında işlev gören birkaç kozalak benzeri yapıdan herhangi biri.

**stroma** Bir kloroplast ya da mitokondri gibi bir organelin sıvı içeriği.

**su damar sistemi** Derisidikenlilerde, gaz alışverişinde, harekette ve beslenmede işlev gören içerisi sıvı dolu kanal ağı.

**su potansiyeli** Osmozda, bir sistemin (bir hücre veya çözelti) farklı geçirgen zardan içeriye su alma eğilimi. Su, daha negatif su potansiyele sahip olan siteme doğru akar. (Çözünen potansiyeli ve basınç potansiyelinin zıttı.)

**sub-** [L. altında] Bir başkasının altında uzanan bir yapıyı ya da diğerinden daha az olanı belirtmede kullanılan ön ek. Örneğim, subkutanöz (derinin altında); subspecies (alttür).

**suberin** Suya karşı ve çözünmüş maddelerin endodermisin Caspari şeridini geçmesine karşı bir bariyer oluşturan mum benzeri lipid.

**submukoza** Sindirim kanalı boşluğunun duvarını astarlayan epitel tabakasının hemen altındaki doku tabakası.

**substrat** Bir enzimin katalitik etki uyguladığı molekül ya da moleküller.

**substratum** (çoğulu: substrata) Bir sesil organizmanın üzerine bağlanarak yaşadığı dayanak maddesi.

**sucul** Suyla ilgili olan ya da su içerisinde yaşayan. (Denizel ve karasal ile karşılaştırın.)

**sukulentlik** Bitkilerin, etli, su-depolayıcı yapraklara ya da gövdelere sahip olması durumu; bu özellik, kurak ortamlara bir adaptasyondur.

**sulu (aköz)** Suyla ya da sulu çözeltilerle ilgili olan.

**suprakiyazmatik çekirdek (SCN)** Memelilerde, optik kiyazmanın hemen yukarısında yer alan ve ana sirkadiyen saat olarak iş gören iki nöron kümesi.

**suspensor** Tohumlu bitkilerin embriyolarında, embriyoyu endosperm içerisine iten hücrelerin oluşturduğu askı kısmı; bu kısım, aynı zamanda, besin maddelerinin endospermden embriyoya nakledilmesinde işlev görür.

**süksesyon** Bir bozunmanın ardından bir komünitenin tür kompozisyonda kademeli ve sıralı değişikliklerin olması.

**süngerimsi kemik** Sert olmasına karşın içerisinde yer alan çok sayıda küçük boşluğun kendisine süngerimsi görünüm kazandırmış olduğu kemik tipi. (Sert kemiğin zıttı.)

**süperfisial segmentasyon** Hücre bölünmesi olmaksızın mitoz bölünme döngülerinin geçekleştiği ve sinsitiyum durumunun (çok çekirdekli tek bir hücre) ortaya çıktığı tam olamayan segmentasyon şekli.

**sürdürülebilir** Ekosistemlerin kullanılması ve idare edilmesinde, diğer şeylerden ödün verıneden insanların ekosistemdeki özgül mal ve hizmetlerden uzunca bir süre fayda görme yollarıyla ilgili olan.

**süreçsel** DNA polimerazın DNA replikasyonu sırasında yaptığı gibi her defasında bir substrata bağlanarak birçok reaksiyonu katalizleyen enzim ile ilgili demek.

**sürfaktan** Sıvının yüzey gerilimini azaltan bir madde. Akciğerlerde alveol hücreleri tarafından salınan sürfaktan, çoğunlukla fosfolipid olup akciğerlerin şişmesi için gerekli iş yükünü azaltır.

**sürgün sistemi** Bitkilerde yaprakları, gövdeleri ve çiçekleri içeren organ sistemi.

**süzüntü yiyici** Kendisinden daha küçük olan su içerisinde ya da havada bulunan askıdaki organizmaları süzücü bir aygıtla yakalayarak onlar üzerinden beslenen organizma.

**şaperon** Moleküllerin üç boyutlu yapılarını tehlike altına sokacak moleküler etkileşimleri önleyerek diğer proteinleri koruyan bir protein.

## - T -

**T hücre reseptörü** T hücresinin yüzeyinde yer alan ve hücrenin özgül olduğu antijenik determinantı tanıyan bir protein.

**T hücresi** Hücresel bağışık cevapta işlev gören lenfosit çeşidi. Bu hücrenin gelişiminin son evreleri, timüs bezinde meydana gelir. (B hücresine zıt; *ayrıca bakınız* sitotoksik T hücresi, T-yardımcı hücre.)

**T tubülleri** Bir kas hücresinin sitoplazması içerisine doğru uzanan ve üzerinde aksiyon potansiyellerinin yayıldığı tubül sistemi.

**T-yardımcı hücre ($T_H$)** Bir antijen sunucu hücre üzerindeki antijene bağlanarak hem hücresel ve hem de humoral bağışık cevaptaki olayları uyaran T hücresi tipi; AIDS etkeni olan HIV-1 virüsünün hedefi. (Sitotoksik T hücrelerinin zıttı.)

**tabaka (stratum)** (çoğulu strata) [L. *stratos*: tabaka, katman] Geçmişte belirli bir sürede zemine çöken maddelerin birikmesinden oluşmuş çökel kayaç tabakası.

**takson** (çoğulu: taxa) [Yunancada *taxis*: düzenleme, sıraya koyma] İsim verilen bir biyolojik grup (tipik olarak bir tür ya da bir klad).

**talamus** [Yunancada *thalamos*: odacık] Omurgalı ön beyninin bir bölgesi; duyusal girdilerin bütünleştirilmesinde işlev görür.

**tam başkalaşım** Bir organizmanın yaşam döngüsü sırasında, larvadan çok farklı vücut formuna sahip olan ergin bireyi meydana getirmek için değiştirilerek vücudun nerdeyse tamamıyla yeniden inşa edildiği olay. Kelebekler, güveler, kınkanatlılar, karıncalar, arılar ve sinekler gibi böcekler için karakteristiktir.

**tam çiçek** Hem stamenleri ve hem de karpelleri olan bir çiçek; hermafrodit çiçek. (Eksik çiçeğin zıttı.)

**tam olmayan başkalaşım** Deri değiştirme evreleri arasındaki değişimlerin kademe kademe gerçekleştiği böcek gelişim şekli.

**tam olmayan segmentasyon** Vitellüs miktarının bol olması nedeniyle birçok yumurtada görülen ve segmentasyon izinin yumurtaları baştan başa geçmediği segmentasyon tarzı. (*Aynı zamanda* diskoidal segmentasyon, süperfisial segmentasyona da bakınız; tam segmentasyonun zıttı.)

**tam segmentasyon** Az miktarda besin maddesi içeren yumurtalarda meydana gelen segmentasyon tarzı. Erken evredeki bölünmeler, yumurtayı tamamıyla böler ve meydana gelen blastomerler benzer büyüklüktedir. (Tam olmayan segmentasyonun zıttı.)

**tamamlayıcı baz eşleşmesi** İki iplikçikli DNA'da transkripsiyon sırasında tRNA ve mRNA arasında, bazların AT (ya da AU), TA (ya da UA), CG ve GC şeklindeki eşleşmeleri.

**tamamlayıcı DNA (cDNA)** Revers transkriptaz enziminin bir RNA kalıbıyla etkileşerek oluşturduğu DNA; bu, retrovirüslerin çoğalmasında esansiyel aracıdır; rekombinant DNA teknolojisinde alet olarak kullanılır; intronlardan yoksundur.

**tampon** Geçici olarak hidrojen iyonlarını kabul eden ya da salan ve böylece pH'daki değişikliklerine direnç gösteren madde.

**tanıma sekansı** *Bakınız* DNA'nın kesildiği yer.

**tarak** [Yunancada *cteis*: tarak] Taraklı hayvanlarda, sil taşıyan plakaların oluşturduğu tarak benzeri sıra. Taraklı hayvanlar, sekiz sıra halindeki taraklarında yer alan sillerin çırpılmasıyla hareket eder.

**taşıma kapasitesi (*K*)** Bir populasyonda çevre kaynaklarının destekleyebildiği birey sayısı.

**taşıyıcı** (1) Kolaylaştırılmış difüzyonda, bir özgül molekülü bağlayıp onu hücre zarından taşıyan zar proteini. (2) Hücre solunumunda ve fotosentezde elektron taşınmasına katılan NAD gibi hem yükseltgenen ve hem de indirgenen formları olan madde. (3) Genetikte, çekinik bir özellik için heterozigot olan kimse.

**taşlık** [L. *gigeria*: pişirilmiş tavuk kısımları] Kuşlarda yiyecekleri öğüten ve bu iş için yardımcı olarak bazen taş parçalarını kullanan midenin kaslı bölümü.

**tat tomurcuğu** Dil epiteli içerisinde yer alan ve duyu nöronlarıyla bağlantı kurmuş olan kemoreseptör kümesini içeren yapı.

**TATA kutusu** Birçok ökaryotik promotörde transkripsiyon başlama noktasından yaklaşık 25 baz çift öncesinde yer alan sekiz baz çiftlik dizi; bir transkripsiyon faktörüne bağlanır ve böylece transkripsiyonun başlamasına yardımcı olur.

**tatma** Tat alma duyusu.

**tek ipliğe bağlanan protein** DNA replikasyonunda, DNA iplikçikleri birbirinden ayrıldıktan sonra ipliklerden birisine bağlanmak suretiyle replikasyon için iki iplikçiğin birbirinden ayrı kalmasını sağlayan protein.

**tek nükleotid polimorfizmi (SNP)** Bireyler arasında farklılık gösteren DNA'daki tek bir nükleotid bazındaki kalıtsal varyasyon.

**telensefalon** Embriyonik omurgalı ön beynini dıştan çevreleyen yapı; bu yapı, serebruma gelişir.

**telofaz** [Yunancada *telos*: uç] Mitoz ya da mayozun son evresi; bu evrede kromozomlar hücre içerisine yayılır, çekirdek zarfı yeniden oluşur ve çekirdekçiklerin yavru çekirdekler içerisinde yeniden görülmeye başlar.

**telomeraz** DNA replikasyonu sırasında kromozomlardan kaybedilen telomerik dizilerin eklenmesini katalizleyen bir enzim.

**telomerler** [Yunancada *telos*: uç + *meros*: birimler, segmentler] Ökaryotik kromozomların uçlarındaki tekrarlanmış DNA sekansları.

**temel doku sistemi** Örtü ya da damar doku sistemlerinin içerisine dahil olmadığı bitki

bir nöron ya da başka bir hücre tipi olabilir) karşılaştığı yerde meydana gelen özelleşmiş bağlantı tipi; burada, nörotransmitter molekül şeklindeki bilgi, sinaptik aralıktan karşı tarafa aktarılır.

**sinapsis** Mayozun ilk bölünmesi sırasında homolog kromozomların birbirleriyle çok özgül biçimde paralel olarak hizalanmaları (eşleşmeleri).

**sinerjidler** [Yunancada *syn*: birlikte + *ergos*: çalışmak] Angiospermlerde, megagametofitin bir ucundaki yumurta hücrelerine eşlik eden iki hücre.

**singami** *Bakınız* döllenme.

**sinir ağı** Nöronların işlevsel üç kategorisini –afferent nöronlar, ara nöronlar ve efferent nöronlar- içeren organize olmuş nöron grubu; bilgileri işleme yeteneğine sahiptir.

**sinir** Bir çok nöral akson ve bağ dokusundan oluşmuş bir yapı.

**sinir dokusu** Bilgiyi işleme ve iletmek için özelleşmiş olan doku; çok hücreli hayvanlarda bulunan dört ana doku tipinden bir tanesi.

**sinir-kas bağlantısı** Bir motor nöron aksonunun bir kas hücresini uyardığı sinaps (temas noktası).

**sinoatrial düğüm** [L. *sinus*: kavis + *atrium*: odacık] Memeli kalbinin peysmakeri.

**sinonim (sessiz) yerini alma** Bir dizideki bir nükleotidin bir başaksıyla değiştirilmesi ve bu değişikliğin özgül amino asidi etkilememesi olayı (örneğin, UUA→ UUG, her iki kodon da lösini şifreler). (Sinonim olmayan yerini alma, yanlış anlamlı mutasyon ve anlamsız mutasyon olaylarına zıt.)

**sinonim olamayan yerine geçme olayı** Bir gendeki bir nükleotidin yerini başka bir nükleotidin alması nedeniyle başlangıçtaki kodonun şifrelemiş olduğu özgün amino asidin değişmesi (Örneğin , AGC→AGA, ya da serin →arjinin). (Sinonim yerine geçme olayının zıttı.)

**sinyal iletim yolu** Hücreye gelen bir uyarının (bir reseptöre bağlanan hormon ya da nörotransmitter gibi) hücrenin yanıtına dönüştürülmesinde izlediği biyokimyasal basamaklar serisi.

**sinyal sekansı** Protein içerisinde yer alan ve proteini belirli bir organele yönlendiren sekans.

**siRNA (engelleyici küçük RNA)** RNA interferensinde kullanılan kısa, çift iplikçikli RNA molekülleri.

**sistem biyolojisi** Bir organizmanın genler, proteinler ve biyokimyasal reaksiyonlardan oluşmuş entegre ve interaktif bir sistem olarak ele alınıp çalışılması.

**sistematik** Canlılar arasındaki çeşitlilik ve akrabalık ilişkilerinin bilimsel olarak çalışılması.

**sistemik dolaşım** Akciğerlerden ya da solungaçlardan gelen oksijenlendirilmiş kanın vücudun diğer kısımlarında dolaştırıldıktan sonra kalbe geri döndürülmesi. (Akciğer dolaşımının zıttı.)

**sistemik kazanılmış direnç** Tek bir ajanın yaptığı enfeksiyonun ardından birçok bitki patojenine karşı genel bir direncin olması.

**sistol** [Yunancada *systole*: kasılmak] Kanı dolaşım sisteminde ilerletmek için kalbin odacıklarından birinin kasılması.

**sitokin** Bağışıklık sistemindeki hücreler tarafından üretilen ve bağışıklık sistemindeki diğer hedef hücreleri etkileyen bir düzenleyici protein.

**sitokinez** [Yunancada *kytos*: konteynır + *kinein*: hareket etmek demek] Bölünen bir hücrenin sitoplazmasının bölünmesi. (Mitozun zıttı.)

**sitokinin** Bitkilerde yaşlanma, hücre bölünmesi ve diğer olaylarda rol oynayan bitki büyüme maddeleri sınıfının bir üyesi.

**sitoplazma** Hücrenin çekirdek dışında kalan içeriği.

**sitoplazmik determinantlar** Hayvan gelişiminde, gen ürünlerinin uzamsal dağılımı, embriyonik eksen gibi şeyleri belirleyebilir.

**sitoplazmik segregasyon** Gelişmekte olan hayvan embriyosundaki sitoplazmik determinantların asimetrik dağılımı.

**sitotoksik T hücreleri ($T_c$)** Hücresel bağışıklık sisteminin virüs ile enfekte olmuş olan hücreleri tanıyan ve doğrudan ortadan kaldıran hücreleri.

**sitozin (C)** DNA ve RNA'da bulunan azot içeren baz.

**sitozol** Sitoplazmanın organeller ve diğer katı maddeler dışında kalan sıvı kısmı.

**sitrik asit döngüsü** Hücre solunumunda, asetil CoA'nın karbon dioksite okside edildiği ve hidrojen atomlarının NADH ve $FADH_2$ şeklinde depolandığı kimyasal reaksiyon dizisi. Aynı zamanda Krebs döngüsü olarak da bilinir.

**sklerenkima** [Yunancada *skleros*: sert + *kymus*: sıvı] aşırı derecede kalınlaşmış hücre duvarına sahip olan hücrelerden oluşmuş bitki dokusu. Bu hücreler, işlevsel olgunlukta ölüdürler. Sklerenkima hücrelerinin temel tipleri, lifler ve sklereitlerdir.

**sodyum-potasyum ($Na^+$-$K^+$) pompası** Primer aktif taşımadan sorumlu olan zıt yönde taşıyıcı (antiportör), bu pompa, sodyum iyonlarını hücrenin dışına ve potasyum iyonlarını hücrenin içerisine pompalar. Her iki durumda da iyonlar konsantrasyon gradiyentine karşı olarak pompalanmaktadır. Aynı zamanda sodyum-potasyum ATPaz olarak da isimlendirilir.

**solungaç** Su ile gaz alışverişini gerçekleştirmek için özelleşmiş olan organ.

**solunum** [L. *spirare*: nefes alıp verme] (1) Hücre solunumu. (2) Nefes alıp verme.

**solunum gazları** Oksijen ($O_2$) ve karbon dioksit ($CO_2$); bir hayvanın iç vücut sıvılarıyla dış ortam (hava ya da su) arasında alış veriş yaptığı gazlar.

**solunum zinciri** Hücre solunumunun terminal reaksiyonları; bu reaksiyonlarda elektronlar bir seri aracı taşıyıcılarla NAD ya da FAD'dan moleküler oksijene aktarılır ve aynı zamanda ATP sentezlenir.

**somatik hücre** [Yunancada *soma*: vücut] Üreme için özelleşmiş olan vücut hücrelerinin tümü. (Üreme hücrelerinin zıttı.)

**somatik mutasyon** Bir somatik hücredeki kalıcı genetik değişiklik. Bu mutasyonlar sadece bireyi etkiler; onlar yavrulara geçirilmez. (Eşey hücre öncüllerindeki mutasyonların zıttı.)

**somatosensoriyel korteks** Vücutta yayılmış olan mekanosensörlerden gelen girdileri kabul eden beyin korteksi bölgesi.

**somatostatin** Hipotalamusta yapılıp hipofiz bezinden ve bağırsaktan diğer hormonların salınmasını inhibe eden peptid hormon.

**somit** Bir embriyoyu uzunluğu boyunca bölen segmentlerden bir tanesi; hayvanın bu şekilde segmentasyonu, omurganın, kaburgaların ve onlarla ilgili kasların segmental olmasıyla sonuçlanır.

**sonlanma** Moleküler biyolojide, transkripsiyon ya da translasyonun sonu.

**Sorenson indeksi** Beta çeşitliliği ölçen matematik formülü.

**soy içi üreme** Yakın akrabalar arasındaki üreme.

**soy tür kavramı** Türü, yaşam ağacındaki bir dal olarak kabul eden tür tanımı; bu tanımda tür, bir türleşme olayıyla başlayıp bir yok oluşta ya da bir başka türleşme olayında sonlanan bir geçmişe sahiptir. (Biyolojik tür kavramı ve morfolojik tür kavramının zıttı.)

**soyağacı (pedigri)** Genetik bir özelliğin bir aile içerisinde aktarılma tarzı.

**sölom** [Yunancada *koiloma*: boşluk demek] Hayvanın vücudundaki bir boşluk; bu boşluk, kaslı mezoderm tarafından kuşatılmıştır ve aynı zamanda iç organların etrafını saran periton adı verilen mezodermal tabaka ile astarlamıştır.

**sömürü rekabeti** Bireylerin, paylaştıkları kaynakların miktarını azaltmadaki rekabetleri. (Engelleme rekabetinin zıttı.)

**sönositik** [Yunancada *koinos*: ortak + *kytos*. konteynır demek] Bazı mantar hiflerinde bulunan bir duruma işaret eder; bu durumda, "hücreler" tek bir plazma zarı ile kuşatılmış olan çok sayıda çekirdek içerir. Bu durum, sitokinez olmaksızın çekirdek bölünmesi olması nedeniyle ortaya çıkar.

**sperm** [Yunancada *sperm*: tohum] Erkek gamet.

**spermatid** Bir primer spermatositin ikinci mayoz bölünmesinin ürünlerinden bir tanesi; mayoza giren her bir primer spermatositten, sitoplazmik köprülerle birbirleriyle bağlantısını sürdüren dört tane haploid spermatid üretilir.

**spermatogenez** [Yunancada *sperm*: tohum + *genesis*: kaynak] Sperm üretimine yol açan gametogenez olayı.

**spikül** [L. *sperm*: ok ucu] Süngerler için tipik olan kalkerden oluşmuş sert iskelet elemanları.

**spinal refleks** Beynin katılımı olmaksızın afferent sinirlerle gelen bilgilerin omurilik kordonunda efferent sinirlere çevrilmesi olayı.

**splaysozom** Ökaryotik pre-mRNA'lardan intronları keserek çıkartan RNA-protein kompleksi.

**splayz** *Bakınız* RNA splayzı.

**spor** [Yunancada *spora*: tohum] (1) Gametlerin birleşmesi olmaksızın ergin bir organizmaya gelişme yeteneğinde olan, herhangi bir eşeysiz üreme hücresi. Bitkilerde, haploid sporlar gametofitlere; diploid sporlar sporofitlere gelişir. (2) Prokaryotlarda, elverişsiz dönemlerde canlılığını sürdürme yeteneğinde olan dayanıklı hücre.

**sporangiofor** Bir hiften uzanan ve bir ya da daha fazla sayıda sporangiyum taşıyan zigosporlu funguslar tarafından üretilen saplı üreme yapısı.

**sporangium** (çoğulu: sporangia) [Yunancada *spora*: tohum + *angeion*: damar ya da rezervuar] Bitkilerde ve funguslarda, içerisinde bir ya da daha fazla sayıda sporun meydana getirildiği özelleşmiş herhangi bir yapı.

**sporosit** Diploid sporofitin mayoz bölünmeyle bölünerek dört tane haploid spor üretecek olan özelleşmiş hücreleri. Bu sporların çimlenmesi, haploid gametofit üretecektir.

**stamen** [L. *stamen*: iplik] Bir çiçeğin erkek (polen üreten) organı; bu organ, genellikle polenleri taşıyan bir başçık ve başçık kısmına destek olan bir filamentten oluşmuştur.

**Starling kuvvetleri** Kılcal damarların duvarından suyun geçişinden sorumlu birbirine zıt olan iki kuvvet: kan basıncı, suyu ve çözünmüş olan küçük maddeleri damardan dışarıya çıkması yönünde etki ederken ozmotik basınç suyu geriye kılcal damarların içerisine çeker.

**steroid** Lipitlerin karbonları paylaşan çoklu halkalara sahip olan bir familyası. Steroid olan kolesterol, zarların önemli bir bileşenidir; diğer steroidler hormon olarak işlev görür.

**stigma** [L. *stigma*: marka] Dişi organdaki stilüsün tepesinde yer alan ve polenleri kabul eden kısım; bu kısmın üzerinde polen çimlenir.

**stilüs** [Yunancada *stylos*: kolon ya da sütun] Angiospermlerin çiçeğinde ovaryumun ucundan çıkarak uzanan ve tepe kısmında stigmayı ya da polen için kabul edici bir yüzeyi taşıyan doku sütunu.

**stoma** (çoğulu: stomata) [Yunancada *stoma*: ağız, açıklık] Bitki epidermisinde gaz alışverişine izin veren küçük delik; bu delik, bir çift bekçi hücre tarafından kuşatılmış olup bu hücrelerin ozmotik durumu, deliğin büyüklüğünü ayarlar.

**stoma çöküntüsü** Bitkilerde, stomanın hava akımlarının kurutucu etkisinden korunduğu yaprak yüzeyinin altında içeriye doğru çökmüş olan oyuk.

**stratosfer** Dünya atmosferinin troposfer tabakasının yukarısında yer alan kısmı; yer yüzünün yaklaşık olarak 18 kilometre yukarısından başlayıp 50 kilometre yukarısına kadar uzanır.

**strobilus** (çoğulu: strobili) Çeşitli bitki gruplarında (Lycopodiophyta, atkuyrukları ve kozalaklılar), üreme ürünlerin üretilmesi ve yayılmasında işlev gören birkaç kozalak benzeri yapıdan herhangi biri.

**stroma** Bir kloroplast ya da mitokondri gibi bir organelin sıvı içeriği.

**su damar sistemi** Derisidikenlilerde, gaz alışverişinde, harekette ve beslenmede işlev gören içerisi sıvı dolu kanal ağı.

**su potansiyeli** Osmozda, bir sistemin (bir hücre veya çözelti) farklı geçirgen zardan içeriye su alma eğilimi. Su, daha negatif su potansiyele sahip olan siteme doğru akar. (Çözünen potansiyeli ve basınç potansiyelinin zıttı.)

**sub-** [L. altında] Bir başkasının altında uzanan bir yapıyı ya da diğerinden daha az olanı belirtmede kullanılan ön ek. Örneğin, subkutanöz (derinin altında); subspecies (alttür).

**suberin** Suya karşı ve çözünmüş maddelerin endodermisin Caspari şeridini geçmesine karşı bir bariyer oluşturan mum benzeri lipid.

**submukoza** Sindirim kanalı boşluğunun duvarını astarlayan epitel tabakasının hemen altındaki doku tabakası.

**substrat** Bir enzimin katalitik etki uyguladığı molekül ya da moleküller.

**substratum** (çoğulu: substrata) Bir sesil organizmanın üzerine bağlanarak yaşadığı dayanak maddesi.

**sucul** Suyla ilgili olan ya da su içerisinde yaşayan. (Denizel ve karasal ile karşılaştırın.)

**sukulentlik** Bitkilerin, etli, su-depolayıcı yapraklara ya da gövdelere sahip olması durumu; bu özellik, kurak ortamlara bir adaptasyondur.

**sulu (aköz)** Suyla ya da sulu çözeltilerle ilgili olan.

**suprakiyazmatik çekirdek (SCN)** Memelilerde, optik kiyazmanın hemen yukarısında yer alan ve ana sirkadiyen saat olarak iş gören iki nöron kümesi.

**suspensor** Tohumlu bitkilerin embriyolarında, embriyoyu endosperm içerisine iten hücrelerin oluşturduğu askı kısmı; bu kısım, aynı zamanda, besin maddelerinin endospermden embriyoya nakledilmesinde işlev görür.

**süksesyon** Bir bozunmanın ardından bir komünitenin tür kompozisyonda kademeli ve sıralı değişikliklerin olması.

**süngerimsi kemik** Sert olmasına karşın içerisinde yer alan çok sayıda küçük boşluğun kendisine süngerimsi görünüm kazandırmış olduğu kemik tipi. (Sert kemiğin zıttı.)

**süperfisial segmentasyon** Hücre bölünmesi olmaksızın mitoz bölünme döngülerinin geçekleştiği ve sinsitiyum durumunun (çok çekirdekli tek bir hücre) ortaya çıktığı tam olamayan segmentasyon şekli.

**sürdürülebilir** Ekosistemlerin kullanılması ve idare edilmesinde, diğer şeylerden ödün vermeden insanların ekosistemdeki özgül mal ve hizmetlerden uzunca bir süre fayda görme yollarıyla ilgili olan.

**süreçsel** DNA polimerazın DNA replikasyonu sırasında yaptığı gibi her defasında bir substrata bağlanarak birçok reaksiyonu katalizleyen enzim ile ilgili demek.

**sürfaktan** Sıvının yüzey gerilimini azaltan bir madde. Akciğerlerde alveol hücreleri tarafından salınan sürfaktan, çoğunlukla fosfolipid olup akciğerlerin şişmesi için gerekli iş yükünü azaltır.

**sürgün sistemi** Bitkilerde yaprakları, gövdeleri ve çiçekleri içeren organ sistemi.

**süzüntü yiyici** Kendisinden daha küçük olan su içerisinde ya da havada bulunan askıdaki organizmaları süzücü bir aygıtla yakalayarak onlar üzerinden beslenen organizma.

**şaperon** Moleküllerin üç boyutlu yapılarını tehlike altına sokacak moleküler etkileşimleri önleyerek diğer proteinleri koruyan bir protein.

## - T -

**T hücre reseptörü** T hücresinin yüzeyinde yer alan ve hücrenin özgül olduğu antijenik determinantı tanıyan bir protein.

**T hücresi** Hücresel bağışık cevapta işlev gören lenfosit çeşidi. Bu hücrenin gelişiminin son evreleri, timüs bezinde meydana gelir. (B hücresine zıt; *ayrıca bakınız* sitotoksik T hücresi, T-yardımcı hücre.)

**T tubülleri** Bir kas hücresinin sitoplazması içerisine doğru uzanan ve üzerinde aksiyon potansiyellerinin yayıldığı tubül sistemi.

**T-yardımcı hücre ($T_H$)** Bir antijen sunucu hücre üzerindeki antijene bağlanarak hem hücresel ve hem de humoral bağışık cevaptaki olayları uyaran T hücresi tipi; AIDS etkeni olan HIV-1 virüsünün hedefi. (Sitotoksik T hücrelerinin zıttı.)

**tabaka (stratum)** (çoğulu strata) [L. *stratos*: tabaka, katman] Geçmişte belirli bir sürede zemine çöken maddelerin birikmesinden oluşmuş çökel kayaç tabakası.

**takson** (çoğulu: taxa) [Yunancada *taxis*: düzenleme, sıraya koyma] İsim verilen bir biyolojik grup (tipik olarak bir tür ya da bir klad).

**talamus** [Yunancada *thalamos*: odacık] Omurgalı ön beyninin bir bölgesi; duyusal girdilerin bütünleştirilmesinde işlev görür.

**tam başkalaşım** Bir organizmanın yaşam döngüsü sırasında, larvadan çok farklı vücut formuna sahip olan ergin bireyi meydana getirmek için değiştirilerek vücudun nerdeyse tamamıyla yeniden inşa edildiği olay. Kelebekler, güveler, kınkanatlılar, karıncalar, arılar ve sinekler gibi böcekler için karakteristiktir.

**tam çiçek** Hem stamenleri ve hem de karpelleri olan bir çiçek; hermafrodit çiçek. (Eksik çiçeğin zıttı.)

**tam olmayan başkalaşım** Deri değiştirme evreleri arasındaki değişimlerin kademe kademe gerçekleştiği böcek gelişim şekli.

**tam olmayan segmentasyon** Vitellüs miktarının bol olması nedeniyle birçok yumurtada görülen ve segmentasyon izinin yumurtaları baştan başa geçmediği segmentasyon tarzı. (*Aynı zamanda* diskoidal segmentasyon, süperfisial segmentasyona da bakınız; tam segmentasyonun zıttı.)

**tam segmentasyon** Az miktarda besin maddesi içeren yumurtalarda meydana gelen segmentasyon tarzı. Erken evredeki bölünmeler, yumurtayı tamamıyla böler ve meydana gelen blastomerler benzer büyüklüktedir. (Tam olmayan segmentasyonun zıttı.)

**tamamlayıcı baz eşleşmesi** İki iplikçikli DNA'da transkripsiyon sırasında tRNA ve mRNA arasında, bazların AT (ya da AU), TA (ya da UA), CG ve GC şeklindeki eşleşmeleri.

**tamamlayıcı DNA (cDNA)** Revers transkriptaz enziminin bir RNA kalıbıyla etkileşerek oluşturduğu DNA; bu, retrovirüslerin çoğalmasında esansiyel aracıdır; rekombinant DNA teknolojisinde alet olarak kullanılır; intronlardan yoksundur.

**tampon** Geçici olarak hidrojen iyonlarını kabul eden ya da salan ve böylece pH'daki değişikliklerine direnç gösteren madde.

**tanıma sekansı** *Bakınız* DNA'nın kesildiği yer.

**tarak** [Yunancada *cteis*: tarak] Taraklı hayvanlarda, sil taşıyan plakaların oluşturduğu tarak benzeri sıra. Taraklı hayvanlar, sekiz sıra halindeki taraklarında yer alan sillerin çırpılmasıyla hareket eder.

**taşıma kapasitesi (*K*)** Bir populasyonda çevre kaynaklarının destekleyebildiği birey sayısı.

**taşıyıcı** (1) Kolaylaştırılmış difüzyonda, bir özgül molekülü bağlayıp onu hücre zarından taşıyan zar proteini. (2) Hücre solunumunda ve fotosentezde elektron taşınmasına katılan NAD gibi hem yükseltgenen ve hem de indirgenen formları olan madde. (3) Genetikte, çekinik bir özellik için heterozigot olan kimse.

**taşlık** [L. *gigeria*: pişirilmiş tavuk kısımları] Kuşlarda yiyecekleri öğüten ve bu iş için yardımcı olarak bazen taş parçalarını kullanan midenin kaslı bölümü.

**tat tomurcuğu** Dil epiteli içerisinde yer alan ve duyu nöronlarıyla bağlantı kurmuş olan kemoreseptör kümesini içeren yapı.

**TATA kutusu** Birçok ökaryotik promotörde transkripsiyon başlama noktasından yaklaşık 25 baz çift öncesinde yer alan sekiz baz çiftlik dizi; bir transkripsiyon faktörüne bağlanır ve böylece transkripsiyonun başlamasına yardımcı olur.

**tatma** Tat alma duyusu.

**tek ipliğe bağlanan protein** DNA replikasyonunda, DNA iplikçikleri birbirinden ayrıldıktan sonra ipliklerden birisine bağlanmak suretiyle replikasyon için iki iplikçiğin birbirinden ayrı kalmasını sağlayan protein.

**tek nükleotid polimorfizmi (SNP)** Bireyler arasında farklılık gösteren DNA'daki tek bir nükleotid bazındaki kalıtsal varyasyon.

**telensefalon** Embriyonik omurgalı ön beynini dıştan çevreleyen yapı; bu yapı, serebruma gelişir.

**telofaz** [Yunancada *telos*: uç] Mitoz ya da mayozun son evresi; bu evrede kromozomlar hücre içerisine yayılır, çekirdek zarfı yeniden oluşur ve çekirdekçiklerin yavru çekirdekler içerisinde yeniden görülmeye başlar.

**telomeraz** DNA replikasyonu sırasında kromozomlardan kaybedilen telomerik dizilerin eklenmesini katalizleyen bir enzim.

**telomerler** [Yunancada *telos*: uç + *meros*: birimler, segmentler] Ökaryotik kromozomların uçlarındaki tekrarlanmış DNA sekansları.

**temel doku sistemi** Örtü ya da damar doku sistemlerinin içerisine dahil olmadığı bitki

gövdesi kısımları. Temel dokular, depolamada, fotosentezde ve destekte işlev görür.

**temel meristem** Esas bitki gövdesinin temel doku sistemini meydana getiren uç meristem kısmı.

**temel niş** Türün fizyolojik yetenekleri tarafından tanımlanan nişi. (Gerçekleştirilen nişin zıttı.)

**tendon** Kası kemiğe bağlayan kollajen içeren doku bandı.

**teori** [Yunancada *theoria*: gerçeklerin analizi] Geniş boyutlu kanıtlarla desteklenen ve buna ters düşen önemli herhangi bir kanıt olmayan, olgusal bir çerçeve olarak bilimsel olarak kabul edilmiş olan gözlenmiş gerçeklerin geniş kapsamlı açıklaması. Örneğin, Newton'un yerçekimi teorisi ve Darwin'in evrim teorisi. (Hipotezin zıttı.)

**tepal** Bir angiosperm çiçeğinin değişikliğe uğramış steril olan fotosentez yapmayan yaprağı; bu yaprak, petal ya da sepal olarak ayırt edilemez.

**tepesini aşmak** Bir dalın farklılaşıp büyüyerek diğerlerini geçecek şekilde uzadığı bitki büyüme tarzı.

**terminatör** mRNA'nın 3'ucunda yer alan ve RNA iplikçiğinin transkripsiyon kompleksinden salınmasına neden olan sekans.

**termodinamiğin ikinci kanunu** Enerjinin bir formdan diğer forma dönüştürüldüğü zaman o enerjinin bir kısmının iş yapımında kullanılmadığını ifade eden prensip.

**termodinamiğin ilk yasası** Enerjinin hiçbir zaman ne yeniden yaratılabileceği ne de yok edilebileceğini öngören yasa.

**termodinamiğin yasaları** [Yunancada *thermos*: ısı + *dynamis*: güç, kuvvet] Enerjinin fiziksel özelliklerinin ve enerjin madde ile etkileşim yollarının çalışılmasından türetilmiş olan yasalar. (*Aynı zamanda bakınız* termodinamiğin birinci yasası ve termodinamiğin ikinci yasası.)

**termofil** [Yunancada *thermos*: sıcaklık + *philos*: sevmek] Sadece sıcak ortamlarda yaşayan bir organizma.

**termonötral zon** [Yunancada *thermos*: sıcaklık] Bir endoterm hayvanın termoregülasyonu sağlamak için ilave enerji harcamasının gerekmediği sıcaklık aralığı.

**ters genetik** Bir fenotipin ilk olarak DNA varyasyonuyla ilişkilendirildiği ve ondan sonra da ilgili proteinin kimliğinin saptandığı genetik analiz yöntemi.

**tersiyer yapı** Bir proteine ilişkin olarak, moleküldeki tüm atomların birbirlerine göre uzaydaki üç boyutlu konumları. Bir proteinin tüm biçimi. (Primer, sekonder ve kuaterner yapıların zıttı.)

**tespit edilmiş eylem biçimi** Davranış biliminde, öğrenilmeksizin sergilenen, basmakalıp olan (her zaman aynı şekilde sergilenen) ve öğrenmeyle değiştirilemeyen genetik olarak belirlenmiş olan davranış.

**test çaprazı** Başat fenotipe sahip bir birey (bu birey homozigot ya da heterozigot olabilir) ile homozigot çekinik bir birey arasında yapılan çaprazlama.

**testis** [L. *testis*: şahit] Erkek gonad; erkek gametleri üreten organ.

**tetanoz** [Yunancada *tetanos*: gerilme] (1) Hızla tekrarlanan uyarıların neden olduğu aralıksız maksimum kas kasılması durumu. (2) Tıpta, *Clostridium tetani* adı verilen bakteri türünün neden olduğu çoğunlukla ölümcül olan bir hastalık ("kazıklıhumma").

**tetrad** [Yunancada *tettares*: dört] Mayozun profaz I evresi boyunca, homolog kromozom çiftinin ya da dört kromatidin bir araya gelmesiyle oluşmuş birlik.

**tınlı toprak** Kum, mil, kil ve organik madde karışımından oluşmuş toprak çeşidi. Tarım için en iyi toprak çeşitlerinden bir tanesidir.

**tidal volüm** Bir kişi dinlenme durumunda olduğu zaman her nefes alıp verişte değiştirmiş olduğu hava miktarı.

**tilakoid** [Yunancada *thylakos*: kese,ya da cep] Bir kloroplast içerisindeki yassılaşmış kese. Tilakoid zarlar, fotofosforilasyonun elektron taşıyıcılarına ilave olarak bir bitkideki klorofilin tamamını içerir. Tilakoidler, granayı oluşturmak üzere istiflenirler.

**timin (T)** DNA'da bulunan azot içeren baz.

**timpanik zar** [Yunancada *tympanum*: kulak zarı] Kulak zarı.

**timüs** [Yunancada *thymos*: siğil] Omurgalıların bağışıklık sisteminin gelişmesinde rol alan kanalsız, bez şeklinde lenfoid doku. İnsanlarda timüs, ergenlikten sonra bozularak kaybolur.

**tiroit bezi** [Yunancada *thyreos*: kapı biçiminde] Omurgalılarda bulunan iki loblu bez. Tiroksin hormonunu üretir.

**tiroksin** Tiroit bezi tarafından üretilen hormon; birçok metabolik süreci kontrol eder.

**tirotropin** Ön hipofiz tarafından üretilen ve tiroit bezini troksin hormonunu üretip salması için uyaran hormon. Aynı zamanda tiroit uyarıcı hormon (TSH) olarak da isimlendirilir.

**tirotropin-salıcı hormon (TRH)** Hipotalamus tarafından üretilen ve ön hipofizin tirotropin salmasını uyaran hormon.

**titin** Kas hücrelerinin sarkomerleri içerisindeki miyozin filament demetlerini, merkezi konumda tutan bir protein. İnsan vücudundaki en büyük proteindir.

**tohum** Bir açık tohumlunun ya da kapalı tohumlunun döllenmiş ve olgunlaşmış ovulü. Bir tohum, embriyo, besi doku ve tohum kılıfından oluşur.

**tomurcuklanma** Ana organizmanın vücudundan nerdeyse tam bir yeni organizmanın geliştirildiği eşeysiz üreme şekli; bu birey sonunda ana bireyden ayrılır.

**tonoplast** Bitki merkezi kofulunun zarı.

**toplama kanalı** Omurgalılarda böbrek nefronlarında üretilen idrarı kabul eden ve atılmak üzere bu sıvıyı üretere sevk eden tubül.

**toprak horizonu** *Bakınız* horizon.

**torasik kanal** Lenf sistemi ve dolaşım sistemi arasındaki bağlantı.

**tortul kayaç** Bir suyun taban kısmına sediment taneciklerinin birikmesiyle oluşan kayaç.

**totipotent** [L. *toto*: tüm, bütün + *potens*: muktedir, erkli] Tam bir birey meydana getirmek için gerekli olan tüm genetik bilgiye ve diğer kapasitelere sahip olma. (Multipotent ve pluripotentin zıttı.)

**tozlaşma** Angiospermlerde bir anterden (başçık) bir pistilin stigmasına ya da gymnospermlerde bir kozalaktan bir ovüle polen aktarma işlemi.

**trake** [Yunancada *trakhoia*: tüp, boru] Omurgalıların akciğerlerinin bronşlarına havayı taşıyan nefes borusu. Çoğul (*tracheae*) olduğu zaman, böceklerin solunum sisteminde hava taşıyan büyük borucuklara işaret eder.

**trake elamanı** Ksilem hücrelerinin iki tipinden –trakeid ve damarlı elemanlar- herhangi biri; bu hücreler, taşıma işlevini yüklenmeden önce apoptoz geçirirler.

**trakeid** Damarlı bitkilerin hemen hemen tümünün ksileminde bulunan bir trake elemanı tipi; bu hücrelerin uçları sivridir ve duvarları çukurludur fakat delikli değildir. (Damarlı elemanların zıttı.)

**transdüksiyon** (1) Bir bakteriden diğerine bir bakteriyofaj tarafından genlerin aktarılması. (2) Duyu hücrelerinde, bir uyarının (örneğin, ışık enerjisi, ses basınç dalgaları, kimyasallar ya da elektriksel uyaranlar) aksiyon potansiyellerine dönüştürülmesi.

**transfeksiyon** Rekombinant DNA'nın hayvan hücrelerine sokulması.

**transfer RNA (tRNA)** İki iplikçikli RNA molekülü ailesi. Her bir tRNA, özgül bir amino asit taşır ve antikodon taşır; bu antikodon, translasyon sırasında mRNA'daki komplementer kodon ile eşleşecektir.

**transformasyon** (1) Bakterilerde genetik bilginin transferi için bir mekanizma; bu olayda, belirli bir genotipe sahip olan bir bakteriden gelen saf DNA, farklı genotipe sahip olan bir bakterinin hücre yüzeyinden içeriye alınır ve alıcı hücrenin kromozomunun yapısına katılır. (2) Rekombinant DNA'nın bir konak hücreye sokulması.

**transgenik** Genetik materyal içerisine rekombinant DNA'nın katılmış olma durumu.

**transkripsiyon** Bir DNA iplikçiği kalıp olarak kullanılarak RNA sentezlenmesi.

**transkripsiyon faktörleri** Bir ökaryotik kromozom üzerine monte olmuş ve RNA polimeraz II'nin transkripsiyonu gerçekleştirmesine izin veren proteinler.

**translasyon** Bir proteinin (polipeptidin) sentezi. Bu olay, messenger RNA'da kodlanmış olan bilgi kullanılarak ribozomlarda gerçekleşir.

**translokasyon** (1) Genetikte, bir kromozomun bir kısmının genellikle homolog olamayan bir kromozom üzerindeki yeni bir yere aktarılmasıyla ortaya çıkan, ender olarak gerçekleşen bir mutasyon olayı. (2) İletim demetli bitkilerde, çözünen maddelerin floem içerisindeki hareketi.

**transmembran protein** Zarın iki katlı fosfolipid tabakasını kat eden zar proteini.

**transpirasyon** [L. *spirare*: nefes alıp verme] Güneşten gelen ısının güdümünde suyun bitkinin yapraklarından ve gövdesinden buharlaşması ve böylelikle köklerden suyun (ve ek olarak mineral maddelerin) yükselmesi için hareket ettirici güç sağlanması.

**transpirasyon-kohezyon-gerilim mekanizması** Bitkilerdeki su hareketi için teorik temel: yaprak içerisindeki hücrelerden suyun buharlaşması (transpirasyon) iyon yüzey geriliminde bir artışa neden olur ve ksilem boyunca suyu yukarıya doğru çeker. Hidrojen bağları oluşmasından dolayı suyun kohezyonu gerçekleşir.

**transpozon** Bir kromozoma sokulabilen ve genetik değişikliğe neden olan hareketli DNA parçası.

**trigliserid** Üç tane yağ asidinin bir molekül gliserol ile birleşmesiyle oluşan basit lipid.

**triploblastik** Üç tane hücre tabakasına sahip olan.

**tripsin** Bir protein sindirici enzim. Bu enzim, pankreastan inaktif formda (tripsinojen) salgılanır ve ince bağırsağın duodenumunda aktif hale getirilir.

**trizomik** Bir kromozom çiftinin iki üyesi yerine üç tanesini taşıma durumu.

**tRNA** *Bakınız* transfer RNA.

**trofik düzey** [Yunancada *trophes*: beslenme] Enerjilerini, bir biyolojik komünitedeki besin ağının aynı kısmından elde etmeleri nedeniyle birlikte gruplandırılmış olan organizma grubu.

**trofik şelalesi** Bir avcının dolaylı etkilerinin ardıl biçimde daha aşağıdaki trofik (beslenme) düzeylere ilerlemesi.

**trofoblast** [Yunancada *trophes*: beslenme + *blastos*: filizlenme] Memeli gelişiminin 32-hücreli evresinde, plasentanın bir kısmını oluşturacak ve böylece gelişmekte olan embriyoyu besleyecek olan dıştaki hücre grubu. (İç kısımdaki hücre kitlesinin zıttı.)

**trokofor** [Yunancada *trochos*: tekerlek + *phoreus*: taşımak] Halkalı solucanlar ve yumuşakçalar için tipik olan ışınsal simetrili larva formu; bu larva, orta kısmının etrafını saran tekerlek şeklindeki bir sil bandının olmasıyla ayırt edilir.

**trombus** [Yunancada *thrombos*: pıhtı] Bir damarın içerisinde oluşan ve damarın duvarına tutunmuş olarak kalan kan pıhtısı. (Embolusun zıttı.)

**tropik hormonlar** Ön hipofiz tarafından üretilen ve diğer endokrin bezlerden hormonların salgılanmasını kontrol eden hormonlar.

**tropomiyozin** Aktin filamentin üç protein elemanından bir tanesi; kas kasılması için gerekli olan aktin ve miyozin etkileşimini kontrol eder.

**troponin** Bir aktin filamentin üç bileşeninden bir tanesi; aktine, tropomiyozine ve $Ca^{2+}$ iyonlarına bağlanır.

**troposfer** Yeryüzünden yaklaşık 10-17 km'lik bir mesafeye kadar ulaşan en aşağıdaki atmosfer tabakası. Esas itibariyle tüm su buharının yer aldığı zon.

**tubulin** Mikrotubülleri oluşturmak üzere polimerize olan protein.

**turgor basıncı** [L. *turgidus*: şişme] *Bakınız* basınç potansiyeli.

**turnover** Tatlısu ekosistemlerinde, besin maddelerini ve $CO^2$'yi yüzeye ve $O_2$'yi daha derindeki sulara getiren dikey yöndeki su hareketleri.

**tüketici** Diğer bazı organizmaların dokularını yiyen bir organizma.

**tümör** [L. *tumor*: şişen kitle] Düzeni bozulmuş hücre kitlesi. Kötü huylu (malignant) tümörler, vücudun diğer kısımlarına yayılır.

**tümör baskılayıcı** Hücre çoğalmasını inhibe eden bir protein ürünü kodlayan gen; bu gen, kanser hücrelerinde inaktiftir. (Onkogene zıt.)

**tümör nekroz faktörü** Hücre ölümüne neden olan ve yangı olayında rol alan bir sitokin (büyüme faktörü) ailesi.

**tür** [L. çeşit] Taksonomik sınıflandırmanın temel birimi; evrimsel olarak birbiriyle yakından akraba ve benzer olan organizmaların oluşturdukları aynı soydan gelen populasyon grubundan oluşmuştur. Daha dar anlamda olmak üzere "biyolojik tür", kendi aralarında üreme yeteneğine sahip olan fakat diğer türlerin üyeleriyle üreyemeyen bireylerden oluşmuş topluluk olarak tanımlanır.

**tür içi rekabet** Aynı türün bireyleri arasında gerçekleşen rekabet. (Türler arası rekabetin zıttı.)

**tür zenginliği** Bir bölgede yaşayan türlerin toplam sayısı.

**tür-alan ilişkisi** Bir alanın büyüklüğü ve onun destekleyebileceği tür sayısı arasındaki ilişki.

**türdeş** Aynı türün bireyleri.

**türemiş özellik** Atasal özellikten farklı olan özellik. (Paylaşılan türemiş özelliğin zıttı.)

**türler arası rekabet** İki ya da daha fazla sayıda türün üyeleri arasındaki rekabet. (Tür içi rekabetin zıttı.)

**türleşme** Bir populasyonun, aralarında üreme izolasyonunun gerçekleştiği iki populasyona bölünme süreci.

## - U -

**ubikinon** [L. *ubique*: her yerde] Mitokondri solunum zincirinin hareketli olan elektron taşıyıcısı. Kloroplastlarda bulunan plastokinona benzerlik gösterir.

**ubikuitin** Proteozom tarafından yıkılması için teşhis edilmek üzere diğer hücresel proteinlere kovalent olarak bağlanmış olan bir küçük protein.

**uniporter** [L. *unus*: bir + *portal*: kapı aralığı, giriş] Tek bir maddeyi tek bir yönde taşıyan zar nakil proteini. (Antiporter ve simportera zıt.)

**upwelling zonu** Okyanusun daha derin tabakalarındaki soğuk ve besin maddeleri bakımından zengin olan suyun yüzeye yükselmesi.

**urasil (U)** RNA'nın nükleotidlerinde bulunan pirimidin bazı.

**uterus** [L. *utero*: rahim, dölyatağı] Memelilerde, yumurtayı kabul eden ve embriyonun erken gelişim döneminde beslenmesini sağlayan dişi üreme kanalının özelleşmiş bir bölümü. Aynı zamanda rahim adı da verilir.

**uterus döngüsü** Bayanlarda, endometriyumun gelecek olan bir blastosit için hazırlandığı aylık döngü. (Ovaryum döngüsünün zıttı.)

**uyarı** [L. *stimulare*: kışkırtmak] Bir yanıtın verilmesine neden olan bir şey; bir reseptör tarafından çevrede saptanan bazı şeyler.

**uyarılmış durum** Bir atom ya da molekülün enerji absorbladıktan sonraki durumu; bu durumda normaldekine göre daha fazla enerji içerirler. (En düşük enerjili durumunun zıttı.)

**uyum değeri** Bir genotipin ya da fenotipin, diğer genotip ya da fenotiplerin sonraki kuşakların genetik kompozisyonuna yapmış olduğu katkıya göre göreceli katkısı. (*Aynı zamanda bakınız* kapsamlı uyum değeri.)

**uyumlu evrim** Bir gen ailesinin bir kopyasındaki değişikliklerin gen ailesinin diğer kopyalarında çoğaltıldığı, tekrarlı genlerden oluşan gen ailesinin ortak evrimi.

**uyumsal açılım** Çeşitli ortamlarda yaşayan ve bu ortamları kullanma bakımından farklı özellikler sergileyen, birbirleriyle akraba olan bir dizi türün meydana gelmesiyle sonuçlanan bir evrimsel açılım olayı.

**uzama** (1) Moleküler biyolojide, transkripsiyon veya translasyon sırasında daha uzun RNA ya da protein yapmak üzere monomerlerin eklenmesi. (2) Bir bitki ekseninin ya da hücrenin özellikle uzunlamasına yönde büyümesi.

**uzlaşı sekansları** Birçok farklı gende ufak varyasyonlarla görünen kısa DNA parçaları.

**uzlaşma ekolojisi** Kullanılan toprakları, daha biyoçeşitlilik dostu yapma uygulaması.

**uzun gün bitkisi (LDP)** Çiçek açmak için uzun günlere (aslında, kısa gecelere) gereksinim duyan bitki.

**uzun süreli depresyon (LTD)** Süreklilik gösteren tekrarlanan düşük düzeyli uyarılara verilen cevaplarda uzun vadeli azalmanın olması. (Uzun süreli kuvvetlendirmenin zıttı.)

**uzun süreli kuvvetlendirme (LTP)** Bir şiddetli uyarılma döneminden sonra bir nöronun cevap vermesinde uzun vadeli artışın olması (Uzun süreli depresyonun zıttı.)

## - Ü -

**üre** Aralarında memelilerinde yer aldığı birçok hayvan tarafından boşaltım yoluyla atılan azotlu bileşik.

**üreme hücresi** [L. *germen*: yaratmak] Bir çok hücreli organizmanın üreme hücresi ya da gameti. (Gövde hücrelerinin zıttı.)

**üreme izolasyonu** Birbirinden farklılaşarak ayrılmış iki populasyonun artık gen alışverişi yapamaması durumu. Bu olay, türleşmeye yol açabilir.

**üreotelik** Azot içeren bileşiklerin (esas olarak proteinlerin) yıkımının son ürününün üre olduğu organizmalarla ilgili olan demek. (Ammonotelik ve urikotelikliğin zıttı.)

**üreter** Omurgalılarda böbrekten idrar torbasına ya da kloaka uzanan uzun kanal.

**üretra** Çoğu memelide, idrarı idrar torbasından dışarıya taşınmasını sağlayan ve erkek bireylerde genital kanal olarak hizmet eden kanal.

**ürik asit** Özellikle suyu tasarruf etmek zorunda olan kuşlar, böcekler ve sürüngenler gibi bazı hayvanlarda temel azotlu boşaltım ürünü olan bileşik.

**ürikotelik** Azot içeren bileşiklerin (esas olarak proteinlerin) yıkımının son ürününün ürik asit olduğu organizmalarla ilgili olan demek. (Ammonotelik ve üreotelikliğin zıttı.)

**üstsel büyüme** Bu büyüme şeklinde bir populasyondaki bireylerin sayısındaki artış; çoğalan canlıların büyüklüğünün geometrik tarzda artışının bir fonksiyonudur: daha fazla miktarda canlı, populasyonun daha hızlı büyümesi demektir. (Lojistik büyümenin zıttı.)

## - V -

**vajina** [L. kılıf] memeli dişilerinde üreme yolunun giriş kısmı.

**van der Waals kuvvetleri** bir atomun elektronlarının bir diğerinin çekirdeği ile etkileşiminden kaynaklanan atomlar arasındaki zayıf çekimler. Çekimlerin bu tipi, hidrojen bağlarınınkinin dörtte biri kadar kuvvete sahiptir.

**varol köprüsü (pons)** [L. *pons*: köprü] Medullanın önünde yer alan beyin sapının bir bölgesi.

**vas deferens** (çoğulu: vasa deferentia) Spermleri epididimisten üretraya nakleden kanal.

**vasa rekta** Böbreğin medullasındaki Henle kulplarına ve toplama kanallarına paralel uzanan kan damarları.

**vasküler** [L. *vasculum*: küçük damar] Hayvanlardaki kan damarları ve bitkilerdeki floem ve ksilem gibi içerisinde sıvı iletilen doku ya da organlarla ilgili demek.

**vasküler doku sistemi** Damarlı bitkilerde esas olarak ksilem ve floemden oluşmuş olan taşıma sitemi.

**vasküler kambiyum** [L. *cambiare*: alışveriş yapmak] Bitkide, sekonder ksilem ve floemi veren lateral meristem.

**vazopressin** *Bakınız* antidiüretik hormon.

**vejetatif meristem** Yaprakları üreten uç (apikal) meristem.

**vejetatif üreme** Gövdelerin, yaprakların ya da köklerin değişime uğramasıyla eşeysiz çoğalma.

**vejetatif** Üremeyle ilgili olamayan, çiçekle ilgili olmayan, ya da eşeysiz.

**vejetatif yarımküre** Bazı hayvan yumurtalarında, zigotların ve embriyoların aşağı kısmı; bu kısmın içerisinde bol miktarda besin maddesi yer alır. *Vejetatif kutup*, yumurta ya da embriyonun çok altındadır (tabanındadır). (Animal yarımkürenin zıttı.)

**vektör** (1) Başka bir türü etkileyen bir patojeni taşıyan, böcek gibi bir ajan. (2) Rekombinant DNA teknolojisinde klonlama amacıyla bir bakteriye sokulmuş DNA parçasını taşıyan plazmid ya da virüs.

**ven** [L. *vena*: kanal] Kanı kalbe döndüren kan damarı. (Atardamarın zıttı.)

**ventral** [L. *venter*: göbek] Vücudun karın tarafıyla ya da alt tarafıyla ilgili olan. (Dorsal tarafın zıttı.)

**venül** Kılcal damar yatağının kanını alan ve venlere bağlanmış olan küçük kan damarı. (Arteriyolün zıttı.)

**verimlilik ($m_x$)** Her bir dişi birey tarafından üretilen ortalama yavru sayısı.

**vernalizasyon** [L. *vernalis*: bahar] Sonunda çiçeklenmenin olması için geçirilmesi gerekli olan soğuk bir dönem boyunca meydana gelen olaylar.

**vestibular sistem** [L. *vestibulum*: kapalı bir pasaj] İç kulağın içerisinde yer alan ve başın konumundaki ve momentumundaki değişiklikleri hisseden, dengeyi ve motor becerileri etkileyen yapılar.

**vezikül** Sitoplazma içerisinde yer alan ve diğer organellerle ilişkili olan zarla kuşatılmış kesecikler; Golgi kompleksi bir örnektir.

**vikariyent olay** [L. *vicus*: değişiklik] Bir taksonun yayılış alanının, yayılışını engelleyen bazı engellerin uygulanmasıyla parçalara bölünmesi.

**villus** (çoğulu: villi) [L. *villus*: kaba tüyler ya da sakal] Bir zardan dışarıya doğru uzanan kıl benzeri çıkıntılar; örneğin, bağırsak duvarından çıkan çıkıntılar.

**virion** Bir hücreyi enfekte edebilme yeteneğine sahip minimum büyüklükte virüs partikülü.

**virülans** [L. *virus*: zehir, sümüksü sıvı] Bir patojenin hastalığa ve ölüme yol açma kabiliyeti.

**virüs** Çoğalmak için canlı hücrelere gereksinim duyan, nükleik asit ve proteinden (ve bazen lipid) meydana gelmiş olan herhangi bir ultramikroskopik partikül grubu.Virüsler, farklı hücresel türlerden birçok kez ortaya çıkmıştır.

**vital kapasite** Bir nefes alıp verme olayında alışverişi yapılan maksimum hava miktarı; tidal volüm, inspiratuar ve ekspiratuar rezerv volümlerinin toplamı.

**vitamin** [L. *vita*: yaşam] Bir canlının sentezleyemediği, fakat yine de az miktarlarda da olsa normal büyüme ve metabolizma için gerekli olan bir organik bileşik.

**vitellin zarf** Bir denizkestanesi yumurtasının iç kısmında yer alan protein içerikli koruyucu tabaka.

**vitellüs** [M.E. *yolke*: sarı] Hayvan yumurtalarında protein ve yağ bakımından zengin olan depolanmış besin maddesi.

**vitellüs kesesi** sürüngenlerde kuşlarda ve memelilerde, hipoblastın endoderminden gelişen embriyo dışı zar; bu zar vitellüsü kuşatır ve sindirir.

**vivipari** Bitkilerde erken çimlenme olayı.

**viviparlık** Yumurtanın döllenmesi ve embriyonun gelişmesinin anne vücudu içerisinde gerçekleştiği üreme şekli. (Oviparlığın zıttı.)

**voltaj-kapılı kanal** İçerisinde yer aldığı zarda belirli bir voltaj mevcut olduğunda açılan ya da kapanan kapılı kanal tipi.

**vomeronazal organ (VNO)** Amfibilerin, sürüngenlerin ve birçok memelinin burun epiteli içerisinde gömülü olup kimyasallara karşı duyarlı olan yapı.

**vücut planı** Bir hayvanın genel yapısı, onun organ sistemlerinin düzenlenişi ve onun kısımlarının bütünleşmiş işlevleri.

## - W -

**Wernicke alanı** İnsan beyninin temporal lobundaki bir bölge; bu bölge, konuşma dilinin duyusal yönleriyle ilgilidir.

**wood** Sekonder ksilem dokusu.

## - Y -

**yabanıl tip** Standart ya da referans olan tip için kullanılan genetik terimi. Bu standarttan sapanlar yabanıl ortamda bulunsa bile, ekseriyetle mutant olarak kabul edilirler. (Bu terminolojinin ekseriyetle insan genleri için uygulanmadığını not ediniz.)

**yağ asidi** Bir uzun polar olmayan hidrokarbon zinciri ve polar karboksil grubundan yapılmış molekül. Birçok lipid molekülünde bulunur.

**yağ** Oda sıcaklığında katı olan bir trigliserid. (Sıvı yağların zıttı.)

**yama kıstırma tekniği** Belirli bir kanaldan bir iyonun hareketinin çalışılmasına izin veren, zardan küçük bir yamayı izole etme tekniği.

**yan zincir** *Bakınız* R grubu.

**yanal çizgi** Balıklarda, içerisi suyla dolu bir kanal ve derinin yüzeyinin altında her bir tarafta devam eden kıl hücrelerinden oluşmuş duyu sistemi; bu sistem, çevredeki suyun dalgalanmasını hisseder.

**yangı** Patojenlere karşı özgün olmayan bir savunma mekanizması; kızarıklık, şişkinlik, ağrı ve artan ateş ile karakterizedir.

**yanlış anlamlı mutasyon** Gen sekansındaki bir değişiklik nedeniyle kodonda meydana gelen değişikliğin bu kodonun özelleşmiş olduğu amino asitte bir değişikliğe yol açması. (Çerçeve kayması mutasyonu, anlamsız mutasyon ve sessiz mutasyonla karşılaştırınız.)

**yanlış eşleşme onarımı DNA** replikasyon geçirdikten sonra DNA'yı tarayarak yanlış eşleşmiş herhangi bir baz çifti varsa onu düzelten mekanizma.

**yapay seçilim** Bitki ve hayvan yetiştiricilerinin istenilen özelliklere sahip bireyleri seçmesi.

**yapısal gen** Gen ifade edilmesinin düzenlenmesinde yer almayan bir proteinin birincil yapısını şifreleyen gen.

**yapısal izomerler** Aynı çeşit ve aynı sayıda atomdan oluşmuş, ancak atomların farklı bağlanmış olduğu moleküller.

**yapısal motif** Bir büyük molekülün kısmı olan üç boyutlu yapısal eleman. Örneğin, DNA bağlayan proteinlerde dört yaygın motif vardır: sarmal-dönüş-sarmal, çinko parmak, lösin fermuar ve sarmal-ilmek-sarmal.

**yapışkan uçlar** İki iplikçikli DNA'nın bir parçası üzerinde, bir restriksiyon endonükleazın eylemiyle üretilen kısa, komplementer, bir-iplikçikli bölge. Yapışkan uçlar, farklı kaynaklardan gelen DNA parçalarının birleştirilmesini kolaylaştırır.

**yaprak** Bitkilerde fotosentezin yapıldığı ana organ.

**yaprak döken** [L. *deciduus*: dökülme] Yapraklarını döken fakat kendisi ölmeyen bir odunsu bitki.

**yaprak taslağı** Sürgün uç meristeminin yan tarafında yer alan ve sonunda bir yaprağa gelişecek olan çıkıntı.

**yardımcı pigmentler** Fotosentez için, ışığı absorblayan ve klorofillere enerji aktaran pigmentler.

**yardımcı T hücreleri** *Bakınız* T-yardımcı hücreleri.

**yardımcı üreme teknolojileri (ART'ler)** Yumurtalıktan döllenmemiş yumurtayı alıp, vücut dışında bir sperm ile birleştirdikten sonra döllenmiş yumurtayı ya da yumurta-sperm karışımını, gelişimin gerçekleşebilmesi için dişi üreme kanalında uygun bir yere yerleştirilmesini içeren birkaç işlemden herhangi biri.

**yarı korumalı replikasyon** DNA'nın sentezlenme şekli. İkili sarmaldaki iki eş iplikçikten her biri, yeni eş iplikçik için kalıp olarak iş görür. Onun için, replikasyondan sonra, her bir ikili sarmal, bir tane yeni ve bir tane eski iplikçikten meydana gelir.

**yarı ömür** Bir radyoaktif izotop örneğinin yarısının, kendisinin radyoaktif olmayan kararlı formuna dönüşmesi için gerekli olan zaman süresi; bir ilaç ya da diğer bir madde için, başlangıç dozunun yarısına ulaşmak için gerekli süre.

**yarı parazit (hemiparazit)** Fotosentez yapabilen fakat suyu ve mineral besin maddelerini yaşayan bir başka bitkinin gövdesinden elde eden parazitik bitki. (Tam parazitin zıttı.)

**yaş yapısı** Bir populasyondaki bireylerin, yaş gruplarına göre dağılımı.

**yaşam döngüsü** Bir organizmanın döllenme anından (ya da eşeysiz kuşaktan) onun üremeye başlayacağı zamana kadar geçirdiği tüm yaşam süresi.

**yaşam öyküsü stratejileri** Bir organizmanın zamanını ve enerjisini büyüme, bakım ve üreme arasında paylaştırma tarzı.

**yavaş-dalga uykusu** EEG'deki yüksek-genlik ve yavaş frekanslı dalgalarla karakterize olan onarıcı derin uyku durumu.

**yemek borusu (özofagus)** [Yunancada *oisophagus*: yemek borusu] Sindirim kanalının yutak ve mide arasında kalan bölümü.

**yer değiştirebilen elemanlar** Aynı ya da farklı bir kromozom üzerindeki başka bir lokusa gidebilen ya da başka bir lokusta kopyalar üretebilen bir DNA parçası.

**yıkım ürünleriyle repressiyon** Bol miktarda glukoz bulunduğunda, diğer enerji kaynaklarının yıkımından sorumlu katabolik enzimlerin sentezinin azaltılması olayı.

**yıllık bitki** Yaşam döngüsünü bir büyüme sezonunda tamamlayan bitki. (İki yıllık ve çok yıllığın zıttı.)

**yıllık ritimler (sirkannual ritimler)** [L. *circa*: yaklaşık + *annus*: yıl] Yıllık bazda tekrarlanan büyüme ya da aktivite ritmi.

**yoğunluğa-bağımlı olmayan** Populasyon yoğunluğundan bağımsız olarak populasyon büyüklüğünü etkileyen bir faktörle ilgili.

**yoğunluk-bağımlı** Populasyon yoğunluğundaki artışla orantılı olarak populasyon büyüklüğünü etkileyen bir faktörle ilgili.

**yönelik seçme** Populasyondaki fenotip dağılımının bir ucundakilerin tercih edildiği doğal seçme tipi. (Bölücü seçme ve dengeleyici seçmenin zıttı.)

**yumurta dökme** *Bakınız* dış döllenme.

**yumurta** Eşeyli üreyen tüm canlılardaki dişi gamet; kuşlarda sürüngenlerde ve diğer bazı omurgalılarda içerisinde embriyonik gelişimin erken evrelerinin geçirildiği yapı. Ovum ya da amniyotik yumurtaya *da bakınız*.

**yumurta kanalı (ovidukt)** Memelilerde yumurtaları rahme taşımaya ya da vücut dışarısına taşımaya hizmet eden tüp.

**yumurtlama (ovulasyon)** Yumurtalıktan bir yumurtanın salınması.

**yutak** [Yunancada boğaz demek] Sindirim kanalının ağız ve yemek borusu arasında kalan kısmı.

**yüksek verimli dizileme** Birçok DNA fragmentinin paralel olarak sekanslandığı, mikro ölçekli hızlı DNA sekanslama olayı.

**yüksek-dansiteli lipoproteinler (HDL)** Kolesterolü dokulardan alan ve karaciğere taşıyan lipoproteinler; HDL'ler kalp damar sağlığı için iyi olan "iyi" lipoproteinlerdir.

**yükseltgenme (oksidasyon)** Bir kimyasal reaksiyonda görece elektron kaybedilmesi; bir iyon oluşturmak üzere elektronun tamamen kaybedilmesi ya da oksijen gibi daha büyük ilgiye sahip olan maddelerle elektronların paylaşılması. Biyolojik olanların da arasında yer aldığı çoğu yükseltgenme olaylarında enerji salınımı meydana gelir. (İndirgenmenin zıttı.)

**yüzey alanı-hacim oranı** herhangi bir hücre, organizma, ya da geometrik katı cisim için yüzey alanının hacme oranı; bu, bir hücrenin ya da bir organizmanın erişebileceği üst sınırı belirlemede önemli bir faktördür.

**yüzey gerilimi** Sıvının yüzeyinde moleküller arası çekim kuvveti; özellikle su içinde önemlidir.

## Z

**zamansal birikim** Bir postsinaptik hücredeki aksiyon potansiyellerinin üretilmesi ya da inhibisyonunda, postsinaptik hücre üzerindeki bir noktanın hızlı olarak artarda üretilen depolarizasyonların ve hiperpolarizasyonların birbirini etkilemesi. (Mekansal birikimin zıttı.)

**zar potansiyeli** Bir hücrenin iç ve dış tarafı arasındaki elektriksel yükteki farklılık; bu farklılığa iyonların dağılımındaki farklılık neden olur.

**zarflı virüs** Konak hücre kaynaklı bir fosfolipid zar ile kaplanmış olan virüs.

**zarsı kemik** Bağ dokusunun oluşturduğu bir yapıdan gelişen kemik tipi. (Kıkırdaktan gelişen kemiğin zıttı.)

**zeaksantin** Bitki stomalarının açılmasında rol alan mavi ışık reseptörü.

**zigot** [Yunancada *zygotos*: birleştirmek] İki gametin birleşmesiyle oluşan hücre; bu hücrede gamet çekirdekleri birbiriyle kaynaşır. Diploid jenerasyonun en ilk evresi.

**zigotun segmentasyonu** Bir hayvan zigotunun ilk hücre bölünmesi. *Aynı zamanda* tam segmentasyona ve tam olmayan segmentasyona da bakınız.

**zimojen** Bir sindirim enziminin aktif olmayan öncülü; bu öncül enzim, sindirim kanalı boşluğuna salgılanır ve bir proteaz tarafından bölünerek aktif forma dönüştürülür.

**zona pellusida** Memelilerde yumurta ovaryumdan salındığında onun etrafını saran jelimsi madde.

**zoospor** [Yunancada *zoon*: hayvan + *spora*: tohum] Alglerde ve mantarlarda, herhangi bir yüzücü spor. Diploid ya da haploid olabilir.

**zorunlu anaerob** Oksijene ($O_2$) maruz kaldığında yaşamını sürdüremeyen bir anaerobik prokaryot.

α **(alfa) heliks** Proteinlerin ikincil yapısının yaygın tipi; sağ-el yönünde spiral.

β **(beta) pilili tabaka** Proteinlerin bir çeşit ikincil yapısı; birbirine anti paralel uzanan polipeptid bölgeleri arasındaki hidrojen bağları sayesinde meydana gelir.

# Şekil Alıntıları

**Kapak**: © Dr. Merlin D. Tuttle/Photo Researchers, Inc.
**Frontispiece**: © Art Wolfe/www.artwolfe.com.

**Bölüm numaraları arkasında görülen fotoğraflar:**
**Kısım 1** *HMS Beagle*: Painting by Ronald Dean, reproduced by permission of the artist and Richard Johnson, Esquire.
**Kısım 2** *Plant cells*: © Ed Reschke/Peter Arnold Inc.
**Kısım 3** *Stoma*: © Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc.
**Kısım 4** *Anaphase*: © Nasser Rusan.
**Kısım 5** *Sheep*: © Roddy Field, the Roslin Institute.
**Kısım 6** *Trilobite*: Courtesy of the Amherst College Museum of Natural History and the Trustees of Amherst College.
**Kısım 7** *Diatoms*: © Scenics & Science/Alamy.
**Kısım 8** *Flowers*: © Ed Reschke/Peter Arnold Inc.
**Kısım 9** *Leopard*: Courtesy of Andrew D. Sinauer.
**Kısım 10** *Hummingbird*: © Yufeng Zhou/istockphoto.com.

## İçindekiler
p. xxi: © Corbis RF/AGE Fotostock.
p. xxiii: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc.
p. xxiv: © G. Brad Lewis/AGE Fotostock.
p. xxvi: © Dr. Alexey Khodjakov/Photo Researchers, Inc.
p. xxvii: © louise murray/Alamy.
p. xxviii: From B. Palenik et al. 2003. *Nature* 424: 1037.
p. xxx: Courtesy of Andrew D. Sinauer.
p. xxxii: © Ervin Monn/Shutterstock.
p. xxxiv: © Muriel Lasure/Shutterstock.
p. xxxv: © Heather A. Craig/Shutterstock.
p. xxxvii: Courtesy of Jane Sinauer.
p. xxxviii: © Christian Anthony/istockphoto.com.
p. xxxix: © PaulTessier/istockphoto.com.
p. xli: © Marina Cano Trueba/Shutterstock.
p. xlii: © Shutterstock.
p. xliii: © Herbert Hopfensperger/AGE Fotostock.

**Bölüm 1** *Frogs*: © Pete Oxford/Minden Pictures. *T. Hayes*: © Pamela S. Turner. 1.1A: © Eye of Science/SPL/Photo Researchers, Inc. 1.1B: Science Photo Library/Photolibrary.com. 1.1C: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. 1.1D: © Frans Lanting. 1.1E: © Glen Threlfo/Auscape/Minden Pictures. 1.1F: © Piotr Naskrecki/Minden Pictures. 1.1G: © Tui De Roy/Minden Pictures. 1.2A: From R. Hooke, 1664. *Micrographia*. 1.2B: © John Durham/SPL/Photo Researchers, Inc. 1.2C: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. 1.3 *Maple*: © Simon Colmer & Abby Rex/Alamy. 1.3 *Spruce*: David McIntyre. 1.3 *Lily pad*: © Pete Oxford/Naturepl.com. 1.3 *Cucumber*: David McIntyre. 1.3 *Pitcher plant*: © Nick Garbutt/Naturepl.com. 1.5A: © Frans Lanting. 1.5B: © Stefan Huwiler/Rolfnp/Alamy. 1.6 *Organism*: © Nico Smit/istockphoto.com. 1.6 *Population*: © blickwinkel/Alamy. 1.6 *Community*: © Georgie Holland/AGE Fotostock. 1.6 *Biosphere*: Courtesy of NASA. 1.7: © P&R Fotos/AGE Fotostock. 1.9: © Michael Abbey/Visuals Unlimited, Inc. 1.11: Courtesy of Wayne Whippen. 1.13: From T. Hayes et al., 2003. *Environ. Health Perspect.* 111: 568.

**Bölüm 2** *Hair*: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. *Barber*: © Digital Vision/Alamy. 2.3: From N. D. Volkow et al., 2001. *Am. J. Psychiatry* 158: 377. 2.14: © Pablo H Caridad/Shutterstock. 2.15: © Denis Miraniuk/Shutterstock.

**Bölüm 3** *T. Rex*: © The Natural History Museum, London. *Chicken*: David McIntyre. 3.8: Data from PDB 1IVM. T. Obita, T. Ueda, & T. Imoto, 2003. *Cell. Mol. Life Sci.* 60: 176. 3.10A: Data from PDB 2HHB. G. Fermi et al., 1984. *J. Mol. Biol.* 175: 159. 3.16C *left*: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. 3.16C *middle*: © Ken Wagner/Visuals Unlimited. 3.16C *right*: © CNRI/SPL/Photo Researchers, Inc. 3.17 *Cartilage*: © Robert Brons/Biological Photo Service. 3.17 *Beetle*: © Scott Bauer/USDA.

**Bölüm 4** *Phoenix*: Courtesy of NASA/JPL/UA/Lockheed Martin. *Ice*: Courtesy of NASA/JPL-Caltech/University of Arizona/Texas A&M University. 4.4: Data from S. Arnott & D. W. Hukins, 1972. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 47(6): 1504. 4.8: Courtesy of the Argonne National Laboratory. 4.13B: Courtesy of Janet Iwasa, Szostak group, MGH/Harvard. 4.14: © Stanley M. Awramik/Biological Photo Service. 4.14 *inset*: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc.

**Bölüm 5** *Heart cell*: © Roger J. Bick & Brian J. Poindexter/UT-Houston Medical School/Photo Researchers, Inc. *Surgery*: © The Stock Asylum, LLC/Alamy. 5.1: After N. Campbell, 1990. *Biology*, 2nd Ed., Benjamin Cummings. 5.1 *Protein*: Data from PDB 1IVM. T. Obita, T. Ueda, & T. Imoto, 2003. *Cell. Mol. Life Sci.* 60: 176. 5.1 *T4*: © Dept. of Microbiology, Biozentrum/SPL/Photo Researchers, Inc. 5.1 *Bacterium*: © Jim Biddle/Centers for Disease Control. 5.1 *Plant cells*: © Michael Eichelberger/Visuals Unlimited, Inc. 5.1 *Frog egg*: David McIntyre. 5.1 *Bird*: © Steve Byland/Shutterstock. 5.1 *Baby*: Courtesy of Sebastian Grey Miller. 5.3 *Light microscope*: © Radu Razvan/Shutterstock. 5.3 *Bright-field*: Courtesy of the IST Cell Bank, Genoa. 5.3 *Phase-contrast*: © Michael W. Davidson, Florida State U. 5.3 *Stained*: © Richard J. Green/SPL/Photo Researchers, Inc. 5.3 *Confocal*: © Dr. Gopal Murti/SPL/Photo Researchers, Inc. 5.3 *Electron microscope*: © Sinclair Stammers/Photo Researchers, Inc. 5.3 *TEM*: © Dr. Gopal Murti/Visuals Unlimited. 5.3 *SEM*: © K. R. Porter/SPL/Photo Researchers, Inc. 5.3 *Freeze-fracture*: © D. W. Fawcett/Photo Researchers, Inc. 5.4: © J. J. Cardamone Jr. & B. K. Pugashetti/Biological Photo Service. 5.5A: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 5.5B: Courtesy of David DeRosier, Brandeis U. 5.7 *Mitochondrion*: © K. Porter, D. Fawcett/Visuals Unlimited. 5.7 *Cytoskeleton*: © Don Fawcett, John Heuser/Photo Researchers, Inc. 5.7 *Nucleolus*: © Richard Rodewald/Biological Photo Service. 5.7 *Peroxisome*: © E. H. Newcomb & S. E. Frederick/Biological Photo Service. 5.7 *Cell wall*: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. 5.7 *Ribosome*: From M. Boublik et al., 1990. *The Ribosome*, p. 177. Courtesy of American Society for Microbiology. 5.7 *Centrioles*: © Barry F. King/Biological Photo Service. 5.7 *Plasma membrane*: Courtesy of J. David Robertson, Duke U. Medical Center. 5.7 *Rough ER*: © Don Fawcett/Science Source/Photo Researchers, Inc. 5.7 *Smooth ER*: © Don Fawcett, D. Friend/Science Source/Photo Researchers, Inc. 5.7 *Chloroplast*: © W. P. Wergin, E. H. Newcomb/Biological Photo Service. 5.7 *Golgi apparatus*: Courtesy of L. Andrew Staehelin, U. Colorado. 5.8: © D. W. Fawcett/Photo Researchers, Inc. 5.9A: © Barry King, U. California, Davis/Biological Photo Service. 5.9B: © Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc. 5.10: © B. Bowers/Photo Researchers, Inc. 5.11: © Sanders/Biological Photo Service. 5.12: © K. Porter, D. Fawcett/Visuals Unlimited. 5.13 *left*: © W. P. Wergin, E. H. Newcomb/Biological Photo Service. 5.13 *right*: © W. P. Wergin/Biological Photo Service. 5.14A: © Michael Eichelberger/Visuals Unlimited, Inc. 5.14B: © Ed Reschke/Peter Arnold Inc. 5.14C: © Gerald & Buff Corsi/Visuals Unlimited. 5.15A: David McIntyre. 5.15A *inset*: © Richard Green/Photo Researchers, Inc. 5.15B: David McIntyre. 5.15B *inset*: Courtesy of R. R. Dute. 5.16: Courtesy of M. C. Ledbetter, Brookhaven National Laboratory. 5.17: Courtesy of Vic Small, Austrian Academy of Sciences, Salzburg, Austria. 5.19: Courtesy of N. Hirokawa. 5.20A *upper*: © SPL/Photo Researchers, Inc. 5.20A *lower*, 5.20B: © W. L. Dentler/Biological Photo Service. 5.22: From N. Pollock et al., 1999. *J. Cell Biol.* 147: 493. Courtesy of R. D. Vale. 5.23: © Michael Abbey/Visuals Unlimited. 5.24: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. 5.25 *left*: Courtesy of David Sadava. 5.25 *upper right*: From J. A. Buckwalter & L. Rosenberg, 1983. *Coll. Rel. Res.* 3: 489. Courtesy of L. Rosenberg. 5.25 *lower right*: © J. Gross, Biozentrum/SPL/Photo Researchers, Inc. 5.27: Courtesy of Noriko Okamoto and Isao Inouye.

**Bölüm 6** *Patient*: From Alzheimer, A. 1906. Über einen eigenartigen schweren Erkrankungsprozess der Hirnrinde. *Neurologisches Centralblatt* 23: 1129. *Plaques*: © G. W. Willis/Photolibrary.com. 6.2: After L. Stryer, 1981. *Biochemistry*, 2nd Ed., W. H. Freeman. 6.4: © D. W. Fawcett/Photo Researchers, Inc. 6.7A: Courtesy of D. S. Friend, U. California, San Francisco. 6.7B: Courtesy of Darcy E. Kelly, U. Washington. 6.7C: Courtesy of C. Peracchia. 6.10A *left*: © Stanley Flegler/Visuals Unlimited, Inc. 6.10A *center*: © David M. Phillips/Photo Researchers, Inc. 6.10B *left*:

© Ed Reschke/Peter Arnold Inc. 6.13: From G. M. Preston et al., 1992. *Science* 256: 385. 6.19: From M. M. Perry, 1979. *J. Cell Sci.* 39: 26.

**Bölüm 7** *Voles*: Courtesy of Todd Ahern. *Oxytocin*: Data from PDB 1NPO. J. P. Rose et al., 1996. *Nat. Struct .Biol.* 3: 163. 7.3: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. 7.4: Data from PDB 3EML. V. P. Jaakola et al., 2008. *Science* 322: 1211. 7.16: © Stephen A. Stricker, courtesy of Molecular Probes, Inc.

**Bölüm 8** *Dairy*: © Bob Randall/istockphoto.com. *Maasai*: ©blickwinkel/Alamy.
8.1: Courtesy of Violet Bedell-McIntyre. 8.5B: © Satoshi Kuribayashi/OSF/Photolibrary.com. 8.11A: Data from PDB 1AL6. B. Schwartz et al., 1997. 8.11B: Data from PDB 1BB6. V. B. Vollan et al., 1999. *Acta Crystallogr. D. Biol. Crystallogr.* 55: 60. 8.11C: Data from PDB 1AB9. N. H. Yennawar, H. P. Yennawar, & G. K. Farber, 1994. *Biochemistry* 33: 7326. 8.13: Data from PDB 1IG8 (P. R. Kuser et al., 2000. *J. Biol. Chem.* 275: 20814) and 1BDG (A. M. Mulichak et al., 1998 *Nat. Struct. Biol.* 5: 555).

**Bölüm 9** *Marathoners*: © Chuck Franklin/Alamy. *Mouse*: © Royalty-Free/Corbis. 9.9: From Y. H. Ko et al., 2003. *J. Biol. Chem.* 278: 12305. Courtesy of P. Pedersen.

**Bölüm 10** *Rainforest*: © Jon Arnold Images/Photolibrary.com. *FACE*: Courtesy of David F. Karnosky. 10.1: © Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc. 10.6: © Martin Shields/Alamy. 10.13: Courtesy of Lawrence Berkeley National Laboratory. 10.17A: © E. H. Newcomb & S. E. Frederick/Biological Photo Service. 10.21: © Aflo Foto Agency/Alamy.

**Bölüm 11** *Cells*: © Parviz M. Pour/Photo Researchers, Inc. *Model*: Data from PDB 1GUX. J. Lee et al., 1998. *Nature* 391: 859. 11.1A: © SPL/Photo Researchers, Inc. 11.1B: © Biodisc/Visuals Unlimited/Alamy. 11.1C: © Robert Valentic/Naturepl.com. 11.2B: © John J. Cardamone Jr./Biological Photo Service. 11.8 *Chromosome*: Courtesy of G. F. Bahr. 11.8 *Nucleus*: © D. W. Fawcett/Photo Researchers, Inc. 11.9 *inset*: © Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc. 11.10B: © Conly L. Rieder/Biological Photo Service. 11.11: © Nasser Rusan. 11.13A: © T. E. Schroeder/Biological Photo Service. 11.13B: © B. A. Palevitz, E. H. Newcomb/Biological Photo Service. 11.14A: © Dr. John Cunningham/Visuals Unlimited. 11.14B: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. 11.15 *left*: © Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc. 11.15 *center*: David McIntyre. 11.15 *right*: © Gerry Ellis, DigitalVision/PictureQuest. 11.16: Courtesy of Dr. Thomas Ried and Dr. Evelin Schröck, NIH. 11.17: © C. A. Hasenkampf/Biological Photo Service. 11.18: Courtesy of J. Kezer. 11.22A: © Gopal Murti/Photo Researchers, Inc. 11.23: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc.

**Bölüm 12** *Vavilov*: Courtesy of the Library of Congress/New York World-Telegram & Sun Collection. *Harvest*: © Paul Nevin/Photolibrary.com. 12.1: © the Mendelianum. 12.11: Courtesy the American Netherland Dwarf Rabbit Club. 12.14: Courtesy of Madison, Hannah, and Walnut. 12.15: Courtesy of the Plant and Soil Sciences eLibrary (http://plantandsoil.unl.edu); used with permission from the Institute of Agriculture and Natural Resources at the University of Nebraska. 12.16: © Grant Heilman Photography/Alamy. 12.17: © Peter Morenus/U. of Connecticut. 12.26A: Courtesy of L. Caro and R. Curtiss.

**Bölüm 13** *Velociraptor*: © Joe Tucciarone/Photo Researchers, Inc. *DNA art*: © Simon Fraser/Karen Rann/SPL/Photo Researchers, Inc. 13.3: © Biozentrum, U. Basel/SPL/Photo Researchers, Inc. 13.6 *X-ray crystallograph*: Courtesy of Prof. M. H. F. Wilkins, Dept. of Biophysics, King's College, U. London. 13.6B: © CSHL Archives/Peter Arnold, Inc. 13.8A: © A. Barrington Brown/Photo Researchers, Inc. 13.8B: Data from S. Arnott & D. W. Hukins, 1972. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 47(6): 1504. 13.14A: Data from PDB 1SKW. Y. Li et al., 2001. *Nat. Struct. Mol. Biol.* 11: 784. 13.20C:
© Dr. Peter Lansdorp/Visuals Unlimited.

**Bölüm 14** *Mycobacterium*: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. *Ethiopia*: © Jenny Matthews/Alamy. 14.3: Data from PDB 1I3Q. P. Cramer et al., 2001. *Science* 292: 1863. 14.9: From D. C. Tiemeier et al., 1978. *Cell* 14: 237. 14.12: Data from PDB 1EHZ. H. Shi & P. B. Moore, 2000. *RNA* 6: 1091. 14.14: Data from PDB 1GIX and 1G1Y. M. M. Yusupov et al., 2001. *Science* 292: 883. 14.18B: Courtesy of J. E. Edström and *EMBO J.*

**Bölüm 15** *Destruction*: © Suzanne Plunkett/AP Images. *Baby* 81: © Gemunu Amarasinghe/AP Images. 15.3: © Stanley Flegler/Visuals Unlimited, Inc. 15.8: © Philippe Plailly/Photo Researchers, Inc. 15.10: Bettmann/CORBIS. 15.11 *Butterfly*: © Bershadsky Yuri/Shutterstock. 15.11 *Bacteria*: Courtesy of Janice Haney Carr/CDC. 15.11 *Fungus*: © Warwick Lister-Kaye/istockphoto.com. 15.17: From C. Harrison et al., 1983. *J. Med. Genet.* 20: 280. 15.19: © Simon Fraser/Photo Researchers, Inc.

**Bölüm 16** *Alcoholic*: © LJSphotography/Alamy. *CREB*: Data from PDB 1T2K. D. Panne et al., 2004. *EMBO J.* 23: 4384. 16.2A: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 16.2B: © Lee D. Simon/Photo Researchers, Inc. 16.6: © NIBSC/Photo Researchers, Inc. 16.21A: Courtesy of the Centers for Disease Control.

**Bölüm 17** *Mastiff and chihuahua*: © moodboard RF/Photolibrary.com. *Whippets*: © Stuart Isett/Anzenberger/Eyevine. 17.3: © Sam Ogden/Photo Researchers, Inc. 17.5: Based on an illustration by Anthony R. Kerlavage, Institute for Genomic Research. *Science* 269: 449 (1995). 17.12: Courtesy of O. L. Miller, Jr. 17.17: From P. H. O'Farrell, 1975. *J. Biol. Chem.* 250: 4007. Courtesy of Patrick H. O'Farrell.

**Bölüm 18** *Kuwait*: © K. Bry—UNEP/Peter Arnold Inc. *A. Chakrabarty*: © Ted Spiegel/Corbis. 18.5: © Martin Shields/Alamy. 18.15: Courtesy of the Golden Rice Humanitarian Board, www.goldenrice.org. 18.16: Courtesy of Eduardo Blumwald.

**Bölüm 19** *Horse*: © Benoit Photo. *Centrifuge*: Courtesy of Cytori Therapeutics. 19.4: © Roddy Field, the Roslin Institute. 19.11A: From J. E. Sulston & H. R. Horvitz, 1977. *Dev. Bio.* 56: 100. 19.14C: Courtesy of J. Bowman. 19.17: Courtesy of W. Driever and C. Nüsslein-Vollhard. 19.18B: Courtesy of C. Rushlow and M. Levine. 19.18C: Courtesy of T. Karr. 19.18D: Courtesy of S. Carroll and S. Paddock. 19.20: Courtesy of F. R. Turner, Indiana U.

**Bölüm 20** *Fly head*: © Science Photo Library RF/Photolibrary.com. *Mutant leg*: From G. Halder et al., 1995. *Science* 267: 1788. Courtesy of W. J. Gehring and G. Halder. 20.1 *Mouse*: © orionmystery@flickr/Shutterstock. 20.1 *Fly*: David McIntyre. 20.1 *Shark*: © Kristian Sekulic/Shutterstock. 20.1 *Squid*: © Gergo Orban/Shutterstock. 20.3: © David M. Phillips/Photo Researchers, Inc. 20.5: © Bone Clones, www.boneclones.com. 20.6: Courtesy of J. Hurle and E. Laufer. 20.7: Courtesy of J. Hurle. 20.8 *Cladogram*: After R. Galant & S. Carroll, 2002. *Nature* 415: 910. 20.8 *Insect*: © Stockbyte/PictureQuest. 20.8 *Centipede*: © Burke/Triolo/Brand X Pictures/PictureQuest. 20.9: From M. Kmita and D. Duboule, 2003. *Science* 301: 331. 20.10: © Neil Hardwick/Alamy. 20.11: © Rob Valentic/ANTPhoto.com. 20.12A: © Erick Greene. 20.12B: Courtesy of John Gruber. 20.13: © Nigel Cattlin, Holt Studios International/
Photo Researchers, Inc. 20.15: Courtesy of Mike Shapiro and David Kingsley.

**Bölüm 21** *Pandemic*: Courtesy of the Naval Historical Foundation. *Researcher*: Courtesy of James Gathany/Centers for Disease Control. 21.1A: Painting by Ronald Dean, reproduced by permission of the artist and Richard Johnson, Esquire. 21.2A: © Luis César Tejo/Shutterstock. 21.2B: © Duncan Usher/Alamy. 21.2C: © PetStockBoys/Alamy. 21.2D: © Arco Images GmbH/Alamy. 21.9A: © Tom Ulrich/OSF/Photolibrary.com. 21.9B: © Kim Karpeles/
Alamy. 21.11: David McIntyre. 21.14: Courtesy of David Hillis. 21.16: © Jason Gallier/Alamy. 21.17: David McIntyre. 21.21A: © Reinhard Dirscherl/WaterFrame - Underwater Images/Photolibrary.com. 21.21B: © Marevision/AGE Fotostock. 21.22 *Snake*: © Joseph T. Collins/Photo Researchers, Inc. 21.22 *Newt*: © Robert Clay/Visuals Unlimited.

**Bölüm 22** *HIV*: © James Cavallini/Photo Researchers, Inc. *Chimpanzees*: © John Cancalosi/Naturepl.com. 22.6A: Courtesy of William Jeffery. 22.6B: © Jurgen Freund/Naturepl.com. 22.6C: © Michael & Patricia Fogden/Minden Pictures. 22.6D: © Mark Kostich/Shutterstock. 22.8: © Larry Jon Friesen. 22.10: © Alexandra Basolo. 22.13A: © Krieger, C./AGE Fotostock. 22.13B: © Krieger, C./AGE Fotostock. 22.13C: © Ed Reschke/Peter Arnold Inc.

**Bölüm 23** *Cuatro Cienegas*: © George Grall/National Geographic. *Fly*: © Dr. David Phillips/Visuals Unlimited, Inc. 23.1A *left*: © R. L. Hambley/Shutterstock. 23.1A *right*: © Frank Leung/istockphoto.com. 23.1B: © Norman Bateman/istockphoto.com. 23.10: © OSF/Photolibrary.com. 23.11 *G. olivacea*: © Charles Melton/Visuals Unlimited, Inc. 23.11 *G. carolinensis*: © Michael Redmer/Visuals Unlimited, Inc. 23.12A: © Yufeng Zhou/istockphoto.com. 23.12B: © P01017 Desmette Frede/AGE Fotostock. 23.12C: © J. S. Sira/

Photolibrary.com. 23.12D: © Daniel L. Geiger/SNAP/Alamy. 23.13: Courtesy of Donald A. Levin. 23.14: © Boris I. Timofeev/Pensoft. 23.16A: © Tony Tilford/Photolibrary.com. 23.16B: © W. Peckover/VIREO. 23.17 *Madia*: © Peter K. Ziminsky/Visuals Unlimited. 23.17 *Argyroxiphium*: © Ron Dahlquist/Pacific Stock/Photolibrary.com. 23.17 *Wilkesia*: © Gerald D. Carr. 23.17 *Dubautia*: © Noble Proctor/The National Audubon Society Collection/Photo Researchers, Inc.

**Bölüm 24** *Electric fish*: © Jane Burton/Naturepl.com. *Ray*: © David Fleetham/Alamy. 24.3: *Rice*: data from PDB 1CCR. H. Ochi et al., 1983. *J. Mol. Biol.* 166: 407. *Tuna*: data from PDB 5CYT. T. Takano, 1984. 24.4: From P. B. Rainey & M. Travisano, 1998. *Nature* 394: 69. © Macmillan Publishers Ltd. 24.7A *Langur*: © blickwinkel/Alamy. 24.7A *Longhorn*: Courtesy of David Hillis. 24.7B: © M. Graybill/J. Hodder/Biological Photo Service.

**Bölüm 25** *Meganeura*: © Graham Cripps/NHMPL. *Modern dragonfly*: © Natasha Litova/istockphoto.com. *Grand Canyon*: © Tim Fitzharris/Minden Pictures. 25.4A: Photos courtesy of P.F. Hoffman, Geological Survey of Canada. 25.4B: © Robin Smith/Photolibrary.com. 25.8: © Martin Bond/SPL/Photo Researchers, Inc. 25.9: David McIntyre. 25.11 *left*: © Ken Lucas/Visuals Unlimited. 25.11 *center*: © The Natural History Museum, London. 25.11 *right*: Courtesy of Martin Smith. 25.12 *Cambrian*: © John Sibbick/NHMPL. 25.12 *Marella*: Courtesy of the Amherst College Museum of Natural History, The Trustees of Amherst College. 25.12 *Ottoia*: © Alan Sirulnikoff/Photo Researchers, Inc. 25.12 *Anomalocaris*: © Kevin Schafer/Alamy. 25.12 *Devonian*: © Tom McHugh/Field Museum, Chicago/Photo Researchers, Inc. 25.12 *Codiacrinus*: Courtesy of the Amherst College Museum of Natural History, The Trustees of Amherst College. 25.12 *Phacops*: Courtesy of the Amherst College Museum of Natural History, The Trustees of Amherst College. 25.12 *Eridophyllum*: © Mark A. Schneider/Photo Researchers, Inc. 25.12 *Nautiloid*: © The Natural History Museum, London. 25.12 *Permian*: © John Sibbick/NHMPL. 25.12 *Cacops*: © Albert Copley/Visuals Unlimited, Inc. 25.12 *Walchia*: © The Natural History Museum, London. 25.12 *Triassic*: © OSF/Photolibrary.com. 25.12 *Ferns*: © Ken Lucas/Visuals Unlimited. 25.12 *Coelophysis*: © Ken Lucas/Visuals Unlimited. 25.12 *Cretaceous*: © OSF/Photolibrary.com. 25.12 *Gryposaurus*: Courtesy of the Amherst College Museum of Natural History, The Trustees of Amherst College. 25.12 *Magnolia*: © The Natural History Museum, London. 25.12 *Tertiary*: © Publiphoto/Photo Researchers, Inc. 25.12 *Hyracotherium*: Courtesy of the Amherst College Museum of Natural History, The Trustees of Amherst College. 25.12 *Plesiadapis*: © The Natural History Museum, London. 25.13: Courtesy of Conrad C. Labandeira, Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution.

**Bölüm 26** *Antarctica*: Courtesy of Emily Gercke. *Yellowstone*: Courtesy of Jim Peaco/National Park Service. 26.2: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 26.3B: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. 26.4: From F. Balagaddé et al., 2005. *Science* 309: 137. Courtesy of Frederick Balagaddé. 26.5A: © David M. Phillips/Visuals Unlimited. 26.5B: Courtesy of the CDC. 26.6A: © J. A. Breznak & H. S. Pankratz/Biological Photo Service. 26.6B: © J. Robert Waaland/Biological Photo Service. 26.7: © USDA/Visuals Unlimited. 26.8: © Steven Haddock and Steven Miller. 26.12: Courtesy of David Cox/CDC. 26.13: Courtesy of Randall C. Cutlip. 26.14: © David Phillips/Visuals Unlimited. 26.15A: © Paul W. Johnson/Biological Photo Service. 26.15B: © H. S. Pankratz/Biological Photo Service. 26.15C: © Bill Kamin/Visuals Unlimited. 26.16: © Dr. Kari Lounatmaa/Photo Researchers, Inc. 26.17: © Dr. Gary Gaugler/Visuals Unlimited. 26.18: © Michael Gabridge/Visuals Unlimited. 26.20: © Geoff Kidd/Photo Researchers, Inc. 26.21: From K. Kashefi & D. R. Lovley, 2003. *Science* 301: 934. Courtesy of Kazem Kashefi. 26.23: © David Sanger Photography/Alamy. 26.24: From H. Huber et al., 2002. *Nature* 417: 63. © Macmillan Publishers Ltd. Courtesy of Karl O. Stetter. 26.25A: © Science Photo Library RF/Photolibrary.com. 26.25B, C: © Russel Kightley/SPL/Photo Researchers, Inc. 26.25D: © Science Photo Library RF/Photolibrary.com. 26.25E: animate4.com ltd./Photo Researchers, Inc. 26.25F: © Russell Kightley/Photo Researchers, Inc. 26.26: © Nigel Cattlin/Alamy.

**Bölüm 27** *Bug*: © Martin Dohrn/Photo Researchers, Inc. *Leishmania*: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 27.4: © Michael Abbey/Photo Researchers, Inc. 27.7A: © Wim van Egmond/Visuals Unlimited. 27.7B: © Science Photo Library RF/Photolibrary.com. 27.8A: © Georgette Douwma/Naturepl.com. 27.8B: © David Patterson, Linda Amaral Zettler, Mike Peglar, & Tom Nerad/micro*scope. 27.9: © London School of Hygiene/SPL/Photo Researchers, Inc. 27.10A: © Bill Bachman/Photo Researchers, Inc. 27.10B: © Markus Geisen/NHMPL. 27.11: © Science Photo Library RF/Photolibrary.com. 27.16: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 27.17A: © SPL/Photo Researchers, Inc. 27.17B: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 27.17C: © Paul W. Johnson/Biological Photo Service. 27.17D: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. 27.19: © Scenics & Science/Alamy. 27.20A: © Marevision/AGE Fotostock. 27.20B: © Larry Jon Friesen. 27.20C: © J. N. A. Lott/Biological Photo Service. 27.20D: © Gerald & Buff Corsi/Visuals Unlimited, Inc. 27.21: © James W. Richardson/Visuals Unlimited. 27.22A: © Wim van Egmond/Visuals Unlimited, Inc. 27.22B: © Doug Sokell/Visuals Unlimited, Inc. 27.23A: © Carolina Biological/Visuals Unlimited. 27.23B: © Marevision/AGE Fotostock. 27.24A: © J. Paulin/Visuals Unlimited. 27.24B: © Dr. David M. Phillips/Visuals Unlimited. 27.26: © Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc. 27.27A: © William Bourland/micro*scope. 27.27B: © David Patterson & Aimlee Laderman/micro*scope. 27.28A: © Eye of Science/Photo Researchers, Inc. 27.29: Courtesy of R. Blanton and M. Grimson.

**Bölüm 28** *Silurian*: © Richard Bizley/Photo Researchers, Inc. *Rainforest*: © Photo Resource Hawaii/Alamy. 28.2A: © Bob Gibbons/OSF/Photolibrary.com. 28.2B: © Larry Mellichamp/Visuals Unlimited. 28.4: © J. Robert Waaland/Biological Photo Service. 28.6: © U. Michigan Exhibit Museum. 28.8A: Courtesy of the Biology Department Greenhouses, U. Massachusetts, Amherst. 28.9: After C. P. Osborne et al., 2004. *PNAS* 101: 10360. 28.11A: David McIntyre. 28.11C: © Harold Taylor/Photolibrary.com. 28.12A: © mediacolor's/Alamy. 28.12B: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 28.13A: © Dr. John D. Cunningham/Visuals Unlimited, Inc. 28.13B: © Danilo Donadoni/AGE Fotostock. 28.14: © Daniel Vega/AGE Fotostock. 28.15A: David McIntyre. 28.15B: © Carolina Biological/Visuals Unlimited. 28.16A: © Bjorn Svensson/SPL/Photo Researchers, Inc. 28.16B: © J. N. A. Lott/Biological Photo Service. 28.17: Courtesy of the Biology Department Greenhouses, U. Massachusetts, Amherst. 28.18A: © Michael & Patricia Fogden/Minden Pictures. 28.18B: © E.A. Janes/AGE Fotostock. 28.18C: Courtesy of the Talcott Greenhouse, Mount Holyoke College. 28.19 *inset*: David McIntyre.

**Bölüm 29** *Masada*: © Eddie Gerald/Alamy. *Coconut*: © Ben Osborne/Naturepl.com. 29.1 *Cycad*: David McIntyre. 29.1 *Ginkgo*: © hypnotype/Shutterstock. 29.1 *Conifer*: © Irina Tischenko/istockphoto.com. 29.1 *Magnolia*: © Dole/Shutterstock. 29.4: © Natural Visions/Alamy. 29.5A: © Susumu Nishinaga/Photo Researchers, Inc. 29.6A: © Victoria Field/Shutterstock. 29.6B: © Topic Photo Agency IN/AGE Fotostock. 29.6C: © Pichugin Dmitry/Shutterstock. 29.6D: © Frans Lanting. 29.7A *left*: David McIntyre. 29.7A *right*: © Stan W. Elems/Visuals Unlimited. 29.7B *left*: David McIntyre. 29.7B *right*: © Dr. John D. Cunningham/Visuals Unlimited. 29.9: Courtesy of Jim Peaco/National Park Service. 29.10A: David McIntyre. 29.10B: © koer/Shutterstock. 29.10C: © Marion Nickig/Picture Press/Photolibrary.com. 29.11A: © Plantography/Alamy. 29.11B: © Thomas Photography LLC/Alamy. 29.16A: © bamby/Shutterstock. 29.16B: © blickwinkel/Alamy. 29.16C: David McIntyre. 29.16D: © Michel de Nijs/istockphoto.com. 29.16E: © Yuri Vainshtein/istockphoto.com. 29.16F: © Denis Pogostin/istockphoto.com. 29.18A: Photo by David McIntyre, courtesy of the University of Massachusetts Biology Department Greenhouses. 29.18B: David McIntyre. 29.18C: © WILDLIFE GmbH/Alamy. 29.18D: © blickwinkel/Alamy. 29.18E: David McIntyre. 29.18F: © Mike Donenfeld/Shutterstock. 29.19A: © amit erez/istockphoto.com. 29.19B: © Tootles/Shutterstock. 29.19C: © Charlotte Erpenbeck/Shutterstock. 29.20A, B: Courtesy of David Hillis. 29.20C: © Susan Law Cain/istockphoto.com.

**Bölüm 30** *Fusarium*: © Dr. Gary Gaugler/Visuals Unlimited. *Ant*: © L. E. Gilbert/Biological Photo Service. 30.3: © David M. Phillips/Visuals Unlimited. 30.4B: © Dr. Jeremy Burgess/Photo Researchers, Inc. 30.6: © Richard Packwood/Photolibrary.com. 30.7A: © G. T. Cole/Biological Photo Service. 30.8: © N. Allin & G. L. Barron/Biological Photo Service. 30.9A: Courtesy of David Hillis. 30.9B: David McIntyre. 30.9C: Courtesy of David Hillis. 30.11A: © R. L. Peterson/Biological Photo Service. 30.11B: © Ken Wagner/Visuals Unlimited. 30.12A: © J. Robert Waaland/Biological Photo Service. 30.12B: © M. F. Brown/

Visuals Unlimited. 30.12C: © Dr. John D. Cunningham/Visuals Unlimited. 30.12D: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. 30.13: © Eye of Science/Photo Researchers, Inc. 30.14: © John Taylor/Visuals Unlimited. 30.15: © G. L. Barron/Biological Photo Service. 30.16A: © Photoshot Holdings Ltd/Alamy. 30.16B: © Biosphoto/Le Moigne Jean-Louis/Peter Arnold Inc. 30.17: © Andrew Syred/SPL/Photo Researchers, Inc. 30.18A: © Jämsen Jorma/AGE Fotostock. 30.18B: © Matt Meadows/Peter Arnold Inc.

**Bölüm 31** *Placozoan*: © Ana Yuri Signorovitch. *Sponge*: © Fred Bavendam/Minden Pictures. *Ctenophore*: © Norbert Wu/Minden Pictures. 31.2A: Courtesy of J. B. Morrill. 31.2B: From G. N. Cherr et al., 1992. *Microsc. Res. Tech.* 22: 11. Courtesy of J. B. Morrill. 31.4A: © Ed Robinson/Photolibrary.com. 31.4B: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. 31.4C: © DEA/Christian Ricci/Photolibrary.com. 31.5A: © Jurgen Freund/Naturepl.com. 31.5B: © John Bell/istockphoto.com. 31.6A: © John A. Anderson/istockphoto.com. 31.6B: © Kevin Schafer/DigitalVision/Photolibrary.com. 31.6B *inset*: © Mike Rogal/Shutterstock. 31.7B: © David Patterson & Aimlee Laderman/micro*scope. 31.8A: © IntraClique LLC/Shutterstock. 31.8B: © Stockbyte/PictureQuest. 31.9: Adapted from F. M. Bayerand & H. B. Owre, 1968. *The Free-Living Lower Invertebrates*, Macmillan Publishing Co. 31.10A: © Cathy Keifer/Shutterstock. 31.10B: David McIntyre. 31.12A: © First Light/Alamy. 31.12B: © Charlie Bishop/istockphoto.com. 31.13A: © Dave Watts/Naturepl.com. 31.13B: © Larry Jon Friesen. 31.14 *inset*: © Scott Camazine/Phototake/Alamy. 31.15: © Larry Jon Friesen. 31.16A: © Jurgen Freund/Naturepl.com. 31.16B: David McIntyre. 31.16C: © David Wrobel/Visuals Unliinited. 31.18B: © Larry Jon Friesen. 31.19: Adapted from F. M. Bayerand & H. B. Owre, 1968. *The Free-Living Lower Invertebrates*, Macmillan Publishing Co. 31.20A: © Larry Jon Friesen. 31.20B: © Georgette Douwma/Naturepl.com. 31.20C: © Larry Jon Friesen. 31.21A: © Jurgen Freund/Naturepl.com. 31.21B: © Stephan Kerkhofs/Shutterstock. 31.22: Adapted from F. M. Bayerand & H. B. Owre, 1968. *The Free-Living Lower Invertebrates*, Macmillan Publishing Co.

**Bölüm 32** *Strepsipterans*: Courtesy of Dr. Hans Pohl. *Wasp*: © Sean McCann. 32.2: © blickwinkel/Alamy. 32.3A: From D. C. García-Bellido & D. H. Collins, 2004. *Nature* 429: 40. Courtesy of Diego García-Bellido Capdevila. 32.3B: © Piotr Naskrecki/Minden Pictures. 32.6: © Alexis Rosenfeld/Photo Researchers, Inc. 32.7A: © Larry Jon Friesen. 32.8B: © Robert Brons/Biological Photo Service. 32.9B: © Larry Jon Friesen. 32.10A: © Fred Bavendam/Minden Pictures. 32.11: © David Wrobel/Visuals Unlimited. 32.13A: © Larry Jon Friesen. 32.13B: Courtesy of Cindy Lee Van Dover. 32.13C: © Pakhnyushcha/Shutterstock. 32.13D: © Larry Jon Friesen. 32.15A: © Larry Jon Friesen. 32.15B: © Dave Fleetham/Photolibrary.com. 32.15C: © Larry Jon Friesen. 32.15F: © Reinhard Dirscherl/Alamy. 32.16A: Courtesy of Jen Grenier and Sean Carroll, U.Wisconsin. 32.16B: Courtesy of Graham Budd. 32.16C: Courtesy of Reinhardt Møbjerg Kristensen. 32.17B: © Grave/Photo Researchers, Inc. 32.17C: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. 32.18: © Pascal Goetgheluck/Photo Researchers, Inc. 32.19A: © Michael Fogden/Photolibrary.com. 32.19B: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc. 32.20: © Kevin Schafer/Alamy. 32.21A: © David M Dennis/OSF/Photolibrary.com. 32.21B: © John R. MacGregor/Peter Arnold, Inc. 32.22A: © David Shale/Naturepl.com. 32.22B: © Frans Lanting. 32.23A: © Kelly Swift, www.swiftinverts.com. 32.23B: © Larry Jon Friesen. 32.23C: © Nigel Cattlin/Alamy. 32.23D: Photo by Eric Erbe; colorization by Chris Pooley/USDA ARS. 32.24A, B: © Larry Jon Friesen. 32.24C: © Solvin Zankl/Naturepl.com. 32.24D: © Larry Jon Friesen. 32.24E: © Norbert Wu/Minden Pictures. 32.27: © Oxford Scientific Films/Photolibrary.com. 32.28: © Mark Moffett/Minden Pictures. 32.29A: © John C. Abbott/Abbott Nature Photography. 32.29B: © Dr. Torsten Heydenreich/imagebroker/Alamy. 32.29C: © Larry Jon Friesen. 32.29D: David McIntyre. 32.29E: © Papilio/Alamy. 32.29F: © CorbisRF/Photolibrary.com. 32.29G: © Larry Jon Friesen. 32.29H: © Juniors Bildarchiv/Alamy.

**Bölüm 33** *Gastric-brooding frog*: © Michael Tyler/ANTPhoto.com. *Marsupial frog*: © Michael Fogden/OSF/Photolibrary.com. 33.2: From S. Bengtson, 2000. Teasing fossils out of shales with cameras and computers. *Palaeontologia Electronica* 3(1). 33.4A: © Hal Beral/Visuals Unlimited. 33.4B: © Jose B. Ruiz/Naturepl.com. 33.4C: © WaterFrame/Alamy. 33.4D: © Peter Scoones/Photo Researchers, Inc. 33.4E: © Larry Jon Friesen. 33.5A: © C. R. Wyttenbach/Biological Photo Service. 33.6A: © Stan Elems/Visuals Unlimited, Inc. 33.6B: © Larry Jon Friesen. 33.7A: © Marevision/AGE Fotostock. 33.7B: © David Wrobel/Visuals Unlimited. 33.9A: © Brandon Cole Marine Photography/Alamy. 33.9B *left*: © Marevision/AGE Fotostock. 33.9B *right*: © anne de Haas/istockphoto.com. 33.11B: © Roger Klocek/Visuals Unlimited. 33.12A: © David B. Fleetham/OSF/Photolibrary.com. 33.12B: © Kelvin AitkenAGE Fotostock. 33.12C: © Norbert Wu/Minden Pictures. 33.13A: © Peter Pinnock/ImageState/Alamy. 33.13B, C: © Larry Jon Friesen. 33.13D: © Norbert Wu/Minden Pictures. 33.14A: © Peter Scoones/Photo Researchers, Inc. 33.14B: © Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. 33.14C: © Ted Daeschler/Academy of Natural Sciences/VIREO. 33.16A: © Morley Read/Naturepl.com. 33.16B: © Michael & Patricia Fogden/Minden Pictures. 33.16C: © Jack Goldfarb/Design Pics, Inc./Photolibrary.com. 33.16D: Courtesy of David Hillis. 33.19A: © Dave B. Fleetham/OSF/Photolibrary.com. 33.19B: © C. Alan Morgan/Peter Arnold, Inc. 33.19C: © Cathy Keifer/Shutterstock. 33.19D: © Larry Jon Friesen. 33.20A: © Susan Flashman/istockphoto.com. 33.20B: © Gerry Ellis, DigitalVision/PictureQuest. 33.21A: From X. Xu et al., 2003. *Nature* 421: 335. © Macmillan Publishers Ltd. 33.21B: © Tom & Therisa Stack/Painet, Inc. 33.22: © Melinda Fawver/istockphoto.com. 33.23A: © Tim Zurowski/All Canada Photos/Photolibrary.com. 33.23B: © Roger Wilmhurst/Foto Natura/Minden Pictures. 33.23C: Courtesy of Andrew D. Sinauer. 33.23D: © Tom Vezo/Minden Pictures. 33.24A: © imagebroker.net/Photolibrary.com. 33.24B: © Dave Watts/Alamy. 33.25A: © Ingo Arndt/Naturepl.com. 33.25B: © JTB Photo Communications/Photolibrary.com. 33.25C: © Michael & Patricia Fogden/Minden Pictures. 33.26A: © Design Pics Inc/Photolibrary.com. 33.26B: © Barry Mansell/Naturepl.com. 33.26C: © Michael S. Nolan/AGE Fotostock. 33.26D: © John E Marriott/All Canada Photos/AGE Fotostock. 33.28: © Pete Oxford/Minden Pictures. 33.29A: © mike lane/Alamy. 33.29B: © Eric Isselée/Shutterstock. 33.30A: © Steve Bloom Images/Alamy. 33.30B: © Anup Shah/AGE Fotostock. 33.30C: © Lars Christensen/istockphoto.com. 33.30D: © Anup Shah/Minden Pictures.

**Bölüm 34** *Svalbard*: Courtesy of the Global Crop Diversity Trust. *Seed*: © Dr. Richard Kessel & Dr. Gene Shih/Visuals Unlimited, Inc. 34.2A: David McIntyre. 34.2C: © Biosphoto/Thiriet Claudius/Peter Arnold Inc. 34.3A: David McIntyre. 34.3B: © Steven Wooster/Garden Picture Library/Photolibrary.com. 34.3C: © Renee Lynn/Photo Researchers, Inc. 34.6: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. 34.9A: © Biodisc/Visuals Unlimited. 34.9B: © P. Gates/Biological Photo Service. 34.9C: © Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. 34.9D: © Jack M. Bostrack/Visuals Unlimited. 34.9E: © John D. Cunningham/Visuals Unlimited. 34.9F: © J. Robert Waaland/Biological Photo Service. 34.9G: © Randy Moore/Visuals Unlimited. 34.10 *upper*: © Larry Jon Friesen. 34.10 *lower*: © Biodisc/Visuals Unlimited. 34.11B: © Microfield Scientific LTD/Photo Researchers, Inc. 34.13A: © Larry Jon Friesen. 34.13B: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 34.13C: © Dr. James W. Richardson/Visuals Unlimited. 34.14A *left*: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 34.14A *right*: © Biodisc/Visuals Unlimited. 34.14B: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 34.15B: Courtesy of Thomas Eisner, Cornell U. 34.15C: © Susumu Nishinaga/Photo Researchers, Inc. 34.18: © Biodisc/Visuals Unlimited. 34.19: © David M Dennis/OSF/Photolibrary.com.

**Bölüm 35** *Planting*: © Robert Harding Picture Library Ltd/Alamy. *Drought*: Courtesy of the International Rice Research Institute/IRRI file photo. 35.4: © Nigel Cattlin/Alamy. 35.9A: © David M. Phillips/Visuals Unlimited. 35.10: After G. D. Humble & K. Raschke, 1971. *Plant Physiology* 48: 447. 35.12: © R. Kessel & G. Shih/Visuals Unlimited. 35.13: © M. H. Zimmermann.

**Bölüm 36** *Family*: Dorothea Lange/Library of Congress, Prints & Photographs Division, FSA/OWI Collection. *Haiti*: Courtesy of the NASA/Goddard Space Flight Center Scientific Visualization Studio. 36.1: David McIntyre. 36.5: © Kathleen Blanchard/Visuals Unlimited. 36.9 *left*: © E. H. Newcomb & S. R. Tandon/Biological Photo Service. 36.9 *right*: © Dr. Jeremy Burgess/SPL/Photo Researchers, Inc. 36.12A: © J. H. Robinson/The National Audubon Society Collection/Photo Researchers, Inc. 36.12B: © Kim Taylor/Naturepl.com. 36.13: Courtesy of Susan and Edwin McGlew.

**Bölüm 37** *N. Borlaug*: © Micheline Pelletier/Sygma/Corbis. *Rice*: Courtesy of Drs. Matsuoka and Ashikari. 37.2: © Visions of America/Joe Sohm/Photolibrary.com. 37.3: From J. M. Alonso and J. R. Ecker, 2006. *Nature Reviews*

*Genetics* 7: 524. 37.4: Courtesy of J. A. D. Zeevaart, Michigan State U. 37.5: © Sylvan Wittwer/Visuals Unlimited, Inc. 37.12: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 37.16: David McIntyre.

**Bölüm 38** *Girl*: © Image Source/ZUMA Press. *Postcards*: © Amoret Tanner/Alamy. 38.1A: David McIntyre. 38.1B1: © Tish1/Shutterstock. 38.1B2: © Pierre BRYE/Alamy. 38.1C: David McIntyre. 38.3A: © Biosphoto/Hazan Muriel/Peter Arnold Inc. 38.3B: © Rolf Nussbaumer/Imagebroker/Photolibrary.com. 38.5: © Biosphoto/Gautier Christian/Peter Arnold Inc. 38.9A: David McIntyre. 38.11: Courtesy of Richard Amasino. 38.17: Courtesy of Richard Amasino and Colleen Bizzell. 38.18A: © Nigel Cattlin, Holt Studios International/Photo Researchers, Inc. 38.18B: © Maurice Nimmo/SPL/Photo Researchers, Inc. 38.19: © Russ Munn/Agstockusa/AGE Fotostock.

**Bölüm 39** *Engraving*: © Mary Evans Picture Library/Alamy. *Wormwood*: © Andy Crump, TDR, WHO/SPL/Photo Researchers, Inc. 39.1: Courtesy of Robert Bowden/Kansas State University. 39.1 *inset*: © Nigel Cattlin/Alamy. 39.4: © Holt Studios International Ltd/Alamy. 39.5A: © Kim Taylor/Naturepl.com. 39.5B: © Daniel Borzynski/Alamy. 39.7: After A. Steppuhn et al., 2004. *PLoS Biology* 2: 1074. 39.9: Courtesy of Thomas Eisner, Cornell U. 39.10: © Carr Clifton/Minden Pictures. 39.11: © Dr. Jack Bostrack/Visuals Unlimited, Inc. 39.12: © Martin Harvey/Peter Arnold Inc. 39.13: © Simon Fraser/SPL/Photo Researchers, Inc. 39.14: © imagebroker/Alamy. 39.15: © John N. A. Lott/Biological Photo Service. 39.18: © Jurgen Freund/Naturepl.com. 39.19: Courtesy of Ryan Somma.

**Bölüm 40** *P. Radcliffe*: © PCN Black/Alamy. *Soldier*: Courtesy of Major Bryan "Scott" Robison. 40.3A: © Gladden Willis/Visuals Unlimited. 40.3B: From Ross, Pawlina, and Barnash, 2009. *Atlas of Descriptive Histology*. Sinauer Associates: Sunderland, MA. 40.3C: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 40.4A: From Ross, Pawlina, and Barnash, 2009. *Atlas of Descriptive Histology*. Sinauer Associates: Sunderland, MA. 40.4B: © Manfred Kage/Peter Arnold Inc. 40.4C: © SPL/Photo Researchers, Inc. 40.5A: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 40.5B: From Ross, Pawlina, and Barnash, 2009. *Atlas of Descriptive Histology*. Sinauer Associates: Sunderland, MA. 40.5C: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 40.6A: © James Cavallini/Photo Researchers, Inc. 40.6B: © Innerspace Imaging/SPL/Photo Researchers, Inc. 40.10B: © Frans Lanting. 40.10C: © Akira Kaede/DigitalVision/Photolibrary.com. 40.11: © Greg Epperson/istockphoto.com. 40.12: © Gerry Ellis/DigitalVision. 40.14: Courtesy of Anton Stabentheiner. 40.17: From Ross, Pawlina, and Barnash, 2009. *Atlas of Descriptive Histology*. Sinauer Associates: Sunderland, MA. 40.18A: © Robert Shantz/Alamy. 40.18B: © Jim Brandenburg/Minden Pictures.

**Bölüm 41** *J. Canseco*: © Ezra O. Shaw/Allsport/Getty Images. *Body builder*: © David Reed/Alamy. 41.2 *Prolactin*: Data from PDB 1RW5. K. Teilum et al., 2005. *J. Mol. Biol.* 351: 810. 41.2 *Fish*: © Alaska Stock LLC/Alamy. 41.2 *Amphibian*: © Gustav W. Verderber/Visuals Unlimited, Inc. 41.2 *Birds*: © Peter Bisset/Stock Connection Distribution/Alamy. 41.2 *Mammals*: © Ale Ventura/PhotoAlto/Photolibrary.com. 41.10A: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 41.10C: © Scott Camazine/Photo Researchers, Inc. 41.16: Courtesy of Gerhard Heldmaier, Philipps U.

**Bölüm 42** *Painting*: © The Bridgeman Art Library/Getty Images. 42.8: © Steve Gschmeissner/Photo Researchers, Inc.

**Bölüm 43** *Queen bee*: David McIntyre. *Swarm*: © Stephen Dalton/Minden Pictures. 43.1A: © P&R Photos/AGE Fotostock. 43.1B: © Constantinos Petrinos/Naturepl.com. 43.2A: © Patricia J. Wynne. 43.5: © SIU/Peter Arnold, Inc. 43.6: © ullstein - Ibis Bildagentur/Peter Arnold, Inc. 43.7A: © Morales/AGE Fotostock. 43.7B: © Dave Watts/Naturepl.com. 43.9B: © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. 43.12B: © P. Bagavandoss/Photo Researchers, Inc. 43.15C: © S. I. U. School of Med./Photo Researchers, Inc. 43.17: Courtesy of The Institute for Reproductive Medicine and Science of Saint Barnabas, New Jersey.

**Bölüm 44** *Organs*: © Mads Abildgaard/istockphoto.com. *Egg and sperm*: © Dr. David M. Phillips/Visuals Unlimited. 44.1: Courtesy of Richard Elinson, U. Toronto. 44.3A *left*: From H. W. Beams and R. G. Kessel, 1976. *American Scientist* 64: 279. 44.3A *center, right*: © Dr. Lloyd M. Beidler/Photo Researchers, Inc. 44.3B: From H. W. Beams and R. G. Kessel, 1976. *American Scientist* 64: 279. 44.3C: Courtesy of W. Baker and G. Schubiger. 44.4: © Dr. Y. Nikas/Phototake/Alamy. 44.4: From J. G. Mulnard, 1967. *Arch. Biol.* (Liege) 78: 107. Courtesy of J. G. Mulnard. 44.14D: Courtesy of K. W. Tosney and G. Schoenwolf. 44.15B: Courtesy of K. W. Tosney. 44.19A: © CNRI/SPL/Photo Researchers, Inc. 44.19B: © Dr. G. Moscoso/SPL/Photo Researchers, Inc. 44.19C: © Tissuepix/SPL/Photo Researchers, Inc. 44.19D: © Petit Format/Photo Researchers, Inc.

**Bölüm 45** *Dentist*: © Image Source/ZUMA Press. *Brain scan*: Courtesy of Dr. Kevin LaBar, Duke U. 45.4B: © C. Raines/Visuals Unlimited. 45.7: From A. L. Hodgkin & R. D. Keynes, 1956. *J. Physiol.* 148: 127.

**Bölüm 46** *Snake*: © Casey K. Bishop/Shutterstock. *Bat*: © Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. 46.3A: © Hans Pfletschinger/Peter Arnold, Inc. 46.3B: David McIntyre. 46.10A: © P. Motta/Photo Researchers, Inc. 46.16A: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 46.19: © Omikron/Science Source/Photo Researchers, Inc.

**Bölüm 47** *London*: © Bluesky International Limited. *Rat*: Courtesy of Daoyun Ji and Matthew Wilson. 47.8: Photo from "Brain: The World Inside Your Head," © Evergreen Exhibitions. 47.14A: © David Joel Photography, Inc. 47.16: © Wellcome Dept. of Cognitive Neurology/SPL/Photo Researchers, Inc.

**Bölüm 48** *J. Joyner-Kersee*: © AFP/Getty Images. *Frog*: © OSF/Photolibrary.com. 48.1 *Micrograph*: © Frank A. Pepe/Biological Photo Service. 48.2: © Tom Deerinck/Visuals Unlimited. 48.4: © Don W. Fawcett/Photo Researchers, Inc. 48.7: © Manfred Kage/Peter Arnold Inc. 48.8: © SPL/Photo Researchers, Inc. 48.11: Courtesy of Jesper L. Andersen. 48.18: © Robert Brons/Biological Photo Service.

**Bölüm 49** *Elephant*: © Steve Bloom, stevebloom.com. *Shark*: © Thomas Aichinger/VW Pics/ZUMA Press. 49.1A: © Ross Armstrong/AGE Fotostock. 49.1B: © WaterFrame/Alamy. 49.1C: © Photoshot Holdings Ltd/Alamy. 49.4B: © Andrew Darrington/Alamy. 49.4C: Courtesy of Thomas Eisner, Cornell U. 49.10 *Bronchi*: © SPL/Photo Researchers, Inc. 49.10 *Alveoli*: © P. Motta/Photo Researchers, Inc. 49.13: © Ross Couper-Johnston/Naturepl.com. 49.17: After C. R. Bainton, 1972. *J. Appl. Physiol.* 33: 775.

**Bölüm 50** *R. Lewis*: © NBAE/Getty Images. *Emergency room*: © BananaStock/Alamy. 50.8A: © Brand X Pictures/Alamy. 50.9: After N. Campbell, 1990. *Biology*, 2nd Ed., Benjamin Cummings. 50.10B: © CNRI/Photo Researchers, Inc. 50.12: © Science Source/Photo Researchers, Inc. 50.15A: © Chuck Brown/Science Source/Photo Researchers, Inc. 50.15B: © Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc.

**Bölüm 51** *Pima*: © Marilyn "Angel" Wynn/Nativestock.com. *Burger*: © matt/Shutterstock. 51.1: Courtesy of Andrew D. Sinauer. 51.3: © Hartmut Schwarzbach/Peter Arnold Inc. 51.8C *Microvilli*: © Dennis Kunkel Microscopy, Inc. 51.13: © Eye of Science/SPL/Photo Researchers, Inc. 51.19: © Science VU/Jackson/Visuals Unlimited.

**Bölüm 52** *Bat*: © Michael Fogden/OSF/Photolibrary.com. *Kangaroo rat*: © Mary McDonald/Naturepl.com. 52.1 *inset*: © Kim Taylor/Naturepl.com. 52.2B: © Morales/AGE Fotostock. 52.8A: © Susumu Nishimaga/Photo Researchers, Inc. 52.8B: © Science Photo Library/Photolibrary.com. 52.8C: © CNRI/SPL/Photo Researchers, Inc. 52.11: From L. Bankir & C. de Rouffignac, 1985. *Am. J. Physiol.* 249: R643-R666. Courtesy of Lise Bankir, INSERM Unit, Hôpital Necker, Paris. 52.14: © Hank Morgan/Photo Researchers, Inc.

**Bölüm 53** *Monkey*: © Kennosuke Tsuda/Minden Pictures. *Spider*: © Don Johnston/All Canada Photos/Photolibrary.com. 53.2A: © Arco Images GmbH/Alamy. 53.5B: © Maximilian Weinzierl/Alamy. 53.8A: © Nina Leen/Time Life Pictures/Getty Images. 53.8B: © Frans Lanting. 53.12A: © Interfoto/Alamy. 53.12B: © Shaun Cunningham/Alamy. 53.12C: © Shattil & Rozinski/Naturepl.com. 53.14A: © Jeremy Woodhouse/Photolibrary.com. 53.14B: © Elvele Images Ltd/Alamy. 53.17B: © Tui De Roy/Minden Pictures. 53.20: © Tui De Roy/Minden Pictures. 53.22: © J. Jarvis/Visuals Unlimited, Inc. 53.23: © GeorgeLepp.com.

**Bölüm 54** *Beetle*: David McIntyre. *Cattle*: © Robert Harding Picture Library Ltd/Alamy. 54.4A: Courtesy of Jan M. Storey. 54.4B *upper*: © jack thomas/Alamy. 54.4B *lower*: © Lee & Marleigh Freyenhagen/Shutterstock. *Tundra, left*: © John Schwieder/Alamy. *Tundra, right*: © Mike Harding/Imagestate/Photolibrary.com. *Ptarmigan*: © Rolf Hicker Photography/Alamy. *Boreal, left*: © John E Marriott/All Canada Photos/AGE Photostock. *Boreal, right*:

© Robert Harding Picture Library Ltd/Alamy. *Boreal owl*: © John Cancalosi/Alamy. *Temperate deciduous, left*: © Jack Milchanowski/AGE Fotostock. *Temperate deciduous, right*: © Carr Clifton/Minden Pictures. *Butterfly*: © Rick & Nora Bowers/Alamy. *Temperate grasslands, left*: © Tim Fitzharris/Minden Pictures. *Temperate grasslands, right*: © Mikhail Yurenkov/Alamy. *Rhea*: © Biosphoto/Muñoz Juan-Carlos/Peter Arnold Inc. *Hot desert, left*: © Peter Lilja/AGE Fotostock. *Hot desert, right*: © David M. Schrader/Shutterstock. *Beetle*: © Michael Fogden/OSF/Photolibrary.com. *Cold desert, left*: David McIntyre. *Cold desert, right*: © Tui De Roy/Minden Pictures. *Lizard*: Courtesy of Andrew D. Sinauer. *Chaparral*: © Robert Clay/Alamy. *Fynbos*: © Bob Gibbons/OSF/Photolibrary.com. *Sugarbird*: © Nigel Dennis/AGE Fotostock. *Thorn forest*: © Frans Lanting. *Savanna*: © Eyal Bartov/OSF/Photolibrary.com. *Termite mound*: Courtesy of Andrew D. Sinauer. *Tropical deciduous, left*: © Staffan Widstrand/Naturepl.com. *Tropical deciduous, right*: © Pete Oxford/Naturepl.com. *Hummingbird*: © Claude Steelman/OSF/Photolibrary.com. *Tropical evergreen, left*: © Luciano Candisani/Minden Pictures. *Tropical evergreen, right*: Courtesy of Andrew D. Sinauer. *Sloth*: © Kevin Schafer/AGE Fotostock. 54.9 *Baobab*: © Muriel Lasure/Shutterstock. 54.9 *Lemur*: © Daniel Cox/OSF/Photolibrary.com. 54.9 *Chameleon*: © Pete Oxford/Naturepl.com. 54.9 *Weevil*: © Nick Garbutt/Naturepl.com. 54.10: © Chris Mattison/Alamy. 54.12A: © Norbert Wu/Minden Pictures. 54.12B *left*: © Kenneth W. Fink/Photo Researchers, Inc. 54.12B *right*: © Keren Su/China Span/Alamy.

**Bölüm 55** *Reindeer*: Courtesy of Dave Klein. *Wolf*: © Don Johnston/All Canada Photos/Photolibrary.com. 55.1A: Courtesy of Andrew D. Sinauer. 55.1B: © Heidi & Hans-Juergen Koch/Minden Pictures. 55.2 *inset*: © Kitch Bain/Shutterstock. 55.3A: © Rolf Hicker/Photolibrary.com. 55.3B: © Ilmarin/Shutterstock. 55.3C: © Ilya Bushuev/istockphoto.com. 55.5: © M. & C. Photography/Peter Arnold Inc. 55.8: After P. A. Marquet, 2000. *Science* 289: 1487. 55.9: © Wolfgang Poelzer/Photolibrary.com. 55.10 *inset*: © T. W. Davies/California Academy of Sciences. 55.12A: © Michael Durham/Minden Pictures. 55.12B: Courtesy of Colin Chapman. 55.14: © Kathie Atkinson/OSF/Photolibrary.com.

**Bölüm 56** *Ants, Fungus*: © Mark Moffett/Minden Pictures. 56.1B *upper*: Courtesy of Andrew D. Sinauer. 56.1B *lower*: © Michael Mauro/Minden Pictures. 56.2: © Jodi Jacobson/Shutterstock. 56.3A: © E. A. Kuttapan/Naturepl.com. 56.3B: © Stephen Dalton/Minden Pictures. 56.3C: © OSF/Photolibrary.com. 56.4A *Caterpillar*: © Cathy Keifer/Shutterstock. 56.4A *Beetle, Aphids*: David McIntyre. 56.4B: © Kelpfish/Shutterstock. 56.4C: © Nicola Vernizzi/Shutterstock. 56.5A *left*: © Juniors Bildarchiv/Alamy. 56.5A *right*: © ranplett/istockphoto.com. 56.5B: Courtesy of Andrew Brower. 56.6A: David McIntyre. 56.6B: © Jason Bazzano/AGE Fotostock. 56.7: © Darlyne A. Murawski/Peter Arnold Inc. 56.8: © Eye of Science/Photo Researchers, Inc. 56.9: © blickwinkel/Alamy. 56.10: © Bjorn Rorslett/Photo Researchers, Inc. 56.11 *left*: © Wildlife/Peter Arnold, Inc. 56.11 *center, right*: Courtesy of Olle Pellmyr. 56.12: © ANT Photo Library/Photo Researchers, Inc. 56.13A, C: Courtesy of Erich G. Vallery, USDA Forest Service/Bugwood.org. 56.13B: Courtesy of James Denny Ward, USDA Forest Service/Bugwood.org. 56.14: © OSF/Photolibrary.com. 56.15 *left*: © Krystyna Szulecka Photography/Alamy. 56.15 *right*: © Pete Oxford/Minden Pictures.

**Bölüm 57** *Flies*: © Michael Durham/Minden Pictures. *Potholes*: © Jim Brandenburg/Minden Pictures. 57.5B: Courtesy of William W. Dunmire/National Park Service. 57.6: © Jim Zipp/Photo Researchers, Inc. 57.10: Courtesy of E. O. Wilson. 57.13: Courtesy of the National Park Service.

**Bölüm 58** *Crane*: © Mark Moffett/Minden Pictures. *Researchers*: Courtesy of Christian Koerner, U. Basel. 58.1: After M. C. Jacobson et al., 2000. *Introduction to Earth System Science: From Biogeochemical Cycles to Global Change*. Academic Press. 58.15: Courtesy of Goddard SVS/NASA.

**Bölüm 59** *Moth*: © Photo Resource Hawaii/Alamy. *Haha*: Courtesy of Forest & Kim Starr. 59.1: © Mark Hallett Paleoart/Photo Researchers, Inc. 59.2B: © John Warburton-Lee Photography/Alamy. 59.6: Richard Bierregaard, Courtesy of the Smithsonian Institution, Office of Environmental Awareness. 59.7A: © Konrad Wothe/Photolibrary.com. 59.7B: © Georgette Douwma/Naturepl.com. 59.8: © Michael & Patricia Fogden/Minden Pictures. 59.9: © John Worrall. 59.12B: © Craig Hosterman/Shutterstock. 59.12C: © Lee Prince/Shutterstock. 59.13: © Richard Wong/www.rwongphoto.com/Alamy. 59.15: Courtesy of Christopher Baisan and the Laboratory of Tree-Ring Research, U. Arizona, Tucson. 59.16: After S. H. Reichard & C. W. Hamilton, 1997. *Conservation Biology* 11: 193. 59.17: © imagebroker.net/Photolibrary.com. 59.18A: © Dennis Cox/Alamy. 59.19A: Courtesy of the U.S. Fish and Wildlife Service. 59.19B: © Tom Vezo/Naturepl.com.

# Dizin

*İtalik* olarak evrilmiş olan rakamlar, bilginin bir şekil, bir başlık ya da tablo içerisinde bulunduğuna işaret etmektedir.

## – A –


A bandı, 1008, 1009
A tabakası (horizonu), 760
*A. cornigera*, 1197
*A. dactyloides*, *633*
Abissal zon, *1163*, 1164
ABO kan grubu sistemi, 249–250
Aboral, 695
Absisik asit (ABA), 749, *775*, 801
Absisyon zonu, 782
Absisyon, 782
Absorblayıcı heterotroflar, 578, 627
Absorbsiyon spektrumu
  bakteriyoklorofil, *544*
  koni hücrelerinin, *981*
  pigmentlerin, 193, 194
*Acacia*, 1154
*Acanthamoeba polyphage*, *556*
*Acanthopyge*, *682*
*Acetabularia*, 580
ACh reseptörleri ve, 957
  Aksiyon potansiyelleri, 954–955
  hücrelerin biyoelektriği ve, 948
  idrar oluşumunda, 1102
  pacemaker potansiyeli ve, 1053
  zar depolarizasyonu ve, 952
ACh reseptörleri ve, 957
  bekçi hücrelerdeki turgor basıncı, 748–749
  hücrelerin biyoelektriği ve , 948
  pacemaker potansiyelleri ve, 1053
  taşımada proton pompası, 743
  zar hiperpolarizasyonu ve, 952
  zar potansiyeli ve, 117–118
ACh reseptörleri. *Bakınız* Asetilkolin reseptörleri.
ACh. *Bakınız* Asetilkolin
*Acherontia atropos*, *1030*
Acı reseptörleri, 970
Actinobacteria, 548, 765
*Actinomyces*, *548*
Actinomycetes, 1198
Açık dolaşım sistemleri, 1046–1047
Açlık, 185
Ada biyocoğrafya teorisi, 1212–1213, *1214*
*Adansonia grandidieri*, *1159*
Adaptasyon (duyu reseptörlerinde), 967
Adaptasyonlar
  anlamları, 444
  ekstrem iklimlere karşı bitkilerin yaptıkları , 823–826
  kavramı, *6*
Adaptif bağışık sistemi, 880–881
Adem elması, 1035
Adenilil siklaz, 138
Adenin
  baz eşleşmesi, 63
  Chargaff kuralı, 273
  DNA'da, 272–273
  nükleik asitlerde, 62
Adenovirüs, *884*
Adenozin deaminaz, 338–339
Adenozin difosfat (ADP), 153, 155
Adenozin monofosfat (AMP), 154
Adenozin trifosfat (ATP)
  aktif taşımada, 120, 121
  biyolüminesen olayında, 154–155
  Calvin döngüsü, 200, *201*
  döngüsel elektron taşınması ve, 197, *198*
  döngüsel olmayan elektron taşınması ve, 196–197
  ekzergonik ve endergonik reaksiyonların eşleşmesi, 155
  fermentasyon, 182–183
  fotofosforilasyon ve, 197–199
  glikoliz, *173*, 174
  hidroliz sırasında enerji salınımı, 154–155
  işlevi, 64
  kas kasılması ve, 1009–1010, *1011*, 1015, 1017–1018
  kemiosmoz, 179–181
  metabolik yollardan enerji ürünleri, 183
  mitokondrilerde oluşması, 92
  rolleri ve işlevleri , 153–154
  sitrik asit döngüsü, *176*, 177
  yapısı, *139*, 154
Adenozin, 133
*Adiantum*, *597*
Adirondack bölgesi, 1234, *1235*
Adli tıp, filogenetik analizler ve, 464–465
Adrenal bez, *858*, 865–867, 993
Adrenal korteks, 865–867
Adrenal medulla, *858*, 865, 993, 1063
Adrenalin, *858*
Adrenerjik reseptörler, 865, *866*, 870
Adrenokortikotropik hormon (ACTH), 866
Adventif kökler, 722
*Aegolius funereus*, 1148
*Aegopodium podagraria*, *617*
*Aegopodium podagraria*, *617*
*Aequopora victoriana*, 391
Aerenkima, 826
Aerobik çalışma, yavaş-kasılan lifler ve, 1015
Aerobik egzersiz, 1017, 1018
Aerobik metabolizma
  hücre solunumu olarak, 170
  metabolik yollar, 172–177
  oksijen ve, 11
  prokaryotlarda, 543
Afazi (konuşma yitimi), 1000
Afferent kan damarları, *1030*, 1031
Afferent nöronlar, 944
Afferent renal arteriyöller, 1099, 1107
Afinite kromatografisi, 870
Aflatoksinler, 322, 641
Afotik zon, *1163*
Afotik zon, 1164
Afrika akciğerli balığı, *704*, 1049
Afrika eşeği, *1161*
Afrika kökenli-Amerikanlar, orak hücre hastalığı ve, 328
  *bakınız* Orak-hücre anemisi
Afrika pençeli kurbağası, 632
Afrika uyku hastalığı, 561
Afrika uzun kuyruklu dulkuşları, 454–455
Afrika yaban köpekleri, 1137
Afrosoricida, *712*
*AGAMOUS* geni, 803
Agar, 580
*Agaricus bisporus*, 642
Agassiz, Louis, 685
*Agave schottii*, 1198–1199
*Agave schottii*, 1198–1199
Agave, 1151
*Agelaius phoeniceus*, *483*
*Aglaophyton major*, *596*
Agnosia, 990
Agonistler, 961
Agranüler hücreler, *876*
Agre, Peter, 118, 1103
*Agrobacterium tumefaciens*, 390, 551
Agroekosistemler, 1218
Ağ oluşumu, filogenetik ağaçlar üzerinde, 510
Ağ örme, 1113–1114
Ağaç eğreltiler, 595–596
Ağaç faresi, *712*
Ağaç ispinozları, *487*
Ağaç kabuk biti, *686*
Ağaç kurbağası, *656*, 1145
Ağaçkakan ispinozu, *487*
Ağaçkakanlar, 1188
Ağaçlar
  halka çıkarmak, 750
  saat başına su kaybı, 745
Ağarma, 976
Ağır metaller, bitkiler ve, 828–829
Ağırlık taşıma egzersizi, 1020
Ağız
  kimyasal sindirim, 1079
  özgül olmayan savunma özellikleri, 878
  tüp şeklindeki sindirim sisteminde, 1075, *1076*
Ağlar, örümcek, 684
Ağsı cisimler, 548
Ağustos böcekleri, *686*
Ahır baykuşu, *710*
AHK, 785
AHP, 785
Ahtapotlar, *678*, 679
Ahududu, *620*
Aicar, 168–169
AIDS. *Bakınız* Kazanılmış bağışıklık yetersizliği sendromu
Ailevi hiperkolesterolemi, 123–124, *329*
*Aix galericulata*, *710*
Akarlar, 684
Akasya ağaçları, 1196–1197
Akasya ormanları, 1154
Akaysa karıncaları, 1196–1197
Akciğer atardamarı, *1051*, 1052
Akciğer kanseri
  hücreler, *231*
  in vivo gen terapisi, 339
Akciğer toplardamarları, *1051*, 1052
Akciğerler
  akciğerli balık, 1049
  insan, *1034*, 1035–1037
  tidal ventilasyon, 1032–1033
  yüzey alanı, 1029
Akciğerli balık, *509*, 703, *704*, 1049
Akdeniz un güvesi, 1199
Akıbet haritaları, 927
Akıntılar, okyanus, 1143
Akış, 1222
Akiferler, 1229–1230
Akınadde, 988
Akomodasyon, 979–980
Akrepler, *651*, *684*
Akrepsinekleri, *686*
Akrozom, *904*, 905
Akrozomal reaksiyon, *904*, 905
Akrozomal süreç, *904*, 905, *910*
Aksiyal (eksen) iskeleti, 1019
Aksiyal filamentler, 541, *542*
Aksiyon potansiyeli
  atlamalı iletim (saltatori iletim), 955–956
  duyu reseptör hücreleri tarafından meydana getirilen, 966–967
  genel bakış, 945–946
  kalple ilgili, 1053, 1054
  karıncık kas liflerinin, 1055
  kas liflerinde, 1010
  meydana getirilmesi, 953–955
  nöronlar ve, 944
  nörotransmitterlerin uyarılmayla salınımı, 956–957
  sinyal kaybı olmaksızın iletim, *954*, 955
  tanımı, 948, 953
Aksiyon spektrumu
  fototropizma için, *788*
  pigmentlerin, 193, 194
Akson tepeciği, 954, 958, *959*
Akson uçları, *946*, 947
Aksonlar
  aksiyon potansiyelleri (*bakınız* Aksiyon potansiyelleri)
  miyelinasyon, 947, 955, 956
  tanımı, 944, *946*, 947
Akşamdan kalma hapı, *918*
Aktif bağışıklık, 883–884
Aktif taşıma
  çözünmüş maddelerin bitkiler tarafından alınması, 743
  genel bakış, 120
  primer, 121–122
  sekonder, 121, 122
  tanımı, 114
  yönlülük, 120–121
Aktin filamentler, 95, *96*
  kas kasılması, 1007–1010, 1011
  prokaryotik hücre iskeleti, 84
Aktivasyon enerjisi ($E_a$), *156–157*
Aktivasyon kapısı, 954
Aktivatör proteinler, 351
Akuaporinler, 118–119, 742, 749, 1103, 1107, 1109
Aktüeryal tabloları, 1171
Alabalık, 165
Alabalık, triploid, 229
Alan filogemileri, 1160, *1161*
Alanin, *43*
Alarm çağrıları, 1137
*Alces alces*, 1148
Aldehit, *40*
Aldolaz, *173*
Aldosteron, *858*, 865–866, 1104, 1107, *1108*
Alerjik reaksiyonlar, 894–895
Aletler, insanlar ve, 716
Aleuron tabaka, *777–778*
Alev hücreleri, 1096
Alfa (α) hücreleri, 865
Alfa çeşitlilik, 1210
Alg patlamaları, 1235
Algılama, 967

Algılayıcılar, homeostasisin korunmasında, 834
Algler
*Bakınız* "Yeşil algler"; Kırmızı algler
heterotipik bağlanma, 111
tanımı, 567
ALH 84001 meteoridi, 67
Alıcı alanlar
retinal, 995, *996*
görme korteksi, 995, *997*
Alıç, 488
Aljinik asit, 578
Alkaloitler, *820*
Alkaptonuria, 291–292
Alkol dehidrogenaz, 182
Alkol(ler)
antidiüretik hormon ve, 1109
etil, 182
fonksiyonel grup , *40*
Alkolik fermentasyon, 182
Alkolizm, 342–343
All-*trans*-retinal, 976, *977*
Allantoik zar, *937*, 938
Allantois, *706*, *937*, 938
Allard, H. A., 804
Allel frekansları
gen akışı ve, 449
Hardy–Weinberg eşitliği ve, 447–448
Mendel populasyonları, 446–447
Allel-spesifik bölünme, 335, *336*
Allel-spesifik oligonükleotid hibridizasyon analizi, 335, *336*
Alleller
gen havuzları ve, *444*, 445
sabitlenmiş, 446
tanımı, 241
Alligatorlar, 708, *946*
Allis, David, 358
*Allium*, *809*
Allolaktoz, *350*
*Allomyces*, 639
Allopatrik türleşme, 485–486, *487*
Allopoliploidi, 488
Allosteri, *164*
Allosterik bölgeler, 163
Allosterik düzenleme, 214
genel bakış, 162–163
metabolik yolların, 163–164, 186–187
Allosterik enzimler, 162–163
*Alluaudia procera*, *1159*
*Aloe*, *824*
Alpakalar, 1039
Alper, Tikva, 329
Alpinik tundra, 1147
Alt ana toplar damarı, 1051
Alt özofagal sfinkter, 1078–1079, 1080
Alt populasyonlar, 1178–1179
Alternatif splayz, 360
Altın sarısı algler, 577
Altın sarısı aslan tamarin, 1134–1135, 1156
Altın sarısı kurbağa, *705*
Altın sarısı tüy yıldızlar, *696*
Altman, Sidney, 71
Altüst olma zonları, 1225
Altüst olma, 1143
Alula bitkisi (*Brighamia insignis*), 1242–1243
Alüminyum, 828
Alveolatlar, *562*, *563*, 575–577
Alveoller, 575–577, *1034*, 1035
Alzheimer hastalığı, 105–106, 329–330
Alzheimer, Alois, 105
Amakrin hücreler, *981*, 982, 995
*Amanita*, 642
*A. muscaria*, *643*
Amber, *527*
*Amborella*, 622
*A. trichopoda*, *621*
Ambros, Victor, 361
Ambulacraria üyeleri, 695
*Ambyrhynchus cristatus*, *842*
*Ambystoma*
*A. mavortium*, *705*
*A. mexicanum*, *1027*
Amensalizm, 1187
Amerika devekuşu, 708
Amerikan bizonu, 1150
Amerikan Çayır Vakfı, 1252
Amerikan karaağacı, 641
Amerikan Kennel Club, 365
Amerikan timsahları, 1257
Amfibi azalması, 632
Amfibiler
aquaporinler ve, 1103
dolaşım sistemi, 1049
gastrulasyon, 929–930
genel bakış, 704–705
kurumadan sakınma, 1098
populasyon azalması, 2–3, 632, 705
prolaktin ve, *854*
üreme, 908
Amfipatik, 55
Amigdala, 943–944, 989, 1002
Amilaz, 1079, *1083*
Amiloplastlar, 94, 781–782
Amiloyid öncül proteini (APP), 105
Amin hormonlar, 856
γ-Aminobutirat, 959
Aminler, *40*
Amino asitler
dizi hizalama, 500–501
essensiyal, 1070
genel bakış, 42–44
izomerik formlar, 43
nörotransmitter olarak, 959
yapılar, *43*
yaşamın kökeni deneyi ve, 68
yüklü tRNA'larla olanlar, 305–306
Amino grupları
baz olarak özellikleri, 33
karbon iskeletler olarak, 1070
özellikleri, *40*
pH ve, 164
Amino şekerler, 53
Aminoaçil-tRNA sentetaz, 305
Aminopeptidaz, *1083*
Ammocoete larvaları, 700
Amnontelik hayvanlar, 1094, *1095*
Amniyon, *706*, *927*, 934, *937*, 938
Amniyonik boşluk, *937*
Amniyosentez, 335
Amniyot yumurta, 706, 908
Amniyotik boşluk, *706*
Amniyotik sıvı, 938
Amniyotlar, 532, 706–707
*Amoeba*, *563*
*A. proteus*, 99
Amoeba, kabuk, *568*
Amoeboid hareket, *96*, 99, 567
Amoebozoa üyeleri, *562*, *563*, 583–585
Amonyak, 33
azot tespiti ve, 544, 766
boşaltım, 1094, 1095
böbreklerde tamponlama ve, 1105
Amonyum iyonları, 28, 33, 766, 1105
AMP-aktive edilmiş protein kinaz (AMPK), 1088
AMPA reseptörleri, 960
*Amphibolurus muricatus*, 434
*Amphibolurus muricatus*, 434
*Amphiprion*, 1187–1188
*A. ocellaris*, *1188*
Amphisbaenia üyeleri, 707
Ampisilin, 541
AMPK. *Bakınız* AMP-aktive edilmiş protein kinaz
β-Amiloyid (amiloyid beta), 105, 106, 329
Ampulla, 696
Ana bitki gövdesi, 729
Ana kayaç, 760
*Anabaena*, *549*
Anabolik reaksiyonlar (anabolizm), 150, 152, 185
Anabolik steroidler, 851–852
*Anacharis*, 194
Anadrom balıklar, 703
Anaerobik metabolizma
glikoliz olarak, 170
prokaryotlarda, 543
Anafaz-vadeden kompleks (APC), 219
Anafaz
mayoz I, *225*, *227*
mayoz II, *224*
mitoz, 219, *227*
Anal sfinkter, 1079
Ananas, *620*, *623*
*Anas platyrhynchos*, *1116*
Anasal etki genleri, 421, *422*
*Andansonia*, 1154
Andersson, Malte, 454
Androjenler, 433, 867
Anemi, 303, 1072
pernisiyöz, 1074
Anemon balığı, 907, 1187–1188
Anensefali, 935
Anfizem, 1035
Angelman Sendromu, 359
Angina, 140
Angiospermler
aralarındaki evrimsel akrabalık ilişkisi, 620–622
büyük sinapomorfiler, 615
çiçeklenme (*bakınız* Çiçeklenme)
çifte döllenme, 615–616, *797*, 799–800
eşeyli üreme, 795–802
eşeysiz üreme, 809–811
evrimsel dallanma (radyasyon), 615
fosil kanıtlar, 615
gametofitler, 796–798
hayvanlarla birlikte evrimleşme, 618–619
ismin anlamı, 616
meyve, 620
özellikleri, *590*
soy içi üremenin önlenmesi, 798–799
tozlaşma, 611, 798
türlerinin sayısı, 720
yaşam döngüsü, 619–620
Angular girus, 1000, *1001*
Ani Akut Respiratuar Sendromu (SARS), 515
Ani aşırı duyarlılık, 894, *895*
Animal kutup, 414
Animal yarımküre, 924, *925*
Anizogami, 574
Anjiotensin, 1063, 1107, *1108*
Anksiyete bozuklukları, 342
Anlık hafıza, 1002
Año Nuevo Adası, *1175*
*Anomalocaris*, *529*
*Anopheles*, *508*, 570–571
*A. gambiae*, 571
Anöploidi, 228–229
Antagonistik kaslar, 988
Antagonistik tür etkileşimleri
av-avcı, 1189–1190
genel bakış, 1186, *1187*
otçulluk, 1190–1192
Antagonistler, 133, 961
Antarktika, Kan Şelalesi, 536
Anten sistemleri (fotosentez), 195
Antenler, 651
*Antennapedia* gen kümesi, 423
*antennapedia* mutant, 423
Anteridiyum, 593, *598*, 599
Anteriyör-posteriyör eksenler determinasyon, 421
Hox genleri ve, 936, *937*
Anteriyör, 649
Anterler, *611*, 616, *797*
Anthocerophyta, *590*
*Anthoceros*, *601*
*Anthopleura elegantissima*, *662*
Anthozoa üyeleri, 662–663
Anthropoidler, 713
Antibiyotik direnci, 509–510, 546
Antibiyotik direnç genleri, 390
Antibiyotikler
prokaryotik hücre duvarları ve, 541
*Streptomyces coelicolor* ve, 373
yüksek-GC Gram-pozitifler ve, 548
Antidiüretik hormon (ADH), *858*, 859, 1064, 1107–1109
Antifriz proteinleri, 827, 1145
Antijen-sunucu hücreler, 882
Antijenik determinantlar, 880–881
Antijenler
bağlanması, 883, 886
genel bakış, 880–881
kendi, 884
sunulması, 882
Antikoagülantlar, 676
Antikodonlar, 295, 305
Antikorlar
*Bakınız* İmmünoglobulinler
çeşitliliği, 891–894
genel bakış, 876
humoral bağışık cevapta, 882
monoklonal, 886–887
yapı, 885–886
Antilop tavşanı, *846*
Antipod hücreleri, 797, 800
Antisens ilaçlar, 395
Antisens RNA, 394–395
Antiterminasyon, 346
Antosiyaninler, 95
Anüs, *1077*
deuterostomlarda, 648, 693
tüp şeklindeki sindirim kanalında, 1075, *1076*
Anyonlar, 28
Aort kapakçığı, 1051, 1052
Aort, 1048, *1051*
Aortik cisim, 1042
Apaf1, 418
Apandis, *1077*, 1084
*APETALA1* geni, 803, 808
*Aphelocoma coerulescens* (alakarga), 1135
*Aphelocoma coerulescens*, *1135*
*Aphis nerii*, *1190*
Apicomplexa üyeleri, *562*, *563*, 570, 576
Apikal dominansi, 782–783
Apikal kanca, 786
Apikal kompleks, 576
Apikal meristemler
sınırsız (indeterminate) primer büyüme, 730
genel bakış, 729
çiçeklenme meristemlerine geçiş, 803
Apikal tomurcuklar, 782–783
Apikal, 113
*Apis mellifera*, 899–900
*Bakınız* Bal arıları

Apomiksis, 810
Apoplast, 743–744
Apoplastik hareket
  floem özsuyu, 752
  suyun, 743–744
Apoptoz
  gelişimle ilgili, 417–418
  işlevler, 229–230
  kanser ve, 232
Aposematizm, 678–679, 1189–1190
April, 464–465
AQP-2, 1109
*Aquilegia*, 493–494
  *A. formosa*, 490, *491*
  *A. pubescens*, 490, *491*
Ara filamentler, 96, 113
Ara kas lifleri, 1016
*Arabidopsis thaliana*
  apomiksis, 810
  fitokrom, 790
  genom çalışmaları için model organizmalar, 377
  genom, 376, *508*
  hücre duvarı biyosentezi, 724
  kodsuz DNA, *509*
  metabolom, 384
  organ kimlik genleri, 419
  sinyal iletim çalışmaları, 775–776
  stoma, 749
  su kullanım etkinliği, 739–740
  vernelizasyon, 808
Arachnida, 684
Aranöronlar, 944, 988
Arazi kullanım eğilimleri, 1238
Arboreal keseliler, 711
Arbusküler mikorizal funguslar (Glomeromycota), *628*, 634, 635, 640, 762, *763*, 768
Arbusküller, 762, *763*
*Arceuthobium americanum*, *767*
Archaea
  ana grupları, 552–553
  biçimleri, 539
  diğer domainler ile karşılaştırma, *538*
  genel bakış, 12, 551–552
  genom, 551
  hücre duvarı, 541
  ökaryotlar ile ortak özellikleri, 537
  prokaryot olarak, 81
Archaeognatha, *686*
Archaeon, 538
*Archaeopteryx*, 708, *709*
Archosaurs, 475, 708
*Arctium*, *802*
Ardıç, 615
Ardipithecinler, 715
*arg* mutantı, 293
*Argema mittrei*, *688*
*Argiope trifasciata*, *1114*
*Argogorytes mystaceus*, *1194*
Argon-40 ($^{40}$Ar), *520*, 521
*Argyroxiphium sandwicense*, *495*
Arı döl, 239
Arılar
  *Bakınız* Bombus arıları; Bal arıları
  çiçek rengi ve, 798
  tozlaştırıcı olarak, 619
  tür sayısı, *686*
Arılarda oğul verme, 899, *900*
Arındırıcı seçilim, 452, 506–507
*Aristolochia macrophylla*, *621*
Aritmi (hayvan davranışında), 1128
Aritmi (kardiyak), 1045
Arjinin, *43*, 821
Arka beyin, 986, 987
Arkadaş hücreleri, 616, *727*, 728, *750*, 751
Arkegonium, 593, 594, 598–599
Arkenteron, 928, *930*
Arktik tundra, 1147
Arktik yer sincapları, *7*
*Armadillium vulgare*, *685*
Aromataz, 433
Arpa, "malt," 778
ARR, 785
Arsenik, 175, 828, 1236
*Artemia*, 1093
*Artemia*, 1093
*Artemisa annua*, 814–815
*Artemisia annua*, 814–815
Artemisinin, 814–815
Arteriyoller, 1058
  arterial basınç ve, 1063–1064
  işlev, 1048
*Arthrobotrys*, 633
Arthropoda
  açık dolaşım sistemi , 1047
  akrabaları, 682
  anahtar özellikleri, 681
  anatomik özellikleri, *669*
  bileşik gözler, 978, *979*
  böcekler, 686–689 (*bakınız* İnsecta)
  büyük grupları, *659*, 681–686
  çeşitliliği ve başarısı, 681
  deri değiştirmenin hormonal kontrolü, 853–855
  dışiskelet, 670, 1019
  eklembacaklılar arasında farklılıkların evrimi, 432
  hemosöl, 667
  kimyasalların algılanması, 968
  olgunlaşmanın hormonal kontrolü, 855–856
  üyeler, 670
  vücut segmentasyonu ve, 650, *651*
Artırarak düzenleme, 870
*Artibeus lituratus*, *712*
Ascidia üyeleri, 698–699
*Asclepias syriaca*, *802*, 823
*Ascogenous*, 642
Ascoma (pl. ascomata), *637*, 641
Ascomycota. *Bakınız* kese mantarları
Asenkronize kas, 1018
Asetat, 174, 175
Asetik asit, 33
Asetil CoA
  lipid metabolizması, 184
  pirüvat oksidaz, 174, 175
  Sitrik asit döngüsü, *176*, 187
  yağ asidi sentezi, 185
Asetil grupları, 1070, *1071*
Asetilkolin (ACh)
  düz kas üzerine etkisi 1012
  iskelet kası arteriyollerinde dövüş –ya da- kaç cevabı, 1063
  kan damarlarındaki düz kasların gevşemesi, 140, *141*
  Nöron kas bağlantıları, 956, *957*, 1010
  nörotransmitter olarak, 959
  peysmekır hücreleri üzerindeki etkisi, 1054
  reseptör tipleri, 959
  sinapstan temizleme, 961
Asetilkolin reseptörleri, 134, 957, *958*, 959
Asetilkolinesteraz, 162, 165, *958*, 961
Asetilsalisilik asit, 879
Asidozis, 1105
Asimetrik vücut planı, 649
Asit büyüme hipotezi, 783
Asit sevenler, 552
Asit yağışları, 1234–1235
Asit-baz katalizi, 158
Asit–baz dengesi, böbrekler tarafından düzenlenmesi, 1104–1105
Asitler
  özet, 33
  su olarak, 33–34
  tamponlar, 34–35
  tanımı, 33
  tersinir reaksiyonlar, 33
Askorbik asit, 1072
Askosporlar, *637*, 640, 641
Askus (çoğulu asci), 640, 641
Askus, *637*
Asölomat, 649, *650*, *667*
Asparajin, *43*
Aspartam, 337
Aspartat, 204
Aspartik asit, *43*
*Aspergillus*, 322, 641
  *A. oryzae*, 641
  *A. tamarii*, 641
*Aspicilia*, *633*
Aspirin, 818, 879
Assosiasyon korteksi, 990, 992
*Asterias rubens*, *696*
Asterozoa üyeleri, 695
*Astrolithium*, *563*, *569*
Astrositler, 947
Aşı (çelik), 811
Aşılama, 811
Aşılama
  bağışık hafıza ve, 881, 883–884
  grip aşıları, 440–441
Aşırı beslenme, 1070
Aşırı biriktiriciler, 828–829
Aşırı duyarlılık cevabı, 230, 817–818
Aşırı duyarlılık
  ani, 894, *895*
  gecikmiş, 895
Atardamar kan basıncı, 1062, 1063–1064
Atardamarlar (arterler)
  anatomi, 1058, *1059*
  arterial basınç ve, 1063–1064
  işlev, 1048
Atasal özellik, 467
*Ateles geoffroyi*, *714*
Ateş karınlı kurbağa, 492–493
Ateş solucanı, *651*
Ateş, 847
Atherosklerotik plak, 1061
Atherosklerozis, 1061–1062
Atık su arıtma, 402
Atina'nın vebası, 873–874
Atkuyrukları
  Karbonifer periyodu, 595–596
  özellikleri, *590*
  tanımı, 602
Atlamalı iletim (saltatori iletim), 955–956
Atletler
  kalp rahatsızlıkları, 1045
  maraton koşucular, 168
  vücut yapıcılar, 851–852
Atmaca, 1137
Atmosferdeki karbon dioksit
  "sera gazı," 189
  bitki büyümesi ve, 189–190
  bitkilerdeki azot tespiti ve, 1236–1237
  $C_3$ ve $C_4$ bitkileri üzerindeki etkisi, 205
  günümüzdeki artış hızı, 525
  karbon döngüsünde, 1230–1231
  küresel ısınma ve, 1231–1232
  önemi, 1223
  stoma ve, 597, *598*
  tarihsel eğilim, 1231
  yangınlar ve, 1230
Atmosferdeki karbon zenginleşmesi, orman çalışmaları, 1221, *1222*
Atmosferik basınç, 740
Atmosferik dolaşım, 1142–1143
Atmosferik oksijen
  fotosentezin evrimi ve, 11
  siyanobakteriler ve, 554
  zaman içerisinde değişimi, 523–524
Atmosferin özellikleri, 1223–1224
Atnalı yengeçleri, 683–684
Atom ağırlığı, 23
Atom bombaları, 322
Atom numarası, 22–23
Atomik kütle birimi (amu), 21
Atomlar, 21
ATP hidrolizi ve, 154
ATP sentaz
  oksidatif fosforilasyon, 177, 179, 180, 181
  fotofosforilasyon, 198–199
ATP. *Bakınız* Adenozin trifosfat
ATP'nin"enerji-eşlemeli döngüsü," 155
Atrazine, 2–3, *15*, *16*
Atrial natriüretik peptid (ANP), 1109
Atrioventriküler (AV) kapakçıklar, 1051, 1052, 1053
Atrioventriküler düğüm, 1054, *1055*
*Atriplex halimus*, 828
Atropin, *623*
*Atta cephalotes*, 1185–1186
Austin kör semenderi, *705*
Australopithecine, 715
*Australopithecus*
  *A. afarensis*, 715
  *A. africanus*, *715*
*Austrobailyea*, *617*
Av-avcı etkileşimleri, 1189–1190
Av, 652
Avcı olan mantarlar, 633
Avcılar
  populasyon büyümesine etkisi, 1176
  tanımı ve açıklanması, 651, 652–653, *654*
  tipleri, 1074
Avcılık, 1186, *1187*
Avery, Oswald, 269
Avirülans (*Avr*) genler, 817
Avlanma hipotezi, 1212
Avogadro sayısı, 33
Avokado, *621*
Avrupa arıkuşları, *908*
Avrupa karakurbağaları, 492–493
Avustralya fındığı, *620*
Avustralya, 1140–1141
  çöller, 1157
  istilacı türler, 1249
  şekerkamışı kurbağası, 1181
Axel, Richard, 968, 969
Ayak perdesi, heterokroni ve, 430, *431*
Ayak tarak kemikleri, *1019*
Ayak, yumuşakçalar, 676, *677*
Ayar noktası, 834
Ayçiçeği, 494, 495
Ayçiçeği, *617*, 829
Aydınlık saha mikroskopisi, 80
*Aynı zamanda bakınız* epinefrin
Ayrılık (disparite), 998
Ayrılma yasası, 242, *243*
Ayrılmama, 228, 257, 321
Ayrışma
  cesetlerin, 1203
  evreleri, 1216–1217
Ayrıştırıcılar
  *Bakınız* Çürükçüller
  çürükçül mantarlar, 631–632
  enerji kaynakları, 1205–1206
  prokaryotlar, 553–554
Azaltarak düzenleme, 870
*Azolla*, 765

Azot dioksit, 1234
Azot döngüsü, 766, 1232–1234
Azot metabolizması, 544
Azot tespit ediciler, 544, 763–765, *766*
Azot tespiti
  atmosferik karbon dioksit ve, 1236–1237
  baklagil–rhizobium ilişkisi, 764–765
  endüstriyel, 765–766, 1233
  evrimsel tarihi, 533
  küresel azot döngüsü, 766, 1232
  nitrojenaz, 763, *764*
  prokaryotlar, 554
  toprak bakterileri ve, 762–763
Azot-14, *520*
Azot
  bitki beslenmesi, *757*
  elektronegatiflik, *28*
  gübrelerdeki, 761
  Kovalent bağ yapma yeteneği, *26*
Azotlu atıklar, boşaltımla atılması, 1094–1095

– B –

B horizonu, 760
B hücreleri, *875*
  çok potansiyelli kök hücreler, 411
  kırmızı kan hücresi üretimi, 1057
B hücreleri
  Antikorlar ve, 876
  DNA yeniden düzenlenmesi ve klonal seçilim, 882–883
  humoral bağışık cevap, 882
  kemik iliği ve, *875*
  monoklonal antikorlar ve, 887
  özgüllüğü, 880
  plazma hücrelerine gelişimi, 885
  sınıf değişimi, 893–894
B lenfositleri, *876*
B7 proteini, 889
Babun (Habeş maymunu), 1154
Bacaksız amfibiler, 705
Bacillus (çoğulu. bacilli), 539
*Bacillus*, 544, 549
  *B. anthracis*, 549, 550, 554, 555, *884*
  *B. subtilis*, 210
  *B. thuringiensis*, 401
Bacteria (domain)
  diğer domainler ile karşılaştırılması, *538*
  genel bakış, 12
  ökaryotlarla ortak özellikleri, 537
Bacteria
  aşılar, *884*
  bakteriyoklorofil, 544
  belli başlı grupları, 547–551
  biçimleri, 538–539
  biyoremediasyonda, 402
  DNA replikasyonu, *282*
  $F^+$ ve $F^-$, 261
  gen ekleme, 389
  Gram boyama, 541
  hücre duvarı, 541
  konjugasyon, 260, *261*
  lateral gen transferi, 510
  patojenler, 554–555
  plazmidler aracılığıyla gen transferi, 261
  prokaryot olarak, 81
  R faktörleri, 261
Bağ dokusu, 836–837
Bağımlı değişken, 14
Bağımsız dağılım yasası, 244–245
Bağımsız dağılma
  mayozda, 228
  Mendel yasası, 244–245
Bağımsız değişken, 14
Bağırsak şeritleri, *657*, 672, 907
Bağırsak
  *Bakınız* Sindirim sistemi; Gastrointestinal sistem
  besinlerin bağırsak boyunca hareketi, 1078–1079
  doku kompozisyonu, 837–838
  omurgalılardaki doku tabakaları, 1077–1078
  tüp şeklinde, 1075–1076
Bağırsaklar
  *Bakınız* Kalın bağırsak; İnce bağırsak
  içindeki biyofilmler, 554
  tübüler bağırsaklar, 1075, *1076*
Bağışıklık hafızası, 881
  aşılar ve, 883–884
  klonal seçilim ve, 883
Bağışıklık sistemi
  alerjik reaksiyonlar, 894–895
  *Bakınız* Özgül immün sistem
  otoümmin hastalıklar, 895
Bağışıklık
  aktif, 883–884
  klonal seçme ve, 883
  özgül (*bakınız* Özgül immün sistem)
  pasif, 880, *881*
Bağlama, 491, *904*, 905
Bağlanma davranışı, 128–129, 859
Bağlantılı öğrenme, 1001
Bağlantılı zar proteinleri, 109
Bağlı genler, 253, 256–257
Bahçe bitkileri endüstrisi, 1255
Bainton, C. R., 1041
*Bakanae* (sersem fide hastalığı), 776–777
Bakım metilazı, 356
Bakır iyonu, 28
Bakır
  bitki beslenmesinde, *757*
  hayvan beslenmesinde, *1072*
Baklagil–rhizobium birlikteliği, 764–765
Baklagiller, 533, 823
Bakteriyel yapay kromozom (BAC), 367
Bakteriyofaj T, *344*
Bakteriyofaj T2, 270, *271*
Bakteriyofaj T4, *556*
Bakteriyofaj T7, 472
Bakteriyofaj ⊠, 346, 392
Bakteriyofaj
  DNA virüsleri, 557
  litik döngü, 343–345
  lizojenik döngü, 345–346
  transdüksiyon ve, 345
Bakteriyoklorofil, 544
Bakteriyorhodopsin, 553
Bakteroidler, *764*, 765
Bal arıları
  dansları, 1132–1133
  hijyenik davranış, 1117, *1118*
  ısı üretimi, 843, *844*
  izleme, *1169*
  ösosyallik, 1136
  sömürü, rekabet ve, 1198–1199
  üreme, 899–900
*Balaenoptera musculus*, 1181
Balast suyu, 1254–1255
Baldwin, Ian, *821*
Balık sürüsü, 703
Balık tenyası, *657*
Balıklar
  aşırı avlanma, 1180, 1181
  Chondrichthyes, 701, *702*
  çenin ve dişlerin evrimi, 700–701
  dolaşım sistemi, 1048–1049
  eklemli yüzgeçler, 703, *704*
  ışın yüzgeçliler, 701–703
  prolaktin ve, *854*
  solungaçlar ve solunum gazlarının alışverişi, 1030–1031
  tat alma tomurcukları, 969
  termoregülasyon ve ters akımla ısı alışverişi, 843
  vücut planı, *700*
  yanal çizgi sistemi, 975–976
  yüzgeçler, 701, *702*
  yüzme keseleri, 701
Bali Adası, 1157–1158
Balinalar, 711
Balküpü karınca, 1198
Balınumu, 57
Bambu, 809
Banggai kardinal balıkları, *1248*, 1249
Banotu, *804*
Banting, Frederick, 864
Bantlı bahçe örümceği, *1114*
Baobab ağaçları, 1154, *1159*
Baptista, Luis, 1122
Barometre, 1026
Barometrik basınç, 1026
Baroreseptörler, 1063–1064
Barr cisimciği, 359
Barr, Murray, 359
Basınç akış modeli, 751, *752*
Basınç odası, 747
Basınç potansiyeli, 740, 741, 742, 751
Basidiomata (tekili basidioma), *637*, 642, *643*
Basidiomycota. *Bakınız* Kulüp mantarları
Basit hücreler, 995
Basit lipitler, 54
Basit meyveler, 620
Başak karayosunları, 602
Başaklar, *617*
Başlama bölgesi, *297*, 298
Başlama kodonu, 299, 307, *309*
Başlatma faktörleri, 307
Başlatma kompleksi, 307
Başparmak, 1095
Bataryalar, 965
Bates mimikrisi, 1190, *1191*
Batı Cape Eyaleti (Güney Afrika), 1256
Batı rüzgarları, 1143
*Batrachochytrium dendrobatidis*, 632
Batrak, 698
Bayan atlet triadı, 1020
Bayan vücut yapıcılar, 851–852
Bayanlar uzun atlama, 1006
Bayanterliği, *617*
Baz çiftleri
  Chargaff kuralı ve , 273
  mutasyon "sıcak noktalar," 322
Baz eşleşmesi
  DNA replikasyonunda ve transkripsiyonda, 64
  komplementer olarak, 274, *275*
  tanımlanması, 62–63
Bazal cisim, 97
Bazal lamina, böbrek hücrelerinin, *101*
Bazal metabolik hız (BMR), 844–845
Bazal, 113
Bazidiosporlar, *637*, 642
Bazidiyum *637*, 642
Bazilar zar, *972*, 973, 974
Bazlar
  tamponlar, 34–35
  tanımı, 33
  nükleotidlerde, 61
  genel bakış, 33–34
  tersinir reaksiyonlarda, 33
  su olarak, 33–34
Bazofiller, *876*
*Bazzania trilobata*, *599*
Bcl-2, 418
*bcl2* gene, 395
Bdelloid rotiferler, 673
Beadle, George W., 292
*Beagle* (H.M.S.), 442
*Beauveria bassiana*, 626
Bebek 81, 316, 317
Bebek patlaması yankısı, 1182
Bebek patlaması, 1182
Bekçi hücreleri, 726, 733, 748–749
Belding yer sincapları, *1136*, 1137
Belt, Thomas, 1186, 1196
Benecke, Mark, 1203
Bengal kaplanı, 1155
Benlik algısı, 1002
Benson, Andrew, 199
Bentik zon, *1163*, 1164
Benzer, Seymour, 305
Benzerlik matriksi, 501
Benzoik asit, 1100
Benzopiren, 321, 323
Berhing, Emil von, 880, *881*
Beriberi, 1073
Bermuda çimi, 204
Besin ağları, 1206, 1208
Besin alerjileri, 894
Besin eksiklikleri, 1073–1074
Besin kofulları, 567–568
Besin maddeleri
  *Bakınız* Makronütrientler; Mikronütrientler; Mineral besin maddeleri
  bitki beslenmesinde, 756
  canlılar için önemi, 7
Besin temini, populasyon büyümesi üzerindeki etkisi, 1176
Besin zinciri, 1206
Besin
  *Bakınız* Hayvan beslenmesi
  beslenme davranış biçimi, 1125–1126, *1127*
  biyosentez için karbon iskeletlerinin kaynağı olarak, 1070–1071
  enerji ve, 1068–1069
  savunak davranışları ve, 1124–1125
Beslenme davranışı, 1125–1126, *1127*
Beslenme kategorileri
  prokaryotlar, 543–544
  proteobacteria, 550
Beslenme stratejileri, 651–654
Best, Charles, 864
Beş çizgili kum kertenkelesi, *1173*
Beta (β) hücreleri, 865
Beta blokörler, 865, 870, 961
Beta çeşitlilik, 1210, 1211
*Beta vulgaris*, 721
*Betula pendula*, *610*
Beutler, Ernest, 359
Beyaz ışık, 193
Beyaz kan hücreleri, 875, *876*
Beyaz kas, 1015
Beyaz taçlı serçe, 1121–1122
Beyaz üçgül, 457–458
Beyer, Peter, 401
Beyin (serebrum), *946*, 988, 990
Beyin mercanı, *662*
Beyin yarımküreleri, 988
Beyin
  basit sinir sistemlerinde in simple nervous systems, 945

beyin büyüklüğü-vücut büyüklüğü ilişkisi, 992
bilinç, 1002–1003
büyüklük ve komplekslikteki varyasyon, *946*
dil yeteneği, 1000, *1001*
gelişimi, 986–988
görme korteksi, *996*, *997*
insanlarda büyüklüğünün evrimi, 716
oksipital lob, 992
öğrenme ve hafıza, 1000–1002
ön lob, 991, *992*
önbeyin, 989
pariyetal lob, 991–992
retiküler sistem, 989
taksi şoförlerindeki posteriyör hippokampus, 985
telensefalon, 990–992
temporal lob, 990
uyku ve rüya, 999–1000
Beyinkökü, *946*, 987, 989, 1040–1041
Beyin hormonu, 854
Beysbol, 851
Bezelye bitkileri
anatomi, *239*
model organizma olarak, 292
onlarla Mendel'in deneyleri, 238–241
Bıngıldak, 1020
*Bicoid* gene, 421
Bikarbonat iyonları, 1042
böbreklerde tamponlanması ve, 1104–1105
kanın ozmotik basıncı ve, 1060
karbon dioksitin kanda taşınması, 1039–1040
karbonun okyanus deposu ve, 1231
midede, 1079, *1080*
pankreas ve, 1082
Bikonkav, 115
Bilateral simetri, 649, 658
Bilateria üyeleri, *647*, 648
Bileşik gözler, 978, *979*
Bileşik şemsiye, *617*
Bileşikler, 25–26
Bilezik çıkarma, 750
Bilimsel isimler, 11–12, 476, 478
Bilimsel yöntem, 14–16
Bilinç, 1002–1003
Bilinçsiz refleks, 1084
Big bang üreme, 1173, 1174
Binoküler görme, 997–998
Binoküler hücreler, 998
Binomial nomenklatür, 476
Binomial, 11–12
1,3-Bisfosfogliserat, *173*, 174
2,3-Bisfosfogliserik asit (BPG), 1039
Bipolar bozukluk, 139
Bipolar hücreler, *946*, 981–982, 995, *996*
Bir araya toplanma, 1137
Bir gen, bir enzim hipotezi, 291–293
Bir saatlik tatarcık, 1170
Bira mayalama endüstrisi, 778
Bira mayası, 641
Bireysel uyum gücü, 1135
Birhücreli protistler, 123
Birinci kuşak ($F_1$), 239, 242
Birinci kutup cismi, *903*, 904
Birincil aktif taşıma, 121–122
Birincil bağışık sistem, 883
Birincil cinsiyet tayini, 257
Birincil embriyonik organizatör, 931–933
Birincil endosimbiyoz, 566
Birincil eşey organları, 907
Birincil hücre duvarı, 723–724
Birincil indükleyici, 415, *416*
Birincil somatosensoriyel korteks, *990*, 991
Birincil tüketiciler, 1205, *1206*
Birincil üreticiler, 569, 622, 1204–1205, 1205
Birincil üretim, ekosistem tipi tarafından, *1227*
Birkhead, Tim, 455
Birleşik Eyaletler, nesli tükenmiş ya da tehdit altında olan türlerin oranı, *1247*
Birlikler, 1198–1199
Birlikte evrimleşme (koevolusyon)
diffuse, *1194*, 1195
genel bakış, 1188
hayvanlar ile angiospermler, 618–619
in herbivores and plants, 1192
Birlikte uyarıcı sinyaller, 889
Bit, *686*, 1193
*Bithorax* gen kümesi, 423
*bithorax* mutant, 423
Bitki beslenmesi
besin maddelerinin elde edilmesi, 756
eksiklik belirtileri, *757*
esansiyel elementler, 757–759
hidroponik deneyler, 758, *759*
karnivor bitkiler, 767
mikoriza, 762
önemli maddeler, 756
parazitik bitkiler, 767–768
toprak bakterileri ve azot tespiti, 762–766
toprak yapısı ve, 759–762
Bitki büyümesi ve gelişimi
atmosferik karbon dioksit düzeyinin artışına cevapları, 189–190
düzenlemedeki anahtar faktörler, 772
embriyonik, 774, 800–801
fide gelişimi, *773*
fotoreseptörler ve, 775, 788–791
gibberellinler ve, 777–778
herbivorların etkileri, 819
hormonlar ve, 774–775
sinyal iletim yolları, 775–776
tohum dormansisi ve çimlenme, 773–774, 777–778
Bitki embriyosu
büyüme, 774
eksenler, 725
embriyogenez, 725–726
tohum rezervlerinin mobilizasyonu, 777–778
Bitki genomu
*Arabidopsis*, 377
temel, 377, *378*
Bitki hormonları
brassinosteroidler, 787–788
etilen, 786, *787*
genel bakış, 774–775
gibberellinler, 776–779
öksin, 779–784
sitokininler, 784–785
yapı ve aktiviteleri, *775*
Bitki hücre duvarındaki çukurlar, 728
Bitki hücre duvarları, 723–725
mikrotubüller ve, 97
öksin ve, *783*
yapı ve işlev, 100
Bitki hücreleri
aşırı duyarlılık cevabı, 230
ayırt ettirici özellikleri, 723
etkileşimler, 724–725
genişleme, 724, 783
hücre duvarı, 723–725
koful, 95
mikrotubül organize edici merkez, 216
plastidler, 93–94
plazmodezm, *144*, 145
rekombinant DNA çalışmalarında, 389
sitokinez, 220, 723
totipotentlik, 408–409
turgor basıncı, 116–117
yapı, *87*
Bitki ıslahı, biyoteknoloji ve, 400
Bitki patojenleri, mantar kaynaklı, 632
Bitki savunması
asıl ve indüklenmiş, 815
aşırı duyarlılık cevabı, 817–818
enfekte olmuş alanın kapatılması, 816–817
genel bakış, 815
genetik, 817
herbivorluğa karşı, 819–823
mekanik olarak, 815–816
RNA virüslerine karşı bağışıklık, 818
sekonder metabolitler, 820–821
sistemik kazanılmış dayanıklılık, 818
toksik maddelere karşı kendini koruma, 822–823
Bitki sinyal iletimi
*Arabidopsis thaliana* studies, 775–776
brassinosteroidler için, 787–788
büyüme ve gelişmede, 775
etilen için, 786, *787*
fitokrom için, *790*
gibberellin için, 778–779
indüklenmiş savunma için, 822
kuraklık stresine cevap, 826
öksin için, 784
sitokinin için, *785*
Bitki-mantar mutualizmi
eğreltiotları, 605
iletim demetsiz kara bitkileri, 592
kara bitkileri, 591
Bitki–tozlaştırıcı etkileşimi, 618–619, 1194–1196
Bitkiler
ağır metaller ve, 828–829
angiospermlerde eşeyli üreme, 795–802
*Bakınız* Çiçekli bitkiler; Kara bitkileri; Tohumsuz bitkiler
büyüme ve gelişme (*bakınız* Bitki büyüme ve gelişmesi)
dermal doku sistemi, 726
ekstrem sıcaklıklara adaptasyonlar, 826–827
embriyogenez, 725–726
embriyonik eksenler, 725
evcilleştirmenin etkileri, 735–736
fitoremediasyon, 829
gelişimsel esneklik, 435, *436*
güçlendirmede, 491–492
herbivorlara karşı savunma, 1191–1192
herbivorlarla birlikte evrimleşme, 1192
hücre tipleri, *727*
istilacı, 1249
karnivorlar, 767
kenetlenmek, 790–791
kurak koşullara adaptasyonlar, 823–825
kuraklık stresine uyum sağlama, 826, *827*
mekanik izolasyon, 489–490
meristemler, 729 (*bakınız* Meristemler)
metabolik etkileşimlerde, 205–206
metabolomik, 384
meyve yiyiciler ve, 1196
mineral iyonlarının alınması, 742–743
monoik ve dioyik, 256
mutajenlerin kaynağı olarak, 322
organ kimlik genleri, 418–419
ortaklıklar ve rekabet, 8–9
parazitik, 767–768
poliploidiyle türleşme, 488
primer büyüme, 728–729
sekonder büyüme, 729, 733–375
sınırlı ve sınırsız büyüme, 728
sirkadiyen ritimler, 790–791
stres cevap elementleri, 355
stres cevap proteinleri, 355–356
su ve iyonların apoplastik ve simplastik hareketi, 743–744
suyun alınması, 740–742
tanımlanmış gruplar olarak, 589, *590*
temel doku sistemi, 726
temel vücut planı, 720–722
Ti plazmid vektörü, 390
tozlaştırıcı davranışı tarafından izolasyon, 490, *491*
tuzlu ortamlarda, 828
türleşme oranları, 493–494
üçlü cevap, 786
vejetatiften çiçeklenmeye geçiş, 802–808
yaprak orijini ve anatomisi, 732–733
yıllık, iki yıllık, çok yıllıklar, 802
Bitkilerde eksiklik semptomları, 757, *758*
Bitkilerde ortama alışma, 826–287
Bitkilerdeki suyun adezyonu, 746
Bivalent. *Bakınız* Tetradlar
Bivalvia, 677
Biyocoğrafya
Alfred Russel Wallace ve, 1157–1158
biyotik değiş tokuş, 1160, *1161*
bölgeler, 1158–1159
filogenetik taksonomi, 1160, *1161*
kıtaların sürüklenmesi, 1159–1160
üzerine insan etkisi, 1162
vikariyant olaylar, 1161–1162
Biyolojik saat. *bakınız* Biyolojik ritimler
Biyoreaktörler, 399–400
Biyoçeşitlik
"sıcak noktalar," 1159, 1251–1252
anlamı, 1243–1244
insan faaliyetlerinin onun üzerindeki etkilerinin tahmini, 1246
insan toplumuna değeri, 1244–1245
koruma stratejileri, 1251–1258
piyasa değeri, 1255
tam olmayan insan bilgisi, 1245
tutsak ıslah programları ve, 1257
uzlaşma ekoloji ve, 1256–1257
yönetimi ve korunması, 1243–1244
Biyoçeşitlilik "sıcak noktaları," 1159, 1251–1252
Biyofilm, 539–540, 554
Biyoinformatik, 367
Biyojeocoğrafik bölgeler, 1158–1159
Biyojeokimyasal döngüler
azot, 1232–1234
demir, 1236
etkileşimler, 1236–1237
fosfor, 1235–1236

karbon, 1230–1232
  kükürt, 1234–1235
  mikronütrientler, 1236
  su ve, 1229–1230
  tanımı, 1229
  yangın ve, 1230
Biyokimyasal bütünlük, 40–41
Biyokütle, 1205, 1206, *1207*
Biyoloji
  "canlı şeylerin" tanımı," 3
  tanımı, 3
Biyolojik kontrol, 1181
Biyolojik moleküller, 39
Biyolojik ritimler
  melatonin ve, 868
  sirkadiyen, 1127–1128
  sirkannual, 1129
Biyolojik sınıflandırma, 477–478
Biyolojik tür kavramı, 483
Biyolojik, 477–478
Biyolüminesans, 154–155, 542–543
Biyomlar
  dikenli ağaç ormanları ve tropik savanalar, 1154
  etkileyen iklimsel faktörler, 1157
  ılıman çayırlar, 1150
  ılıman yaprak döken ormanı, 1149
  kuzey ormanları, 1148
  sıcak çöller, 1151
  soğuk çöller, 1152
  şaparal, 1153
  tanımı, 1146
  tipleri, *1146*
  tropik her dem yeşil ormanlar, 1156
  tropik yaprak döken ormanı, 1155
  tundra, 1147
  yağmur gölgeleri, 1157
Biyoprospeksiyon, 514
Biyoremediasyon, 386, 402
Biyota, 526
Biyoteknoloji
  biyoremediasyon ve, 402
  genel bakış, 397
  ifade vektörleri, 397–398
  kamuoyunun endişeleri, 402–403
  tanımı, 397
  tarafından yapılan proteinlerin tıbbi kullanımı, 398–400
  tarım ve, 400–402
Biyotik alışveriş, 1160, *1161*
Biyotik potansiyel, 1175
Biyotin, *1073*, 1076
Bizon, *1252*
Black, Robert, 536
Blackburn sfenks güvesi, 1242–1243
Blastocladiomycota, *628*, 639
Blastodisk, 926, 933
Blastomerler, 925, 927–928
Blastopor, *648*, 693, 928
Blastoporun dorsal dudağı, 929, 930–931, 935
Blastosit, 411, 913, 927, 939
Blastosöl, 925, 926, *927*
Blastula, *407*, 925, 928
*Blattodea*, *686*
*Blechnum discolor*, *603*
Block, Barbara, *13*
β-Blokörler. *Bakınız* Beta blokörler
BMP proteinleri, 933
*BMP4* geni, 430, *431*
Boa constrictors, 1246
BOFFF hipotezi, 1239
Boğa boynuzlu akasya, 1197
Bohr etkisi, 1039
*Boiga irregularis*, 1249
Bok böcekleri, 687, 1140–1141, 1187
Bok böcekleri, 843
*Bolitoglossa*
  *B. occidentalis*, 430
  *B. rostratus*, 430
Bombardıman kınkanatlısı, 1189
Bombikol, 968
*Bombina*
  *B. bombina*, 492–493
  *B. variegata*, 492–493
Bombus arıları, 1199
*Bombycilla cedrorum*, *710*
*Bombycilla cedrorum*, *710*
*Bombyx*, *508*
  *B. mori*, 968
Bonner, James, 805, *806*
Bor, *757*
*Bordetella pertussis*, *884*
Boreal baykuş (*Aegolius funereus*), 1148
Boreal ormanlar, 1148
Borlaug, Norman, 771
Borthwick, Harry, *789*
Boşaltım kanalı, *909*, 911
Boşaltım sistemleri
  azot atılması, 1094–1095
  *Bakınız* Böbrekler
  homeostasisin sürdürülmesi, 1092–1094
  nefronlar, 1097, 1098–1100
  omurgasızlar, 1095–1097
  vampir yarasa, 1091–1092
Boşluk genleri, 421, *422*
*Bothus lunatus*, *459*
Botoks, 957
*Botrytis fabae*, *818*
Botulinum A, 555
Botulinum toksini (Botoks), 957
Botulizm, 555, 957
Bowman kapsülü, 1099–1100, 1100, *1101*
Boy, *HMGA2* geni ve, 253
Boyanmış aydınlık saha mikroskopisi, 80
Boyer, Herbert, 387
Boynu halkalı yılan, *707*
Boynuzotları
  Bryophyta, 589
  gametofit, 592–593
  tanımı, 592, 600–601
Boyun, zürafalardaki evrimi, 430
Boz kurt, 365
Bozunma modelleri, yenilenme, 1253–1254
Böbrek tubülleri, 1098, *1099*, 1100
Böbrek yetmezliği, 1105
Böbrek yetmezliği, 1105
Böbrekler
  antidiüretik hormon ve, 859
  asit-baz dengesinin düzenlenmesi, 1104–1105
  atardamar basıcının düşmesine cevap, 1064
  bazal lamina, *101*
  derişik idrar üretilmesi, 1100–1104
  düzenlenmesi, 1107–1109
  hipoksiye cevap, 1057
  nefron ve idrar oluşumu, 1097, 1098–1100
  yerleşimi ve anatomisi, 1100–1101
Böcekler
  boşaltım sistemi, 1097
  deri değiştirmenin hormonal kontrolü, 853–855
  diyapoz, 435
  genel bakış, 686–689
  ısı üretimi, 843
  kanatlar, 689
  olgunlaşmanın hormonal kontrolü, 855–856
  sperm transfer, 907
  trake sistemi, 1029–130
  uçma kasları, 1018
  vücut planı, *686*
Bölge Adaları, 1214
Bölücü doğal seçme, 452, 453
Bölünme
  *Ayrıca bakınız* İkiye bölünme
  birhücreli mantarlarda, 630
  çok parçaya bölünme, 572
Bölünmüş-beyin çalışmaları, 1000
BPG, 1039
Brachiopoda, *659*, *669*, 674
*Brachystola magna*, *688*
*Bradypus variegatus*, 1156
Branchiopoda, *685*
*Branchiostoma lanceolatum*, *698*
*Branta canadensis*, *656*
*Brassica oleraceae*, 736
Brassinosteroids, *775*, 787–788
Braxton Hicks kasılmaları, 916
Brenner, Sydney, 376–377
*Brevipalpus phoenicis*, *684*
Briggs, Robert, 409
*Brighamia insignis*, 1242–1243
Bristlecone çamı, 613
Brno manastırı, *238*
Broca alanı , 1000, *1001*
Brock, Thomas, 286
Brokkoli, *445*
Bromelain, *623*
Bronşioller, *1034*, 1035
Bronşlar (tekili bronş), 1031, *1032*, *1034*, 1035
Brown, Patrick, *759*
Brücher, Heinz, 236–237
Brüksel lahanası, *445*
Brüt birincil üretim, 1205
Brüt birincil verimlilik (GPP), 1205
Bryofitler(Bryophyta), 589, *590*, 600
Bryozoa üyeleri, *659*
  anatomik özellikleri, *669*
  koloniyal, *657*
  tanımı, 671–672
Buck, Linda, 968, 969
Bufalo kuşu, 1187
*Bufo*
  *B. marinus*, 1181, 1249
  *B. periglenes*, *705*
Buğday pas mantarı, 815
Buğday
  gibberellinler ve gövde uzaması, 778
  mantar hastalıkları, 632
  üretme, 229
  vernalizasyon, 808
  yarı-bodur, 771–772
Buğdaybitleri, *688*
Buharlaşma ısısı, 32
Bukalemun, *1159*
Bulboüretral bez, *909*
Burgess Shale, 527
Burun epiteli, 968
Burun, 877
Buz böcekleri, *686*
Buz, fiziksel özellikleri, 31–32
Buzul çağları, 533
Buzul Körfezi, 1214–1215
Buzul morenleri, 1214–1215
Buzullar arası dönemler, 525
Buzullar, 525
Bütan, 40
Büyücü doktor, 623
Büyük Bariyer Resifi, 663
Büyük beyaz köpekbalığı, 843
Büyük Burhan, 755
Büyük flamingo, *652*
Büyük fregat kuşu, *710*
Büyük kır-tavuğu, 449–450
Büyük yangınlar, 595, 1230
Büyük yer ispinozu, *487*
Büyüme faktörleri, 215
Büyüme hormonu (GH), *858*, 860
Büyüme hormonu salınmasını-inhibe eden hormon, 861
Büyüme hormonu-salıcı hormon, 861
Büyüme, tanımı, 406
Büyütme, 79


## – C –


C horizonu (tabakası), 760
*Cacops*, *530*
*Caenorhabditis elegans*
  çok hücrelilik için zorunlu genler, *376*
  gelişimle ilgili apoptoz, 417–418
  genom, *376*, *508*
  miRNAlar, 361
  model organizma, 376–377, 681
  şifre vermeyen DNA, *509*
  vulva farklılaşması, 415–416
*Caethidea olivacea*, *487*
Calaveras County Kurbağa Sıçrama Yarışması, 1006
*Calliarthron tuberculatum*, *579*
*Callyspongia plicifera*, *1027*
*Caloplaca*, *633*
Calvin döngüsü, 201
  floridean, 580
  genel bakış, 52
  yapısı, *52*
Calvin döngüsü
  basamaklar, 200–201
  bitki metabolik etkileşimleri ve, 206
  ışık stimülasyonu, 201–202
  radyoizotopla işaretleme deneyleri, 199–200
Calvin, Melvin, 199, 200
CAM bitkileri, 205
Cam salyangoz, *678*
Cam süngerleri, *647*, 658
Camaleksin, 817
*Camarhynchus*
  *C. heliobates*, *487*
  *C. pallidus*, *487*
  *C. parvulus*, *487*
  *C. pauper*, *487*
  *C. psittacula*, *487*
Camembert peyniri, 641
cAMP reseptör protein(CRP), 351
cAMP. *Bakınız* Siklik AMP
*Campanula rotundifolia*, *477*
*Campephilus principalis*, 1245
*Candida albicans*, 632
*Canis*
  *C. dirus*, *1244*
  *C. latrans*, 1153
  *C. lupus familiaris*, 365–366
  *C. lupus*, *653*
Canlı doğurma (vivipari) , 801
Canlılar
  "yaşayan şeyler," 3
  kökenleri (*bakınız* Yaşamın kökeni)
  ortak ata kavramı, 9
Canlıların Barkod Konsorsiyumu (CBOL), 326–327
Cannel kömürü, 602
Canseco, Jose, *851*
Cantley, Lewis, 38
Cape şeker kuşu, 1153
Capecchi, Mario, 394
Carlyle, Thomas, 1181
Carnivora, *712*
*Carpolestes*, 713
Casa, Bartolome de la, 1186

Caspari şeridi, 743, 744
*Casuarius*, 708
*Catagonus wagneri*, *1161*
*Cavanillesia platanifolia*, 1155
*Cavendishia*, *798*
CD14 protein, 880
CD4, 888
CD8, 888
Cdk'ler. *Bakınız* Siklin-bağımlı kinaz
cDNA kütüphanesi, 392
cDNA. *Bakınız* Komplementer DNA
Cech, Thomas, 71
*ced-3* geni, 417, 418
*ced-4* geni, 417, 418
*ced-9* geni, 418
Cennet kuşları, 494
*Centrocercus urophasianus*, *1125*
Cephalochordata, *659*, 697, 698
Cephalopoda, *678*, 679, *979*
*Ceramium*, *579*
*Cercomonas*, *563*
Cercozoa üyeleri, *562*, *563*, 582
Cerling, Thure, 20
Cesetler, ayrışma, 1203, 1216–1217
Cetacea üyeleri, 711
Cetartiodactyla, *712*
Cevap vericiler 132
Cezayir menekşesi, *623*
Chacoan pekari, *1161*
Chagas hastalığı, 560–561, 571, *582*
Chakrabarty, Ananda, 386, *387*
Challenger Çukuru, 582
*Chamaeleo parsonii*, *1159*
*Chara*, *563*, 591
  *C. vulgaris*, 591
*Chara*, 591
Charales, 580, 590–591
Chargaff kuralı, 274
Charofitler, *562*, *563*, 566, 580
Chase, Martha, 270
*Chelonia mydas*, *707*, *908*
Chengjiang, 527
Chihuahua, 365
Chiroptera, *712*
Chlamydia, 548
*Chlamydia*
  *C. psittaci*, *548*
  *C. trachomatis*, 373
*Chlamydomonas*, 580
*Chlorella*, 9, 196, 199
Chlorophyta, *562*, 566, 574–575, 580
*Choanoeca*, *563*, *583*
Choanoflagellata, *562*, *563*, 583, 627
Cholla kaktüsü, *221*
Chondrichthyes, 701, *702*
*Chondrus*, *563*
  *C. crispus*, 580
Chordata, *647*
  kladlar, 697
  özelliklerinin evrimi, 697–703
  türemiş yapılar, 697–698
Chordin, 935
Chown, S. L., 1214
Chromalveolata, *562*, *563*, 571, 575–579
*Chromodoris*, *1190*
*Chthamalus stellatus*, 1200
Chytridiomycota, *628*, 639
Chytridler, 627, *628*
  amfibi populasyonlarının azalması ve, 706
  döl almaşı, *635*, *636*, *638*
  tanımı, 639–640
*Chytriomyces hyalinus*, *639*
Cırcırböceği, *686*
Cıvıksı mantarlar, 566
  genel bakış, 583
  hücresel, 584–585
  plazmodial, 583–584
cI protein, 346
*Cicindela campestris*, *1189*
Ciğerotları, 635
  biryofitler olarak, 589
  gametofit, 592–593
  tanımı, *590*, 592, 599–600
Ciliophora, *562*, *563*, 572, 576–577
*Cinchona*, *623*, 624, 814
Cingulata, *712*
Cins, 11
Cinsel birleşme, 907
Cinsel heyecan, 916
Cinsel yolla bulaşan hastalıklar
  klamidyalar, 373, 548
  *Trichomonas vaginalis*, 581
Cinsiyet içi seçilim, 453–454
Cinsiyetler arası seçilim, 454
*Ciona*, *508*, *698*
*Cirrhilabrus jordani*, *702*
*cis*-Retinal, 56
11-*cis*-Retinal, 976, *977*, 981
*Cladophora*, 580
*Clavelina dellavallei*, *698*
Clavicula (köprücük kemiği), *1019*
Clitellata, 675–676
*Clostridium*, 549, 957
  *C. botulinum*, 555
  *C. difficile*, *549*
  *C. tetani*, 555, *884*
*Clunio maritimus*, 1170
Cnidaria üyeleri, *647*
  büyük grupları, *659*
  ışınsal simetri, 649
  nematositler, 652–653, *654*
  sinir ağı, 944, *945*
  tanımlanması, 661–663
CO protein, 807
Coccolithophora, *4*, 532, 571
Cochons Adası, 1214
*Cocos nucifera*, 623
*Codiacrinas schultzei*, *529*
*Codosiga botrytis*, *583*
*Coelophysis bauri*, *530*
Coğrafik türleşme, 485–486, *487*
Cohen, Stanley, 387
Coleochaetales, 590, 591
*Coleochaete*, 591
*Coleoptera*, *686*
*Colias*, 457, *458*
*Columba livia*, *443*
Columbus, Christopher, 453
Conidia, 630, 641
Coniferophyta, *590*
Connell, Joseph, 1200
*Connochaetes taurinus*, 1154
*Conomyrma bicolor*, 1198
*CONSTANS* (*CO*) geni, 807
Cook Boğazı, 1162
Cooksey, Sarah, 290
Copepoda, 685
*Corixidea major*, 1245
Corpora allata, 855
Corpora cardiaca, 854
Correns, Carl, 238
Corti organı, *972*, 973, 974
*Corynebacterium diphtheriae*, 554, *884*
Cozumel kırıcısı (*Toxostoma guttatum*), 1246
CpG adaları, 356
Craniata, 699
Crassulacean asit metabolizması (CAM), 205
*Crataegus viridis*, *623*
CREB
  alkolizm ve, 342–343
  epigenetik değişiklikler ve, 358
Crenarchaeota, 552
Crews, David, 433, 901
Crichton, Michael, 266
Crick, Francis, 266, 273–275, 294–295
Crick, Odile, 266
Cro protein, 346
Crocodylia, 708, 1049, 1050
*Crocodylus porosus*, *708*
*Cromileptes altivelis*, *702*
*Crotaphytus*, 1152
CRP. *Bakınız* cAMP reseptör proteini
Crustacea
  büyük gruplar, *659*
  tanımı, 684–686
  vücut planı, *685*
*Cryptostylis*, 489–490
CTLA4 protein, 895
Cuatro Ciénegas, 481
*Cuscuta*, *768*
Cüce ökseotu, 767
*Cyanidioschyzon*, *508*
Cyanobacteria
  atmosferik oksijen üzerine etkisi, 523, 554
  azot tespiti, 765
  endosimbiyoz, 101, *102*, 565–566
  fosil, 73
  fotosentez ve canlıların evrimi, 11
  gaz keseceikleri, 541, *542*
  genel bakış, 548, *549*
  sıcak su kaynaklarında, *537*
*Cyanophora*, *563*
*Cystoseira usenoides*, *578*

## – Ç –

Çağlar, *520–521*, 521
Çakallar, 1153
Çalı maymun çiçeği, 618
Çalı sineği, 1140
Çalışma, tanımlanması, 149
Çam kabuk böcekleri, 1232
Çam ormanları, küresel ısınma ve, 1232
Çamaşır deterjanları, 1235–1236
Çamlar, yaşam döngüsü, 613–615
Çançiçeği, *477*
Çançiçekleri, *477*
Çapa hücresi, 415, *416*
Çavdar, 721
Çayır köpekleri, *1252*
Çayır restorasyonu, 1252
Çayırlar, ılıman bölge 1150
Çeçe sineği, *582*
Çekal dışkı, 1084
Çekinikler, 240
Çekirdek (merkezi sinir sistemi), 989
Çekirdek matriksi, 88
Çekirdek nakli, hayvan klonlama, 409–410
Çekirdek porları, 85, 88
Çekirdek zarfı, 85, 88
Çekirdek
  bitki hücreleri, *87*
  evrim, 565
  Hayvan hücreleri, *86*
  işlevi, 84, 85
  ökaryotlar, 81
  polipeptidlerin yöneltilmesi, 311
  tanımı, 21
  yapısı, 85, *88*
Çekirdeksiz üzümler, *777*
Çekirgeler, *686*
Çekirgeler, *819*
Çelikler, 810–811
Çene altı tükürük bezleri, *1077*
Çenekler, 620, 725, *773*, 774, 801
Çeneler, *1019*, 1075, *1076*
Çeneler
  insanlardaki beynin evrimi ve, 716
  omurgalardaki evrimi, 700–701
Çerçeve kayması mutasyonları, *319*
Çernobil, 829
Çert, 588
Çeşitlilik endeksi, 1210–1211
Çevrecilik, 1142
Çevresel direnç, 1175
Çevresel sinir sistemi (PNS), 945
  afferent ve efferent bölümleri, 986, *987*
  elemanları, 986
  Schwann hücreleri, 947
Çevresel sinirler, 987
Çıngıraklı yılanlar, 964
Çıplak köstebek sıçanlar, 1136
Çiçek durumu 616, *617*, 803
Çiçek hastalığı, 557
Çiçek meristemleri, *730*, 803
Çiçek meristemleri, 803
Çiçek organ kimlik genleri, 418–419, 803
Çiçek organları, 616
Çiçek rengi, tozlaştırıcılar ve, 798
Çiçek tablası, *611*, 616
Çiçek
  çiçeğin organları, 418
  evrimi, 616–618
  iğne ve saçak, 451
  monoik ve dioik, 616
  rastgele olmayan çiftleşme ve, 451
  sembolizm ve, 794, *795*
  tam ve eksik çiçek, 616
  yapı, *611*, 616, *617*, 795–796
Çiçeklenme
  çiçeklenme meristemleri, 803
  florigen, 807–808
  fotoperiyodizm, 804–805
  gen ifadesi şelalesi, 803-804
  gibberellinler tarafından indüklenmesi, 808
  sıcaklık tarafından indüksiyonu, 808
  vejetatiften çiçeklenmeye geçiş, 802–808
  yapraktan gelen fotoperiyodik uyarı, 805–807
Çiçekli bitkiler, *590*
  *Bakınız* Angiospermler
Çiçekli sembolizm, 794, *795*
Çift bağ, 27
Çift bağ, 859
Çift kural genleri, 421, *422*
Çifte döllenme, 615–616, 620, *797*, 799–800
Çiftleşme sistemleri
  çeşitlilik, 1133
  poliandri, 1134–1135
  polijini, 1133, 1134
  uyum gücünü maksimuma çıkarmak ve, 1134
Çiftleşme tipleri, 630
Çiğdem, *799*, 810
Çikolata nokta fungusu, *818*
Çilek, *620*, 722, 795
Çimlenme
  çevresel ipuçları, 773
  çimlenmiş en eski tohum, 607
  polenin çimlenmesi, 799
  su alınması ve, 774
Çimler, herbivorlara karşı toleransı, 819
Çin ördeği, *710*
Çingene güvesi tırtılları, 687
Çinko parmak motifi, *355*
Çinko, 828
  bitki beslenmesi, *757*
  hayvan beslenmesi, *1072*
Çizgili kas
  *Bakınız* İskelet kası
  kasılma, 1007–1009
Çocuk aldırma (kürtaj), 917, 919
Çocuk doğurma, *915*, 916

Çocuk düşürme, 917
Çocuk ishali, 557
Çoğalan hücre nükleer antijeni (PCNA), 283
Çok düşük yoğunluklulipoproteinler (VLDL), 1086
Çok faktörlü hastalıklar, 330
Çok hücrelilik
  canlıların evriminde, 11
  esansiyel genler, *376*
  hayvanlar ve, 646
Çok parçaya bölünme, 572
Çok potansiyelli kök hücreler, 76, 410–411
Çoklu doymamış yağ asitleri, 55
Çoklu meyveler, 620
Çoklu yer değiştirmeler, 501
Çöl balıkları, 1178
Çöl bitkileri, 823–825
Çöl fresi, 1104
Çöl karıcası, 1198
Çöller
  Avustralya, 1157
  sıcak, 1151
  soğuk, 1152
Çözeltiler, 32
Çözücü sürüklemesi, 1083
Çözücüler, 32
Çözünen potansiyeli, 740, 741, 751
Çözünenler, bitkiler tarafından alınımı, 742–743
Çözünme fazı, 916
Çözünürlük, 79
Çubuk böcekler, *686*
Çubuk hücreleri, 976–978, 980–981
Çubuklu kaplan semender, *705*
Çuhaçiçekleri, 451
Çukur organlar, 964
Çukurcuklar, 1185
Çürükçüller, 579, 627, 631–632, 1074

– D –

*Dactylaria*, 633
*Dactylella*, 633
Dağ çam böceği, 1232
Dağ gülü, 1214, 1215
Dağ tarla faresi, 128, 1134
Dağ zebrası, *1161*
Dairesel kaslar, 650, 1078
Dairesel kromozomlar, 211, 283
Dalak, *875*, 1057
Dali, Salvador, 266
Dall dağ koyunu, 1172
Dallanma tarzı, dikotom, 596
Dallar, *724*, 733
Dalton (da), 21
Dalton, John, 21
Damarlar (yapraklarda), 733
Damarlı bitkiler, 589
  ayırt ettirici özellikleri, 594–599
  belli başlı grupları, *590*
  bitkilerin filogenisinde, *595*
  en erken, 596
  evrimi, 595–596
Damarlı elementler, 616, *727*, 728
Damgalanma, 1120–1121
*Danaus plexippus*, *655*, *1190*
Dang humması, 1232
Darwin, Charles
  "karakterin divergensi" üzerine, 1199
  birlikte evrimleşme, 1188
  evrim teorisi ve, 442–444
  evrim ve doğal seçme teorisi, 5–6
  fototropizma deneyleri, 779, *780*
  Gregor Mendel ve, 238
  hastalanması, 560
  hibrid gücünün gözlenmesi, 250
  seksüel seçilim üzerine, 453–454
  toprak solucanlarının çalışılması , 654
  türlerin kökeni ve, 482
Darwin, Francis, *779*, *780*
Darwin'in ispinozları, 486, *487*, 494, 1199
Darwin'in rhea, 1150
*Dasypus novemcinctus*, *1161*
*Daucus carota*, 721
Davranış biyolojisi
  etoloji, 1115–1117
  şartlanına, 1114–1115
Davranış izolasyonu, 490, *491*
Davranışa dayalı termoregülasyon, 840–841
Davranışçılık, 1115
Davranışsal özellikler, filogenetik analizler ve, 471
Dawson, John William, 588
*DAX1* gene, 257
*Day of the Dandelion* (hikaye), 810
*Db* gene, 1087
de la Casa, Bartolome, 1186
De-oksitimidin trifosfat (dTTP), 271
Defensinler, 878
Değerlik kabuğu, 25
Değişken bölgeler, immünoglobulinler, 886, *892*
Değişken, 14
Dehidrasyon reaksiyonları, 41–42
Deklaratif hafıza, 1002
Delesyonlar
  insan kalıtsal hastalıkları, 333
  kromozomal, 320
Deli dana hastalığı, 329
Delta (δ) hücreleri, 865
Demet dalları, 1054, *1055*
Demet kını hücreleri, *203*, 204
Demetilaz, 356
Demir döngüsü, 1236
Demir iyonu, 28
Demir
  bitki beslenınesi, *757*, 758
  bitkilerdeki eksikliği, *758*
  hayvan beslenmesi, 1072
Demografi, 1168
Demografik olaylar, 1171
Demospongiae, *647*, 658
Denali Ulusal Parkı, 1147
Dendritik hücreler, *876*
Dendritler
  diğer hücrelerle sinaps oluşumu ve, 958
  tanımı, 946–947
*Dendrobates reticulatus*, *1190*
*Dendroctonus*
  *D. frontalis*, 1196, *1197*
  *D. ponderosae*, 1216
Deneyler, 14–15
Denge
  çözeltilerdeki, 114
  zarların karşı tarafları arasında, 115
Dengeleyici seçilim, 452, 524
Denitrifikasyon, 766, 1232
Denitrifiye ediciler, 544, 554
Deniz aslanları, 711
Deniz ateş solucanı, *651*
Deniz balıkları, tuz ve su dengesi, 1098
Deniz domuzları, 711
Deniz fıskiyeleri, 470, *471*, 698–699
Deniz hıyarları, 695–696
Deniz iguanaları, 842
Deniz kalemleri, 662
Deniz kaplumbağaları, 707
Deniz kestaneleri, *696*
  gametik izolasyon, 491
  gastrulasyon, 928–929
Deniz kestanesi yumurtaları
  döllenme, *904*, 905
  polispermiye karşı engelleme, *904*, 906
Deniz kuşları, savunak davranışları, 1125
Deniz marulu, 574, 580
Deniz örümcekleri, 683
Deniz palmiyeleri, 578
Deniz salyangozları, *678*
Deniz seviyesindeki değişiklikler, 522
Deniz suyunu buharlaştırma göletleri, *553*
Deniz şakayıkları
  amensalizm, 1187–1188
  genel bakış, 662
  sinir ağı, 944, *945*
Deniz yıldızları, *695*, 696, *901*
Deniz zambakları, 532, 695, 696
Denizanaları ve akrabaları, 661, *662*, 1074
Denizanaları, 663
Denizinekleri, 711
Denizlalesi, 532, 695
Denno, Robert, 1199
Dentin, 1075
Deoksiribonükleik asit (DNA)
  baz eşleşmesi, 62–63
  evrimsel akrabalık ilişkileri ve, 64
  genetik transformasyonu, 267–272
  hücre döngüsü sırasında hasar kontrol noktaları, 215
  insan hücrelerindeki içerik, 216
  işlevi, 61, 63–64
  kimyasal bileşimi, 272–273
  mitozdaki organizasyon, 217
  mitozdan önceki organizasyon, 215–216
  nükleotidler, 61–62
  onarımı, 285–286
  önemi, 6, *7*
  RNA'dan farklılıkları, *63*, 294
  RNA'dan olası evrimi, 71
  sinyal iletiminin üzerine etikleri, 144
  yapay mutasyonlar, 392
  yapay sentezi, 392
  yapısı (*bakınız* DNA yapısı)
Deoksiribonükleotidler, 62
Deoksiribonükleozit trifosfatlar (dNTP'ler), 368–369
Deoksiriboz, 61
Depo kökleri, 750
Depolarizasyon, 952
Depresyon, tedavisi, 961
Derepisi balıkları, 459
Deri değiştirme, 669, 853–855, 1019
Deri rengi, vitamin D ve, 1073
Deri
  dokunma reseptörleri, 970–971
  özgül olmayan savunma özellikleri, 877
  prokaryotlar ve, 554
  tabakaları, 835–836
Derisidikenliler, *659*
  gastrulasyon, *648*
  radiyal simetri, 649
  tüp ayaklar, 650, *695*
  türlerinin sayısı, 694
  yapısal özellikleri, 695–696
Dermal doku sistemi, 726
Dermoptera, *712*
*Deschampsia antarctica*, 1145
*Desmodus rotundus*, 1091–1092
Desmotubüller, *144*, 145, *724*
Desmozomlar, 96, *112*, 113
Destek kökleri, *721*, 722
Destek noktası, 1022
Deterjanlar, fosforlu ötrofikasyon ve, 1235–1236
Determinasyon
  *Bakınız* Hücre akıbetinin belirlenmesi
  blastomerlerin , 927–928
  tanımı, 406, 407
Detritus yiyiciler, 651, 654, 687, 1074, *1205*, 1206
Detritus, 654
Deuterostomia
  ataları, 694
  belli başlı grupları, *659*, *694*
  erken gelişim modelleri, 648, 693
  gastrulasyon şekli, 648
  kladlar, 694
  protostomlardan ayırt edilmeleri, 648
Dev baobob ağaçları, *1159*
Dev kanarya otu, 1147
Dev kaplumbağa, *4*
Dev midye, *678*
Dev panda, 1191
Dev sekoya, 1178
Devasa paralel DNA sekanslama, 369–370
Devegiller, *1038*, 1039
Devekuşları, *708*
Devirsiz elektron transportu, 196–197
Devoniyen periyodu
  damarlı bitkiler, 595
  genel bakış, *520–521*, 528, *529*
  pro gymnospermler, 608
  tetrapodların ortaya çıkması, 703, 704
  tohumlu bitkiler, 608
DeVries, Hugo, 238
Dış döllenme, 906
Dış gebelik, 927
Dış iskelet, 669–670, 1019
Dış solungaçlar, 1029
Dışa-döleklik, 473
Dışgrup, 468
Dışkı, 1075, 1084
Diaçilgliserol (DAG), 139–140
*Diadophis punctatus*, *707*
*Dicaeum hirundinaceum*, *1196*
*Dickinsonia costata*, *528*
*Dicksonia*, *603*
*Dictyostelium*, *99*, *563*, 853
  *D. discoideum*, *585*
*Didelphus virginianus*, 1190
Dideoksiribonükleozit trifosatlar (ddNTP'ler), 368–369
Diensefalon, 987, 989
Diferansiyel gen ifadesi, 406, 412–413
Diferansiyel interferans-kontrast mikroskopi, 80
Diffüz birlikte evrimleşme, *1194*, 1195
Difteri, 554, 880, *881*
Difüzyon katsayısı, 1027
Difüzyon
  basit, 115
  Fick yasası, 1027
  genel bakış, 114
  hücrelerde ve dokular içerisinde, 114
  kanal proteinleri ve, 117–119
  osmoz, 115–117
  solunum gazlarının, 1026–1028
  zarlardan, 114–115
*Digitalis purpurea*, 1055
Dihibrid çaprazlama, 244, 246
Dihidroksiaseton fosfat (DHAP), *173*, 174, 183, 184
Dihidropiridin (DHP) reseptörü, 1011, 1012
Dijitalin, *623*
Dijitalis, 1055
Dikarya, 638
Dikaryon, *637*, 638, 641–642

Dikencebalığı, 436–437
Dikenler (bitkiler), 722, 824
Dikey hayat tabloları, 1172
Dikotom dallanma, 596
Dil (lisan), 716, 1000, *1001*
Dil, 969–970, *1077*, 1078, *1079*
Dilaltı tükürük bezleri, *1077*
Dilbalığı 459
Dilimli mantar, 642, *643*
Dilworth, Stephen, 311
Dimetil sülfid, 1234
Dimetilsülfoniopropiyonat (DMP), 1234
Dinitrofenol, 181
Dinlenme zar potansiyeli, 948, 951
Dinoflagellatlar, 532, *562*, *563*, 569, 575–576
Dinozorlar, *706*. 708
Dioik bitkiler, 796
Dioik çiçekler, 616
Dioik hayvanlar, 907
Dioik organizmalar, 256
*Dionaea*, 767
  *D. muscipula*, *767*
Dipeptidaz, *1083*
DIPF (diizopropil fosforofluoridat), 161–162
Diploblastik hayvanlar, *647*, 648
Diploid, 222, 241
Diplomonadlar, *562*, *563*, 581
Diplontik yaşam döngüsü, *222*, 223, 574
*Diploria labyrinthiformis*, *662*
*Dipodomys spectabilis*, *1092*
*Diptera*, *686*
Direnç damarları, 1058
Dirençlilik (*R*) genleri, 817
Disakkaritler, 50
Disk çiçekler, *617*
Diskoidal segmentasyon, 926
Dispersal, 655, 1161–1162
Dispersif replikasyon, 276
Dispersiyon modelleri, 1168
Dispersiyon, 1170–1171
Distal kıvrıntılı tubül, 1101, *1103*, 1104
*Distal-less* (*Dll*) geni, 432
Distrofin, 333
Disülfid bağı, 44
Disülfid köprüleri, 44, 47, 202
Diş plağı, 539
Diş
  evrimsel geriye dönüş, 467
  kemirgenler, 711
  omurgalılar, 701, 1074–1075
Dişi gametofit, 796–798
Dişi üreme sistemi
  doğum, *915*, 916
  hamilelik, 915–916
  ovaryum döngüsü, 913
  uterus döngüsü, 913–915
  üreme sistemi, 912–913
Diterpenler, *820*
Diterpenoidler, *777*
Diurnal hayvanlar, 1127
Divergens ekseni, 465
Diyafram (doğum kontrolü), *918*
Diyafram (kas), *1034*, 1035, 1036, *1077*
Diyaliz, 1105–1107
Diyapoz, 435, 1144
Diyastol, 1052
Diyatom toprağı, 578
Diyatomlar, *562*, *563*
  genel bakış, 577–578
  gerçekleştirdikleri karbon fiksasyonunun miktarı, 569
  hücre duvarları, 568–569
  Mezozoik çağ, 532
Diz refleksi, 988
Diz, insan, *1022*
Dizi hizalama, 500–501
DMP, 1234
DNA amplifikasyonu, 286–287
DNA analizi
DNA barkod projesi, 326–327
DNA dizileme yöntemi, 368–370
DNA helikaz, 280
DNA klonlama
  *Bakınız* Rekombinant DNA
  DNA'nın kaynağı, 392–393
  rekombinant DNA, 389
DNA ligaz, 281, *282*, 387, 388
DNA metilasyonu, 323–324
DNA metilasyonu, 356
  operonlarda, 349
  ökaryotlar, 353
  transkripsiyonda, 296, *297*, 298
DNA metilasyonu
  genel bakış, 356
  genomik damgalama, 358–359
  kanser ve, 357
  küresel kromozom değişiklikleri, 359–360
  önemi, 357
DNA metiltransferaz, 356
DNA mikroarray teknolojisi, 395–396
DNA minivirüsler, *556*, 557
DNA parmak izi, 316–317, 325–326
DNA parmakizi, 325–326
  jel elektroforezi, 324, *325*
  mikroarray teknolojisi, 395–396
  restriksiyon enzimleri, 323–324
DNA polimeraz I, 281, *282*
DNA polimeraz III, 280, 281, *282*
DNA polimeraz, 279, 280
  ipliklerin uzaması, 281, *282*
  ökaryotik hücre çoğalmasında, 211
DNA polimeraz
  büyüklük ve biçim, 279, *280*
  DNA replikasyon deneylerinde, 276
  DNA replikasyonunda, 279, 280
  düzeltme fonksiyonu 285
  mutasyon kaynağı olarak, 321
  süreçsel davranış, 282
  tipleri, 280
DNA replikasyonu
  bakterilerde, *282*
  hücre çoğalması ve, 210
  yönlülüğü, *278*, 279
DNA sekansları
  evrimi modellemede, 501–502
  filogenetik analizler ve, 471
  palindromik, 324, 387
  sekans hizalama, 500–501
DNA testi, 335, *336*
DNA topoizomeraz, 283
DNA transpozonları, 379, *380*
DNA virüsleri, 346, 557
DNA yapısı, 266, 274
DNA yapısı, *62*
  5′ ve 3′ iplik uçları, 274
  anahtar özellikleri, 274–275
  antiparalel iplikler, 274–275
  DNA'nın işlevi için önemi, 275
  ikili sarmal, 266, 274
  keşfedilmesi, 272–274
  oluklardaki bazların maruz kalması, 275
  üç boyutlu, 63
DNA-bağlayıcı domainler, yapısal motifler, 354, *355*
DNA. *Bakınız* Deoksiribonükleik asit
Dobzhansky-Müller modeli, 484, *485*
Dobzhansky, Theodosius, 484
Doğal gaz, 571
Doğal katil hücreler, 875, *876*, 878
Doğal seçme
  evrimi ve, 443
  kavramı, 5
  populasyonlar üzerindeki etkileri, 452–453
  tanımı, 443
  uyum gücü, 451
Doğru sinyal, 454
Doğrudan gelişim, 654
Doğrudan iletim, 136–137
Doğu gri kangurusu, *711*
Doğum eylemi, 916
Doğum kontrol hapları, 916
Doğum kontrolü, 917, *918*
Doğum öncesi tarama, 334
Doğum, 916
Doğurganlık takvimi, 1171, 1172
Doğurganlık, insanlardaki kontrolü, 917–919
Doğuştan gelen artış hızı, 1173
Doğuştan getirilmiş davranışlar, 1115
Doğuştan savunmalar, 874
Doku kültürü, 811
Doku nakilleri, 891
Doku özgül promotör, 398
Doku plazminojen aktivatörü (TPA), 398–399
Doku tabakaları. *Bakınız* Germ tabakaları
Dokular
  bağdokusu, 836–837
  çok hücreli organizmalardaki, 8
  epitel, 835–836
  içinde difüzyon, 114
  kas, 836
  organlardaki, 837–838
  sinir dokusu, 837
Dokuz-bantlı armadillo, *1161*
Dolaşım sistemleri
  açık ve kapalı, 1046–1048
  amfibiler, 1049
  balıklar, 1048–1049
  elemanları, 1046
  işlevleri, 1047
  kan damarları, 1058–1061
  kan, 1056–1058
  kontrol ve düzenleme, 1062–1064
  lenfatik, 1061
  omurgalılarda evrimsel eğilimler, 1048–1050
  pulmonar ve sistemik dolaşımlar, 1048
  sürüngenler, 1049–1050
Dolaylı rekabet, 1199
Dolaylı transdüksiyon, 136, 137–139
Dolly, 409–410
Domain (proteinler), 131, 301
Domain (taksonomik), 12
  belli başlı grupları, *547*
  benzerlikler ve farklılıklar, 537–539
  ortak ata, *538*
  terim olarak, 537
Domalan, 641
Domates, *402*
Dominanslık
  eksik, 249
  Mendel'in monohibrid çaprazlamalarında, 240
Dominik Cumhuriyeti, 755–756
Domuz, beyin, *946*
Dondurup kırma elektron mikroskopisi, 81, 109
Doomsday Vault, 719, 736
Dopamin, 959
Doppler, Christian, 238
Dormansi, tohumlar, 773, 774
Dorsal boynuz, 988
Dorsal kök, 988
Dorsal yüzgeçler, 701, *702*
Dorsal, 649
Douglas köknarı, 1178
Down sendromu, 228–229
Doymamış yağ asitleri, 55
Doymuş sistemler, 119
Doymuş yağ asitleri, 54–55
Doz–cevap eğrileri, hormonlar için, 869
Döl alması
  chytrid funguslarda, 635, *636*, 638
  genel bakış, 222–223, 573
  kara bitkilerinde, 592, *593*
  protistlerde, 573
Dölleneme konisi, *904*, 905
Dölleneme zarfı, 906
Döllenme
  dış, 906
  döllenmenin ardından yumurta sitoplazmasının yeniden düzenlenmesi, 924–925
  iç, 906–907
  karasal bitki yaşam döngüsü, 592, *593*
  önemi, 923
  prezigotik engeller, 489–491
  sperm ve yumurtanın zigota katkıları, 923
  tanımı, 222, 923
Döngüsel elektron taşınımı, 196, 197, *198*
Döngüsel süksesyon, 1216
Dönücü yunuslar, *712*
Dönüşümsüz inhibisyon, 161–162
Dört odacıklı kalp
  kuşlar, 1050
  memeliler, 710, 1050
  sürüngenler, 1049
Döteryum, 23
Dövüş- ya da- kaç cevabı, 138, 857, 1063
*Dreissena polymorpha*, 1177–1178
Driesch, Hans, 414
*Drosera*, *767*
*Drosera*, 767
  *D. rotundifolia*, *767*
*Drosophila melanogaster*
  erkek kur yapma davranışı, 1118, *1119*
  eşeysel farklılaşma, 1118, *1119*
  genetik çalışmalar ve, 253
  genetik haritalar, 255
  genetik varyasyondaki, 445
  genom, *376*
  göz rengi ve eşeye bağlı kalıtım, 257–259
  homeotik mutasyonlar, 423
  model organizma olarak, 292, 377
  *r*-stratejist, 1176
  vücut segmentasyonu, 420–423
*Drosophila subobscura*, 450
*Drosophila*, *563*
  allopatrik türleşmede, 486
  genom büyüklüğü, *508*
  Hox genleri ve örüntü oluşumu, 428
  kanat oluşumunda modülerlik, 429
  kodlama yapmayan DNA, *509*
  süperfisiyal segmentasyon, *925*, 926
  türleşme deneyi, 481, *482*
  yüksek basınçlı atmosferdeki evrimi, 524
Drummond, Thomas, 485
*Dryas octopetala*, 1214, 1215
*Dryopithecus*, 713
*Dubautia menziesii*, *495*
Duchenne muskuler distrofi, *329*, 333
Dulac, Catherine, 1117
Dulavratotu *802*
Dulbecco, Renato, 366
Dulkuşları, 454–455

Duodenum, *1077*, 1081, 1085
Duplikasyonlar, kromozomal, 320
Dur kodonu, 299, 308, *309*
Duyarsızlaştırma, 894
Duyu nöronları, 944
Duyu organları, 967
Duyu reseptör hücreleri
  adaptasyon, 967
  aksiyon potansiyellerinin üretilmesi, 966–967
  uyarıların aksiyon potansiyeline dönüştürülmesi, 965–967
Duyu reseptör proteinleri, 965, *966*
Duyu sistemleri
  elemanları, 967
  ışık algılama, 976–982
  kimyasal uyarıların tespiti, 967–970
  mekanik kuvvetlerin tespiti, 970–976
  uyarıların aksiyon potansiyeline dönüştürülmesi, 965–967
Duyusal iletim, 965, *966*, 966–967
Duyusal sömürü hipotezi, 474–475
Düğüm (filogenetik ağaçta), 465
Dünya Yaban Hayatı Fonu, 1252
Dünya, 66
Düşük-GC Gram-pozitifler, 549–550
Düşük-yoğunluklu lipoproteinler (LDL), 123–124, 1086
Düz endoplazmik retikulum (SER)
  bitki hücreleri, *87*
  desmotubüller, *144*, 145
  hayvan hücreleri, *86*
  işlevsel rolleri, 89
  yapısı, 89, *90*
Düz kaslar
  işlevi, 1007
  kasılma, 1012–1014
  tanımı, 836
Düzeltme, DNA onarımında, 285
Düzenleyici sistemler, homeostasisin korunmasında, 834
Düzenleyici T hücreleri (Treg), 888, 891
Düzenli dağılım, 1170
Düzenli hipotermi, 847–848
Düzlem tipi eklem, *1021*
*dyad* geni, 810
Dynein, 98

## – E –

E7 protein, 209, 210, 232
eBay, 1254
Ebeveyn bakımı, kurbağalar, 692–693
Ebeveyn-yavru tanınması, 1120–1121
Ecdysozoa, *647*, *659*
  anatomik özellikleri, *669*
  denizel gruplar, 679–680
  eklembacaklılar (*bakınız* Arthropoda)
  filogeni, *668*
  genel bakış, 679
  ilkin ağızlılar ve, 667
  radiyal segmentasyon, 648
  tanımı, 669–670
  yuvarlak solucanlar, 680–681 (*bakınız* Nematoda)
ECG. *Bakınız* Elektrokardiyogram
Echidna, 710
*Echiniscus*, *682*
*Echinocereus reichenbachii*, *623*
Echinozoa, 695
Ecke, Paul, 794
Ecke, Paul, Jr., 794
*Eco*RI enzimi, 324, 331, 387
*Ectocarpus*, *578*
*Ectopistes migratorius*, 1245
Edimsel koşullanma, 1115
Efedrin, *623*, *820*
Efektör B hücreleri, 885
Efektör hücreler, 883
Efektör mekanizmalar, 1127
Efektör proteinler, 134–135
Efektör, 163, 834
Efferent kan damarları, *1030*, 1031
Efferent nöronlar, 944
Efferent renal arteriyol, 1099
EGF (epidermal büyüme faktörü), 416
Egzergonik reaksiyonlar, 152, 155, 156
Egzersiz, kas üzerine etkileri, 1017
Eğreltiotları, 602
  fosil, *532*
  özellikleri, *590*
  yaşam döngüsü, 604–605
Eğreltiotları ve onların akrabaları, 602
Ehleringer, Jim, 20
Ehrlich, Paul, 1179, 1192
Ejakulasyon (boşalma), 911, 917
Ekdizon, 854, 856
EKG. *Bakınız* Elektrokardiyogram
Eklem kıkırdağı, *1021*
Eklemler, 1021–1022
Eklemli üyeler, 651
Eklemli yüzgeçler, 703, *704*
Ekmek küfü, 292–293, 640
Ekmek mayası, 641
Ekoloji, 1141–1142
  *Bakınız* Populasyon ekolojisi
Ekolojik ekonomiler, 1255
Ekolojik komüniteler
  birincil üreticiler ve, 1204–1205
  bozunma ve süksesyon, 1214–1217
  enerji ve biyokütle dağılımı, 1206, *1207*
  kilit taşı türler, 1209
  özellikleri, 1204
  trofik şelale ve, 1208–1209
Ekolojik verimlilik, 1206
Ekolojik yaşayanlar, 1172
Ekosistemler, 8
  "mal ve hizmet" yaklaşımı, 1237–1238
  *bakınız* Küresel ekosistem
  enerji akışı ve madde döngüsü, 1222–1223
  sürdürülebilir yönetim, 1238–1239
  tanımı, 1222
  üzerine insan etkisi, 1238
Ekoturizm, 1255–1256
Eksik baskınlık, 249
Eksik çiçek, 796
Eksik çiçekler, 616, 618, 796
Ekspansinler, 724, 783
Ekspiratuar rezerv volüm (ERV), 1033
Ekspresivite, 252
Ekspresyon vektörleri, 397–398
Ekstensin, 816
Ekstensorlar, 988, 1022
Eksternal interkostal kaslar, 1036
Ekstra-nükleer genler, 259, *260*
Ekstraembriyonik zarlar
  amniyotik yumurta, 706
  bu zarlardan gelen hormonlar, 915–916
  memeliler, 934, 938
  tavuk, 933, 937–938
Ekstrem halofiller, 552–553
Ekşi reseptörleri, 970
Ektoderm, *927*, 928
Ektomikorhize, 634, 635, 762
Ektoparazitler, 654, 1193
Ektotermler
  Deriye kan akışı, 842
  ısı üretiminin düzenlenmesi, 843, *844*
  sıcaklıklardaki değişikliklere cevaplar, 840–841
  tanımı, 839
Ekvator Zıt Akımı, *1144*
Ekvatoriyal plaka, *219*
  mayoz I, *225*
  mayoz II, *224*
Ekzite edici sinapslar, 958
Ekzokrin bezler, 853
Ekzonlar, 300, 301, *302*, *380*
Ekzositoz, *123*, 124
Ekzotoksinler, 549, 555
El bileği kemikleri (karpal), *1019*
El tarak kemikleri, *1019*
Elastin, 836
Elektrik akımı, 948, 952
Elektrik organları, 498–499
Elektrik yükü, atomlarda, 21
Elektrikli yılanbalığı, 498
Elektriksel sinapslar, 956, 959
Elektroansefalogram (EEG), 999
Elektroforez. *bakınız* Jel elektroforezi
Elektrokardiyogram (ECG), 1055–1056
Elektrokardiyogram, 1055–1056
Elektrokimyasal gradient
  çözünmüş maddelerin bitkiler tarafından alınması, 743
  zar potansiyeli ve, 951
Elektromanyetik radyasyon, 192, *193*
Elektromiyogram (EMG), 999
Elektron kabukları, 24–25
Elektron mikroskopisi, 79, 80, 109
Elektron prob mikroanalizörü, 749
Elektron taşıyıcılar, 171
Elektron transportu
  devirsel olmayan, 196–197
  devirsel, 196, 197, *198*
  fotosentez, 195–197, *198*
  hücre solunumu, 177–181
Elektronegatiflik, 27, *28*
Elektronlar
  orbitaller, 23–25
  tanımı, 21
Elektrookulogram (EOG), 999
Elektroporasyon, 389
Elektroreseptörler, 965, *966*
Elektrositler, 498
Elektrotlar, zar potansiyellerinin ölçülmesi, 948, *949*
Elementler
  atom numarası, 22–23
  bitki beslenmesi, 757–759
  genel bakış, 21–22
  kütle numarası, 23
Elipsoit eklem, *1021*
Elisitörler, *816*, 817, 822
Elma sineği, 488
Elmas sırtlı kelebek (*Plutella xylostella*), 1192
*Embioptera*, *686*
Embioptera, *686*
Embolizm, 1062
Embolus, 1062
Embriyo kesesi, 796–798
Embriyogenez, bitkilerde, 725–726
Embriyolar
  amniyot yumurta, *706*
  bitkiler, 591, 800–801
  tanımı, 406
  totipotensi, 409
Embriyonik kök hücreler (ESC'ler), 411–412, 928
Embryophyta, 589, *595*
  *Bakınız* Kara bitkileri
Emerson, Robert, 196
*Emiliania*, *563*
*E. huxleyi*, 571
Emilim evresi, 1085
Emisyon, 911
Emlen, Stephen, 1130
Empotens, 911
Emu, 708
Emülsifiye edici madde, 1082
*Encephalartos villosus*, *612*
*Endeis*, *683*
Endemik türler, 1158–1159, 1251
Endergonik reaksiyonlar, 152, 155
*Endictya oceanica*, *568*
Endoderm, *927*, 928
Endodermis, 731, 744
Endofitik fungi, 635
Endoiskelet
  *Bakınız* İç iskelet; İskelet sistemleri
  genel bakış, 1019–1020
  radiolaria üyeleri, 582, *583*
Endokrin bezler, 853
Endokrin sistem
  *Bakınız* Hormonal haberleşme (sinyalizasyon); Hormonlar
  eşey steroidleri, 867–868
  genel bakış, *858*
  kan fosfatının düzenlenmesi, 864
  kan glukoz konsantrasyonunun düzenlenmesi, 864–865
  kan kalsiyum konsantrasyonunun düzenlenmesi, 863–864
  melatonin, 868
  özellikleri, 852, 853
  sinir sistemi ile etkileşimleri, 858–861
  tiroit bezi, 861–863
Endolenf, 975
Endometriyum, *912*, 913, 915, 927, 938
Endoparazitler, 654
Endoplazmik retikulum (ER)
  *Bakınız* Granüllü endoplazmik retikulum; Düz endoplazmik retikulum
  plazmodezm , *724*, 725
  polipeptidlerin yöneltilmesi, 311–312
  tipleri, 89
  yapı ve işlevi, 84, 89–90
Endorfinler, 860, 959
Endosimbiyotik bakteriler, bağırsaktaki, 1076
Endosimbiyoz
  genel bakış, 101–102, *103*
  kloroplastlar, 565–566
  lateral gen transferi olarak, 510
  organeller ve, 11
  ökaryotik hücrenin evrimi ve, 565–566
  protistler, 569–570
  transpozonlar ve, 379–380
Endositoz, 123–124, 957
Endosom, 957
Endosperm, 610, 615, 620, 774, 799–800
Endosporlar, 549
Endotel, pinositoz, 123
Endotermler
  deriye kan akışı, 842
  ısının metabolik üretimi, 839–840
  sıcaklıktaki değişikliklere cevaplar, 840–841
  tanımı, 839
  termoregülasyon, 845–846
Endotoksinler, 555
Endüstriyel azot fiksasyonu, 765–766, 1233
*Endymion non-scriptus*, *477*
Enerji bütçeleri, 841–842, 842, 1069
Enerji maliyetleri, 1123

Enerji
  besinlerin enerjilerinin ölçülmesi, 1068–1069
  kimyasal reaksiyonlarda, 30–31
  potansiyel ve kinetik, 149–150
  tanımı, 30, 149, 1068
Enfeksiyon iplikçiği, *764*, 765
*Engrailed* geni, *422*, 512–513
Enhansırlar, 354
Enine kesit yapma, 1169
Enine tubüller (T tubülleri), 1010, 1012
Enkefalinler, 860, 959
Enolaz, *173*
Enspiratuar rezerv volüm (IRV), 1033
Entalpi, 150–151
Enterik sinir sistemi, 1078
Enterokinaz, 1082, *1083*
Entomophthoromycotina, *628*
Entropi, 150, 151–152
EnvZ-OmpR sinyal iletim yolu, 130–132
EnvZ, 131–132
Enzim–substrat kompleksi, 157
Enzimler
  adlandırma geleneği, 157
  aktif merkez, 158–159
  bir gen, bir enzim hipotezi, 291–293
  çalışma mekanizmaları, 158–161
  dönüşümsüz ve dönüşümlü inhibisyon, 161–162
  indüklenen uyum, 159, *160*
  metabolik yollardaki, 161
  özellikler, 156–158
  pH ve, 164, *165*
  protein olmayan "partnerler," 160
  reaksiyon hızları ve, 160, *161*
  sıcaklık ve, 165
  sinyallerin etkisi, 143
  tanımı, 131
Enzimlerin aktif merkezi, 158–159
Eosen, *533*
Eozinofiller, *876*
*Ephedra*, *623*
*Ephemeroptera*, *686*
*Ephestia kuehniella*, 1199
Epiblast, *927*, 933, 934
Epiboli, 929–930
Epidemi, 440
Epidermal büyüme faktörü (EGF), 416
Epidermis, 730–731, 733
Epididimis, *909*, 910
Epifitler, 1156
Epifiz bezi *858*, 868
Epifiz kıkırdağı, *1021*
Epigenetik
  değişikliğin kalıtımı, 358
  DNA metilasyonu, 356–357
  kromatini yeniden biçimlendirmek, 357–358
  tanımı, 356
Epiglottis, 1078, *1079*
Epikotil, *773*
Epilepsi, 1002
Epinefrin
  arteriyal basıncın düzenlenmesinde, 1063
  dövüş- ya da- kaç cevabı, 138, 857
  G protein-bağlı reseptörler ve, 135
  genel bakış, *858*
  kan glukozunu etkileyen sinyal iletiminde, 143
  kaynağı, 865
  sinyal iletimi ve, *866*
Epistasi, 250, *251*
*Episyrphus balteatus*, *1191*
Epitel doku
  deri, 835–836
  hücre bağlantıları, 112–113
  işlevleri, 835
Epitoplar, 880–881
Epstein–Barr virüsü, 896
*Eptatretus stoutii*, *700*
*Equisetum*, 602
  *E. arvense*, *602*
  *E. pratense*, *602*
*Equus*
  *E. afrikanus asinus*, 1152
  *E. quagga*, 1154
Ereksiyon, 911
Erektil disfonksiyon, 911
Erektil penis, 908
Ergenlik, 867–868, 912, 914
*Eridophyllum*, *529*
Erie Gölü, 1236
Erik, *620*
Erinaceomorpha, *712*
*Erithizon dorsatum*, *712*
Eritropoietin, 215, 1057
Eritrositler
  *Bakınız* Kırmızı kan hücreleri
  işlev, *876*, 1056–1057
  yaşam döngüsü, 1057
Erkek gametofit, *797*, 798
Erkek üreme sistemi
  eşey hormonları, 911–912
  üreme yolları, 909–911
Erwin, Terry, 687
*Erwinia uredovora*, 401
*Erysiphe*, *642*
*Escherichia*, 555
  bakteriyofaj T ile, *344*
  çoğalma hızı, 210
  DNA miktarı, 211
  DNA polimeraz sayısı, 280
  DNA replikasyon deneyleri, 277–278
  DNA replikasyon hızı, 281, 283
  EnvZ-OmpR sinyal iletim yolu, 130–132
  Erie Gölündeki, 1236
  *Escherichia coli*, *4*
  genom, 372, *376*, *508*
  kodlama yapmayan DNA, *509*
  konjugasyon, 260
  laktoz metabolizmasının düzenlenmesi, 348–351, *352*
  model organizma olarak, 292
  proteobakteriler, 551
  rekombinant DNA ve, 387
  suş O157:H7, 373
*Eschirchtius robustus*, *1129*
*Escovopsis*, 1185
Eski Dünya maymunları, 713
Eskimo halkı, 1073
Essensiyal amino asitler, 1070–1071
Essensiyal elementler, bitki beslenmesinde, 757–759
Essensiyal ınineraller, hayvan beslenme davranış biçimi, 1126, *1127*
Essensiyal yağ asitleri, 1071
Ester bağları, 54, 552
Estivasyon (yaz uyuşukluğu), 1098, 1144
Estradiol, *866*, 867
Estuariler, 1164
Eş zamanlı hermafroditler, 907
Eşekler, 1152
Eşey belirlenmesi
  birincil ve ikincil, 257
  kromozomlar tarafından, 256–257
  sıcaklığa bağlı, 433–434
Eşey kromozomları
  anormallikler, 257
  eşey belirlenmesi ve, 256–257
  üzerindeki genlerin kalıtımı, 257–259
Eşey organları
  gelişimi, 867–868
  insan erkek, 909–911
  insan kadın, 912–916
Eşey pilus, 83, 260, *261*
Eşey steroid hormonları, 865
  dişi üreme döngüleri, 914–915
  erkek eşeysel fonksiyonları, 911–912
  gelişimle ilgili fonksiyonlar, 867–868
  genel bakış, 867
  kolesterol ve, *866*
  sıcak-kontrollü sentez, 433
  sıçanlardaki seksüel davranışlar, 1120
Eşeye bağlı kalıtım, 257–259
Eşeyin mevcudiyeti için hipotezler, 456
Eşeyli üreme (hayvan)
  basamaklar, 902
  dişi üreme sistemi, 912–916
  döllenme süreci, *904*, 905–906
  erkek üreme sistemi, 909–912
  evrimsel eğilimler, 907–908
  gametogenez, 902–905
  genetik çeşitlilik ve, 902
  hermafroditizm, 907
  iç ve dış döllenme, 906–907
  maliyetleri ve riskleri, 902
  oviparlık, viviparlık ve ovovivparlık, 908–909
Eşeyli üreme
  angiospermler, 795–802
  esası, 223
  genetik çeşitlilik ve, 221–223
  mantarlar, 630
Eşeysel dimorfizm, 494
Eşeysel monomorfizm, 494
Eşeysel rekombinasyon
  dezavantajları, 456
  genetik varyasyon ve, 456
Eşeysel seçilim, 1116
  rastgele olmayan çiftleşme, 451
  tanımı, 6
  türleşme oranları ve, 494
  üreme başarısı ve, 453–455
  *Xiphophorus* cinsinde, 474–475
Eşeysiz çoğalan organizmalar, 456
Eşeysiz üreme
  angiospermlerde, 809–811
  funguslarda, 630
  hayvanlarda, 900–901
  mitoz ve, 221
  prokaryotlar, 542
  protistler, 572
Eşik değer, aksiyon potansiyelleri, 954
Eşit olmayan krossing over, 511, *512*
Eşleşmiş taşıyıcılar, 121
Eter bağları, 552
Etil alkol (etanol), 182
Etilen, *775*, 786, *787*
Etiolasyon, 789
Etnobotanikçiler, 624
Etoloji, 1115–1117
Euarchaeota, 552–553
*Eublepharis macularius*, *707*
Eudikotlar, 620, 622
  çimlenme ve erken sürgün gelişimi, *773*
  embriyonik gelişme, *800*
  genel özellikleri, 721
  iletim demetleri, *732*
  kök anatomisi, *731*
  kök sistemi, 721
  sekonder büyüme, 733–375
  vejetatif organlar ve sistemler, *721*
  yaprak anatomisi, 732–733
*Eudistylia*, *676*
*Euglena*, *563*, 581–582
Euglenidler, *562*, *563*, 566, 581–582
Eukarya (domain), 12, 81, *538*
*Eulemur coronatus*, *714*
*Eumeces tasciatus*, *1173*
Eumetazoa , *647*, 658
*Eupholus magnificus*, *688*
*Euphorbia pulcherrima*, 794–795
*Euphydryas editha bayensis*, *1178*, 1179
Euphyllophyta, *595*, 596
*Euplectella aspergillum*, *658*
*Euplotes*, *576*
Euryarchaeota, 552
*Eurycea waterlooensis*, *705*
*Eurylepta californica*, *672*
Eutheria
  belli başlı grupları, *712*
  genel bakış, 711–712
  primatlar, 713, *714* (*bakınız* Primatlar)
Evans, Martin, 394
Evans, Ron, 168, 169
Evaporasyon
  ısı transferinde, 841
  tanımı, 32
  termoregülasyonda, 846
Evapotranspirasyon, 1207
Evcil hayvan ticareti, 1249
Evcilleştirme, bitki formları üzerine etkileri, 735–736
Everest Dağı, 1028, 1031
Evo-devo (evrimsel gelişim biyolojisi)
  gelişim modülleri, 429–431
  gelişimle ilgili genlerdeki benzerlik, 427–428
  gelişimsel plastisite, 433–435
  genetiğin evrim üzerindeki kısıtlamaları, 436–437
  prensipleri, 427
  tanımı, 427
  türler arasındaki farklılıkların evrimi, 432–433
Evreye bağlı yaşam tabloları, 1171
Evrim teorisi
  "teori" teriminin anlamı, 441
  belli başlı önermeleri , 443
  Darwin'in evrim teorisini geliştirmesi, 442–444
  Darwinci, 5–6
  Modern Sentezi, 444
  önemi, 441–442
Evrim
  "fırsatçı," 768
  adaptasyon, 444
  atmosferik oksijen ve, 523
  çok hücreliliğin ortaya çıkması, 11
  DNA ve, 64
  doğal seçme ve, 5 (*bakınız* Doğal seçme)
  fotosentezin canlılar üzerindeki etkisi, 10–11
  genetik kısıtlamalar, 436–437
  Hardy–Weinberg eşitliği ve, 448
  kısıtlamalar, 459–460
  mutasyonlar ve, 499
  paralel, 436–437
  populasyon genetiği ve, 444–445
  prokaryotlardan ökaryotların evrimi, 11
  tanımı, 5
Evrimsel açılım, 494–495
Evrimsel eğilim, 452–453
Evrimsel gelişim biyolojisi. *Bakınız* Evo-devo
Evrimsel geriye dönüş, 467

Evrimsel mekanizmalar
  gen akışı, 449
  genel bakış, 448
  genetik sürüklenme, 449–450
  mutasyon, 448–449
  rastgele olmayan çiftleşme, 451
Excavata, *562*, *563*, 581–582
*Exxon Valdez* (petrol tankeri), 386
*eyeless* geni, 426, *428*
Eyer tipi eklem, *1021*

– F –

F-kutusu, 779
FAD. *Bakınız* Flavin adenozin dinükleotid
$FADH_2$, 177, 178, *179*
Fagositler, 875
  enflamasyonda, 878, *879*
  lizozomlarda, 92
  özgül olmayan savunmalarda, 874
  rolü, 878
Fagositoz, 91, 123, 565
Fagosomlar, 91, 123
Fallop tüpleri, 912
Familya (Linnae sınıflandırması), 477
Faraday sabitesi, 118
Fare
  nakavt deneyleri, 394
  vomeronazal organ, 969, 1117–1118
Fareler, 711
Farelerde cinsiyet belirlenmesi, 1117–1118
Farinjeal sepet, 698
Farinjeal yarıklar, 697, 698
Farinks (yutak)
  Ecdysozoa, 669
  insan, *1034*, 1035
  kordalılar, 698
  nematodlar, 680
Farklılaşma, 406, 407
  *Bakınız* Hücre farklılaşması
Farmakogenomiks, 382
Fas protein, 889
Fauna, 526
Faz-kontrast mikroskopisi, 80
FD protein, 807
Fedakarlık, 1135
Federal Araştırma Bürosu (FBI), 326
Felç, uyku sırasında, 1000
Felloderm, 734
Femur, *1019*
Fenerbalıkları, *702*
Fenilalanin hidroksilaz, 327, 337
Fenilalanin, *43*, 327, 334, 337, 1071
Fenilketonuri (PKU)
  genetik tarama, 334, *335*
  tanımı, 327–328
  tedavi, 337
  tirozin ve, 1071
Fenotip
  niceliksel varyasyonlar, 252–253
  niteliksel varyasyonlar, 252
  rekombinant, 244
  tanımı, 242, 444
  uyum gücü ve, 451
Fenotipik esneklik, 433–435
Fermentasyon, 170, 181–183
Feromonlar
  chytrid funguslar arasında, 639
  hayvanlar arasındaki iletişimde, 1132
  tanımı, 853
Ferredoksin (Fd), 197, 202
Ferrik iyonlar, 28, 762
Ferritin, 361
Fetal hemoglobin, 378, 1038–1039
Fetüs, 939
Fırsatçı evrim, 768
Fırsat maliyeti, 1124
Fırsatçı enfeksiyonlar, 896
Fıskiye çimi, *617*
Fibrin, 1058
Fibrinojen, 1058
Fibula, *1019*
*Ficedula albicollis*, 1123
Fick'in difüzyon yasası, 1027
Fideler
  apikal kanca, 786
  büyüme, *773*
  ışıksızlık nedeniyle solma, 789
  tanımı, 773
Fiilî neden, 1117
Fikobilinler, 194
Fikoeritrin, 579, 580
Fil-burunlu balık, *498*
Filamentler (çiçekteki), *611*, 616
Filamentler(prokaryotlardaki), 539
Fildişi gagalı ağaçkakan, 1245
Fildişi ticareti, 1254
Filler, *712*
  aşırı kullanımı, 1248
  bireylerin tanımlanması, *1169*
  fildişi ticareti ve, 1254
  iletişim, 964
  şnorkelle suya dalma, 1025–1026
  yaş yapısı, 1170
Fillotaksi, 722
Filogenetik ağaçlar, 12
  ağ oluşturması, 510
  düzenlemek, 468–472
  genel bakış, 465–466
  kullanımı, 473–476
  lateral gen transferi, 510
  nasıl okunacağı, *466*
  tanımı, 465
Filogenetik analizler
  adli tıpta, 464–465
  atasal durumun yeniden yapılandırılması, 475
  canlıları karşılaştırma ve farklılıkları ortaya koyma, 474–475
  geçmişi yeniden inşa etmek, 473–474
  kesinliği 471–472
  kullanılan verilerin tipleri, 470–471
  matematik modelleme, 471
  moleküler saatler ve, 475–476
  parsimoni, 470
Filogenetik taksonomi, 1160, *1161*
Filogeni
  filogenetik ağaçlar (*bakınız* Filogenetik ağaçlar)
  kavramlar ve terimler, 467–468
  sınıflandırma ve, 476–478
  tanımı, 465
  yaşam ağacı kavramı, 466–467
Filtre etme
  tohum dormansisi ve, 773
  toprak, 760
Fimbria, 83, 912
Finbos, 1153, 1256
Fiordland Ulusal Parkı, 1148
Fischer, Emil, 159
Fitoaleksinler, 817
Fitohemagglutinin (PHA), 455
Fitokrom, 788, 789, 790
Fitomerler, *721*, 722
Fitomining, 829
Fitoplankton, 532, 569
Fitoremediasyon, 829
Fizyolojik ömür uzunluğu, 1172
Fizyolojik sistemler
  elemanları, 835–837
  homeostasisin düzenlenmesi, 834–835
*Flabellina iodinea*, *678*
Flagellin, 83, 541–542
Flamingo, *652*
Flavin adenozin dinükleotid (FAD/$FADH_2$), 171, *176*, 177, 178, *179*
Flavonoidler, *820*
FLC protein, 808
*Flectonotus pygmaeus*, *693*
Fleksiyon, 974
Fleksör, 988, 1022
Fleming, Alexander, 397
Floem özsuyu, translokasyon, 750–753
Floem
  işlevi, 594
  kökler, 731
  translokasyonda, 750–753
  yapı ve işlev, 728, 750–751
Flor, *1072*
Flor, Harold, 817
5-Florourasil, 232
Flora, 526
Florida maki kargası, 1135
Florida Power & Light Company, 1257
Floridean nişasta, 580
Florigen, 807–808
*FLOWERING LOCUS C* (*FLC*) geni, 808
*FLOWERING LOCUS D* (*FD*) geni, 807
*FLOWERING LOCUS T* (*FT*) geni, 807
Flüoresan mikroskopisi, 80
Flüoresan, 195
*FMR1* geni, 333
Fokbalığı, 1125, *1175*
Foklar, 711, 1038
Folat, 935
Folik asit, 935, *1073*
Folikül stimüle edici hormon (FSH), 192, *858*, 860, 867–868, 911, 914, 915
Foliküller (ovaryum), 913, 914
Foliküller (tiroit bezi), 862
Fonksiyonel rezidüel volüm (FRV), 1033
Foraminifera , *562*, *563*, 571–572, 582
Forbs, 1150
Formaldehit gazı, 69
Fosfat grubu, *40*
Fosfat, 28
  inorganik, 153
  kan şekerinin hormonal düzenlenmesi, 864
Fosfatidil inositol-bisfosfat (PIP2), 139
Fosfatidilkolin, *56*
Fosfodiester bağları, 61
Fosfodiesteraz (PDE), *141*, 978
Fosfoenolpirüvat, *173*
Fosfofruktokinaz, *173*, 174, 186
Fosfoglikolat, 202
3-Fosfogliserat (3PG), *173*, 200, 203
Fosfogliserat kinaz, *173*
Fosfoglisero mutaz, *173*
Fosfoglukoz izomeraz (PGI), 457, *458*
Fosfohekzo izomeraz, *173*
Fosfolipaz C, 140
Fosfolipaz, 139
Fosfolipid ikili tabaka
  basit difüzyon, 115
  genel bakış, 55, *56*, 106–108
  plazma zarı, 79
Fosfolipidler
  bölgeleri, 107
  genel bakış, 55
  ikili tabaka, 55, *56*, 106–108
  sinyal iletiminde, 139–140
Fosfonatlar, 1236
Fosfor döngüsü, 1235–1236
Fosfor
  bitki beslenmesinde, *757*
  elektronegatifliği, *28*
  gübrelerdeki, 761
  hayvan beslenmesinde, *1072*
  kovalent bağ yapma yeteneği, *26*
  mikoriza ve, 762
Fosforik asit anhidrit bağı, 154
Fosforilasyon
  Cdk ve, 214
  etkisi, 131–132
  proteinlerin, 313
Fosforilaz kinaz, 143
Fosil kayıt
  kapsamı, 526
  önemi, 9
  yetersizliğine süreçlerin katkıları, 526–527
Fosil yakıtlar
  asit yağmurları, 1234–1235
  atmosferik karbon dioksit ve, 1231
Fosiller
  moleküler, 38, *39*
  tanımı, 519
  tarihlendirme, 519, 520, 521
  tek hücreler, 73
Fotik zon, 1163
Fotofosforilasyon, 197–199
Fotoheterotroflar, *543*, 544
Fotomorfogenez, 789
Fotonlar
  ışık ve, 192
  moleküllerin uyarılması ve, 192–193
Fotoototroflar, 543–544
Fotoperiyodizm, çiçeklenmede, 804–805
Fotoperiyot, yıllık ritimler ve, 1129
Fotoperiyotluk, hormonlar ve, 868
Fotoreseptör hücreler
  çubuk hücreleri, 976–978, 980–981
  hücre zarı reseptörü, 965, *966*
  koni hücreleri, 980–981
  retina kabul alanları, 995
  rhodopsin, 976, *977*
Fotoreseptörler
  bitki büyümesi ve gelişimi, 775
  bitki büyümesinin düzenlenmesi, 788–791
Fotosentetik lameller, 548
Fotosentetik pigmentler
  *Bakınız* Klorofiller
  bakteriyoklorofil, 544
  fickoeritrin, 579, 580
  yardımcı, 194
Fotosentez
  atmosferik oksijen üzerine etkisi, 523
  $C_3$ ve $C_4$ bitkileri, 203–205
  Calvin döngüsü, 199–202
  canlıların evrimi üzerine etkileri, 10–11
  elektron taşınması, 195–197, *198*
  fotofosforilasyon, 197–199
  fotosentez sırasında üretilen oksijen gazının kaynağı, 190–191
  fotosentezdeki metabolik yollar, 191–192
  fotosentezdeki pigmentler, 194, 195, 544, 579, 580 (*bakınız* Klorofil)
  fotosolunum ve , 202–203
  genel bakış, *192*
  hücre solunumuyla ilişkisi, 205–206
  kloroplastlarda, 93

küresel iklim değişikliği ve, 189–190
özet denklemler, 190
pigmentlerin ışık absorbsiyonu ve uyarılması, 194–195
sırasındaki enerji kaybı, *206*
siyanobakterilerde, 548
tanımı, 190
Fotosintat, translokasyon, 750–753
Fotosistem I, 196–197, *198*
Fotosistem II, 196–197, *198*
Fotosistemler, 195, 196–197, *198*
Fotosolunum, 202–203
Fototropin, 781, 788
Fototropizma, 779–781, *788*
Fovea (sarı nokta), *979*, 980
Fraenkel, Gottfried, 1192
*Frankenia palmeri*, 828
Franklin, Rosalind, 272, 273
Fransız Bilimler Akademisi, 5
Frekansa bağımlı seçilim, 457
Frengi, 547
Freon, 1224
*Frigata minor*, *710*
Frisch, Karl von, 1115, 1132
*Fromia*, *901*
Frontal lob, 990, 991, *992*
*fruitless* (*fru*) geni, 1118–1119
Früktoz 1,6-bisfosfat, *173*, 174
Früktoz 6-fosfat, *173*
Früktoz, bağırsak epitelindeki taşınımı, 1083
FT protein, 807
FT-FD florigen metabolik yolu, 808
*Fugu*, *508*
Fukoksantin, 578
Fulyabalığı, *702*
Fumarat, *176*, 177
Funk, Casimir, 1073
Furchgott, Robert, 140
Furkula ("lades kemiği"), 708
*Fusarium oxysporum*, 626, 641
*Fushi tarazu* geni, *422*

– G –

G başlık, 302, *303*, 361
G protein-bağlı reseptörler ve, 134–135
G protein-bağlı reseptörler
$IP_3$/DAG metabolik yolu ve, 139
genel bakış, 134–135
G protein, G protein-bağlı reseptörlerdeki, 134–135
G0 evresi, 213
G1 evresi, 213
G1 kontrol noktası, 215
G1-S geçişi, 213, 214
G2 evresi, 213
GABA, 959
Gage, Phineas, 991, *992*
*Galactia elliottii*, 1237
*Galactia elliottii*, 1237
β- Galaktozid permeaz, 348
β- Galaktozid transasetilaz, 349
β- Galaktozidaz (*lacZ*) geni, 391
β-Galaktozidaz, 148, 349
Galaktozamin, 53
Galápagos ispinozları. *Bakınız* Darwin'in ispinozları
Galápagos şahini, *4*
Galápagos Takımadaları, *442*, 443, 486, *487*, 842, 1199
*Gallus*, *508*
Gama çeşitlilik, 1210, 1211
Gamet izolasyonu, 490–491
Gametangiyum, 591, 593, 640
Gametler
DNA metilasyonu ve genomik damgalama, 358–359
haploid durum, 222
memelilerin erkekleri tarafından üretilen, 257
eşeyli üreme ve, 221
Gametofitler
döl almaşında, 573
angiospermler, 615, *796–798*
tanımı, 223
eğreltiotları, 604, 605
karasal bitkilerin yaşam döngüsü, 592, *593*
iletim demetsiz kara bitkileri, 592–593, 592–594
sporofitle ilişkisi, *610*
tohumlu bitki yaşam döngüsü, 608, 609–610
thalloid, 599
Gametogenez, 902–905
Gametositler, *570*
Gangliozid, 92
Gangliyon (çoğulu. ganglia), 675, 944–945, 993
Gangliyon hücreleri, 981, 995, *996*
Ganj timsahı, 708
*Ganoderma applanatum*, 642
Garner, W. W., 804
Garrod, Archibald, 291–292
Gaspé Yarımadası, 588
*Gasterosteus aculeatus*, 436–437
Gastrik çukurlar, 1079, *1080*
Gastrik kuluçka odacıklı kurbağalar, 692
Gastrin, 1085
*Gastrophryne*
*G. carolinensis*, *490*
*G. olivacea*, *490*
Gastropoda, 677–679
Gastrovasküler boşluk, 661, 1075
Gastrovasküler sistemler, 1046
Gastrula, *407*
Gastrulasyon
denizkestanesi, 928–929
germ tabakaları, 928
kurbağa, 929–930
memeliler, 934
primer embriyonik organizatörler, 931–933
protostom ve deuterostom ayrımı, 648
sürüngenler ve kuşlar, 933–934
tanım, 928
Gaz alışverişi. *Bakınız* Solunum gazı alışverişi
Gaz keseciği (bakteriyel), 541, *542*
Gaz sabitesi, 118
Gebelik dönemi, 939–940
Gebelik testleri, 915
Gebelik
ekstraembriyonik zarlar ve, 915–916
ektopik, 927
fetal gelişim, 939–940
istenmeden yapılan, 917
kendiliğinden sonlandırma oranı, 229
Gece kertenkelesi, *1173*
Gece uzunluğu, 804–805
Gecikmiş aşırı duyarlılık, 895
Geç embriyogenezde bolca bulunan (LEA) proteinler, 826, *827*
Geç erginleşen genç bireyler, 656
Geçimlik tarımsal ekosistemler, 1218
Geçirgenlik, zarların, 114–115
Geçiş-hali ara maddeleri, 156
Geçişler (transisyon), 501
Gehring, Walter, 426
Gelgit bölgesindeki zonlanma, 1200
Gelgit zonu, 1163
Gelincikler, 794
Gelişen hastalıklar, 514–515
Gelişim modelleri, hayvan grupları, 648
Gelişim
*Bakınız* Hayvan gelişimi; Bitki büyümesi ve gelişimi
DNA metilasyonu ve, 357
evreleri, *407*
evrim üzerine kısıtlamalar, 459
filogenetik analizler ve, 470, *471*
süreci, 406–407
tanımı, 406
Gelişimle ilgili genler
evrim üzerine kısıtlamalar ve, 436–437
uzaktan akraba organizmalardaki benzerlik, 427–428
Gelişimle ilgili modüller, 429–431
Gelişimsel esneklik, 433–435
Gemmae kaseleri, 600
Gemmae, *599*, 600
Gen mikroçipleri," 395–396
Gen tabancası," 389
Gen ağaçları, 512–513, 546
Gen aileleri
gen duplikasyonu ve, 510, *511*
ökaryotlarda, 377–378
Uyumlu evrim ve, 511–512
Gen akışı
allel frekansları ve, 449
Hardy–Weinberg eşitliği ve, 447
Gen analizi
antisens RNA, 394–395
homolog rekombinasyon, 393–394
Gen bankaları, 236–237
Gen duplikasyonu, 498, 499, 510, *511*
Gen düzenlenmesi
epigenetik, 356–360
negatif ve pozitif, 343, *344*
ökaryotlar, 352–356
potansiyel noktalar, *352*
prokaryotlar, 348–351, *352*
transkripsiyon sonrası, 360–362
tümleşik, 419
virüsler, 343–348
Gen etkileşimleri
çevre ile, 251–253
epistasi, 250, *251*
hibrid gücü, 250–251
kantitatif varyasyon, 252–253
Gen havuzları, *444*, 445
Gen için gen direnci, 817
Gen ifadesi işareti, 396
Gen ifadesi
bir gen bir enzim hipotezi, 291–293
bir gen bir polipeptid ilişkisi, 294
*Drosophila*'da vücut segmentasyonu, 420–423
hücre farklılaşması ve, 412–413
moleküler biyolojide sentral dogma, 294–295
örüntü oluşumu ve, 417–423
özet genel bakış, *295*
RNA virüsleri, 295–296
Gen şelaleleri, hayvan davranışı ve, 1118–1119
Gen terapisi, 338–339
Generatif hücreler, 798, *800*
Genetik alet kiti, 428, 429
Genetik anahtarlar, 429
Genetik analiz
genetik markörler, 330–333
tersine genetik, 330
Genetik çeşitlilik
*Bakınız* Genetik varyasyon
mayoz ve, 221–223, 226, 228
Genetik haritalar, 255
Genetik Kaynakları Merkezi, 736
Genetik kendine uyumsuzluk, *798–799*
Genetik kod, 298–300
Genetik linkaj, 331
Genetik markörler, 271, 330–333
Genetik rekombinasyon, prokaryotlar, 542
Genetik sürüklenme
küçük populasyonlar üzerine etkisi, 449–450
tanımı, 6
Genetik tarama, 334–336, 409, 776
Genetik transformasyon
bakteriler arasında, 267–269
ökaryotik hücrelerin, 270–271, *272*
virüs replikasyon deneyleri, 269–270
Genetik varyasyon
*Bakınız* Genetik çeşitlilik
coğrafik olarak ayrı populasyonlar ve, 457–458
frekansa bağlı seçilim, 457
gen havuzları ve populasyonlar , 445
lateral gen transferi, 510
mutasyon ve, 448–449
nötr alleller ve, 456
Genetik yapı, 447
Genişleyen üçlü tekrarlar, 333, *334*
Genital herpes, *556*
Genler
bağlı, 253
çekirdek dışındaki, 259, *260*
dizi hizalama, 500–501
duplikasyon, 498, 499, 510, *511*
heterokroni, 430–431
homoloji, 428
hücrelere gen sokulması, 389
kromatidler arasında alışveriş, 253–254
lateral transfer, 509–510
lokus, 242
Mendel kalıtımında, 241
moleküler evrimde (*bakınız* Moleküler evrim)
mutasyon ve, 248
prokaryotlar arasındaki aktarın, 260–261
raportör, 390–391
tanımı, 6, 64, 242
Genlik, sirkadiyen ritimler, 790
Genom dizileme
bilgilerin elde edilmesi, 370
ökaryotlardan öğrenilen bilgiler, 375–380
prokaryotlardan öğrenilen bilgiler, 371–375
yöntemler, 366–370
Genom kütüphaneleri, 367, 392
Genomik damgalama, 358–359
Genomik denklik, 409
Genomik
işlevsel, 371–372
karşılaştırmalı, 372
kişisel, 381
metagenomikler, 373–374
tıp ve, 381–382
Genomlar
büyüklük ve organizasyonunun evrimi, 507–509
dizileme yöntemleri, 366–370
DNA sekansının tipleri, *380*
gen duplikasyonu, 510, *511*
köpek, 365–366
lateral gen transferi, 509–510
maya ve *E. coli* karşılaştırması, *376*
minimal, 374, *374*
model organizmalar, 375–377

moleküler evrim (*bakınız* Moleküler evrim)
ökaryotik ve prokaryotik, 375
özellikleri, 499
tanımı, 6, 64, 241, 499
tekrarlı diziler, 378–380
temsil edici, *376*
*Thermoplasma*, 553
Genotip frekansları
Genotip, 242, 444
Gentoo pengueni, *656*
Georges Bankası, 1181, 1239
*Geospiza*
*G. conirostris*, *487*
*G. difficilis*, *487*
*G. fortis*, *487*
*G. fulginosa*, *487*, *1199*
*G. magnirostris*, *487*
*G. scandens*, *487*, 1171–1172
Gerçek sinekler, *686*, 689
Gerçekleşen niş, 1200
Gergedanlar, 1248
Geri çekme refleksi, 989
Geri çekme, 911, *918*
Geri evreli ritimler, 1127
Geribildirim inhibisyonu, *164*
Gerilim
bitkilerdeki su sütunlarında, 746
iskelet kası ve, 1014
ksilem özsuyunda ölçülmesi, 747
Gerilme reseptörleri, 966, 971–972, 988, 1063–1064
Geriye baz değişimleri, 501
Germ hattı mutasyonları, 317
Germ hücreleri, 902
Germ tabakaları
amfibiler, 930
tipleri ve ürünleri, *927*, 928
Geviş getiren hayvanlar (Ruminantia), 506–507, 1084
Geviş getirme, 1084
Geviş, 1084
Gevrek yıldızlar, 696
Gevşeklik, 742
Geyik boynuzları, 435
Geyik, 435
Geyik, 435, 819, 1208
Ghrelin, 1088
*Giardia*, *563*
*G. lamblia*, 581
Giardiazis, 581
*Gibberella fujikuroi*, *777*
Gibberellinler
"sersem fide hastalığı," 776–777
bitki büyümesi ve gelişimi üzerine etkileri, 777–778
bitki hormonu olarak tanımlanmaları, 777
çiçeklenmeyi uyarmaları, 808
etki mekanizması, 778–779
yapısı ve aktiviteleri, *775*
yarı-cüce tahıllar ve, 772
Gibbonlar, 713, *714*
*Gigantactis vanhoeffeni*, 702
Gigantizm, 860
Ginkgo ağacı, 612
*Ginkgo*, *563*
*G. biloba*, 612
Ginkgolar (Ginkgophyta), *590*, 612
Girişim rekabeti, 1198
Girus, 990
Gizlenme, fark edilmeme, 1190, *1191*
Gizli (kriptik) türler, 483
Gladyatörler, *686*
Glaucophyta, *562*, *563*, 566, 579
Glayöl, 810
Glia
özellikleri, 944
sinir doku olarak, 837
yapı ve işlevleri, 947–948
Glifosat, 401
Glikojen fosforilaz, 137–138
Glikojen sentaz kinaz-3 (GSK-3), 925
Glikojen sentaz, 143
Glikojen
depolanmış enerji olarak, 1070
epinefrin-aracılıklı yıkımı, 138
etkileyen sinyal iletimi, 143
genel bakış, 53
kaslarda, 182, 1018
yapısı, *52*
yetersiz beslenmede, 185
Glikolat, 202
Glikolipitler, *107*, 110
Glikolitik kas, 1015
Glikoliz
allosterik düzenleme, 186
enerji dinamikleri, 174, *175*
enerji verimi, *183*
genel bakış, 172, *173*, 174
hücresel lokasyonu, 174
tanımı, 170
Glikoproteinler, *107*
granüllü endoplazmik retikulum ve, 89
hücre tanıma ve adezyonunda, 111
yapı ve işlevi, 110
Glikozilasyon, 312–313
Glikozitik bağlantılar, 50–51
Glikozitler, *820*
Glioksizomlar, 95
Gliseraldehit 3-fosfat (G3P), *173*, 174, 200
Gliserat, 202
Gliserol 3-fosfat, 183
Gliserol, 54, 184
Glisin, 202
Nörotransmitter olarak, 959
Yan zincir, 44
yapısı, *43*
*Globigerina*, *563*
α-Globin gen kümesi, 510, *511*
β-Globin gen kümesi, 510, *511*
β-Globin geni, *300*, 301, 303
diferansiyel ifadesi, 412-413
β-Globin
orak hücre hastalığı, 318, *319*, 328
transkripsiyonel düzenleme, 354
Globin gen ailesi, 378, 510, *511*
Glomeromycota, 592, *628*
*Bakınız* Arbüsküler mikorizal funguslar
Glomerular süzülme hızı, 1099–1100, 1107, *1108*
Glomeruli (koku soğancığı), 969
Glomerulus (böbrek), 1098, 1099, 1100, *1101*
Glukagon, *858*, 865, 1086
Glukokortikoidler, 865, 866
Glukoneogenez
bitkiler, 206
glukagon ve, 1086
karaciğer ve, 1085
tanımı, 185
Glukoz 6-fosfat, *173*
Glukoz halkası, 50
Glukoz metabolizması
enerji dinamikleri, 170
enerji verimleri, 183
fermentasyon, 181–183
hücresel lokasyonları, *172*
oksidatif fosforilasyon, 177–181
oksijenli, 171, *172*, 172–177
oksijensiz, 171, *172*
pirüvat oksidasyonu, 174–175
redoks reaksiyonları, 170–171
sitrik asit döngüsü, 175–177
süreçler, 170
Glukoz taşıyıcılar, 119, *120*, 864, 1086
Glukoz
glukoneogenez, 185
metabolizma (*bakınız* Glukoz metabolizması)
önemi, 50
yanma, 169–170
yapılar, 50
Glukozamin, 53
Glukozinolatlar, *820*
Glukuronik asit, 53
Glutamat reseptörleri, 960
Glutamat, 185, 959
Glutamik asit, *43*
Glutamin, *43*
Glutatyon peroksidaz, 1236
*Gnathonemus petersi*, *498*
Gnathostomata, 700–703
Gnetofitler (Gnetophyta), *590*, 612
Gobi Çölü, *1207*
Goldman eşitliği, 951
Golf Stream akıntısı, 1143
Golgi aygıtı ve, 91
granüllü endoplazmik retikulum ve, 89
Golgi aygıtı
bitki hücreleri, *87*
görünümü, 90
hayvan hücreleri, *86*
yapı ve işlevi, 84, 90–91
Golgi tendon organları, *971*, 972
Golgi tendon organları, *971*, 972
derinin, 970–971
gerilme reseptörleri, 971–972
işitme sistemlerinin kıl hücreleri, 973–974
vestibüler sistemin kıl hücreleri, 975
yanal çizgi sisteminin kıl hücreleri, 975–976
Golgi, Camillo, 90, 972
Gonadlar, *858*, 867, 902
Gonadotropin salıcı hormon (GnRH), 861, 867, 911, 914, 915
Gonadotropinler, 867–868
Gondwana, 532, 1159, *1160*
*Gonionemus vertens*, *662*
*Gonyaulax*, *563*, 571
*goosecoid* geni, 932
Goosecoid transkripsiyon faktörü, 932
*Gorilla gorilla*, *714*
Goriller, 713, *714*
Göbek deliği, 916
Göbek deliği, 916
Göbek kordonu, 916, 938
Göç
yıllık ritimler ve, 1129
göç sırasında navigasyon, 1129–1130, *1131*
Göğüs boşluğu, *1034*, 1035, *1036*
Göğüs bölgesi, 993, *994*
Gökyüzünde navigasyon, 1130, *1131*
Göller
altüst olma (turnover), 1226
arsenik ve, 1236
hidrolojik döngü, 1229
Görme korteksi, *996*
alıcı alanlar 995, *997*
şerit ve sütun organizasyonu, 998
Görme sistemleri
binoküler görme, 997–998
ışığın algılanması, 976–982
omurgasızlar, 978, *979*
Görüntü oluşturan gözler, 979–980
Gövde sistemi
işlevi, 722
modifikasyonlar, 722
yapısı, *721*, 722
Gövde, Hemichordata, 697
Gövde
*Bakınız* Sürgünler
etilen ve büyüme, 786
gibberellinler ve uzama, 778
iletim demetleri, 732
işlevi, 721
sitokinin ve uzama, 785
Göz çukurları, 978
Göz enfeksiyonları, 548
Gözbebeği, 979
Gözlem, 13
Gözlemleyerek öğrenme, 1001
Gözler
*Bakınız* Görme sistemleri
bileşik, 978, *979*
çeşitlilik, 426
gelişimi, 426–427, *428*
görüntü oluşumu, 979–980
kafadanbacaklılarda, 679
mercek farklılaşması, 415
omurgalılar, 979–980
omurgasızlar, 978, *979*
renklenme, 257–259
Gram boyma, 541
Gram-negatif bakteriler, 541
Gram-pozitif bakteriler, 541
Grant, Peter ve Rosemary, 1172
Granum, 93
Granüler hücreler, *876*
Granüllü endoplazmik retikulum (RER)
bitki hücreleri, *87*
hayvan hücreleri, *86*
işlevsel rolleri, 89, 90
plazma hücreleri, *885*
yapısı, 89, *90*
Granülositler, 875
Gravitropizma, 781–782
Greg's Gold (yarış atı), 405
*Gremlin* geni, 430, *431*
Gremlin proteini, 430, *431*
Grevy zebrası, *1161*
Gri ağaç kurbağası, *1191*
Gri balinalar, 1129
Gri madde, 988
Gri yaban kazları, *1121*
Gri yarımay, 924, *927*, 930, *931*
Gri-başlı albatros, 1130
Griffith, Frederick, 267–268
Grip aşıları, 440–441
Grip virüsü, *884*
suş H5N1, *556*
Grip. *Bakınız* İnfluenza
Grip
epidemi 1918, 440
hemaglütinin ve pozitif seçilim, 440–441
RNA virüsü, 555
Grup olarak yaşama, 1137
*Grylloblattodea*, *686*
*Gryposaurus*, *531*
GTP. *Bakınız* Guanozin trifosfat
GTPaz, *141*
Guam, 1249
Guanaco, 1039, *1161*
Guanilil siklaz, 140, *141*
Guanine
baz eşleşmesi, 63
benzopiren-modifiye olmuş, 321
Chargaff kuralı, 273
DNA'da, 272–273
nükleik asitlerde, 62
Guanozin difosfat (GDP), 134–135
Guanozin trifosfat (GTP)
işlevi, 65
sitrik asit döngüsü, *176*, 177
Guatr, 863, 1074, 1236
Guillain-Barre Sendromu, 947

Guillemin, Roger, 860
Gut, 1095
Gutasyon (damlama), 745
Gübre, 1236
Gübreler
  endüstriyel azot fiksasyonu, 765–766
  küresel azot döngüsü üzerine etkisi, 1233
  organik ve inorganik, 761
  tanımı, 757
  toprağın fosfor birikimi ve, 1235
Güçlendirme, 491–492
Güller, 419
Gümüş, 829
Gümüşi kılıçlar, 494–495
Güneş enerjisi
  küresel atmosferik dolaşım ve, 1142–1143
  küresel ekosistemde enerji akışı, 1227
  küresel iklim ve, 1142
Güneş pusula, zaman telafisi, 1130, *1131*
Güneş sistemi, 65–66
Güney çam kayın böceği, 1196, *1197*
Güney Georgia Adası, 1168
Güney kayın ağaçları, 1148, 1160
Günlük (sirkadiyen) ritimler
  bitkiler, 790–791
  hayvan davranışı ve, 1127–1128
Günlük torpor, 848
Güve kelebekleri
  fenotipik esneklik (plastisite), 434–435
  tür sayısı, *686*
Güvercinler, *443*
  gökyüzü navigasyonu, 1130, *1131*
  sürü oluşturma, 1137
  yuvaya dönme, 1129
Güvercinler, 490, *491*, 493–494
Güzelavratotu, *623*
*Gymnogyps californianus*, *1257*
Gymnospermler, 608
  belli başlı gruplar, *590*, 612–615
  çamın yaşam döngüsü, 613–615
*Gymnothorax favagineus*, *702*

## – H –

H zonu, 1008, 1009
H.M., 1002
Haber prosesi, 765
Habitat adaları, 1213
Habitat izolasyonu, 489
Habitat kaybı, 1247–1248
Habitat seçimi, 1123
Habitat yamaları, 1178
Hadeyan, 66
*Hadrurus arizonensis*, *651*
Haeckel, Ernst, 1141
*Haemophilus influenzae*, 371, 372, *376*, *508*, *884*
Hafıza hücreleri, 883
Hafıza
  beyindeki yerleşimi, 1002
  glutamat reseptörleri ve, 960
  tanımı, 1000–1001
Haiti, 755–756
*Haliaeetus leucocephalus*, *653*
Halka dansı, 1132–1133
Halka kanal, 695
Halka kuyruklu lemur, *1159*
Halkalar, çiçekle ilgili, 418
Halkalı solucanlar (Annelida)
  açık dolaşım sistemi, *1047*
  anatomik özellikleri, *669*
  boşaltım sistemi, 1096
  büyük grupları, *659*, 675–676
  tanımlanan, 674–675
Hall, Donald, 1125, 1126
*Halobacterium*, 82
Halofiller, ekstrem, 552–553
Halofitler, 828
Halter, 429, 689
Hamamböcekleri, *686*, *1076*
Hamilton kuralı, 1135
Hamilton, W. D., 1135
Hammer, Karl, 805, *806*
Hantal çekirge, *688*
Hantavirüs, 515
Haplodiploidi, 1136
Haploidler, 222, 241
Haplontik yaşam döngüsü, 222, 574
Haplotipler, 381
Hapolotip haritalama, 381
Hapşırma, 877
Haptophyta, *562*, *563*, 571, 575
*HARDY* geni, 740, 826
Hardy–Weinberg eşitliği ve, 447–448
Hardy–Weinberg eşitliği ve, 447
  nötr mutasyonların tespit oranı, 506
Hardy–Weinberg eşitliği, 447–448, 449
Hardy, Godrey, 447
Hareket
  hayvanlar ve, 646
  vücut boşluğu yapısı ve, 649–650
  vücut segmentasyonu ve, 650, *651*
Hareket
  plazmodial cıvıksı mantarlar, 584
  prokaryotlar, 541–543
  protistler, 567
Hareketli, 651
Hareketlilik
  plazmodial cıvıksı mantarlar, 584
  prokaryotlar, 541–543
  protistler, 567
Harita birimi, 255
Harita hissi, 1130
Hartwell, Leland, 214
Hasırotu, 453
Hasimoto tiroidi, 895
Haşhaş, *623*
Hata sinyalleri, 834
*Hatena*, 102, *103*
Haustorium, 632, 767
Hava durumu, 525, 1142
Hava keseleri, 1031, *1032*
Hava kılcalları
  böcek, 1030
  kuş, 1031, *1032*
Hava sıcaklığı, küresel modelleri, 1142
Havaya toleranslı anaeroblar, 543
Havers kanalları, *1021*
Havers kemiği, 1021
Havers sistemleri, 1021
Havuç, 721
Havuz 728, 750
Havuz yosunları, *549*
Hawaii Adaları, 494–495, 1162, 1242–1243, 1249
Hawaii Adası, 1242
Hawaii cırcır böcekleri, 509
Hayat tabloları, 1171–1172, *1173*
Hayatta kalma eğrileri, 1172, *1173*
Hayatta kalma, 1171, 1173
Hayes, Tyrone, 2–3, 14
Hayvan beslenmesi
  aşırı ve yetersiz beslenme, 1070
  besinler biyosentez için karbon iskeletler sağlar, 1070–1071
  düzenli olarak besin alınmasının önemi, 1087–1088
  enerji ihtiyaçlarının ölçülmesi, 1068–1069
  mineral elementler, 1071–1072
  nütrient yetersizlikleri, 1073–1074
  vitaminler, 1072–1073
  vücuttaki enerji kaynakları, 1070
Hayvan davranışı
  altında yatan fizyolojik mekanizmalar, 1127–1133
  bağlanma, 128–129, 859
  *Bakınız* Kur yapma davranışı
  beslenme, 1125–1126, *1127*
  ebeveyn-yavru tanıma, 1120–1121
  fiili ve nihai nedenler, 1116–1117
  gelişimi, 1119–1122
  genetik etkileri, 1117–1119
  göç ve uzun mesafe yolculuğu, 1129–1130, *1131*
  habitat seçme, 1123
  hijyenik, 1117, *1118*
  kuş ötüşlerinin öğrenilmesi, 1121–1122
  maliyet-yarar yaklaşımı, 1123–1125
  oksitosin ve, 129
  parazit ayıklama davranışı, 1193
  rehberlik yapma, 1129
  savunak, 1124–1125
  sosyal, 1133–1137
  yuvaya dönme, 1129
Hayvan gelişimi
  ekstraembriyonik zarlar, 937–938
  gastrulasyon (*bakınız* Gastrulasyon)
  insan, 939–940
  nörulasyon, 935
  segmentasyon (*bakınız* Segmentasyon)
  vücut segmentasyonu, 935–936, *937*
Hayvan hücreleri
  hücre dışı matriks, 100, *101*
  tüplü bağlantılar (gap junction), 144–145
  yapı, *86*
Hayvan iletişimi, 1131–1133
Hayvan klonlama, 409–410
Hayvan savunma sistemleri
  antikor çeşitliliği, 891–894
  bağışıklık sistemi proteinleri, 875–876
  beyaz kan hücreleri, 875
  genel bakış, 874–876
  kan ve lenf dokusu, 875
  özgül bağışıklık sistemi (*bakınız* Özgül bağışıklık sistemi)
  özgül olmayan, 877–880
Hayvan yaşam döngüsü
  genel bakış, 654–655
  ödünleşme, 655–656
  parazitler, 656, *657*
  yayılma (dispersal), 655
Hayvancılık, 716
Hayvanlar
  ayırt ettirici özellikler, 646
  beslenme stratejileri, 651–654
  büyük gruplar, 658–663
  filogeni, *647*
  monofili, 646–648
  ökaryotik filogenetik ağaç, *562*
  vücut planı, 649–651
Hayvanlarda mevsimsel sıcaklıklara uyum, 839
*Hayvanların Coğrafik Dağılımı*, (Wallace), 1158
Hayvanların üremesi
  eşeyli, 902–909
  eşeysiz, 900–901
Hebert, Paul, 326
Hedef hücreler, 853
Heksoz, 50, *51*, 200
Hekzokinaz, *173*, 174
*Helianthus annuus*, *617*
*Helicobacter pylori*, 554, 1080, *1081*
*Heliconius*
  *H. erato*, *1191*
  *H. melpomene*, *1191*
Helikopter böcekleri, 518, *686*, *688*, 689
Heliks (bakteri biçimi), 539
Heliks-dönüş-heliks motifi, 354, *355*
Heliks-ilmek-heliks motifi, *355*
Heliksel moleküller, 273
Hell Creek Oluşumu, 38
Helyum dilüsyon yöntemi, 1033
  α-(alfa)Heliks, 46
  *Bakınız* Çifte sarmal
Hem grubu, 1037
Hemagglütinin, 440–441
Hematokrit, 1056, *1057*
Hematopoietik kök hücre transplantasyonu (HSCT), 411
Hematopoietik kök hücreler, 411
Hemichordata, *647*, *659*, 695, 697
Hemipenis, 908
Hemiptera, 493
*Hemiptera*, *686*
Hemiptera, *686*
Hemiptera, *686*
Hemiselüloz, 723
Hemizigotluk, 257
Hemofili A, *329*
Hemofili, 338, 1058
Hemoglobin C hastalığı, 328
Hemoglobin
  anormallikler, 328
  dördüncül yapısı, 47, *48*
  fetal, 378
  kan pH'sı ve, 1039
  kırmızı kan hücreleri ve, 1057
  kimyasal kompozisyonu, 1038–1039
  oksijen için değişebilir ilgi, 1038–1039
  oksijenle dönüşümlü olarak birleşmesi, 1037–1038
  özellikleri, 510
  polimorfizm, *329*
  yapısı, 1037
  α-talassemi, 299
  β– talassemi, 303
Hemolenf, 1047
Hemosöl, 667, *677*
Henle kulpu, 1100–1101, 1102, *1103*, 1104
Hensen düğümü, 933–934
Henslow, John, 442
Hepatik kanal, 1081
Hepatik portal damar, *1051*
Hepatik portal ven, 1083
Hepatit A, *884*
Hepatit B, *884*
Hepatit C virüsü, *556*
Hepatit C, 556
Hepatit, 1058
Hepatophyta, *590*, 599–600
Her dem yeşil ağaçlar
  boreal ormanlar, 1148
  tropik ormanlar, 1156
HER2 büyüme faktör reseptörü, 231, 232
Herbisit direnci, 401
Herbivorlar, 819
  bitkilerle birlikte evrim, 1192
  dişler, *1075*
  gerçek plasentalı memeliler, 711
  selüloz sindirimi, 1083–1084

tanımı ve açıklanması, 651, 652
trofik şelale, 1209
yiyeceklerin yenmesi ve sindirimi, 1074
Herbivorluk
herbivorluğa karşı kimyasal savunma, 820–821
tanımı, 1186, *1187*
bitki büyümesi üzerine etkileri, 819
indüklenen savunmalar, 821–822
herbivorluğa karşı mekanik savunmalar, 819–820
genel bakış, 1190–1191
bitki savunmaları, 1191–1192
Herceptin, 232
Hermafroditlik
hayvanlarda eşeyli üreme, 907
nematodlar, 415
Oligochaeta, 675
*Hermodice carunculata*, *651*
Herpes virüsleri, 346, *556*
Herpes, 557
Herpesviridae, *556*
Hershey–Chase deneyi, 270, *271*
Hershey, Alfred, 270
Heterokaryon, 638
Heterokromatin, 359, *885*
Heterokroni, 430–431, 509
Heterolobosea , *562*, *563*, 581
Heteromorf döl almaşı, 573
Heterosist, Cyanobacteria, 548, *549*
Heterospori
damarlı bitkiler, 597–599
eğreltiotları, 605
tohumlu bitkiler, 609–610
Heterotermler, 839
Heterotipik bağlanma, 111
Heterotrofik metabolizma, 646
Heterotrofik süksesyon, 1216–1217
Heterotroflar, 201, 578, 1068
Heterozigot eksikliği, 447
Heterozigotlar
polimorfik lokusların varlığını sürdürmesi, 457, *458*
tanımı, 241
Heterozigotluk, 241
Heterozis, 251
Hexapoda, *659*
Hıyarcıklı veba, 551, 555
Hızlı kasılan lifler, 168, 1015, *1016*
Hızlı-göz-hareketleri (REM) uykusu, 999, 1000
Hibernasyon, 848, 1144
Hibrid gücü, 250–251, 810
Hibrid zonları, 492–493
Hibridomalar, 887
Hibritler
postzigotik üreme engelleri, 491–492
tanımı, 240
Hibritleşme
allopoliploidler ve, 488
gen uyuşmazlığı sayesinde üreme izolasyonu, 484, *485*
lateral gen transferi olarak, 510
Hidrofilik moleküller, 29–30
Hidrofobik bağlar, *26*
Hidrofobik etkileşimler, 30
Hidrofobik moleküller, *29*, 30
Hidroid hücre, 600
Hidrojen bağları
özellikleri, *26*
proteinlerin üçüncül yapısındaki, 47
RNA'daki, 63
tanımlanması, 29
Hidrojen iyonları. *Bakınız* Protonlar
Hidrojen sülfür, 544, 1234
Hidrojen
elektronegatiflik, *28*
izotoplar, 23
kovalent bağ yapma yeteneği, *26*
redoks reaksiyonlarında, 170–171
Hidrokarbon molekülleri, 30
Hidroklorik asit, 33, 1078, 1079
Hidroksil, *40*
Hidroksit iyonu, 34
Hidroliz reaksiyonları, *41*, 42
Hidroliz, 1076
Hidrolojik döngü, 1229–1230
Hidronyum iyonu, 34
Hidroponik deneyler, 758, *759*
Hidrostatik iskeletler, 650, 1018–1019
Hidrotermal kaynak ekosistemleri
büyük moleküllerin evrimi ve, 69
kemolitotrofik prokaryotlar, 544
sakalsolucanları, 675
HIF-1, 1057
Hifler
genel bakış, 629–630
mikoriza, 762
Hijyenik davranış, 1117, *1118*
Himmler, Heinrich, 236
Hindistan cevizi palmiyesi, 607, 623
Hindistan cevizi sütü, 784
Hindistan cevizi tohumu, *608*
Hiperemi, 1063
Hiperpolarizasyon, 952, 958
Hipertansiyon, 1062, 1105
Hipertermofiller, *551*, 552
Hipertiroidizm, 863
Hipertonik çözelti, 116
Hipertonik ortamlar, 630
Hipertrofik kardiyomiyopati (HCM), 1045–1046
Hipoblast, *927*, 933, 934, 938
Hipofiz bezi, 858–861, 916, *987*
Hipofizer cücelik, 860
Hipokampus
hafıza ve, 989, 1002
taksi şoförlerinin, 985
Hipokotil, *773*
Hipoksi-indüklenebilir faktör 1 (HIF-1), 1057
Hipoksi, 1057
Hipotalamus
AMPK ve, 1088
anteriyör hipofiz ve, 860–861
antidiüretik hormon ve, 1107
dişi üreme döngüleri ve, 914, 915
doğum kontrol hapları ve, 916
endokrin işlevi ve, *858*
erkek cinsel fonksiyonu ve, 911, 912
işlevleri, 988
iştahın düzenlenmesi ve, 1087
kortizol üzerinden negatif geri bildirim, 861
stres cevabı ve, 866, 867
termoregülasyonda, 846–847
tirotropin -salgılatıcı hormon ve, 862–863
yerleşimi, 987
Hipotermi, 847–848
Hipotez, 14–15
Hipotiroidizm, 863, 1074
Hipotonik çözelti, 116
*Hirudo*, 1076
*H. medicinalis*, *676*
His demeti, 1054, *1055*
Hispanyola, 755–756
Histamin, 853, 878, *879*, 1060
Histidin, *43*
Histon asetiltransferaz, 357
Histon deasetilaz, 357–358
Histonlar, 216, *217*
Histon kod, 358
HIV proteaz inhibitörleri ve, 312
bir zoonotik hastalık, *465*
genel bakış, 895–896
kaynağı, *465*
patojen funguslar ve, 632
HIV ve, 474
HIV-1, 474, 475–476
HIV-2, 474
HIV. *Bakınız* İnsan bağışıklık yetmezliği virüsü
Hiyerarşik sekanslama, 367
*HMGA2* geni, 253
Hoatzin, 507
Hodgkin, A. L., 951
Hofmans, David, 405
Hollanda karaağaç hastalığı, 641, 810
Holometabol böcekler, *688*, 689
Holometabol Neoptera (Holometabola), *686*
Holoparazitler, 767, 768
Holosen, *533*
Homeobox, 423
Homeodomain, 423
Homeostasis
fizyolojik sistemler tarafından düzenlenmesi, 834–835
hücreler ve, 79
tamponlar ve, 34
tanımı, 834
vücut sıcaklığının düzenlenmesi, 833
Homeostasisin sürdürülmesinde geribildirim bilgisi, 834
Homeostasisin sürdürülmesinde ileri bildirim bilgisi, 835
Homeotermler, 839
Homeotik mutasyonlar, 419, 423
Homeozis, 419
Hominidler, 715–716
*Homo*, 715–716
anlamı, 476
*Bakınız* İnsanlar
evrimsel zaman içinde, 533
*H. erectus*, 715–716
*H. ergaster*, *715*
*H. floresiensis*, *715*, 716
*H. habilis*, 715
*H. neanderthalensis*, *715*, 716
hominid filogenisinde, *715*
*Homo sapiens*
protein kodlayan genlerin sayısı, 508
Homogentisik asit oksidaz, 292
Homogentisik asit, 291–292
Homolog çiftler, 222
Homolog genler, 428
Homolog kromozomlar
bağımsız dağılışla ayrılma, 226–228
mayoz sırasında, *224–225*, 225
Homolog özellikler, 467
Homolog rekombinasyon, 393–394
Homologlar, 222
Homoloji
gen ağaçları ve, 512
moleküler evrim ve, 500
Homoplastik özellikler, 467
Homoplaziler, 467
Homospori, *598*, 599, *604*
Homotipi, 1190, *1191*
Homotipik bağlanma, 111
Homozigot, 241
Homozigotluk, 241
Hooke, Robert, 4, *5*, 77
Horizonlar (toprak), 760
Horizontal hücreler, *981*, 982, 995
Hormon reseptörleri, 856–857, 869–870
Hormonal sinyalizasyon
eklembacaklılarda olgunlaşmanın kontrolü, 855–856
eklembacaklılarda deri değiştirmenin kontrolü, 853–855
evrimsel korunması, 853–856
genel bakış, 853
Hormonlar
*Bakınız* Bitki hormonları; Seks steroid hormonları; *spesifik hormonlar*
çoklu reseptörler, 869–870
hayvan davranışının gelişimi ve, 1119–1120
hücresel cevap, 857
immunoserolojik yöntem, 868–869
kan fosfatının düzenlenmesi, 864
kan glukoz konsantrasyonunun düzenlenmesi, 864–865
kan kalsiyum konsantrasyonunun düzenlenmesi, 863–864
kimyasal grupları, 856
kuş seslerinin kontrolü, 1122
melatonin, 868
özellikleri, 852, 853
savaş ya da kaç cevabı, 857
seks steroidleri, 867–868
sindirim işlevlerinin kontrolü, 1085
tiroksin, 861–863
Horner, John, 38
Hortum
Hemichordata, 697
kurdele solucanlar, 673
Howard, L. O., 1174
Hox genleri
anteriyör-posteriyör vücut ekseni, 936, *937*
diken evrimi, 432–433
hayvanlarda monofili ve, 647
homoloji ve, 428
modülerlik ve, 429
tanımı, 420, 422–423
transkripsiyon faktörleri ve, 423
*Hoxc6* geni, 432–433
HPV. *Bakınız* İnsan papilloma virüs
HSP-inhibe edici ilaçlar, 49
Hubel, David, 995
Humble, G. D., 749
Humboldt, Alexander von, 1211
Humerus, *1019*
Humoral bağışık cevap, 881–882, 885–887, 889, *890*
Humus, 760
Humus, 761
*Hunchback* geni, 421, *422*
Hunchback proteini, 422
Huntington hastalığı, 252, 333
Hurle, J. J., 431
Hurricane Gilbert, 1246
Hurricane Katrina, 1238
Huxley, Andrew F., 951, 1009
Huxley, Hugh, 1009
β-Hücreleri, 1086
Hücre akıbeti
gelişim boyunca kısıtlama, 407
kurbağa embriyosu, *408*
tanımı, 407
Hücre akıbetinin saptanması
*Bakınız* Determinasyon
indüksiyon sayesinde, 413, 414–416, *417*
sitoplazmik ayrılma sayesinde, 413–414
Hücre bağlantıları, 111–113
Hücre bölünme bölgesi, 730
Hücre bölünmesi
*Bakınız* Hücre döngüsü
kanser hücrelerinde, 230–232
mikrotubüller ve, 97

mitoz, 215–219
sitokinez, 219–220
Hücre büyüklüğü, yüzey hacim oranı, 77–79
Hücre çoğalması
anahtar olaylar, 210, 211–212
*Bakınız* Sitokinez; Mitoz
ikiye bölünmeyle, 210–211
retinoblastoma proteini ve, 209–210
Hücre dışı matriks
bağ dokusu ve, 836
ökaryotlardaki işlevsel rolü, 84
plazma zarının tutunması, 113
süngerler, 659
yapı ve işlev, 100, *101*
Hücre dışı sıvı (ECF)
açık dolaşım sistemleri, 1046–1047
genel bakış, 833, *834*
kapalı dolaşım sistemleri, 1047
Hücre döngüsü kontrol noktaları, 214–215
Hücre döngüsü
düzenlenmesi, 213–215
evreleri, 212–213
kanser hücrelerinde, 231–232
kanser tedavileri ve, 232
Hücre duvarı (bitki), *87*
genişleme, 724
merkezi koful ve, 723
sitokinezde oluşumu, 723
yapısı, 723–725
Hücre duvarları
archaea, 552
diyatomlar, 568–569
prokaryotik hücreler, 83, 541
Hücre farklılaşması
bitki hücrelerindeki totipotentlik, 408–409
çok potansiyelli kök hücreler, 410–411
diferansiyel gen ifadesi ve, 412–413
plüripotent kök hücreler, 411–412
Hücre fraksinasyonu, 84–85
Hücre füzyon deneyleri, 213
Hücre füzyonu klonlama, 409–410
Hücre gövdesi, nöronlar, 946
Hücre hareketi
amoeboid, *96*, 99, 567
mikrofilamentler ve, 95, *96*, 99
motor proteinler, 98
Hücre iskeleti
Hayvan hücreleri, *86*
Sil ve kamçı, 97, *98*
Hücre metabolizması
*Bakınız* Metabolik yollar; Metabolizma
tiroksinle düzenlenmesi, 862–863
Hücre ölümü
apoptoz, 229–230 (*Bakınız* Apoptozis)
nekroz, 229
Hücre plakası, 220
Hücre populasyonu, büyüme oranı eşitliği, 232
Hücre solunumu
bitkilerdeki fotosentezle ilişkisi, 205–206
enerji verimi, 183
genel bakış, 170
mitokondrilerde, 92
oksidatif fosforilasyon, 177–181
pirüvat oksidasyonu, 174–175
sitrik asit döngüsü, 175–177
Hücre tabakaları. *See* Germ tabakaları
Hücre tanıma
hücre yüzey proteinleri ve, 111
tanımı, 111
Hücre teorisi, 4–5, *77*
Hücre uzama bölgesi, 730
Hücre zarları. *Bakınız* Zarlar; Plazma zarı
Hücre-hücre adezyonu
hücre bağlantıları, 111–113
hücre yüzey proteinleri ve, 111
tanımı, 111
zarla ilişkili karbonhidratlar ve, 110
Hücre-hücre iletişimi
*Bakınız* İndüksiyon
plazmodesmata, 145 (*bakınız* Plazmodesmata)
tüplü bağlantılar, 144–145 (*bakınız* Gap junction)
Hücreler
*Bakınız* Hayvan hücreleri; Ökaryotik hücreler; Bitki hücreleri; Prokaryotik hücreler
canlının temel birimleri, 3–5
fosil, 73
içerisine difüzyon, 114
kökeni, 72–73
plazma zarı, 79–80
prokaryotik ve ökaryotik, 80–81
tanımı, 72
Hücresel bağışık cevap, 881–882, 887–891
Hücresel cıvıksı mantarlar, *562*, *563*, 584–585
Hücresel cıvıksı mantarlar, 584
Hücresiz organizmalar, 343
Hükümetler arası İklim Değişikliği Paneli (IPCC), 189, 1232
*Hyalophora cecropia*, 855–856
*Hydra*, *901*
*Hydrolagus colliei*, *702*
Hydrozoa, *662*, 663
*Hyla versicolor*, *1191*
*Hylobates lar*, *714*
*Hymenoptera*, *686*, 1136
*Hyoscyamus niger*, *804*
*Hypericum perforatum*, 1192
*Hypericum perforatum*, 1192
Hyracoidea, *712*
*Hyracotherium*, *531*

– I –

I bandı, 1008, 1009
İbrikotu, 450, *767*
İç döllenme, 906–907
İç grup, 468
İç hücre kitlesi, 926, *927*
İç iskelet
*Bakınız* Endoiskelet; İskelet sistemleri
derisidikenliler, 695
İç kitle, 676
İç kulak
işitme sistemi, *972*, 973–974
vestibüler sistem, 975
İç ortam, 7–8, 833–834
İç sindirim, 646
İç solungaçlar, 1029
İçeriye göç, 1212
İçzar sistemi, 89–90
İdrar torbası, 1100, *1101*
İdrar torbası
insan, *909*, 1100, *1101*
kurbağa, 1098
İdrar
insan, 1095, 1100–1105
konsantre edilmiş, 1100–1104
memeliler, 1098
nefronda oluşumu, 1098–1100
tanımı, 1093
yüksek kan glukozu ve, 864
IFG-1 geni, 365
IgA, *886*
IgD, *886*
IgE, *886*, 894, *895*
IgG, 886, 894
IgM, *886*
*Ignicoccus*, 553
İğ iplikleri, 217
İğne çiçekler, 451
İğneli vatozlar, *459*, *701*
İki ayak üzerinde yürüme, 715–716
İki boyutlu jel elektroforezi, 383
İki iplikçikli RNA (dsRNA), 818
İki iplikçikli RNA virüsleri, 557
*doublesex* (*dsx*) geni, 1118–1119
İki koordinatlı navigasyon, 1129–1130
İki noktalı mekansal diskriminasyonu, 971
İki odacıklı kalp, 1048
İki tabakalı, 55, *56*
*Bakınız* fosfolipid iki tabaka
İkili sarmal, 63
kültür sembolü olarak, 266–267
İkinci genetik kod, 305
İkinci kuşak jenerasyon ($F_2$), 240, 242
İkinci kutup cismi, *903*, 904
İkinci mesajcı
Lipitlerden türeyen, 139–140
dolaylı iletimde, 136
protein kinaz reaksiyon serisinde, 138–139
İkincil bağışık cevap, 883
İkincil endosimbiyoz, 566
İkincil eşey saptanması, 257
İkincil oosit, *903*, 904, 913
İkincil spermatositler, 902, *903*, *910*
İkincil tüketiciler, 1205, *1206*
İkincil uyarıcı, 415, *416*
İkiye bölünme, 210–211, 542, 572
İkizler, 928
İklim değişikliği
*Bakınız* Küresel ısınma
türlerin ortadan kalkması ve, 1249–1250
İklim
zamanla değişimi, 524–525
tanımı, 525, 1142
hava durumundan ayırt edilmesi, 1142
iklime karşı evrimsel adaptasyonlar, 1144–1145
güneş enerjisi ve, 1142
İleoçekal sifinkter, 1079
İleri evreli ritimler, 1127
İletici hücreler, 1012
İletim demetleri, 732
İletim demetsiz kara bitkileri, 589
belli başlı grupları, *590*
karadaki yaşama uyumlar, 591
sporofitin gametofite bağımlılığı, 592–594
tanımı, 592
yaşam döngüsü, 592–594
İletim sağırlığı, 974
İletişim, hayvanlarda, 1131–1133
İleum, *1077*, 1081
Ilıman her dem yeşil ormanlar, 1148
Ilıman otlaklar, 1150
Ilıman yaprak döken orman, 1149
Ilium, *1019*, *1077*
İlkbahar buğdayı, 808
İlkel cisimler, 548
*Illicium anisatum*, *621*
İmbibisyon, 774
İmmunoserolojik yöntem, 868–869, 887
İmmünoglobulinler
*Bakınız* Antikorlar
çeşitlilik mekanizmaları, 892–893
sınıf değişimi, 893–894
sınıflar, 886
yapı, 885–886
İmmünoterapi, 887
Imo, 1113
İmplantasyon öncesi genetik tanı (PGD), 919
İmplantasyon öncesi tarama, 335
İmplantasyon, 913, 927, 939
İn vitro döllenme (IVF), 919
İn vitro evrim, 514
İnaktivasyon kapısı, 954
İnce bağırsak
besinlerin emilimi, 1082–1083
insan, *1077*
kimusun ince bağırsağa salınması, 1080–1081
kimyasal sindirim, 1081–1082
özgül olmayan savunma özellikleri, 878
sindirim enzimleri, *1083*
İnce bağırsakta kimyasal sindirim, 1081–1082
*Bakınız* Gastrointestinal sistem
bünyesindeki düz kaslar, 1012
gastrovasküler boşluklar, 1075
insan, *1077*
sindirim kanalı boyunca besinlerin ilerleyişi, 1078–1079
sindirim kanalındaki prokaryotlar, 554
sindirim kanalının doku tabakaları, 1077–1078
tüp şeklindeki sindirim kanalı, 1075–1076
İnce çıkıcı kol, *1101*, 1102
İnce filamentler, 1007
İnce inici kol, 1102, *1103*
İncir ağaçları, 1209
İndirgenme, 170
İndol-3-asetik asit. *Bakınız* Öksin
İndüklenebilir promotör, 398
İndüklenebilir proteinler, 349
İndüklenmiş mutasyonlar, 320, 321–322
İndüklenmiş pluripotent kök hücreler (IPS hücreleri), 412
İndüklenmiş uyum, 159, *160*
İndükleyici, 349, 415, *416*
İndüksiyon
genel bakış, *417*
omurgalı gözünde mercek farklılaşması, 415
tanımı, 413, 414
yuvarlak solucanda vulva farklılaşması, 415–416
İnflamasyon, 878–879
İngiliz çançiçeği, *477*
İngiliz karaağacı, 810
İnhibin, *911*, 912
İnhibisyon (enzimlerin)
dönüşümlü, 162, *163*
dönüşümsüz, 161–162
İnhibisyon (süksesyonda), 1216
İnhibitör sinapslar, 958
İnhibitörler
kompetitif ve nonkompetitif, 162
reseptörlerin, 133
İnisyaller, 729
İnklüzyon-hücre (I-hücre) hastalığı, 312
İnmeler, 398–399, 1062
İnorganik azotlu gübreler, 765–766
İnorganik fosfat, 153
İnositol trifosfat ($IP_3$), 139–140
Inouye, Isao, 102
İnsan atıkları, 1236
İnsan bağışıklık yetmezlik virüsü (HIV)
"April" vakası, 464–465
bilgisayar görüntüsü, *464*

bir RNA virüsü, 296
filogenetik analizleri, 474
gen düzenlenmesi, 346–347, *348*
genel bakış, *556*, 895–896
HIV-1, 474, 475–476
HIV-2, 474
proteazlar ve, 312
Yaşam döngüsü, *347*
İnsan büyüme hormonu, 399–400, 410
İnsan cinselliği
erkek cinsel yanıtları, 916–917
fertilite kontrolü, 917–919
kadın cinsel yanıtları, 916
İnsan embriyosu
embriyonik kök hücreler, 411–412
genetik tarama, 409
İnsan genetik analizi
genetik markörler, 330–333
tersine genetik, 330
İnsan genetik hastalıkları
anormal hemoglobin, 328
çok faktölü, 330
DNA değişikliklerinin yarattığı, 330–334
genetik tarama, 334–336
işlevsiz enzimler, 327–328
meydana getirilen mutasyon tipleri, 333
örnekler, *329*
tedavi, 337–339
İnsan Genom Projesi, 366–368
İnsan genomu
genomik damgalanma, 359
her gün DNA-hasarına yol açan olaylar, 322
hücrelerin DNA içeriği, 216
kodlama yapmayan DNA, *509*
özellikleri, *376*
şempanze genomu ve, 64
protein kodlayan genlerin sayısı, 508
İnsan koriyonik gonadotropini (hCG), 915
İnsan kromozomları
kromozom 15, 359
kromozom 21, 228–229
telomerik DNA, 284
İnsan papilloma virüsü (HPV), 209, 232, 362
İnsan üremesi
dişi üreme sistemi, 912–916
erkek üreme sistemi, 911–912
eşeysel gelişim, 867–868
fertilite kontrolü, 917–919
kısırlık problemleri, 919
*İnsanın Türeyişi ve Eşeye Bağlı Seçilim*, (Darwin), 453–454
İnsanlar
akciğerler ve solunum, *1034*, 1035–1037
azotlu atıkların boşaltımı, 1095
beyin büyüklüğü–vücut büyüklüğü ilişkisi, 992
beyin, 716, *946*
böbrekler ve idrar üretimi, 1100–1105
dil, 969–970
eşey organlarının erken gelişim, *867*
eşeye bağlı karakterler, *258*, 259
gebelik süresince gelişim, 939–940
gelişmeye yönelik apoptoz, *417*, 418
*HMGA2* geni ve boy, 253
hominid atalar, 689–690
insular korteks, 1002–1003
iskelet, *1019*
karyotip, *223*
kromozom anormalliklerinin sıklığı, 333
kromozom sayısı, 222
oksitosin ve, 129
özgül olmayan savunmalar, *877*
prolaktin ve, *854*
sindirim enzimleri, *1083*
soyağaçları, 246–247
temel amino asitler, 1070–1071
yok oluş ajanları olarak, 1244
İnsektisitler
GDO'lu ürünler ve, 400–401
insektisit olarak funguslar, 626–627
İnsel, Thomas, 128
İnsomnia, 999
İnsula, 1002–1003
İnsular korteks, 1002–1003
İnsülin cevap substratları, 134
İnsülin-bağımlı şeker hastalığı (tip I diyabet), 864, 895
İnsülin-benzeri büyüme faktörleri (IGF'ler), 860
İnsülin
besin alımının düzenlenmesi ve, 1087
genel bakış, *858*
kan glukozunun düzenlenmesi, 864
Pima halkı ve, 1067
protein kinaz reseptörü, 134
yakıt metabolizmasının kontrolü, 1086
zar reseptörleri ve, 133
İntegral proteinler, *107*
İntegral zar proteinleri, 108–109
İntegraz, 557
İntegrin, 100, 113
İntegüment, 610, *611*, 614, 800
İnterfaz, 212–213, *218*
İnterferens RNA, 360
İnterferonlar, 878
İnterkalar diskler, 1012
İnterkostal kaslar, *1034*, 1036
İnterlökin-1, *890*
İnterlökin-10, 889, *891*
İnterlökinler, 215
İnternal interkostal kaslar, 1036
İnternod, *721*, 722
İnterstitial hücreler, 910
İnterstitial sıvı, 833, 1047
İntronlar, 300–301, *302*, 303, *380*
İnversiyonlar, kromozomal, 320
İnvolusyon, 929
$IP_3$. *Bakınız* İnositol trifosfat
$IP_3$/DAG metabolik yolu, 139–140
İpekböceği, 855–856, 968
İpekotu çekirgesi, *4*
İpekotu, 802, 823
IPEX, 891
İpliksi actinobacteria, *765*
*Ipomopsis aggregata*, 819, 1195
*Ipomopsis aggregata*, 819, 1195
İribaşlar
amonyak atılması, 1095
kurbağa yavru bakımı ve, 692–693
İridyum, 525, *526*
İrin, 879
İris, 979
İschium, *1019*
İshal, 557, 1083
Isı çarpması, 832
Isı çıkartıcılar, 832–833
Isı kapasitesi, 32
Isı stresi
*Bakınız* Termal stres
bitkiler, 827
Isı şok proteinleri (HSPler), 49, 827
İsimlendirme, binomial, 476
İskelet kası
egzersizin etkileri, 1017
işlevi, 1007
kas tipleri kuvvet ve dayanıklılığı etkiler ve, 1015–1016
kasılması, 1007–1011
maksimum gerilim için optimal uzunluk, 1016
motor birimler, 1010
seğirmesi ve tetanoz, 1014–1015
sıçrama ve, 1006–1007
tanımı, 836
yapısı, *1008*
İskelet sistemleri
dış iskeletler, 1019
eklemler ve kaldıraçlar, 1021–1022
hidrostatik, 650, 1018–1019
iç iskeletler, 1019–1022
kemik gelişimi, 1020–1021
kıkırdaklı balıklar, 701, 703
İskoç tazısı, 365
İskorbüt, 1072
Islah deneyleri
hayvan davranışı üzerine, 1117, *1118*
Mendel'in, 238–241
İsli maymunlar, 474
İsoniazid, 290
*İsoptera*, *686*
Ispanak, 804
Istakoz, 966
İstatistiksel metotlar, 15
İsteğe bağlı anaeroblar, 543
İsteğe bağlı parazitler, 632
İstilacı türler, 1249
kontrolü, 1254–1255
patojenler, 554–555
İstilacı türler, kontrolleri, 1254–1255
İşaretleme-yeniden yakalama yöntemi, 1169
İşbirliği, 8
Işığa duyarlılık, 976
Işığın dalga boyu, 192, *193*
Işık hasat kompleksleri, 195
Işık mikroskopları, 79, 80
Işık reaksiyonları, 191, *192*
Işık
beyaz ışık, 193
bitkilerde fototropizma, 779–781
bitkilerde sirkadiyen ritimler, 790–791
fiziksel özellikleri, 192, *193*
gelişim üzerine etkisi, 435, *436*
tohum dormansisi ve, 774
Işıktan bağımsız reaksiyonlar, 191–192
Işın-yüzgeçli balıklar, 701–703
Işınsal çiçekler, *617*
İşitme kanalı, 972
İşitme kaybı, 974
İşitme korteks, 974
İşitme sinire, *972*, 973
İşitme sistemleri, ses dalgalarının hissedilmesi, 972–974
İşitme. *Bakınız* İşitme sistemleri
İşlevsel genomik, 371–372
İşlevsel gruplar, 39–40
İşlevsel mutasyonların kaybı, 317–318, 419
İşlevsel mutasyonların kazanılması, 318, 419
*İtalik* olarak evrilmiş olan rakamlar, bilginin bir şekil, bir başlık ya da tablo içerisinde bulunduğuna işaret etmektedir.
İteroparity, 1173, 1174
IUD, *918*
İyi huylu (benign) tümörler, 230
İyon alışverişi, 760, *761*
İyon kanalları
*Bakınız* Kalsiyum kanalları; Potasyum kanalları; Sodyum kanalları
iyonotropik duyusal reseptör proteinleri ve, 965, *966*
kolaylaştırılmış difüzyonda, 117
ligand-kapılı, 133–134
özgüllüğü, 118
sinyallerin etkisi, 142–143
stereosiller ve, 974
voltaj-kapılı, 117, 952, 953–954
yama kelepçe çalışmaları, 951–952
zar potansiyellerinin meydana getirilmesinde, *949*, 950–951
İyon taşıyıcılar, zar potansiyelleri ve, 948–950
İyon-kapılı kalsiyum kanalları, 1012
İyonik bağlar
özellikleri, 25, *26*, 28–29
proteinlerin üçüncül yapılarındaki, 47
İyonik düzenleyiciler, 1093–1094
İyonik konformer, 1093–1094
İyonize radyasyon, 321–322
İyonlar
kalın bağırsakta emilim, 1083
tanımı, 28
İyonotropik glutamat reseptörleri, 960
İyonotropik sinapslar, 958–959
İyot
hayvan beslenmesi, *1072*
önemi, 22, 1236
yetersizliği, 1074
İzobütan, 40
İzogami, 574
İzolösin, *43*
İzomeraz, *173*
İzomerler, 40, *41*
İzomorfik döl almaşı, 573, 574
İzositrat dehidrogenaz, 186
İzositrat, *176*, *177*, 186
İzotonik çözelti, 116
İzotoplar
*Bakınız* Radyoizotoplar
suda ve kılda, 20–21
tanımı, 20, 23
İzozimler, 165
İzozmotik reabsorpsiyon, 1102


## – J –


Jacob, François, 349, 436
Janssen, Hans ve Zaccharias, 4
Janzen, Daniel, 1197
Japon bıldırcını, 1122
Japon makağı, 1193
Japon nanesi, *623*
Japon, 771
Jartiyer yılanları, 459–460, 908–909
Jasominik asit (jasmonat), 822
Jasper Sırtı Biyolojik Koruma, 1179
Jejunum, *1077*, 1081
Jel elektroforezi, 324, *325*
Jelimsi kılıf, *904*, 905
Jeyarajah, Alilass, 316, 317
Johnston organı, 686
Joyner-Kersee, Jackie, 1006
Judean hurma, 607
Jul, 151n, 1069
Jura periyodu, *520–521*, 532, 615
*Jurassic Park* (Crichton), 266
Juvenil hormon, 855, 856
Juvenil-başlangıçlı diyabetler, 864, 870


## – K –


*K*-stratejistler, 1176, *1177*, 1215
Kabakulak virüsü, *884*
Kabakulak, 555

Kabarcıklar, 229, *230*
Kabızlık, 1083
Kabuk, 522
Kabuk, *568*
Kabuk, 734
Kabuklu amip, *568*
Kaburgalar, *1019*
Kac, Eduardo, 266–267
Kaçak akımlar, 948
Kademeli zar potansiyeli, 952–953
Kadmiyum, 828
Kafatası
  bıngıldak, 1020
  insan, *1019*
Kafein, 133
Kaho'olawe Adası, 1242
Kahverengi ağaç yılanı, 1249
Kahverengi algler, *562*, *563*, 578
Kahverengi başlı sığır kuşu, 1187, 1247
Kahverengi küf, 641
Kahverengi yağ, 845
Kaktüs familyası, *623*, 722, 824, 825
Kaktüs yer ispinozları, *487*, 1171–1172
*Kalanchoe*, *809*, 810
Kalburlu boru elemanları, *727*, 728, 750
  yükleme ve boşaltma, 751, 752–753
Kalburlu plakalar, *727*, 728, 750, 752
Kaldıraç, 1006
Kaldıraçlar, 1021–1022, 1022
Kale, *445*
Kalın bağırsak
  insan, *1077*
  suyun ve iyonların emilimi, 1083
Kalın çıkıcı kol, *1101*, 1102, *1103*
Kalın filamentler, 1007
Kalıp, 276
Kalıtım
  epigenetik, 358
  eşey-bağlantılı, 257–259
  hakkındaki erken varsayımlar, 237
  organel genlerinin, 259, *260*
Kalıtımın parçacık teorisi, 241
Kalıtsal özellik, 239, 444
Kaliforniya kondoru, 1257
Kaliforniya sinirotu, 1179
Kaliforniya yelpaze palıniyesi, 450
Kaliks, 616
Kalitatif analiz, 32
Kalitatif varyasyon, 252
Kalkerli süngerler, *647*, 658–659
Kallus (bitki), 409
Kalmodulin–kalsiyum kompleksi, 1013–1014
Kalmodulin, 1013–1014
Kalori (Cal), 151, 1068
kalori, 1068
Kalp atışı, 1053–1054, *1055*
Kalp debisi (CO), 1062
Kalp evreleri, 725, 801
Kalp kapakçıkları
  kalpte kan akışı, 1051, 1052
  bozukluğu, 1053
  tipleri, 1051
Kalp kası
  işlevi, 1007
  kaplatışı ve, 1053–1054
  tanımı, 836
  tanımlanması, 1012
Kalp krizi, *382*, 1062
Kalp üfürümü, 1052
Kalp yetmezliği
  atletlerde, 1045
  hipertrofik kardiyomiyopati, 1045–1046
  yaygınlığı ve nedeni, 1045
Kalp-damar hastalıkları, 1061–1062
Kalp-damar sistemleri, 1046
  *Bakınız* Dolaşım sistemleri
Kalp
  akciğerli balıklar, 1049
  amfibiler, 1049
  atrial natriüretik peptid ve, 1109
  balıklar, 1048
  elektrokardiyogram, 1055–1056
  içinde kan akışı, 1051–1053
  insan kalbi, 1045
  insan, 1051–1056
  kalp atışı, 1053–1054, *1055*
  kalp atışının orijini, 1053–1054
  kalp kasılmasını sürdüren karıncık kasları, 1054–1055
  kuşlar, 1050
  memeliler, 710
  onarım için kök hücre transplantasyonu, 411
  sürüngenler, 1049
  tarafından gerçekleştirilen iş, 1045
Kalsiferol, 864
  *Bakınız* Vitamin D
Kalsitonin, *858*, 863–864, 1020
Kalsiyum fosfat, 1020
Kalsiyum kanalları
  kalp kası hücreleri, 1012
  karıncık kası hücrelerinin aksiyon potansiyelleri ve, 1055
  kas liflerindeki ryanodin reseptörü, 1011
  peysmekır potansiyelleri ve, 1053, 1054
  presinaptik zarda, 956, *957*
  sinyal iletiminde, 140
Kalsiyum karbonat, 571, 582, 975
Kalsiyum-indüklemeli kalsiyum salınımı, 1012
Kalsiyum
  bitki beslenmesi, *757*
  böbrekteki alışverişi, 1104
  düz kasın kasılmasında, 1013–1014
  hayvan beslenmesi, 1071–1072
  hayvan döllenmesi ve, *904*, 906
  hücrelerin biyoelektriği ve, 948
  iskelet kasının kasılmasında, 1010–1011
  kandaki düzeyinin hormonal düzenlenmesi, 863–864
  nörotransmitterlerin salınması ve, 956–957
  önemi, 22
  sinyal iletilmesinde, 140
Kamadişli kaplan, *1244*
Kambriyen patlaması, 527
Kambriyen periyodu, *520–521*, 527–528, *529*
Kambur balinalar, 1132
Kamçı kuyruklu kertenkeleler, 901
Kamçı
  chytridler, 639
  dinoflagellatlar, 575–576
  motor proteinler ve hücre hareketi, 98
  öglenidler, 581–582
  opisthokontlar, 583
  prokaryotik, 541–542
  protistler, 567
  Stramenopila, 577
  tanımı, 83
  yapı ve işlev, 97, *98*
Kamçılı örümcek, *670*
Kamen, Martin, 190
Kamu politikası, 17–18
Kan basıncı
  antidiüretik hormon ve, 1107, 1109
  atrial natriüretik peptid ve, 1109
  kontrol ve düzenlenme, 1062, 1063–1064
  yüksek, 1062, 1105
  ölçülmesi, 1053
Kan damarları
  anatomi, *1059*
  arterler ve arteriyoller, 1058, *1059*
  kılcal damar yatakları, 1058–1060
  nitrik oksit-aracılıklı gevşeme, 140, *141*
  yapısındaki düz kaslar, 1012
  venler, 1060–1061
Kan faktörü VIII, 338
Kan glukozu
  sabitliği, 186
  düzenlenmesi, 864–865, 1086
  etkileyen sinyal iletimi, 143
Kan grupları
  ABO sistemi, 249–250
  oligosakkaritler ve, 51
Kan karbon dioksiti, böbreklerde tamponlanması ve, 1104–1105
Kan odacığı. *Bakınız* Hemosöl
Kan oksijeni, nefes alıp vermenin düzenlenmesi ve, 1041, 1042
Kan pH'sı
  nefes alıp vermenin geribildirimle düzenlenmesi ve, 1041–1042
  hemoglobin ve, 1039
  böbrekler tarafından düzenlenmesi, 1104–1105
Kan plazması
  Dolaşım sisteminde, 1047
  genel bakış, 875
  oksijen taşıma yeteneği, 1037
Kan Şelalesi, 536
Kan-beyin bariyeri, 947
Kan–beyin bariyeri, 1060
Kan
  bileşimi, 1056, *1057*
  doku özellikleri, 837
  fosfat düzeyinin hormonal düzenlenmesi, 864
  hücre tipleri, *876*
  kalsiyum düzeyinin hormonal düzenlenmesi, 863–864
  kan akışının ve basıncının düzenlenmesi, 1062–1064
  kırmızı kan hücreleri, 1056–1057 (*bakınız* Eritrositler)
  savunmadaki rolü, 875
  solunum gazlarının taşınması, 1037–1040
  trombositler, 1057–1058
Kanada geyiği, 435, 1148
Kanada kazı, *656*
Kanal proteinleri
  difüzyon ve, 117–119
  pasif taşımada, 114
  tanımı, 117
Kanamisin, 290
Kanarya çimi, 779, *780*
Kanatlar
  bağımsız ortaya çıkışı, 651
  böceklerde, 689
  konvergent evrim, 467, *468*
  omurgalılarda değişikliğe uğramış üyeler olarak, 436, *437*
Kanatlı böcekler (Pterygota), *686*, 687–689
Kanavanin, 821, 823
Kanguru sıçanları, *1092*
Kangurular, *7*, 711, 1006–1007
Kanın pıhtılaşması, 1057–1058
Kanin (köpekdişi), 1075
Kanser hücreleri
  DNA metilasyonu ve, 357
  hücre bölünmesi, 230–232
  işlevsel mutasyonların kazanılması ve, 318
  protein regülasyonunun bozulması ve, 362
  telomeraz ve, 284
  *TP53* geni, 319
Kanser tedavisi
  antisens ilaçlar, 395
  *Bakınız* Meme kanseri tedavisi
  hematopoietik kök hücre nakli, 411
  histon deasetilaz inhibitörleri, 358
  HSP-inhibe edici ilaçlar, 49
  hücre döngüsünün hedeflenmesi, 232
  kronik miyeloid lösemi, 338
Kanser
  ısı şok proteinleri, 49
  Ras proteini, 136, *137*
  RNA retrovirüsler ve, 557
Kantitatif analiz, 32, 33
Kantitatif özellik lokusları, 253
Kantitatif varyasyon, 252–253
Kapakçıklar, toplar damarlarda, 1060, *1061*
Kapalı dolaşım sistemleri, 1047–1048
Kapasitans damarlar, 1060–1061
Kapılı iyon kanalları, 117, 952
  *Bakınız* Ligand-kapılı iyon kanalları; Voltaj-kapılı iyon kanalları
Kaplanlar, *1189*, 1248–1249
Kaplı çukurlar, 123
Kaplumbağalar, 707, 1050
Kaposi sarkomu, 896
Kapsamlı uyum gücü, 1135
Kapsül (bakterilerin), 83
Kar tavuğu, 1147
Kara bitkileri, *563*
  belli başlı gruplar, 589–590
  bitkilerin filogenisinde, *595*
  döl almaşı, 592, *593*
  iletim demeti olmayanlar, 589
  karasal ortamdaki yaşama adaptasyonlar, 591
  kökeni, 590–591
  monofiletik oldukları, 589
  ökaryotik filogenetik ağaç, *562*
  sinapomorfiler, 589
  sınıflandırma, *590*
Kara salyangozları, 494, *678*, *679*
Karabiber, *621*
Karaciğer hastalıkları, 1058
Karaciğer, *1077*
  işlevleri, 1081–1082, 1083
  kanın pıhtılaşması ve, 1057–1058
  yakıt moleküllerinin yönlendirilmesi, 1085–1086
Karahindiba tohumu, *620*
Karahindiba, 802, *1195*
Karakter değiştirme, 1199
Karakterler, 239, 444
Karanlık reaksiyonlar, 192
  *Bakınız* Işıktan bağımsız reaksiyonlar
Karapas, 686
Karayosunları
  biryofitler olarak, 589
  gametofit, 592–593
  özellikleri, *590*
  tanımlanmaları, 592, 600
  yaşam döngüsü, *593*
Karbo-yükleme, 1018
Karbohidraz, 1076
Karboksil grubu, 33, *40*, 164
Karboksilaz, 202
Karboksilik asitler, *40*, 69
Karboksipeptidaz, *1083*
*Carcharhinus plumbeus*, *702*
*Carcharodon megalodon*, *701*
Karbon 14, 199–200, 520
Karbon dioksit

*Bakınız* Atmosferik karbon dioksit
havada ve sudaki solunum gazı alış verişi, 1028
kanda taşınması, 1039–1040
solunum gazı olarak, 1026
solunumun geribildirimle düzenlenmesi ve, 1041–1042
Karbon döngüsü, 1230–1232
Karbon iskeletler, 1070–1071
Karbon monoksit zehirlenmesi, 1038
Karbon monoksit, 1038
Karbon tespiti
$C_3$ ve $C_4$ bitkileri, 203–205
Calvin döngüsü, 199–202
CAM bitkileri, 205
metabolik yolların evrimi, 204–205
Karbon-fiksasyon reaksiyonları, 192
*Bakınız* Işıktan bağımsız reaksiyonlar
Karbon
asimetrik, 40
bitki hücre duvarı içinde yer alanlar, 723
elektronegatifliği, *28*
izotoplar, 23
kovalent bağ yapma kapasitesi, *26*
Karbonat, 1231
Karbonhidratlar
biyokimyasal rolleri, 50
enerji değeri, 1069
genel formülü, 49
işlevsel gruplar, 53
kategorileri, 50
yapıları, 39, 49–50
zarın yapısında bulunan, *107*, 110
Karbonifer periyodu, 595–596
mikrofiller, 597
özellikleri, *590*
tanımı, 602
Karbonifer periyodu
atmosferik oksijen, 524
damarlı bitkiler, 595–596
genel bakış, *520–521*, 528, 532
kömür oluşumu, 631
Karbonik anhidraz, 1039, 1079, *1080*
Karbonik asit, 33, 760, 1042, *1080*
Kardeş kladlar, 466
Kardeş kromatidler
hücre bölünmesi sırasında ayrılmaları, 212
mitozda, *218*, 219, *220*
S fazında, 215
Kardeş kromozomlar, 219, *220*
Kardeş türler, 466
Kardiyak döngü, 1052
Kardiyak kök hücreler, 76
Kardiyomiyopati, 1045
Karın kasları, nefes alıp verme ve, 1036
Karınca aslanı, *686*
Karıncalar
fosil, *527*
türlerinin sayısı, *686*
Karıncıklar
balıklar, 1048
kalpten kan akışı, *1051*, 1052
kasılma, 1054, *1055*
sürdürülen kalp kasılmaları, 1054–1055
Karışım kalıtımı, 237
Karışım teorisi, 240
Karibu (ren geyiği), *712*
Karnabahar, *445*
Karnivor bitkiler, 767
Karnivorlar (etçiller)
besinlerin yenmesi ve sindirilmesi, 1074
beslenme zincirleri, 1208
diş, *1075*
β-Karoten, *56*, 401
Karotenoidler, 56, 194
Karotid cisim, 1042
Karpel, 796
evrimi, 616, *617*
meyve duvarına gelişmesi, 800
Karşılaştırma deneyleri, 14–15
Karşılaştırmalı genomiks, 370, 372
Karşılıklı adaptasyonlar, 1188, 1192
Karyogami, *636*, *637*, 638
Karyotip, 223
Kas dokusu, 836
Kas felci, uyku sırasında, 1000
Kas hücreleri
laktik asit fermentasyonu, 182
miyoglobin, 1038
Kas iğleri, 971–972
Kas kasılması
ATP temini ve, 1017–1018
düz kas, 1012–1014
kalp kası, 1012
kalsiyum iyonları ve, 1010–1011
kayan filament modeli, 1007–1011
seğirmesi ve tetanoz, 1014–1015
Kas lifleri, 168, 1007, *1008*
Kas öncül hücreleri, 413
Kas tonusu, 1015
Kase mantarları, 641
Kashefi, Kazem, *551*
Kasık biti, *1193*
Kasılgan halka, 220
Kasılma nöbetleri, 1002
Kaslar
antagonistik, 988
ATP temini ve, 1017–1018
*Bakınız* Kalp kası; İskelet kası; Düz kas
böcek, 1018
kasılma (*bakınız* Kas kasılması)
maksimum gerilim için optimal uzunluk, 1016
tipleri, 1007
tonus, 1015
Kaspaz, 230, 418
Katabolik reaksiyonlar (katabolizma), 150, 152, 184–185
Katabolit baskılaması, 351
Katalistler
*Bakınız* Enzimler; Ribozimler
özellikler, 156–157
reaksiyon hızları ve, 160, *161*
*Kate ve Leopold* (film), 794
β-Katenin, 925, 932
Katır geyiği, 819
Katil böcek (*Rhodnius*), 560, *582*
Katyonlar, 28
Katz, Lawrence, 969
Kavak ağaçları, 377, *829*
Kaya bitleri, *685*
Kaya güvercini, *443*
Kaya kazmidyeleri, 1200
Kayan DNA kelepçesi, 282–283
Kayan filament modeli, 1007–1010
Kayın-akçaağaç ormanı, 1215
Kaymanlar, 708, *1127*
Kaynaklar, 728, 750
Kaynakların bölünmesi, 1198
Kaz boyunlu midyeler, *685*
Kazanılmış bağışıklık yetmezliği sendromu (AIDS)
Kazık kök sistemi, 721
Kazık kök, 721
Kazlar, basılanma, 1120, *1121*
Kazmidyeleri, 685
Keçiler, 1121
Kedibalıkları
azotlu atık ve, 1095
evrimi üzerine gelişimsel kısıtlamalar, 459
genel bakış, 701, *702*
kıkırdak, 1020
Keklikler, 708
Kel selvi, *774*
Kelebekler
kanat oluşumundaki modülerlik , 429
tam başkalaşım, 688
tür sayısı, *686*
Keliserliler, *659*, 683–684
Kemik iliği
Kemik iliği nakli, 405, 411
Kemik morfogenetik proteini 4 (BMP4), 430, *431*
Kemik(ler)
doku özellikleri, 836, *837*
eklemler ve kaldıraçlar, 1021–1022
gelişimi, 1020–1021
genel bakış, 1020
Kuşların ve theropod dinozorların, 709
yıkılıp yapımının düzenlenmesi , 863–864
Kemiosmoz, 177, 179–181, 197–199
Kemiren memeliler, *712*
Kemirgenler, 711
Kemoheterotroflar, *543*, 544
Kemolitotroflar, *543*, 544
Kemoototroflar, 544
Kemoresepsiyon
eklembacaklılarda, 968
kemoreseptörler, 967–968
koklama, 968–969
tatma, 969–970
vomeronazal organ, 969
Kemoreseptörler
arteriyal, 1063
genel bakış, *966*, 967–968
vomeronazal organ, 969
Kendi antijenleri, 884, 889, 891
Kendi kendine tozlaşma, 618
Kendi kendini dölleme
bitkilerde önlenmesi, 798–799
rastgele çiftleşme, 451
Kendileşen türler, 473
Kendileşme, rastgele olmayan çiftleşme, 451
Kendinden olmayanı ayırt etme, 881, 884, 891
Kendine uyumluluk, 473–474
Kendine uyumsuzluk, 473–474, 798–799
Keneler, 654, 684
Kenet, 578
Kentucky mavi çimi, 204
Kenya, 1209
Keratin, 96, *112*, 113
Kerguelen Adası, 1214
Kertenkeleler
cinsiyete özgü uyum gücü farklılıkları, 434
genel bakış, 707–708
hemipenis, 908
Kese mantarları (Ascomycota), *628*
tanımı 640–642
yaşam döngüsü, *637*, 638
Kesecik, 975
Keseli kurbağalar, *693*
Keseliler (Marsupialia), 710–711
Kesici dişler, 1075
Kesintili zincir, *280*, 281, *282*
Kesintisiz iplik, *280*, 281
Kesip çıkarma onarımı, 285, 286
Kestane yanıklığı, 641
Keto, *40*
Ketonlar, *40*
α-Ketoglutarat, *176*, 177, 185
Khustain Nuruu Ulusal Parkı, 1150
Kıkırdak, 1020
Kıkırdak hücreleri, 1020
Kıkırdak kemik, 1020
Kıkırdak
bünyesindeki galaktozamin, 53
doku özellikleri, 836, *837*
tanımı, 1020
uzun kemiklerin büyümesi ve, *1021*
Kıkırdaklı balıklar, 701–703, 1020, 1098
Kıl hücreleri
balıkların yanal çizgi sistemi, 975–976
işitme, *972*, 973–974
vestibüler, 975
Kıl
içerisindeki suyun izotopları, 20–21
memelilerin, 710
Kılavuzlama, 1129
Kılcal damar yatakları, 1048, 1058–1060, 1062–1063
Kılcallar, 1047, 1048
Kılıçkuyruk, 474–475
Kınkanatlılar, tür sayısı, *686*
Kır tarla faresi, 128–129, 1134
Kırılgan-X sendromu, 333, *334*
Kırkayaklar, 432, 683
Kırkayaklar, 683
Kırkbayır, 1084
Kırmızı algler, *562*, *563*, 566
Kırmızı banksiya, *4*
Kırmızı gelgit, 571
Kırmızı ışık, fitokromlar ve, 789
Kırmızı kan hücreleri
*Bakınız* Eritrositler
osmoz ve, 115, 116
Kırmızı kanatlı siyah kuşlar, *483*
Kırmızı kas, 1015
Kırmızı kulaklı kaplumbağa, 433
Kırmızı mangrov, 1213, 1257
Kırmızı-yeşil papağanlar, *1127*
Kırmızı-yeşil renk körlüğü, *258*, 259
Kısa gaglı karıncayiyen (echidna), *710*
Kısa gün bitkileri (SDP), 804
Kısa kuyruklu kır faresi, 1189
Kısa serpiştirilmiş elemanlar (SINE), 379, *380*
Kısa süreli hafıza, 1002
Kısa tekrar dizileri (STR), 325–326, 378
Kısırlık, insan, 919
Kısıtlama bölgesi, 323
Kısıtlama noktası (R), 213
Kısmi basınç gradiyentleri, 1027, 1029
Kısmi basınçlar, 1026
Kısmi üreme izolasyonu, 485
Kışlık buğday, 808
Kıta sahanlığı, *1163*
Kıtaların kayması, 522, 1159–1160
*Kıtaların ve Okyanusların Kökeni*, (Wegener), 522
Kıyı zonu, 1163
Kızamık virüsü, *884*
Kızamık, 555
Kızamıkçık virüsü, *884*
Kızböcekleri, *686*, 689
Kızıl benekli kelebek, *1178*, 1179
Kızıl deniz, 663
Kızılcık, 635
Kızılötesi radyasyon, algılama, 964
Kızlık zarı, 912
Kickxellomycotina, *628*
Kidston, Robert, 588
Kil yeme, *1127*
Kil, 69, *760*
Kilit taşı türler, 1209
Kilokalori (kcal), 1068

Kimera, *702*
Kimera, *702*
Kimotripsin, *1083*
Kimura, Motoo, 506
Kimüs, 1080–1081
Kimyasal bağlar
  *Bakınız* Hidrojen bağları; İyonik bağlar
  kovalent, 25–28
  tanımı, 25
Kimyasal denge ve, 153
  enzim katalizli reaksiyonlar ve, 158
  glukoz metabolizması, 170, *175*
  tanımı, 150–151
  uyarılmış moleküller ve, 193
Kimyasal denge
  enzimleri ve, 158
  serbest enerji ve, 153
  tanımı, 152
Kimyasal evrim, 10, 67–69
Kimyasal haberleşme (sinyalizasyon)
  *Bakınız* Hormonal haberleşme; Nörotransmitterler
  bitki savunmasında, 822
  hayvanlarda, 853
Kimyasal ilk hipotezi değiştirir, 69–70
Kimyasal kapılı kanallar, 952
Kimyasal olarak kötü havada aşınma, 760
Kimyasal reaksiyonlar
  ekzergonik ve endergonik, 152
  genel bakış, 30–31
  katalizlendiklerinde maksimum hız, 160, *161*
  reaksiyon hızı ve allosteri, *164*
  tersinirlik, 152
Kimyasal savunmalar, av-avcı ilişkilerinde, 1189
Kimyasal sinapslar, 956–959
Kinetik enerji, 149–150
Kinetin, 785
Kinetokor mikrotubülleri, 217, *218*, 219
Kinetokorlar, 216–217, *218*
Kinetoplast, 582
Kinetoplastidler, *562*, *563*, 571, 582
Kinezinler, 98, *99*
King, Thomas, 409
Kingdomlar(Linnaean sınıflandırması), 477
Kinin, *623*, 624, 814
Kinorhyncha, *659*, 679, *680*
Kireçleme, 761
Kireçtaşı (kimyasal bileşik), 761
Kireçtaşı, 571–572, 582
Kirlenme, mercan resifleri üzerine etkisi, 663
Kirpi balığı, *376*, 513
Kirpi, *712*
Kirschvink, Joseph, 67
Kistik fibrozis, *329*, 330, 1035
Kişisel genomik, 381
Kitapbiti, *686*
Kitasato, Shibasaburo, 880, *881*
Kitin
  dış iskelette, 669–670
  fungus hiflerinde, 629
  önemi, 53
  yapısı, *53*
Kitinaz, 817
Kitlesel eylem hukuku, 35, 132
Kitlesel ortadan kalkmalar, 524, 525–526, 528, 532, 533, 1244
Kitonlar, 677, *678*
Kivi, 708
Kiyazma, *224*, 226
Kladlar, 466, *467*, 477
Klatrin, 123
Klein, David, 1167
Klimaks komünite, 1214, 1215
Klinal varyasyon, 458
Klinefelter sendromu, 257
Klitoris, 912, 916
Klonal delesyon, 884
Klonal seçim, 882–883
Klonlama
  bitkiler, 409
  hayvanlar, 409–410
  rekombinant DNA ile, 389
Klonlar, eşeysiz üreme ve, 221
Klor iyonları
  hiperpolarizasyon ve, 958
  hücrelerin biyoelektrikliği ve, 948
  idrar oluşumunda, 1102
  taşınmasındaki proton pompası, 743
Klor kanalları, 958
Klor
  bitki beslenmesinde, *757*
  elektronegatifliği, *28*
  hayvan beslenmesinde, *1072*
Klorlu florokarbonlar (CFC), 1224
Klorofil *a*
  fotosentezde, 195, 196, 197
  siyanobakterilerde, 543, 548
  yapısı, 194
Klorofil *b*, 194
Klorofiller
  anten sistemlerinde, 195
  döngüsüz elektron taşınması ve, 196
  elektron taşınmasında, 195–196
  fotosentezde, 195–196, 197
  sentezi, 185
  tipleri, 194
  yapı, 194
Kloroflorokarbonlar, 323
Kloroplast DNA (cpDNA), 471
Kloroplastlar
  Apicomplexa üyeleri, 576
  endosimbiyoz ve, 11, 565–566
  fotosolunum ve, *203*
  Glaucophyta, 579
  işlevsel rolü, 84, 93
  onlara yönlendirilen polipeptidler, 311
  simbiyoz ve, 93, *94*
  yapı, 93
  yerleşimi ve yapısı, *87*
Knott, James, *806*
Koala, 1074, 1191
Kobalamin, 1073–1074
Kobalt-60, 23
Kobalt, 829, *1072*, 1236
Koch postulatları, 554, 1080, *1081*
Koch, Robert, 290, 554
Kodlama yapmayan DNA, 508–509
Kodominans, 249–250
Kodonlar, 295
Koenzim A (CoA), 174, *176*
Koenzimler, 160
Kofaktörler, 160
Kofullar
  bitki hücreleri, 723
  işlevsel rolleri, 84, 95
  kontraktil, 567
  lizozom benzeri işlevler, 92
  protistler, 567–568
  sindirim, 567–568
Kohezinler, 215, 217, 219, *220*, 228
Kohezyon, 32, 746
Kohlea, *972*, 973
Kohlrabi, *445*
Kohort yaşam tabloları, 1171
Kohort, 1171
Kok (çoğulu cocci), 538–539
Koka, 626
Kokain, 626
Koku alma, 968–969
Koku lobu, *946*
Koku maddeleri, 968, 969
Koku reseptör proteinleri, 968
Koku silleri, 968
Koku soğancığı, 968, 969, *990*
Koku, 142–143, 968–969
Kokuşma, 1216
Kolaylaştırılmış difüzyon, 117–119, 743
Kolaylaştırma, 1216
Kolçisin, 97
Kolekalsiferol (vitamin D), 1073
Koleoptiller, *773*, 779–781
Kolera, 551, 555, 1083
Kolesistokinin (CCK), 1082, 1085
Kolesterol
  ailesel hiperkolesterolemia, 123–124
  kortikosteroidler ve, *866*
  lipoproteinler ve, 1086
  reseptör-aracılıklı alımı, 123
  steroid hormonlar ve, 856
  yapı, *57*
  zarlardaki, *107*, 108
Kolibri (*Selasphorus rufus*), 1155
Kolibri, *491*
Kolinerjik nöronlar, 993
Kollajen
  dinozor, 38, *39*
  hücre dışı matrikste, 100, *101*
  Kanın pıhtılaşması ve, 1057
  Kıkırdak ve kemikte, 1020
  tanımı, 836
Kollenkima, 726, *727*, 732
Kolon, *1077*, 1083
Koloni oluşturan organizmalar, 656–657
Kolorektal kanser, 357
Kombinasyonal gen regülasyonu, 419
Kombine DNA Endeks Sistemi (CODIS) veritabanı 326
Kommensalizm, 1187
Komodo ejderi, 707–708
Kompetitif inhibitörler, 162
Kompleks hücreler, 995
Kompleks iyonlar, 28
Kompleman proteinler, 878, *879*
Kompleman sistem, 878
Komplementer baz eşleşmesi, 63, 274, *275*
Komplementer DNA (cDNA), 346, 392–393
Kompostlama, 402
Komünite, 8
Konaklar, 653, 1186, 1193
Kondensasyon reaksiyonları, 41–42
Kondensin, 215
Kondom, *918*
Kondor, 1257
Kondrositler, 836, *837*
Kondüksiyon, ısı transferinde, 841
Konfokal mikroskopi, 80
Koni hücreleri, 980–981
Konjenital hipotiroidizm, 334
Konjugasyon tüpü, 260, *261*
Konjugasyon, 260, *261*, 572–573
Konneksinler, *112*, 113, 144
Konneksonlar, 113, 144, 959
Konsantrasyon gradiyentleri
  difüzyon ve, 114
  zar potansiyeli ve, 117
Konsensüs ağacı, prokaryotik, 546
Konsensüs dizileri, 303
Kontraktil koful, 95, 567
Kontralateral ihmal sendromu, 992
Kontrollü deneyler, 14, *15*
Kontrollü sistemler, 834
Kontrollü yakma, 1254
Kontrolsüz hiddet, 852
Konum bilgisi, morfogen gradiyentleri ve, 419–420
Konveksiyon akımları, 522
Konveksiyon, ısı transferinde, 841
Konvergent evrim
  kanatlarda, 467, *468*
  lizozomlarda, 506–507
  tanımı, 467
Konvergent uaznma, 929
Koordineli savunma sistemi, 874
Koprofaji (dışkı yeme), 1084
Korarchaeota, 552, 553
Kordamezoderm, 935
Korepressör, 351
Koridorlar, 1179–1180, 1248
Koriyon, *706*, *937*, 938
Koriyonik villus örneklemesi, 335
Koriyonik villus, *927*, *938*
Korku tepkisi, 943, *944*
Korkunç kurt, *1244*
Korm, 809, 810
Kornberg, Arthur, 276, 281
Kornea, 979
Korolla (çiçek), 616
Korona, 672
Koroner arterler, 1062
Koroner kalp hastalığı, *382*
Koroner trombozis, 1062
Korpus kallosum, 1000
Korpus kavernosum, 140
Korpus luteum, 913, 914
Korteks (böbrek), 1100, *1101*
Korteks (kökler), 731
kortikal granüller, *904*, 906
Kortikosteroidler, 865–867
Kortikotropin-salıcı hormon, 861, 866, 867
Kortikotropin, *858*, 860, 866
Kortizol
  hipotalamusa negatif geri bildirim, 861
  kaynağı, *858*
  sitoplazmik reseptör, 135–136
  stres ve, 866–867
  yapı, *57*
Koruma biyolojisi, 1243–1244
Korunmuş alanlar, 1209
Korunmuş alanlar, 1251–1252
Korunumlu replikasyon, 276
Kostarika, 1218
Koşucular, 722, 795, 809
Koşullu mutasyonlar, 318
Koşullu uyaran (CS), 1114, *1115*
Koşulsuz uyarıcı (US), 1114, *1115*
Kovalent bağlar
  makromoleküllerdeki, 38
  tanımı, 25–28
Kovalent kataliz, 158
Kozalak (kozalaklı bitkilerin), 613–615
Kozalaklılar (Coniferophyta)
  kozalaklar, 613–615
  genel bakış, *590*, 613
Kök (filogenetik ağaç), 465
Kök apikal meristem, 725, 729, 730
Kök basınçları, ksilem transport ve, 745–746
Kök hücreler
  embriyonik, 411–412
  homolog rekombinasyon deneyleri ve, 394
  mezenşimal, 405
  multipotent
  tanımı, 394
  tıpta, 76
Kök nodülleri, 763, 764, 768
Kök prime meristemler, 730–731
Kök sistemleri

büyüklüğü, 721
genel bakış, 720, *721*
monokotlar, 721–722
ödikotlar, 721
Kök şapkası, 730
Kök tüyleri, 726, *731*
Kök ucu, *730*
Kökler
anatomi, *731*
apoplastik ve simplastik yollar, 743–744
erken gelişimi, *773*
evrimi, 596
kurak ortamlara adaptasyon, 825
öksinin kökün başlamasını etkilemesi, 782
suyla doymuş topraklara adaptasyonlar, 825–826
Kölreuter, Josef Gottlieb, 237
Kömür, 528, 595–596, 602, 631
Köpek Genom Projesi, 365–366
Köpekbalığı, *1026*
Köpekbalıkları, *702*
azotlu atık, 1095
beyin, *946*
evrimi üzerindeki gelişimsel kısıtlamalar, 459
genel bakış, 701
göz kontrol geni, *428*
kıkırdak, 1020
Köpekgiller, 1162
Köpekler
burun epiteli, 968
genom, 365–366
Kör yılanlar, *700*
Körbağırsak, *1076*, 1084
Körfez Savaşı (1990), 386
Köstebekler, 711
Kötü beslenme, 185, 1020, 1073–1074
Krakatoa (Krakatau), 525, 1213, *1214*
Kral kelebek tırtılı, 1192
Kral kelebek, *655*
Kral penguenler, 1120–1121
Kraliçe arılar, 899
Kraniyal sinirler, 987
Kraniyum, *1019*
Kreatin fosfat, 1017
Kreozot çalısı (*Larrea tridentata*), 825
Kretase periyodu
genel bakış, *520–521*, *531*, 532–533
kitlesel yok oluş, 525–526
Kretinizm, 862
Kril, 684
Kriptokrom, 788
Kristal koni, *979*
Kristalar, 92
Kritik gece uzunluğu, 805
Kritik gündüz uzunluğu, 804
Kritik periyot, 1120
Kritik sıcaklık, 845
Krizantemum, 804
Krom, *1072*
Kromatidler
arasındaki genlerin alışverişi, 253–254
*Bakınız* Kardeş kromatidler
mitoz, 215
rekombinant, 226
Kromatin
bölünmeyen bir hücredeki, *89*
çeşitleri, 359
hücre bölünmesinde, 88
pre-mitotik, 215, *216*
tanımı, 88
Kromatini yeniden modelleme, 357–358
Kromofor, 790
Kromoplast, 94
Kromozom 21 (insan), 228–229
Kromozomal anormallikler, insan genetik hastalıkları, 333
Kromozomal inversiyonlar, 450
Kromozomal mutasyonlar
genel bakış, 318
tipleri, 320
Kromozomlar
bağlı genler, 253
*Bakınız* İnsan kromozomları
genetik haritalar, 255
halkasal, 211
homolog çiftler, 222
hücre çoğalması sırasında ayrılmaları, 210, 211, 212
kardeş, 219, *220*
karyotip, 223
mayoz sırasında (*bakınız* Mayoz)
mitoz sırasında, 215, 216, *217*, *218–219*, 219
organizmalardaki sayısı, 223
prokaryotlarda, 210–211
rekombinant, 226
replikasyon orijinleri, 283
yapı, 88, 215
yoğunlaşmış, *89*
Kronik miyeloid lösemi, 338
Kronik obstrüktif akciğer hastalığı, 879
Kronik protein yetersizliği, 1070
Krossing over
eşit olmayan, 511, *512*
genetik çeşitlilik ve, 228
genlerin alışverişi ve, 253–254
mayozda, 226
Kruger Ulusal Parkı, 1255
*Krüppel* geni, *422*
Kserofitler, 824
Ksilem özsuyu
apoplastik ve simplastik hareket, 743–744
içindeki gerilimin ölçülmesi, 747
ksilemde taşınma, 745–747
Ksilem
damarlı elemanlar, 616
köklerde, 731
sekonder büyüme ve, 608
su ve minerallerin taşınması, 745–747
terleme–kohezyon–gerilim modeli, 746–747
yapı ve işlev, 594, 728
Kuadratlar, 1169
Kuaterner dönem, *520–521*, 525, 533
Kucaklama hormonu, 859
Kuduz virüsü, *884*
Kuduz, 555
Kuffler, Stephen, 995, *996*
Kulağakaçanlar, *686*
Kulak kepçesi, 972
Kulakçık (atrium), 1054, *1055*
Kulüp mantarları (Basidiomycota), *628*, *631*, *637*
tanımlanması, 642, *643*
yaşam döngüsü, 638
Kum köpekbalıkları, *702*
Kum sineği, *582*
Kumarin, *820*
Kunduzlar, 1208
Kupula (çoğulu: cupulae), 975, *976*
Kur sergileme, 1116
Kur yapma davranışı
*Bakınız* Seksüel davranış
*Drosophila melanogaster*, 1118, *1119*
meyve sinekleri, 1133
ördeklerde, 1116
Kuraklık bölgesi, 755, 760
Kuraklık stresi, 826, *827*
Kuraklıktan kaçınan, 824
Kuran 607
Kurbağalar
atrazin ve, 2–3, *15*, *16*
blastulanın akıbet haritası, *927*
davranış izolasyonu, 490
dişlerin varlığında evrimsel geri dönüş, *467*
ebeveyn bakımı, 692–693
embriyo hücresi akıbeti, *408*
eşeysel seçilim, 454
gastrulasyon, 929–930
kurumadan kaçınma, 1098
üre atılımı, 1095
Kurdele modeli, protein yapısının, *46*, 47
Kurdele solucanlar, *659*, *669*, 673–674
Kurosawa, Eiichi, *777*
Kursak (sindirim organı), 507, *1076*
Kursak, 1075, *1076*
Kurşun-206, *520*
Kurtarma etkisi, 1178
Kurtayağı
Karbonifer periyodu, 595–596
özellikleri, *590*, 602
Kurtlar, *1168*, 1208
Kurtmantarı, *631*, 642
Kuru çürüme, 1216
Kurucu etkisi, 450
Kurucu olayları, 486
Kuş ötüşleri
zamanlanması ve ifade edilmesinin hormonla kontrolü, 1122
öğrenme, 1121–1122
Kuş sıtması, 1249
Kuşatma 995
Kuşlar
çiçek rengi ve, 798
dinozorlarla akrabalık ilişkisi, 708
dolaşım sistemi, 1049, 1050
gastrulasyon, 933–934
kanat, *437*, 467, *468*
ötüşleri öğrenme, 1121–1122
ötüşlerin hormonal kontrolü, 1122
prolaktin ve, *854*
solunum gazı alış verişi, 1031–1032
tüylerin evrimi, 708–709
Kutu kaplumbağası, 707
Kutup cisimleri, *903*, 904
Kutup tavşanı, *846*
Kutupyıldızı, 1130
Kuveyt, 386
Kuvvet antrenmanı, 1017
Kuvvet kolu, 1022
Kuvvet, 1017
Kuyruk yüzgeçleri, *702*
Kuyrukluyıldız kelebeği, *688*
Kuyrukluyıldızlar, 66
Kuyruksuz kurbağalar (Anura), 705
Kuyruksuz maymunlar, 713
Kuzey Yıldızı, 1130
Kuzey Çin Ovası, 1230
Kuzumantarı, 641
Küçük ağızlı hanibalığı, 1178
Küçük engelleyici RNA'lar (siRNA), 818
Küçük nükleer ribonükleoprotein partikülleri (snRNP), 303
Küçük yer ispinozu, *487*
Küfler, 641
Küfler, 641
Küfler, 641
Kükürt dioksit, 1234
Kükürt dioksit, 525
Kükürt döngüsü, 1234–1235
Kükürt metabolizması, 544
Kükürt
bitki beslenmesi, *757*
fotosentetik bakteriler, 544
hayvan beslenmesi, *1072*
kovalent bağ yapma yeteneği, *26*
Kükürtlü asit, 525
Kültivar (çeşit), 236, 719
Kültür
insanlar ve, 716
makaklar ve, 1113
tanımı, 1113
Küme meyveler, 620
Kümeli dağılım, 1170
Kümülüs, 905
Kürar, *623*
Küre yengeç, 685
Kürekkemiği (Scapula), *1019*
Küresel azot döngüsü, 766
Küresel ekosistemler
atmosfer, 1223–1224
bölgeleri, *1223*
enerji akışları, 1222–1223, 1227–1228
karalar, 1226
madde döngüsü (*bakınız* Biyojeokimyasal döngüler)
okyanuslar, 1224–1225
tatlısu bölümleri, 1225–1226
Küresel ısınma
atmosferik karbon dioksit ve, 1231–1232
türlerin ortadan kalkması ve, 1249–1250
Küresel iklim değişikliği
*Emiliania huxleyi* ve, 571
fotosentez ve, 189–190
mercan resifleri üzerine etkileri, 663
Küresel simetri, 649
Kürk, yalıtım sağlayıcı olarak, 842
Kürtaj hapı, 918
Küsküt, *767*, *768*
Küstümotu, *623*
Kütikül (bitki), 591, 726, *733*
Kütiküla (dış iskelet), 669, 1019
Kütin, 726
Kütle akışı, 742
Kütle etki yasası, 35
Kütle spektrometresi, 383
Kwashiorkor, 1070, 1073


## – L –


La Selva Biyoloji İstasyonu, 1250
Labia majora, 912
Labia minora, 912
Labrador retriever, 250, *251*
Labyrinthulomycetes türleri, 577
*Lac* operonu, 349, 350–351, *352*
*lacZ* geni, 391
*Laetiporus sulphureus*, *643*
Lades kemiği, 708
Lagomorpha, *712*
*Lagopus lagopus*, 1147
Lahana kelebekleri, *1127*
Lahana, *445*, 778
Laktat dehidrogenaz, 182
Laktaz eksikliği, 148–149
Laktaz, 148, 1082, *1083*
Laktealler, *1077*, 1083
Laktik asit (laktat), 69, 182
Laktik asit fermentasyonu, 182
Laktoz intoleransı, 148–149
Laktoz
metabolizması, 348–351, *352*
sindirimi, 1082
*Lama*
*L. glama*, *1038*
*L. guanicoe*, *1161*
Lamalar, *1038*, 1039
Lamar Vadisi, 1208
Lamella, *1030*, 1031
Laminler, 96
Landsteiner, Karl, 249
Lang, William, 588

Lange, Dorothea, *755*
Langerhans adacıkları, 864–865
Langurlar, 506–507
Lapin balıkları, *702*
*Laqueus*, *674*
Larinks, *1034*, 1035, 1078, *1079*
*Larrea tridentata*, 825
Larva, 654
Larvacea , 699
Larvalar, 688, 854
Lateks, 823
Lateral gen transferi
  genel bakış, 509–510
  ökaryotların kökeni ve, 566
  prokaryotik filogeniler ve, 545–546
Lateral hipotalamus, 1087
Lateral kökler, 721
Lateral meristemler, 729
Lateral sinyal, 415
Lateral, 113
Lateralizasyon, dil fonksiyonunun, 1000
*Latimeria*
  *L. chalumnae*, 703, *704*
  *L. menadoensis*, 703
Latisifer, 822–823
*Laupala*, 509
Laurasia, 532, 1159
LDL reseptörleri, 123
LDL'ler. *Bakınız* Düşük yoğunluklu lipoproteinler
LEA proteinleri, 826, *827*
*LEAFY* geni, 419, 803, 808
LEAFY proteini, 419
Lederberg, Joshua, 260
Leghemoglobin, 763
*Leiobunum rotundum*, *684*
*Leishmania*, *508*
  *L. major*, *561*, *582*
Leishmaniosis, 561, 571, *582*
Lek, 494, 1125
Lekeli virüsler, 556, *557*
LeMond, Greg, 259
*Lemur catta*, *1159*
Lemurlar, 713
Lenf düğümleri 875, 1061
Lenf sistemi, 1061
Lenf, 875, 1061
Lenfoid atasal hücre, *876*
Lenfositler
  DNA yeniden düzenlenmeleri ve klon seleksiyonu, 882–883
  genel bakış, 875
  özgüllüğü, 880
Lenin, Vladimir, 236
Lentiseller, 735
*Leontopithecus rosalia*, 1134–1135, 1156
Leopar geko, *707*
Leopar kurbağalar, *15*, 489, *1007*
*Lepas pectinata*, *685*
*Lepidodendron*, *595*, 602
Lepidoptera, *686*
Lepidosaur, 707–708, 1050
Lepistesler, 908–909, 1174
Leptin, 1087
Leptoidler, 600
Leptosporangiat eğreltiler, 601, 602, 603
*Lepus*
  *L. alleni*, *846*
  *L. arcticus*, 846
Lesitin, *56*
Leş sinekleri, 1217
*Leucilla nuttingi*, *658*
*Leucospermum cordifolium*, 1153
*Leucospermum cordifolium*, 1153
Levha tektoniği, 521–522
Levin, David, 491, *492*
Lewis, Edward, 423
Lewis, Reggie, 1045
Leydig hücreleri, 910, 911–912
*Libellula semifasciata*, *688*
Lifler, 616, 726, *727*
Ligamentler, 1022
Ligand-kapılı iyon kanalları, 117, 133–134
Ligandlar, 117
  Kemoreseptörler ve, 967
  tanımı, 132
Lignin, 594, 724, 817
Likenler, 633–634
*Lilium*, *622*
Limbik sistem, 989
*Limnephilus*, *688*
Limon (meyve), 1072
Limon ağaçları, 419
*Limulus polyphemus*, *683*
*lin-14* geni, 361
LIN-3, 415–416
*lin-4* geni, 361
*Linanthus*, 473–474
Lind, James, 1072
LINE (uzun serpiştirilmiş elemanlar), 379, *380*
Linnae sınıflandırması, 476–477
Linnaean, 476–477
Linnaeus, Carolus, 476, 482
Linoleik asit, 55, 108, 1071
Linolenik asit, 108
Lipazlar, 1076, 1082, *1083*
Lipid ikili tabaka, 55, *56*, 72
  *Bakınız* fosfolipid ikili tabaka
Lipid tek tabaka, 552
Lipid yaprakçıklar, 109
Lipitler
  biyolojik rolleri, 55–57
  esansiyel yağ asitleri, 1071
  fosfolipidler, 55, *56*
  katı yağlar ve sıvı yağlar, 54–55
  lipitlerden türeyen ikinci mesajcılar, 139–140
  metabolizma, 184
  tanımı, 54
  tipleri, 54
  yapısı, 39
  yaprakçıklar, 109
  zarlardaki, 106–108, 552
Lipoproteinler, 1083, 1085–1086
*Lissopimpla*, *490*
Litik döngü, 343–345
Litosfer, 522
Littoral zon, 1163
Lityum, 139–140
Lizin, *43*
Lizojeni, 345
Lizojenik döngü, 345–346
Lizozim
  evrimi, 506–507
  eylemi, 158
  özgül olmayan savunmalarda, 877
  yapısı, *46*
Lizozomal depo hastalığı, 92
Lizozomlar
  işlevsel rolü, 84, 91–92
  lizozomlara gidecek proteinlerin adreslenmesi, 89
  orijini ve yapısı, 91
Lobosea, *562*, *563*, 581, 583
*Locusta migratoria*, *819*
Lofenelac, 337
Lofofor, 668, *669*, 674
Lofoforatlar, 668
Loğusa otu, *621*
Lojistik büyüme, populasyonlarda, 1175–1176
Lokma, 1078, *1079*
Lokus (çoğulu loci), 242
  *Bakınız* Kantitatif özellik lokusları
Lombok Adası, 1157–1158
Londra Linnae Derneği, 443
Londra taksi şoförleri, 985
Lophotrochozoa, *647*, *659*, 667
  anatomik özellikleri, *669*
  belli başlı grupları, 671–679
  filogeni, *668*
  spiral segmentasyon, 648
  tanımı, 668–669
LORAN, 1167
Lordoz, 1120
Lorenz, Konrad, 1115, 1116, 1120, *1121*
Loricifera, *659*, 679–680
Loris, 713
Lotus çiçeği, 794
*Lotus*, *508*
Lovley, Derek, *551*
*Loxodonta Afrikaa*, *841*
Lökoplastlar, 94
Lökositler, 875, *876*
Lösin fermuar motifi, *355*
Lösin, *43*
Lucy, 715
*Luehea seemannii*, 687
Lumbar bölge, 993, *994*
*Lumbricus terrestris*, *676*
Lupus, 895
Lusiferaz, 154
Lusiferin, 154
Lut Gölü (Ölü Deniz), 552
Luteinleştirici hormon (LH), *858*, 860, 867–868, 911–912, 914, 915
Lümen, 198, 1078
*Lyaon pictus*, 1255–1256
*Lycoperdon pyriforme*, *631*
Lycophyta, 596
Lycopodiophyta, *590*
*Lycopodium*, *597*
  *L. obscurum*, *602*
*Lygaeus kalmii*, *688*
*Lygaeus kalmii*, *688*
*Lygodium microphyllum*, 604
Lyme hastalığı, 547
Lyon, Mary, 359
*Lyperobius huttoni*, 1162
Lysenko, Trofim, 236

## – M –

M bandı, 1008
M fazı, 213, 216
  *Bakınız* Mitoz
*Macaca fuscata*, *841*, 1113
MacArthur, Robert, 1212
Macaws, *1127*
MacKinnon, Roderick, 118
Macleod, Colin, 269
*Macrocystis*, *563*, 578
*Macropus giganteus*, *711*
Macroscelidea, *712*
Madagaskar ocotillo, *1159*
Madagaskar, 1159
Maden atıkları, 828
*Madia sativa*, *495*
Madreporit, 695
MADS kutusu, 419
Magma, 522
Magmatik kayaçlar, 521
Magnetit, 67
Magnezyum
  bitki beslenmesinde, *757*
  hayvan beslenmesi, *1072*
  klorofil, 194
  NMDA reseptörleri ve, 960
  önemi, 22
*Magnolia*, *531*
  *M. watsonii*, *617*
Magnoliidler, 620, *621*
Maguire, Eleanor, 985
Major Beysbol Ligi, 851
Major doku uyuşma kompleksi (MHC) proteinleri, 876, 888–889, *890*, 891
Makaklar, 1113
Makrofajlar, *876*, 879, *889*, *890*, 1057
Makromoleküller
  biyokimyasal birlik, 40–41
  genel bakış, 38–39
  hidroliz reaksiyonları, *41*, 42
  işlevsel grupları, 39–40
  izomerler, 40, *41*
  karbonhidratlar, 49–54
  kondensasyon reaksiyonları, 41–42
  lipitler, 54–57
  tanımı, 39
  yapı-işlev ilişkisi, 40–41
  zarlardan taşınmaları, 122–124
Makronukleus, 572, *573*
Makronütrientler
  bitki beslenmesinde, 757
  hayvan beslenmesinde, 1071–1072
Makroparazitler, 1193
Maksilla (üstçene), *1019*
Maksimum olabilirlik analizi, 471
Makula dejenerasyonu, 395
Malat, *176*, 177, 204, 205
Malatiyon, 162, 961
Malawi, 1254
Malay Takımadaları, 1157–1158
Malignant tümörler, 231
Malik asit, 762
Maliyet-fayda analizi
  hayvan davranışı, 1123–1125
  beslenme davranışı , 1125–1126, *1127*
Maller, James, 214
Malleus (çekiç), *972*, 973
Malpighi tubülleri, 1097
Malpighi, Marcello, 750
Malt, 778
Maltaz, *1083*
Malthus, Thomas, 443, 1181
Maltoz, 51
Mandril, *714*
*Mandrillus sphinx*, *714*
*Manduca sexta*, *819*, *1242*
*Manduca*, 1145
*Manduca*, 1145
  *M. blackburni*, 1242–1243
  *M. quinquemaculata*, *1145*
  *M. sexta*, *819*, *1242*
Manganez
  bitki beslenmesinde, *757*
  hayvan beslenmesinde, *1072*
Mangold, Hilde, 931
Mangrov ispinozu, *487*
Mangrov, 825, *828*
Manik-depresif bozukluk, 139
Mantar kambiyum, *729*, 733, 734
Mantar yetiştiriciliği, 1185–1186, 1196, *1197*
Mantar, *5*, 734
Mantarlar, 629, 642, *643*
Mantarlar
  avcı, 633
  belli başlı grupları, 638–643
  çürükçül, 631–632
  endofitik, 635
  eşeyli ve eşeysiz üreme, 630
  evrimi, 627
  filogeni, *628*
  fiziksel çevre ile ilişkileri, 630
  genel bakış, 627
  insektisit olarak, 626–627
  mayalar, 628, *629*
  miselyum ve hifler, 629–630
  ökaryotik filogeni ve, *562*
  parazitik, 632
  patojenik, 632

simbiyotik ve mutualistik, 633–635
sınıflandırma, *628*
yaşam döngüleri, 630, 635–638
Mantık, tümdengelim, 14
Manto boşluğu, 676
Manto, yumuşakça, 676
*Mantodea*, *686*
*Mantophasmatodea*, *686*
*Manucodia comrii*, *494*
Manukodlar, 494
MAPk, 144
Marangoz arılar, 1199
Maraton koşucular, 168
Maratoncu Fare, 168, 169
*Marchantia*, *599*, 600
Marion Adası, 1214
Markör mutasyon, 331
Marler, Catherine, 1124
Marler, Peter, 1121, 1122
*Marmosa murina*, *711*
*Marrella splendens*, *529*
Mars, 60–61
Marshall, Barry, 1080, *1081*
*Marsilea*, *603*
Marsileaceae, 604–605
Martılar, 1094
yavruların yalvarma davranışı, 1115–1116
Marul tohumları, 789
Maryland Mammoth tütünü, 804
Masada, 607
Mast hücreleri, *876*, 878, *879*
Mastaks, 673
Matthaei, J. H., 298
Maui Adası, 1242
Mavi antilop, 1154
Mavi balinalar, 652, 1181
Mavi baştankara, *656*
Mavi ışık reseptörleri, 788
Mavi solungaçlı güneş balığı, 1125–1126
Mavi şişe sinekleri, *1203*
Mavi yüzgeçli tonbalığı, *13*, 17–18, 843
Mavi-yeşil bakteriler, 73
*Bakınız* Cyanobacteria
*Mawsonites*, *528*
Maya
alkol fermantasyonunda, 182
*E. coli* ile genom karşılaştırılması *376*
genel bakış, 628, *629*
model organizma olarak, 375–376, 628
rekombinant DNA çalışmalarında, 389
şifrelenemeyen DNA, *509*
Mayıs sinekleri, *686*, 689
Mayoz I, *224–225*, 225–226
Mayoz II, *224–225*, 226
Mayoz
allellerin ayrılması ve, *243*
genel bakış, *224–225*
genetik çeşitlilik ve, 221–223, 226, 228
homologların eşleşmesi, 228
işlevleri, 225
kromozom yapısı ve sayısını etkileyen hatalar, 228–229
mitozla karşılaştırılması, *227*
profaz I, 226
süresinin uzunluğu, 226
tanımı, 212
Mayr, Ernst, 483
McCarty, Maclyn, 269
McCulloch, Ernest, 411
*Mecoptera*, *686*
Medawar, Peter, 343
Medulla (beyinsapı), 987
kalp atış hızının ve kan damarlarının daraltılmasının kontrolü, 1063
nefes alıp vermenin kontrolü, 1040, 1041, *1042*
Medulla, adrenal. *Bakınız* Adrenal medulla
Medulla, böbrek. *bakınız* Renal medulla
Medüz (çoğulu medusae), 661
Megafauna, 1244
Megafil, 597
Megagametofit
angiospermler, *611*, 796–798
heterosporide, *598*, 599
tohumlu bitkilerin yaşam döngüsü, 609
Megakaryositler, 1057
*Meganeuropsis permiana*, 518
Megapaskal (MPa), 740
Megasporangiyumlar
angiospermler, *797*
heterosporide, *598*, 599
kozalaklılar, 614
tohumlu bitki yaşam döngüsü, 609, 610
Megasporlar, *598*, 599, 609, *797*
Megasporosit, *797*
Megastrobilus (çoğulu megastrobili), 613
Meissner cisimcikleri, 971
Mekanik bozunma, 760
Mekanik izolasyon, 489–490
Mekanik kapılı kanallar, 952
Mekanoreseptörler, 965, *966*
Mekansal birikim (spatial summation), 958, *959*
Mekansal heterojenlik hipotezi, 1212
Meksika körfezi, 1234
Melanin, 328
Melanosit-uyarıcı hormon, *858*
Melatonin, *858*, 868
Melek böcekler, *686*
Meme bezleri, 709
Meme kanseri tedavisi
Herceptin, 232
Kök hücre terapisi, 405
Meme kanseri
onkogen proteinleri ve, 231
SNP, *382*
teşhisi, 395–396
Memeliler
ayırt edici özellikleri, 709–710
dişler, 1075
ekstraembriyonik zarlar, 938
evrimsel yayılma, 709–710
gastrulasyon, 934
idrar, 1098
plasentalılar, 710–712
prolaktin ve, *854*
segmentasyon, 926–927
Menadion, *1073*
Mendel kalıtımı, 241–242
çoklu, 248–249
mutasyon ve, 248
pleiotropik, 250
yabanıl tip ve mutant, 248
Mendel kalıtımı
alleller, 241–242
ayrılma yasası, 242, *243*
bağımsız dağılım yasası, 244–245
insan soy ağaçları, 246–247
Mendel'in araştırma planı ve yöntemleri, 238–240
monohibrid çaprazlama, 240
olasılık, 245–246
parçacık teorisi, 241
Punnett karesi, 242, 245
test çaprazlaması, 242–244
Mendel populasyonları, 446–447
rastgele olmayan çiftleşme ve, 451
Mendel populasyonları, allel frekansları, 446–447
Mendel, Gregor
araştırma planı ve yöntemleri, 238–240
bilimsel kariyeri, 237–238
Mendel'in ayrılma yasası, 242, *243*
Menopoz, 913
Menstrüel döngü, 913
*bakınız* Uterus döngüsü
Mentol, *623*
Mercanlar ve mercan resifleri
"ağarma," 1231
endosimbiyoz, 569
küresel ısınmanın onlara zararı, 1238
resiflerin büyümesi, 662–663
kırmızı algler, 580
Mercek farklılaştırma, 415
Mercek hücreleri, 145
Mercek taslağı, 415
Mercek, 979, 980
Meristem kimlik genleri, 803
Meristemler
embriyonik, 725
çiçekle ilgili, 419
işlev, 435
genel bakış, 729
kök hücreler, 410
*Bakınız* Apikal meristemler; Kök apikal meristemi; Gövde apikal meristemi
Merkel diskleri, 970–971
Merkez dışında kalan alıcı alanlar, 995, *996*
Merkezdeki alıcı alanlar, 995, *996*
Merkezi koful, 723
Merkezi silindir (stele), 731
Merkezi sinir sistemi (CNS), 945
bağışık cevaplar ve mikroglia, 947–948
bilinç, 1002–1003
elemanları, 986
gelişimi, 986–988
görme korteksi, 994–995, *996*, *997*
multipl skleroz, 947
oligodendrositler, 947
önbeyin, 989
retiküler sistem, 989
sinir sisteminin işlevsel organizasyonu, 986, *987*
telensefalon, 990–992
Merkezi sulkus, *990*, 991
*Merops apiaster*, *908*
Merozoitler, 576
*Mertensia virginica*, *477*
Mesafe koşucuları, 168
Mesafe-ve-yön navigasyonu, 1129
Mesane kanseri, 136
Meselson–Stahl deneyi, 276–278
Meselson–Stahl deneyi, 276–278
çoğalan hücre nükleer antijeni, 283
genel bakış, 64, 279
hatanın onarımı, 285–286
kayan DNA kelepçesi, 282–283
olası modeller, 276
replikasyon kompleksi, 283
replikasyon orijinleri, 283
S fazı sırasında, 213
telomeraz, 283–284
yardımcı proteinler, 280–283
Meselson, Matthew, 276–278
Messenger hipotezi, 295
Messenger RNA (mRNA)
alternatif splayz, 360
işlevi, 294
sentezi, 296–303
translasyon, 304–309
Metabolik hız, 7, 1068–1069
Metabolik inhibitörler, 337–338
Metabolik sendrom, 169
Metabolik yollar
allosterik düzenleme, 163–164
düzenlenme, 185–187
genel bakış, 161
karşılıklı ilişkiler, 184–185
modelleme, 161, *162*
yönetim prensipleri, 169
Metabolizma
anabolik ve katabolik reaksiyonlar, 150
*Bakınız* Hücre metabolizması
tanımı, 7, 150
Metabolom, 383–384
Metabolomik, 383–384
Metabotropik duyu reseptör proteinleri, 965, *966*
Metabotropik sinapslar, 959
Metafaz plakası, *219*
Metafaz
kromozomlar, *217*, 223
mayoz I, *225*, *227*
mayoz II, *224*
mitoz, 219, *227*
Metagenomik, 373–374
Metal iyon katalizi, 158
Metamorfoz (başkalaşım), 654, 688, 855–856
Metan
Euryarchaeota ve, 552
kovalent bağ, 26
sera etkisi, 373, 552
structure, *27*
Metanefridyum, 1096
Metanojenler, 552–553
Metapopulasyonlar, 1178, 1179
*Metarhizium anisopliae*, 626
Metastaz, 231
Meteoritler
kitlesel ortadan kalkmalar ve, 525–526, 528
Methuselah, 607
*Methanococcus*, 373, *508*
*Methanopyrus*, 552
*Methylococcus*, 373
Metil salisilat, 818
5-Metilsitozin, 322, 356
Metilaz, 323
Metilglukozinolid, *820*
Metiyonin, *43*, 307
Mevsimsel sıcaklık, havanlar tarafından alışma, 839
Meyve sinekleri
*Bakınız Drosophila melanogaster*
kur davranışı, 1133
Meyve yiyen yarasa, *712*
Meyve yiyenler, 1196
Meyveler, 616
angiospermler ve, 620
etilen ve olgunlaştırma, 786
gelişimi üzerine öksin etkileri, 783
gibberellinler ve büyümenin düzenlenmesi, *777*
işlevleri, 801–802
kökeni, 801
tipleri, 620
Mezenşim, 649, *650*, 928, *929*
Mezenşimal kök hücreler, 405, 411
Mezoderm
ilkin ağızlılar ve , 667
kas öncül hücreleri, 413
kökeni ve ürünleri, *927*, 928
triploblastik hayvanlarda, 648
Mezofil, *203*, 732
Mezoglea, 660
Mezozoik çağ, *520–521*, 532, 613, 708

MHC I proteinleri, 876, 888, 889, *890*
MHC II proteinleri, 876, 888, 889, *890*
Mısır Stok Merkezi, 736
Mısır-tatlı patates ikili kültürü, 1218
Mısır
  destek kökleri, *721*
  eksik monoiklik, *796*
  hibrid gücü, 250, 251
  kökeni, 736
Michigan Gölü, 1229
*Microraptor gui*, 708, *709*
*Microsorum*, *604*
*Microtus ochrogaster* 128–129, 1134
*Microtus*
  *M. montanus*, 1134
  *M. ochrogaster*, 1134
Mide asidi, 35
Mide bağırsak hastalıkları, 551
Mide sıvısı, 878
Mide ülserleri, 1079–1080, *1081*
Mide-bağırsak sistemi
  ağızda ve midede kimyasal sindirim, 1079
  *Bakınız* Sindirim sistemleri
  besinlerin hareket ettirilmesi, 1078–1079
  doku tabakaları, 1077–1078
  etkileyen hormonlar, 1085
  herbivorlar tarafından selülozun sindirimi, 1083–1084
  ince bağırsağa kimusun salınması, 1080–1081
  ince bağırsakta besinlerin emilimi, 1082–1083
  ince bağırsakta kimyasal sindirim, 1081–1082
  insan, *1077*
  kalın bağırsakta emilim, 1083
  karaciğerin rolü, 1083
  mide ülserleri, 1079–1080
Mide
  gevişgetirenlerin, 1084
  insan, *1077*
  kimusun ince bağırsağa salınması, 1080–1081
  kimyasal sindirim, 1079, *1080*
  özgül olmayan savunma özellikleri, 878
  sindirim enzimleri, *1083*
  tubüler sindirim kanalında, 1075
Midyeler, 1209
Midyeler, 677, *678*, 1019
Mifepriston (RU-486), *918*
Mikoplazmalar, 550
Mikoriza, 762, *765*
  genel bakış, 633, 634–635
Mikroarray teknolojisi, 395–396
Mikrobiyal ökaryotlar, 12, 561
Mikroboncuklar, *369*, 370
Mikrofibriller, 723
Mikrofil, 597
Mikrofilamentler
  hücre hareketi ve, 99
  kasılgan halka, 220
Mikrofluidik, 540
Mikrogametofit, *598*, 599, *797*, 798
Mikroglia, 947–948
Mikrokemostatlar, 540
Mikroklima, 1145
Mikronukleus, 572, *573*
Mikronütrientler
  bitki beslenmesi, 757
  biyojeokimyasal döngüler, 1236
  hayvan beslenmesi, 1071, 1072
Mikroparazitler, 1192–1193
Mikropil, 614
Mikroplar, 539
MikroRNA'lar (miRNA), 361
Mikroskoplar
  *Ayrıca bakınız spesifik tipleri*
  organellerin çalışılması, 84, 85
  tipleri ve kullanımı, 79, 80–81
Mikrosporangiyum, *598*, 599, 609, *797*
Mikrosporidia, *628*, 639
Mikrosporlar, *598*, 599, 609, *797*
Mikrosporosit, *797*, 798
Mikrostrobilus (çoğulu mikrostrobili), 613
Mikrotubül organize edici merkez, 97, 216
Mikrotübüller
  mitotik iğ iplikleri, 217
  ökaryotik hücrenin evrimi ve, 565
  sillerde ya da ökaryotik kamçıdaki, 97, *98*
  sitoplazmik asimetri ve, 414
  yapı ve işlev, 96, 97
Mikrovillus
  aktin mikrofilamentler ve, 96, *97*
  bağırsağın, 1076, *1077*
  besin absorbsiyonu ve, 1082
Miksomiyozin, 584
Mikucki, Jill, 536
Miller, Stanley, 68, 69
*Mimetica*, *1191*
Mimikri sistemleri, 1190, *1191*
*Mimosa nuttallii*, *623*
*Mimulus aurantiacus*, 618
Mine, 1075
Mineral besin maddeleri
  bitki beslenmesinde, 756, *757*
  hayvan beslenmesinde, 1071–1072
Mineral iyonlar, bitkiler tarafından alınması, 742–743
Mineralokortikoidler, 865–866
Minimal genom, 374, *374*
Minivirüsler, *556*, 557
*Mirounga angustirostris*, *1125*
Miseller, 1082
Miselyum (çoğulu mycelia), 629–630, 762
Missisipi Nehri, 1234
Mitokondri
  bazı Excavata üyelerinde yokluğu, 581
  bitki hücreleri, *87*
  endosimbiyoz ve, 11, 565
  fotosolunum ve, *203*
  genom, 259
  hayvan hücreleri, *86*
  işlevi, 84, 92
  kendisine polipeptidlerin yönlendirilmesi, 311
  kinetoplastidler, 582
  Microsporidia grubunda yokluğu, 639
  NADH mekik sistemleri, 183
  yapı, 92–93
Mitokondriyal DNA (mtDNA), 471
Mitokondriyal matriks, *92*, 93
Mitosom, 639
Mitotik iğ iplikleri, 217, 926
Mitotik kutup, 217
Mitotik merkez, 217
Mitoz
  eşeysiz üreme ve, 221
  evreleri, *218–219*
  genel bakış, 216
  kardeş kromatidlerin ayrılması, 212
  kromozom ayrılması ve hareket, 219
  mayozla karşılaştırılması, *227*
  mitozdan önceki kromozom yapısı, 215–216
  profaz ve iğ ipliği oluşumu, 216–217
  sentrozomlar ve, 216
Mitter, Charles, 493
Miyelin oluşumu, 947, 955, 956
Miyelin, 108, 947, 988
Miyeloid progenitör hücre, *876*
Miyelom hücreleri, 887
Miyoblastlar, 1007
Miyofibriller, 1007–1008
Miyoglobin, 510, 1015, 1017, 1038
Miyojenik kalpatışı, 1012
Miyokard infarktüsü, 1062
Miyosen, *533*
miRNA. *Bakınız* MikroRNA
Miyostatin, 365–366
Miyotonik distrofi, 333
Miyozin filamentleri, kas kasılması ve, 1007–1010, 1011
Miyozin fosfataz, 1014
Miyozin kinaz, 1014
Miyozin, 95
*Mnemiopsis*, *660*
Mobley, Cuttino, 1046
Model kurma, DNA yapısı ve, 273
Model organizmalar
  *Arabidopsis thaliana*, 377
  *Caenorhabditis elegans*, 376–377, 681
  *Drosophila melanogaster*, 292, 377
  *Escherichia coli*, 292
  mayalar, 375–376, 628
  önemi, 9
  örnekler, 292
Modern Sentez, 444
Modülerlik, 427, 429–431
Mohaideen, M. P., 316
Mol (kimyasal ölçü), 32–33
Molar çözeltiler, 33
Molar, 1075
Molekül ağırlığı, 25–26
Moleküler biyolojide sentral dogma, 64
  genel bakış, 294–295
  istisnalar, 295–296
Moleküler evrim
  deneysel çalışmalar, 502–504
  genel bakış, 499–500
  genomdaki pozitif ve arındırıcı seçilim, 506–507
  lizozomların, 506–507
  modelleme, 501–502
  nötral teori, 506
  sekans hizalama, 500–501
  sinonim ve sinonim olmayan değiştirmeler, 505, 506, 507
  sitokrom *c* sekansı, *502–503*
  tıbbi uygulamalar, 514–515
  uygulamalar, 512–515
Moleküler genetik
  DNA parmak izi, 325–326
  jel elektroforezi, 324, *325*
  restriksiyon enzimleri, 323–324
Moleküler kütle, 25–26
Moleküler saat, 475–476
Moleküler şaperonlar, 49
Moleküler tıp, 337–338
Moleküller
  fotonlar tarafından uyarılan, 192–193
  tanımı, 23
Molibden, *757*, *1072*, 1237
*Molothrus ater*, 1247
Monilofitler (Monilophyta), *590*, *595*, 596, 597, 602
Monoaminler, 959
Monod, Jacques, 349
Monofiletik, 477, *478*
Monogenea, 672
Monohibrid çaprazlama, 240
Monoik bitkiler, 796
Monoik çiçekler, 616
Monoik hayvanlar, 907
Monoik organizmalar, 256
Monoklonal antikorlar, 886–887
Monokotiller
  çimlenme ve erken sürgün gelişimi, *773*
  genel özellikleri, 620, 721
  gövde kalınlaşması, 735
  kök anatomisi, *731*
  kök sistemi, 721–722
  örnekleri, 622
  vasküler demet, *732*
  vejetatif organlar ve sistemler, *721*
Monokültürler, 1218
Monomerler, 39
Monomorfik populasyonlar, 446
Monoplacophora, *677*
Monosakkaritler, 50–51
Monosinaptik refleks, 988
Monositler, *876*
Monosodyum glutamat (MSG), 970
Monosomi, 229
Monterpenler, *820*
Montreal Protokolu, 323
Moore, Michael, 1124
Mor baykuş yoncası, 1179
Mor kükürt bakterileri, *544*
Mor kükürtsüz bakteriler, 544
Mor yüksükotu, 1055
*Morchella*, *641*
Morenler, 1214–1215
Morfin, *623*, 961
Morfogen gradiyentleri, 419–420
Morfogenez, 406–407
Morfogenler, 419–420
Morfoloji
  filogenetik analiz ve, 470
  fosil kayıt ve, 519
  tanımı, 470
Morfolojik tür kavramı, 482–483
Morgan Hill, 1179
Morgan, Thomas Hunt, 253
Morina balığı balıkçılığı, 1239
Morning Glory Pool, *537*
Mors, 711
*Morus serrator*, *1125*
Motor birim, 1010
Motor nöronlar, 956, *957*, 1010
  *Bakınız* Miyozin
  hücre hareketi, 98
  mikrotubüller ve, 97
Motor proteinler
Motor uç plak, 956, 957, 958
Mozaik gelişme, 928
Mozaik virüsler, 556, *557*
mRNA. *Bakınız* Messenger RNA
*Mst*II enzimi, 335
Mucoromycotina, *628*
Muhammad, 607
Mukoz zarlar, 877, 878
Mukoza epiteli, 1078, *1080*, 1082
Mukoza, 1078
Mukus yürüyen merdiveni, 1035
Mukus, 877
  solunum sistemi, 1035
Mullis, Kary, 287
Multiple skleroz, 947
Mumlar, genel bakış, 57
Murchison meteoridi, 66–67, 68
Murchison meteoridi, 66–67, 68
  yaşamın kökeni ve, 66–67
Murphy, James, 342
*Mus*, *508*
*Musca vetustissima*, 1140
Musevi Partizanlar, 607
Muskarinik reseptörler, 959
Mutajenler
  halk sağlığı ve, 323
  nokta mutasyonları ve, 318
  tanımı, 292, 318
  tipleri, 322

Mutant alleller, 248
Mutasyon oranları, 449, 893
Mutasyonlar
  allellerin, 248
  biyokimyasal yolların analizi için önemi, 292
  evrim ve, 499
  fayda ve maliyet, 322–323
  fenotipik etkiler, 317–318
  genetik varyasyon ve, 448–449
  homeotik, 423
  kendiliğinden ve indüklenmiş, 320–322
  klonlar ve, 221
  kromozomal, 318, 320
  laboratuvarda yaratılan, 392
  nokta, 318–320, 321
  nötral, 456
  organel genleri ve, 259, *260*
  somatik ve eşey hücreleri hattı, 317
  tanımı, 7
Mutualizm
  asimetrik, 1194
  bitki-meyve yiyen ilişkisi, 1196
  genel bakış, 1186, *1187*
  karıncalar ve akasya ağaçları, 1196–1197
  likenler, 633–634
  mantar yetiştiriciliği, 1185–1186, 1196, *1197*
  mantarlar ve, 627, 633
  mikoriza, 762
  tozlaşma sendromu, 1194–1196
Müller mandalı, 456
Müller mimikrisi, 1190, *1191*
Müller, Hermann Joseph, 456, 484
Mürekkepbalığı dev aksonu, *950*, 951
Mürekkepbalıkları
  gangliyonlar, *945*
  Göz kontrol geni, *428*
  sperm transferi, 907
Müren balığı, *702*
*Mycobacterium tuberculosis*, 290, 373, 548, *884*
*Mycoplasma*, 375
  *M. gallisepticum*, *550*
  *M. genitalium*, 372, 374, *375*, *376*, 508
*Myliobatis australis*, *702*
*myoD* geni, 413
MyoD transkripsiyon faktörü, 413
Myriapoda, *659*, 683
*Myrmecocystus mexicanus*, 1198
*Mytilus californianus*, 1209
Myxamoeba, 584, 585
Myxini, 699–700

## – N –

N-P-K gübreler, 761
Nabız, 1053
$NAD^+$/NADH. *Bakınız* Nikotinamid adenin dinükleotid
NADH mekik sistemleri, 183
NADH-Q redüktaz, 178, *179*
NADPH. *Bakınız* Nikotinamid adenin dinükleotid fosfat
*Naegleria*, *563*, 581
Naïve B hücreleri, 885, 889
Nakavt deneyleri, 393–394, 1117–1118
Nakavt fare, 394, 1117–1118
Nakledilebilir süngerimsi beyin hastalığı (TSE), 329
Namlu kaktüs, *722*
*Nanaloricus mysticus*, *680*
Nanoarchaeota, 552, 553
*Nanoarchaeum equitans*, *553*
*Nanos* geni, 421
Nauplius, 655, 686
Nautiloidler, *529*
*Nautilus*, 679
  *N. belauensis*, *678*
Nautiluslar, *678*, 679
Navigasyon
  kılavuzlama, 1129
  uzun mesafede, 1129–1130, *1131*
  yuvaya dönerken, 1129
Nazal tuz bezleri, 1094
Naziler, 236–237
Neanderthaller, 716
*Nebela collaris*, *568*
Nefes alıp-verme
  *Bakınız* Solunum gazlarının alışverişi
  düzenlenmesi, 1040–1042
  nefes alma ve nefes verme, 1035–1036
Nefes alma, 1035–1036
Nefes borusu, 1031
  *Bakınız* Nefes borusu
Nefes verme, 1035–1036
Nefridiyopor, 1096
Nefronlar
  genel bakış, 1097
  idrar oluşumu, 1098–1100
  organizasyonu, 1100–1101
Nefrostom, 1096
Negatif düzenleme, gene ifadesinin , 343, *344*
Negatif geribildirim
  homeostasisin korunmasında, 834
  hormonal salgıların düzenlenmesinde, 861
Negatif gravitropizma, 781
Neher, B., 951
Nehirler, hidrolojik döngü, 1229
Nekrotik lezyonlar, 818
Neksin, 98
Nektar dikenleri, 493–494
Nektar hırsızları, 1194–1195
Nektar, 618, 1194–1195
Nektar koridoru, 1155
Nematodlar, *659*
  anatomik özellikleri, *669*
  *Bakınız* Caenorhabditis elegans; Yuvarlak solucanlar
  genom çalışmaları için model organizmalar, 376–377
  tanımı, 680–681
  vulva farklılaşması, 415–416
Nematomorpha, *659*, *669*, 681
Nematositler, 652–653, *654*, 1074
*Nemoria arizonaria*, 434–435
Neocallimastigomycota, *628*
Neognathae, 708
Neoptera, *686*, 689
*Nephroselmis*, 102
Nergis, 401
Nernst eşitliği, 118, *950*, 951
Net birincil üretim, 1205, 1227–1228
Net birincil verimlilik (NPP), 1205
Neuroptera, *686*
*Neuropterida*, *686*
*Neurospora crassa*, 292–293
New Orleans, 1238
New York Maratonu, 832
Nezle, 556
NF-κB, 880
Nicholas II (Rusya'nın çarı), 326
Nihaî neden, 1117
Nikel, 828, 829
  bitki beslenmesi, *757*, 758, *759*
Nikotin, 820–821
Nikotinamid adenin dinükleotid ($NAD^+$)
  fermentasyon, 181, *182*, 183
  glikoliz, *173*, 174
  NADH mekik sistemleri, 183
  pirüvat oksidasyonu, 175
  redoks reaksiyonlarında, 171
  Sitrik asit döngüsü, 172, *176*, 177
  solunum zinciri, 177, 178, *179*
Nikotinamid adenin dinükleotid fosfat (NADPH)
  Calvin döngüsü, 200, *201*
  devirsiz elektron transportu ve, 196–197
  elektron taşınmasında, 196
  fotosentezde, 191, *192*
Nikotinik reseptörler, 959
Nilüferler, 620, *621*
Nirenberg, Marshall W., 298
Niş, 1199–1200
Nişasta
Nitrat indirgenmesi, 766
Nitrat, 760, 766, 1236
Nitrifikasyon, 766
Nitrifiye ediciler, 544, 554, 766
Nitrik asit, 1234
Nitrik oksit
  bitki savunması ve, 817
  nörotransmitter olarak, 959
  penis ereksiyonu ve, 911
  sinyal iletiminde, 140–141
Nitrit, 322
*Nitrobacter*, 544
Nitrogliserin, 140
Nitrojenaz, 763, *764*
*Nitrosococcus*, 544
*Nitrosomonas*, 544
Nitröz asit, 321
Nitröz oksit, 1234
Nitrözaminler, 322
Niyasin, *1073*
NMDA reseptörleri, 960
NO sentaz, 140, *141*
Nobel ödülü, 771
Nobel, Alfred, 771
Nod faktörleri, *764*, 765
*nod* genleri, 765
Nodlar (bitkiler), *721*, 722
Nodüller, 763, 764, 768
Noggin, 935
Nokta kısıtlamalı kürk desenleri 252
Nokta mutasyonları, 318–320, 321, 333
Nokturnal hayvanlar, 1127
Noller, Harry, 307
Nonkompetitif inhibitörler, 162, 164
Noradrenalin, *858*
  *Bakınız* Norepinefrin
Noradrenerjik nöronlar, 993
Norepinefrin
  düz kas hücreleri üzerine etkisi, 1012–1013
  genel bakış, *858*
  kaynağı, 865
  noradrenerjik nöronlar ve, 993
  nörotransmitter olarak, 959
  peysmekır hücreleri üzerine etkisi, 1054
  sinyal iletimi ve, *866*
Normal flora, 877
*Nothofagus*, 1148, 1160
Notokord
  dorsal–ventral vücut ekseni ve, 936
  filogenetik analizler ve, 470, *471*
  kordalılar ve, 697
  nörulasyonda, 935
Nöral ektoderm, *927*, 935
Nöral kıvrım, *935*
Nöral oluk, *935*
Nöral plaka, 935
Nöral sinir ağı, 944–945
Nöral taç hücreleri, 935
Nöral tüp bozuklukları, 935
Nöral tüp, 935, *936*, 986–988
Nörohormonlar, 853, 986, *987*
Nöronlar
  aksiyon potansiyelleri, 945–946
  aksiyon potansiyellerinin özellikleri, 953–955
  diğer hücrelerle iletişim, 956–961 (*bakınız* Nörotransmitterler; Sinapslar)
  genel anatomisi, *946*
  özelleşmiş, *946*
  özellikleri, 944, 945–947
  sinir dokusu olarak, 837
  uyarıcı ve inhibe edici girdi birikimi, 958, *959*
  zar potansiyellerinin özellikleri, 948–953
Nörotransmitterler
  aksiyon potansiyelleri tarafından salınan, 956–857
  asetilkolin (*bakınız* Asetilkolin)
  eylemleri, 947
  ilaç özgüllüğü ve, 961
  kimyasal sinyalizasyonda, 853
  örnekler, 959
  postsinaptik zarın cevabı, 957–958
  reseptör tarafından belirlenen eylem, 959–960
  sinapstan temizlenmesi, 960–961
Nörulasyon, 935
Nötral alleller, 456
Nötral teori, moleküler evrimin, 506
Nötrofiller, *876*
Nötronlar, 21
  izotoplar, 23
  kütle numarası, 23
Nudibranchia, *678–679*, *1190*
Nükleazlar, 1076, *1083*
Nükleer lamina, 88
Nükleer lokalizasyon sinyali (NLS), 88, 392
Nükleik asit hibridizasyonu, 301
Nükleik asitler
  *Bakınız* Deoksiribonükleik asit; Ribonükleik asit
  baz eşleşmeleri, 62–63
  bir yapı taşı olarak ATP, 153–154
  evrimi, 69–71
  nükleotid yapı taşları, 61–62
  tipleri, 61
  yapı, 39
Nükleoid, 82
Nükleolus, *88*
  bitki hücreleri, *87*
  Hayvan hücreleri, *86*
  işlevi, 85
Nükleoplazma, 88
Nükleotid değişimleri
  modelleme, 501–502
  moleküler evrimde, 500
  oranları, 505
  sinonim ve sinonim olmayan, 505, 506, 507
  tipleri, 501
Nükleotidler, 6
  dizi hizalama, 500–501
  işlevleri, 64–65
  nükleik asitlerdeki, 61–62
  tautomerleri, 321
Nükleozitler, 61, 276
Nükleozomlar, 216, *217*
*Nymphaea*, *621*
*Nymphalis antiopa*, 1149
*Nymphalis antiopa*, 1149

## – O –

O-kan grubu, 250
*Ob* geni, 1087
Obezite
  ateroskleroz ve, 1062
  bağırsakta yaşayan prokaryotlar ve, 554

leptin ve, 1087
metabolik sendromda, 169
Pima populasyonu ve, 1067–1068
SNP, *382*
Occam'ın usturası, 470
*Ocotillo*, 1154
*Octopus bimaculoides*, *678*
Odacıklı nautiluslar, *678*
*Odonata*, *686*
Odun
orijini ve büyümesi, 733, *734*
tohumlu bitkilerde evrimi ve, 611
yıllık halkalar, 735
Odunsu bitkiler, 729
*Oedogonium*, 580
Oğul hücreleri, 584
Ok solucanları, *647*, *659*, 670–671
Okamoto, Noriko, 102
Okazaki fragmentleri, *280*, 281, *282*
Okazaki, Reiji, 281
β-Oksidasyon, 184
Oksidasyon–redüksiyon reaksiyonları, 30
*Bakınız* Redoks reaksiyonları
Oksidasyon, 170
Oksidatif fosforilasyon
elemanları, 177
enerji verimi, *183*
gerekçesi, 177–178
kemiozmoz, 179–181
proton-motiv güç, 178–179
solunum zinciri, 178, *179*
Oksidatif kaslar, 1015
Oksidatif metabolizma, kas hücreleri ve, 1018
Oksijen
*Bakınız* Atmosferik oksijen; Kan oksijeni
Dünya üzerinde birikmesi, 67–68
elektronegatifliği, *28*
fotosentez sırasında üretilmesi, 190–191
havada ve sudaki difüzyonu, 1027–1028
hemoglobine bağlanması, 1037–1038
kan plazması ve, 1037
kısmi basınç, 524, 1026, 1037, 1038
kovalent bağ yapma yeteneği, *26*
miktarının yükseklikle birlikte azalış göstermesi, 1028
solunum gazı olarak, 1026
suda solunum gazı alışverişi ve, 1028
Oksijenaz, 202
Oksijenin kısmi basıncı, 524, 1026, 1037, 1038
Oksipital lob, 990, 992
Oksitosin, 128–129, *858*, 859, 916
Oksotroflar, 292–293
Oktet kuralı, 25
Okyanus sirkülasyonu, 1143, *1144*
Okyanuslar
ekosistemler olarak, 1224–1225
küresel karbon döngüsü ve, 1231
küresel sirkülasyon, 1143, *1144*
yaşam zonları, 1163–1164
Okyanustaki yaşam zonları, 1163–1164
Okzaloasetat, *176*, 177, 203, 204, 205
Olasılık, 245–246
Oleik asit, 108
Olgunlaşma bölgesi, 730
Olgunlaşma vaat edici faktör, 214
Olgunlukta hayatta kalanlar, 1172
Oligochaeta, 675
Oligodendrositler, 947
Oligofagus türler, 1191
Oligonükleotid probları, 335
Oligosakkaritler
glikozitik bağlantılar, 51
glikoproteinler, 110
tanımı, 50
Oligosen, *533*
Ommatidia (tekili ommatidium), *426*, *978*, *979*
Omnivorlar, 653, 1074, *1075*, *1205*, 1206
OmpR, 132
Omurga sütunu, 699, *1019*
*bakınız* Omurilik kordonu
Omurilik kordonu, 945
evrimi ve gen ifadesindeki değişiklikler, 432–433
işlevsel organizasyonu, 988
refleksler, 988–989
Onkogen proteinleri, 231
Onkogenler, 357
*Onthophagus gazella*, 1140
Onychophora, *659*, 682
*Onymacris unguicularis*, 1151
Oogenez, 902–905
Oogonia (tekili oogonium), 902, *903*
Oomycota, *562*, *563*, 578–579
Oositler, 118–119, 902–905
Ootidler, *903*, 904
Operkular kapaklar, 1030
Operkulum, 703
Operonlar
genel bakış, 349–350
operatör–repressör etkileşimleri, 350–351
*Ophioglossum reticulatum*, 223
*Ophiothrix spiculata*, *696*
*Ophrys insectifera*, *1194*
Opiliones, *684*
*Opisthocomus hoazin*, *507*
Opisthokonta, *562*, *563*, 583, 627
Opossum, *711*, 1190, 1206
Opsinler, 475, 976, *977*, 981
Optik izomerler, 40, *41*
Optik kiyazma, 997–998, 1128
Optik sinir, 997, *998*
Optik veziküller, 415
Optimal besin sağlama teorisi, 1125–1126
*Opuntia*, *1199*
Orak hücre anemisi
allel-özgü bölünme analizi, 335, *336*
allel-özgü oligonükleotid hibridizasyon analizi, *336*
anormal hemoglobin, 328
nokta mutasyonu, 333
rol alan proteinlerin tanımlanması, 330
yanlış anlamlı mutasyonlar ve, 318, *319*
Oral hormonlar, *918*
Oral–aboral vücut organizasyonu, 695
Orangutanlar, 713, *714*
Orbitaller, 23–25
Ordovisyen periyodu, *520–521*, 528
Organ kınlık genleri, 418–419
Organ sistemleri, 8, 838
Organeller
bitki hücreleri, *87*
çalışma yöntemleri, 84–85
canlıların evrimindeki önemi, 11
çekirdek, 85, 88–89
endosimbiyoz, 101–102, *103*
enerji dönüştürme, 92–95
glioksizomlar, 95
hayvan hücreleri, *86*
içzar sistemi, 89–92
kofullar, 95
ökaryotik hücrelerdeki tipleri, 84
peroksizomlar, 94
zarlardan eneri dönüşümü, 124, *125*
Organik fosfatlar, *40*
Organizatör, 931–933
Organizma ağacı, prokaryotik, 545, *546*
Organlar
*Bakınız özgül organlar*
çokhücreli organizmalarda, 8
doku kompozisyonu, 837–838
doku tipleri, 835–837
Organogenez, 935
Orgazm, 911, 916, 917
*ori* bölgesi, 211
Oriks (*Oryx gazella*), 1151
Orkideler
mekanik izolasyonlar, 489–490
mikoriza ve, 635
Orman yangınları, 1216
Ormanlar
dikenli, 1154
ılıman her dem yeşil ormanlar, 1148
ılıman yaprak döken ormanlar, 1149
parçalara bölünme, 1247–1248
tropikal her dem yeşil, 1156
tropikal yaprak döken, 1155
Ormansızlaştırma, 755–756
*Ornithorhynchus anatinus*, *710*
Orta derecede tekrarlı diziler, 378–379
Orta kulak, *972*, 973
Orta lamel, 723
Ortabeyin, 986, 987
Ortadan kalkma
"eli kulağında tükenme merkezleri," 1252
ada biyocoğrafyası teorisinde, 1212
aşırı kullanımla, 1248–1249
*Bakınız* Kitlesel ortadan kalkma
iklimsel değişiklik ve, 1249–1250
insanlar ve, 1244
tahminindeki problemler, 1245
Ortak ata kavramı, 9
Ortak safra kanalı, 1081, 1082
Ortalama arteriyal kan basıncı (MAP), 1062
Ortanca yer ispinozu, *487*
Ortholog, 512
*Orthoptera*, *686*
*Oryx gazella*, 1151
*Oryza sativa*. *Bakınız* Pirinç
Oskulum, *653*
Osmoz, 115–117, 740, 1092–1093
Ossifikasyon (kemikleşme), 1020
Ossiküller, *972*, 973, 974
Osteoblastlar, 864, 1020, *1021*
Osteoklastlar, 864, 1020
Osteoporoz, 1020
Osteositler, 1020
Ostiumlar, 1047
Ostrander, Elaine, 365
Otlama, 711
Otlayan ınemeliler, 711
*Bakınız* Herbivorluk
Otofaji, 92
Otoimmün hastalık, 895, 947
Otoimmünite, 891, 895
Otokataliz, 1079
Otokrin sinyaller, 130
Otokrinler, 853
Otolitler, 975
Otoliz, 1216
Otonom sinir sistemi (ANS), 993–994, 1012
Otopoliploidi, 488
Otoregülatör mekanizmalar, kan akışında, 1062–1063
Ototroflar, 201, 1068
Otozomlar, 256
*Ottoia*, *529*
Ova çukuru komüniteleri, 1204
Ova zebrası, 1154, *1161*
Oval pencere, *972*, 973, 974
Ovaryum (bitki), *611*, 616, 620
Ovaryum (hayvan), *858*, 902, 912
Ovaryum döngüsü
gebelikte sigara bırakma, 916
genel bakış, 913
hormonal kontrol, 914–915
Oviduk (Fallop tüpleri), 912, *918*
Oviparlık, 908
*Ovis dalli dalli*, 1172
Ovoviviparlık, 908–909
Ovma dalar, 602
Ovulasyon, 913
Ovül
angiosperm, *611*
kozalaklı, 614–615
*Oxychilus draparnaudi*, *678*
*Oxycomanthus bennetti*, *696*
Oynar eklem, *1021*
Ozmokonformer, 1093
Ozmolarite, 1092, 1093
Ozmoregülatörler, 1093
Ozmotik basınç, 53
Ozmotik potansiyel, 741
Ozon tabakası, 1224
Ozon, 11, 1234


## – Ö –


Ödem, 1059–1060
Ödünleşme, 459–460
hayvan yaşam döngüsünde, 655–656
Öğrenme
beyindeki yerleşimi, 1001
glutamat reseptörleri ve, 960
tanımı, 1000
Ökaliptus, 1074
*Eucalyptus regnans*, 745
Ökaryotik hücreler
bitki hücresi yapısı, *87*
boyutları, 84
çekirdek, 85, 88–89
endosimbiyoz, 565–566
esnek hücre yüzeyi ve, 564
genel bakış, 81
genetik transformasyon, 270–271, *272*
hayvan hücre yapısı, *86*
hücre dışı yapılar, 100–101
hücre iskeleti, 95–99
içzar sistemi, 89–92
kamçı, 97, 98
kompartmentalizasyon, 84
mitokondriler, 92–93
orijini, 101–103, 564–566
plastidler, 93–94
ribozomlar, 84, 85
zarla kaplanmış diğer organeller, 94
Ökaryotik virüsler, 346–347, *348*
Ökaryotlar
belli başlı kladları, *563*
filogenetik ağaç, *562*
glukoz metabolizmasının hücredeki yerleşim yeri, *172*
hücre organizasyonu, 81
monofililiği, 561, 563
prokaryotlardan evrimi, 11
prokaryotların karşılaştırılması, 537–538
yaşayan diğer formlar ile ortak yanları, 537

Ökromatin, 359
Ökseotu kuşları, 1196
Ökseotu, 767, 1196
Öksinler
  bitki büyümesi üzerine etkileri, 782–783
  etki mekanizması, 784
  fototropizma, 779–781
  gravitropizma, 781–782
  polar taşınımı, 781
  yapı ve aktiviteleri, *775*
Öküz başlı antilop, 1154
Öküz kurbağa, 692
Ölü aralık, 1031–1033, 1035
Ölü-yaprak kelebek, 1190
Ölü, rigor motris, 1010
Ölü zonlar, 1233–1234
Ölüm faktörleri, 1171
Ölüm oranı, 1171
Ölüm Vadisi, *825*, 1178
Ön hipofiz bezi
  dişi üreme döngüleri ve, 914, 915
  erkekteki seksüel işlevi, 911, 912
  genel bakış, 859
  hipotalamus tarafından kontrolü, 860–861
  hormonları, *858*
Önbağırsak fermentasyonu , 506–507
Önbeyin, 986, 989
Ördek gagalı ornitorenk, 710, 969
Ördekler, ayak perdesi, 430, *431*
Örs, *972*, 973
Örümcek ağları, 684
Örümcek kınkanatlılar, 1217
Örümcek maymun, *714*
Örümcekler
  ağ örme davranışı, 1113–1114
  beslenmesi, 1074
  sinir sistemi, 945
  sperm transferi, 907
  tanımı, 684
Örüntü oluşumu
  *Drosophila*'da vücut segmentasyonu, 420–423
  gelişimle ilgili apoptoz, 417–418
  morfogen gradienti ve konum bilgisi, 419–420
  organ kimlik genleri, 418–419
  tanımı, 417
Ösosyallik, 1136
Östaki borusu, *972*, 973
Östrojenler
  dişi üreme döngülerinde ve, 914–915
  doğumda, 916
  genel bakış, *858*
  hamilelik sırasında, 916
  kaynağı, 867
  ligand olarak, 133
  sıcaklık kontrollü sentezi, 433
Ötleğen ispinozu, *487*
Ötrofikasyon, *549*, 1233–1234
  fosforla ilintili, 1235–1236
Ötücü kuşlar
  ötmenin hormonal kontrolü, 1122
  ötüşleri öğrenme, 1121–1122
Öz ışınları, 732
Öz, 731, 732
Özdeş olmayan ikizler, 928
Özelleşme hipotezi, 1212
Özellik
  homoplastik, 467
  tanımı, 239, 444
Özgül bağışık sistem
  alerjik reaksiyonlar, 894–895
  anahtar özellikler, 880–881
  antikor çeşitliliği, 891–894
  cevapların tipleri, 881–882
  hücresel bağışık cevap, 887–891
  humoral bağışık cevap, 885–887
  lenfositlerde yeniden DNA düzenlemeleri ve klonal seçilim, 882–883
  pasif bağışıklık, 880, *881*
Özgül ısı, 32
Özgül olmayan savunmalar, 874, 877–880
Özgül savunmalar, 874
Özofajit, 632
Özsu emen yaprak zararlısı , 1199
Özsu. *Bakınız* Floem özsuyu; Ksilem özsuyu
Özümleme, translokasyon, 750–753

## – P –

P maddesi, 959
*P* orbitali, 24
P sıçanlar, 342–343
P-protein, 752
P—O bağı, 154
*p21* geni, 413
p21 proteini, 215
p21, 413
p53 proteini, 362
$P_{680}$, 196
$P_{700}$, 196, 197
Pace, Norman, 373, 546
Pacemaker hücreleri, 1012, 1053–1054
Pacini cisimcikleri, 971
Paedomorfoz, 705
*PAH* geni, 333
Paine, Robert, 1209
Paketlenmiş hücre hacmi, 1056
Palaeognathae, 708
Palamut solucanları, 697
Paleomanyetik tarihleme, 521
Paleontoloji, 470
Paleosen, *533*
Paleozoik çağ, *520–521*, 527
Palindromik DNA sekansları, 324, 387
Palizat mezofili, 732, *733*
Palmitik asit, *55*, 108
Palmitoleik asit, 108
Palmiyeler, 735
Palyaço balıkları, 907
Pamuksu yastık pulu (*Icerya purchasi*), 1181
*Pan troglodytes*, *714*
Pandey, Subhash, 342
Pangaea, 525, 532, 596, 1159
Pankreas, *1077*
  endokrin işlevi, *858*
  etkileyen hormonlar, 1085
  işlevi, 1082
  kan glukozunun düzenlenmesi, 864–865
  Langerhans adacıkları, 864–865
  sindirim enzimleri, *1083*
Pankreatik amilaz, *1083*
Pankreatik kanal, 1081
Pankreatitis, 1082
Panter orfoz, *702*
*Panthera*
  *P. tigris tigris*, 1155
  *P. tigris*, *1189*
Pantotenik asit, 69, *1073*
Pap testi, 209
Papanicolau (Pap) testi, 209
*Paphiopedilum maudiae*, *617*
Papilla, 969–970
Papilloma virüsleri, 346
Parabasalidler, *562*, *563*, 581
Parabronş, 1031, *1032*
*Paracineta*, *576*
*Paradisaea minor*, *494*
Parafiletik, 477, *478*
*Paragordius tricuspidatus*, *681*
Parakrinler, 130, 853
Paralel değiştirmeler, 501
Paralel fenotipik evrim, 436–437
Paraloglar, 512
*Paramecium*, *563*
  bünyesindeki çekirdeklerin tipleri, 572, *573*
  hücre yüzeyi, 568
  kofullar, 567–568
  konjugasyon, 572–573
  özellikleri, 576–577
Paraminohippurik asit (PAH), 1100
*Paranthropus*
  *P. aethiopicus*, *715*
  *P. boisei*, 715
  *P. robustus*, 715
Parapod, 675
Parasempatik bölüm, 993–994
Parasol karıncalar, 1185–1186
Parathormon, 864
Paratiroit bezleri, *858*, 864
Paratiroit hormonu (PTH), *858*, 864, 1020
Parazit ayıklama davranışı, 1193
Parazit kelebekler, 672
Parazitik bitkiler, 767–768
Parazitizm, 1186, *1187*
Parazitler
  dış parazitler, 1193
  klamidyalar, 548
  mantarlar, 627, 632
  mikroparazitler, 1192–1193
  nematodlar, 681
  Strepsiptera, 666–667
  tanımı ve açıklanması, 651, 653–654
  yaşam döngüleri, 656, *657*
  yassı solucanlar, 672
Parça çıkarma (patch clamping), 951–952
Parenkima, 726, *727*
Parental generation (P), 239
Parietal hücreler, 1079, *1080*
Parietal lob, 990, 991–992
Parmak kemikleri, *1019*
*Parmotrema*, *633*
Parotid tükürük bezleri, *1077*
Parsimoni ilkesi, 470, 1162
Partenogenez-ilgili proteinler (PR proteinleri), 817–818
Partenogenez, 901
Partenokarpi, 783
*Parus caeruleus*, *656*
Pas mantarları, 642
Pasif bağışıklık, 880, *881*
Pasif taşıma, 114
Pasifik porsukağacı, 623
Paslı tombul güve, *1174*
Pasteur, Louis, 5, 65
Patates böceği, 1199
Patates, 722, 809
Patella, *1019*
Patentler, 386–387
Patojenik mantarlar, 632
Patojenler
  bakteriyel, 554–555
  mikroparazitler, 1192–1193
  parazitler, 1186
  populasyon büyümesine etkisi, 1176
  tanımı, 874
  türlere olan tehlikeleri, 1249
Patojenlere karşı direnç, 1193
Patoloji, 79
Pauling, Linus, 273, 475
Pavlov, Ivan, 1001, 1114
*Pax6* geni, 426, *427*, *428*
PCNA. *Bakınız* Çoğalan hücre nükleer antijeni
*Pegea socia*, *698*
Pektinler, 724
Pektoral kemer, *1019*
Pektoral yüzgeçler, 701, *702*
Pelajik zon, 1163–1164
Pelliküla, 568, 576
*Peloponez Savaşı Tarihi* (Thucydides), 873
*Peloxima carolinensis*, *567*, 583
Pelvik kemer, *1019*
Pelvik yüzgeçler, 701, *702*
Pelvis (böbrek), 1101
Pencereler
  kılcallardada, 1059
  peritubüler kılcallarda, 1099
Penetrans, 252
Penguenler, 1094
*Penicillium*, 397, *563*, 630, 641
  *P. camambertii*, 641
  *P. roquefortii*, 641
Penis başı, *909*, 911
Penis ereksiyonu, 140–141, 908
Penis, 907, 908, *909*
Penisilin, 541, 641
*Pennisetum alopecuroides*, *617*
Pentaradyal simetri, 695
Pentozlar, 50, *51*
PEP karboksilaz, 204
Pepsin, 507, 1079, *1080*, *1083*
Pepsinojen, 1079, *1080*
Peptid bağlantısı, 44
Peptid hormonları, 856
Peptid nörotransmitterler, 956
Peptid YY, 1088
Peptidazlar, 1076
Peptide bağı, 44
Peptidil transferaz, 307
Peptidler, nörotransmitter olarak, 959
Peptidoglikan, 83, 541, 579
Perdeli ayaklar, 430, *431*
Pereira, Andrew, 739
Perforin, 889, *890*
Performans-artırıcı ilaçlar, 851–852
Perfüzyon, 1029
Perhiz, 1088
Periarbüsküler zar (PAM), 762
Pericles, 873
Periderm, 726, 734
*Peridinium*, *576*
Periferal zar proteinleri, *107*, 108
*Peripatus*, *682*
Periplazmik boşluk, 541
Periskıl, 731, *744*
Perissodactyla, *712*
*Perissodus microlepis*, 457
Peristalsis, 1078, *1079*
Periton, 1078
Peritübüler kılcallar, 1099, 1100, 1101, 1102
Periyodik tablo, 21, *22*
Periyot, sirkadiyen ritimlerin, 790
Periyotlar (Dünya tarihindeki), *520–521*, 521
Permiyen periyodu, *530*
  atmosferik oksijen, 524
  damarlı bitkiler, 596
  genel bakış, *520–521*, 532
  gymnospermler, 613
  mantarlar, *631*
Pernisiyöz anemi, 1074
Peroksit, bitki savunması ve, 817
Peroksizomlar
  bitki hücreleri, *87*
  fotosolunum, 202, *203*
  hayvan hücreleri, *86*
  tanımlanması, 94
*Persea americana*, *621*
Pestisitler, 1238
Petaller, *611*, 616, 796

Petiyol, 722
Petrol sızıntıları, biyoremediasyon, 386
Petrol, 571
Petrol
  protistler ve, 571
  yatakları, 532
Petromizon, 699–700
*Petromyzon marinus*, *700*
Peygamberdeveleri, *686*
Peynir sinekleri, 1203, 1217
Peysmekır (pacemaker), 993
*Pfiesteria piscicida*, 575–576
$P_{fr}$, 789, 790, 791
pH
  *Bakınız* Kan pH'sı; Toprak pH'sı
  enzimler üzerine etkisi, 164, *165*
  genel bakış, 34
  okyanusların asitleşmesi, 1231
  proteinler üzerine etkisi, 48
  tamponlar, 34–35
*Phacops ferdinandi*, *529*
*Phaenicia sericata*, *688*
*Phaeolus schweinitzii*, 1216
*Phalaris canariensis*, 779, *780*
*Phallus* mantarı, *4*
*Phasmida*, *686*
Phillips, David, 159
*Phlebopteris smithii*, *530*
*Phlox*
  *P. cuspidata*, 491, *492*
  *P. drummondii*, 485, 491, *492*
*Phoenicopterus ruber*, *652*
*Phoenix dactylifera*, *622*
Phoenix uzay iniş aracı, 60, *61*
Pholidota, *712*
Phoronida, *659*, *669*, 674
*Phoronis australis*, *674*
*Phrynus parvulus*, *670*
*Phthiraptera*, *686*
*Physalia physalis*, *654*
*Physarum*, *563*
Pıhtı, 1062
Pıhtı, 911
Pırasa, *721*
Pıtrak 789, 805, *806*
Pigmentasyon, soğuğa adaptasyonlar ve, 1145
Pigmentler
  bakteriyoklorofil, 544
  fiziksel özellikleri, 193–194
  fotosentezde (*bakınız* Klorofiller; Fotosentetik pigmentler)
  ışık absorbsiyonu ile fotokimyasal değişiklikler, 194–195
  kara bitkileri, 591
  yardımcı pigmentler, 194
Pili, 83
*Pilobolus crystallinus*, *640*
Pilorik sfinkter, 1079, *1080*, 1081
Pilosa, *712*
Pima populasyonu, 1067–1068
Pinositoz, 123
*Pinus contorta*, 615, 1216, *1250*
*Pinus*
  *P. contorta*, 1216
  *P. ponderosa*, 457
  *P. resinosa*, *613*
*Piophila casei*, 1203
PIP2. *Bakınız* Fosfatidil inositol-bisfosfat
*Piper nigrum*, *621*
Piramidal hücre, *946*
Piramit diyagramları, 1206, *1207*
Pireler, 654, *686*, 1006
Pirethrin, *820*
Piridoksin, *1073*
Pirimidinler
  baz eşleşmesi, 62–63
  Chargaff kuralı, 273
  DNA'daki, 272–273
  tanımı, 61
  yapısı, *62*
Pirinç
  ekonomik önemi, 623
  genom, *376*, *377*
  su kullanım etkinliği, 739
  yarı-cüce, 771–772
Pirofosfat iyonu, 154
Pirojenler, 847
Pirola yağı, 818
Pirüvat dehidrogenaz kompleksi, 174, 175
Pirüvat dehidrogenaz, 177
Pirüvat dekarboksilaz, 182
Pirüvat kinaz, *173*
Pirüvat oksidasyonu, 172, 174–175, *176*, *183*
Pirüvat
  bitki metabolizması, 206
  fermentasyon, 170
  glikoliz, 170, *173*
  hücre solunumu, 170
  sitrik asit döngüsü, *176*
*Pisaster ochraceus*, 1209
Pisibalığı, 459
Pistil (dişi organ), *611*, 616
*Pitx1* geni, 437
Pivot eklem, *1021*, 1022
PKC. *Bakınız* Protein kinaz C
Placozoa, 645, *647*, *659*, 660
Plaj çileği, *722*
Plak (Alzheimer hastalığı), 105, 106
Plak (atherosklerotik), 1061
Plak (desmozomlar), 113
Plan B®, *918*
*Planaria*, 1095–1096
Plankton, 527
Plantae, *562*, *563*
  *Bakınız* Kara bitkileri
  Charophyta, 580
  Chlorophyta, 580
  genel bakış, 579
  Glaucophyta, 579
  kırmızı algler, 579–580
Plasenta, 908, 938
Plasentalı memeliler, 711–712
Plasentalılar, 710–712, 908
*Plasmodium*, *563*, 570–571, 576
  *P. falciparum*, *570*, 571
Plastidler
  endosimbiyotik teori, 101–102, *103*
  genom, 259
  tanımlanması, 93–94
Plastokinon, 197
Plastosiyanin, 197
Plato fazı
  erkek, 916–917
  kadın, 916
*Platyspiza crassirostris*, *487*
*Platythelphusa*, *1189*
Plazma hücreleri, 883, 885
Plazma zarı
  *Bakınız* Zarlar
  bitki hücreleri, *87*
  hayvan hücreleri, *86*
  hücre dışı matrikse bağlanma, 113
  hücre tanıma ve adhezyon, 111–113
  kompozisyonu, 79
  ökaryotik hücrenin evrimi ve, 101
  yapı ve işlevi, 79–80
  zarla ilişkili karbonhidratlar, 110
Plazma, 115, 837, 1056, *1057*
Plazmidler
  bakteriler arasında gen transferi, 261
  üzerindeki genlerin tipleri, 261
  vektör olarak, 389–390
Plazmin, 398
Plazminojen, 398
Plazmodezm, *87*
  bitki savunması, 816–817
  hücre–hücre iletişimi, *144*, 145
  kalburlu borular, 750
  simplastik hareket ve, 743
  tanımlanması, 100, *724*, 725
Plazmodial cıvıksı mantarlar, *562*, *563*, 583–584
Plazmodyum (plazmodial cıvıksı mantarların), 583–584
Plazmogami, *636*, *637*, 638
*Plecoptera*, *686*
Pleiotropi, 250
Pleiotropik alleller, 250
Pleistosen, 533
*Plesiadapsis*, *531*
Plevra zarı, *1034*, 1035
Plimsoll hattı, 1258
Plimsoll, Samuel, 1257–1258
Pliosen, *533*
*Plodia interpuctella*, 1199
*Plodia interpunctella*, 1199
Ploidi seviyeleri, 229
*Plumatella repens*, *669*
Pluripotent hematopoiyetik hücre, *876*
Pluripotent kök hücreler, 411–412
Pneumococcus, 267–268, 269
*Pneumocystis jiroveci*, 632, 896
Pnömatofor, 825
*Podocyrtis cothurnata*, *583*
Podositler, 1099
*Poecilia reticulata*, 1174
*Poecilotheria metallica*, *684*
Pogonophora, 675, *676*
Poikilotermler, 839
Poinsett, John Roberts, 794
Poinsettia, 794–795, 804
Polar çekirdekler, 797
Polar kovalent bağlar, 27–28
Polar mikrotubüller, 217, *218*
Polar olmayan kovalent bağlar, 27
Polar taşınma, 781
Polar tüp, 639
Polarite, 413–414
Polarize aktivite bölgesi (ZPA), 420
Polen taneleri, 609, *610*, *611*, *797*, 798
Polen tüpleri, 610, *611*, 799
Polen, çimlenme, 799
Poli A kuyruk, 302–303
Poliadenilasyon dizisi, 302–303
Poliandri, 1133, 1134–1135
Polietilen glikol, 213
Polifag türler, 1191
Polifletik, 477, *478*
Polijini, 1133, 1134
Polimeraz zincir reaksiyonu (PCR), 286–287, 392
Polimerler, 39
Polimorfik lokus, 248
Polimorfizm, 457, *458*
Polio, 556
Poliovirüs, *884*
Polip (Cnidaria), 661
Polipeptid zincirleri, 42
Polipeptidler
  hücresel hedeflere yönlendirilmesi, 310–312
  translasyon sonrası değişiklikler, 312–313
  translasyon yoluyla sentez, 304–309
Poliploidi
  nedenleri ve sonuçları, 229
  poliploidi yoluyla türleşme, 488
Poliproteinler, 312
Poliribozomlar, 308, *309*
Polisakkaritler
  glikojen, 53
  metabolizma, 184
  nişasta, 52
  selüloz, 53
  tanımı, 50, 52
  yapıları, *52*
Polisiklik aromatik hidrokarbonlar, 67
Polisinaptik refleks, 989
Polispermi, polispermiyi engelleme, *904*, 906
Polispermiye karşı hızlı engelleme, *904*, 906
Polispermiye karşı yavaş engelleme, *904*, 906
Polispermiyi engelleme, *904*, 906
*Polistes dorsalis*, *667*
Politerpenler, *820*
Poliubikuitin, 362
Polizomlar, 308, *309*
Poll yıldız kazmidyesi, 1200
Polychaeta, 675, *676*
*Polyorchis penicillatus*, *662*
*Polytrichum*, *600*
Ponderosa çamları, 457, *1254*
*Pongo pygmaeus*, *714*
Pons, 987
Populasyon büyüklüğü
  *Bakınız* Populasyon yoğunluğu hesaplanması, 1171
Populasyon darboğazı, 449–450
Populasyon dinamikleri
  habitat varyasyonu ve, 1178–1180
  populasyon yönetim planları ve, 1180
  tanımı, 1168
Populasyon ekolojisi
  bireyleri sayma ve izleme, 1168–1169
  dağılım, 1170–1171
  doğal artış oranı, 1173
  hayat tabloları, 1171–1172, *1173*
  *K*-stratejistler ve *r*-stratejistler, 1176, *1177*
  kavramlar, 1168
  populasyon büyüklüğündeki değişiklikleri tahmin etme, 1171
  populasyon yaş yapısı, 1169–1170
  populasyon yoğunlukları, 1174–1178
  populasyon yoğunluklarını hesaplama, 1169
  tür etkileşimleri, 1186–1188
Populasyon genetiği
  amaçları, 444
  genetik varyasyon, 445
  Hardy–Weinberg eşitliği, 447–448
*Populasyon Prensibi Üzerine Bir Deneme* (Malthus), 443
Populasyon yoğunluğu, 1171
  etkileyen faktörler, 1176–1178
  evrimsel tarihi ve, 1178
  hesaplanması, 1169
  lojistik büyüme, 1175–1176
  populasyon büyümesi üzerine etkileri, 1176
  tanımı, 1168
  üstel büyüme ve, 1174–1175
Populasyon yönetimi, 1180–1182
Populasyon
  evrimi, 444
  genetik sürüklenme, 449–450
  genetik varyasyon, 445
  genetik yapısı, 447
  Hardy–Weinberg eşitliği, 447–448
  monomorfik, 446
  polimorfik, 446
  tanımı, 8, 444, 1168

Populasyonlarda üstel büyüme, 1174–1175
Populasyonun büyümesi
  insan, 1181–1182
  lojistik, 1175–1176
  sınırlayıcı faktörler, 1176
  üstel büyüme, 1174–1175
*Populus trichocarpa*, 377
Porlar
  mantarlar, 642
  septumlardaki, 629
  yapraklar (*bakınız* Stoma)
Porsuk ağacı, 615
Portakal ağaçları, 419
Portal kan damarları, 860
Portekiz askeri, *654*, 657
Portekiz su köpekleri, 365
Possessions Adası, 1214
Postabsorptif durum, 1085
*Postelsia palmaeformis*, 578
Posteriyör hipofiz, *858*, 859
Posteriyör hippokampus, 985
Posteriyör, 649
Postgangliyonik nöronlar, 993
Postsinaptik hücreler, 958, *959*
Postsinaptik nöronlar, 945
Postsinaptik zar, 947
  nöron kas bağlantısı, 956, *957*
  nörotransmitterlere cevap, 957–958
Posttranskripsiyonal gen düzenlenmesi, 360–362
Postzigotik üreme engelleri, 491–492
Potansiyel enerji, 149–150
Potansiyel kimyasal enerji, 30–31
Potansiyelizasyon, 960, *961*
Potasyum denge potansiyeli, 951
Potasyum fosfat, 28
Potasyum iyonları
Potasyum kanalları, 118
  aksiyon potansiyelleri, 953–954
  pacemaker potansiyelleri ve, 1053
  zar potansiyeli ve, *949*, 951
Potasyum-40, *520*, 521
Potasyum
  bitki beslenmesinde, *757*
  böbrekte alışverişi, 1104
  elektronegatiflik, *28*
  gübrelerde, 761
  hayvan beslenmesi, *1072*
Potrykus, Ingo, 401
Pozitif anlamda tek zincirli RNA virüsleri, 556, *557*
Pozitif düzenleme, gen ifadesinin, 343, *344*
Pozitif geribildirim
  aksiyon potansiyelleri, 954
  homeostazisin korunmasında, 835
Pozitif gravitropizma, 781
Pozitif işbirliği, 1038
Pozitif seçilim, 440–441, 452, 506–507
PPARⅧ, 168–169
PR proteinleri, 817–818
$P_r$, 789, 791
Prader-Willi sendromu, 359
Pre-mRNA
  değişiklikler, 302–303
  İntronlar ve ekzonlar, 300–301, *302*
Prefrontal korteks, 986
Pregangliyonik nöronlar, 993
Prekambriyen çağı, *520–521*, 527
Prekapiller sfinkterler, 1062
Prematüre bebekler, respiratuar distres sendromu, 1035
Premolar dişler, 1075
Prepenetrasyon aygıtı (PPA), 762, *763*
Presinaptik nöron, 945
Presinaptik zar, 947
Prezigotik üreme engelleri, 489–491
Priapulida, *659*, 679, *680*
*Priapulus caudatus*, *680*
Priapus, 679
Primatlar, *712*
  ana kladlar, 713
  filogeni, *713*
  genel bakış, 713, *714*
  iki ayak üzerinde hareket ve, 715–716
Primaz, 279, *280*
Primer büyüme, 728–729
Primer lizozomlar, 91
Primer meristemler
  köklerde üretilen, 730–731
  sürgünlerde üretilen, 731–732
Primer motor korteks, *990*, 991
Primer oositler, 902, 903, 913
Primer spermatositler, 902, *903*, *910*
Primer süksesyon, 1214–1215
Primerler, DNA replikasyonunda, 279, *280*
Primitif çizgi, 933, *934*
Primitif oluk, 933, *934*
Primordiyal çorba hypothesis, 69
*Primula*, 451
Prionlar, 329–330
Pro-opiomelanokortin (POMC), 860
Problar, DNA, 301, 331
Proboscidea, *712*
Profaj, 345
Profaz
  mayoz I, *224*, 226, *227*
  mayoz II, *224*
  mitoz, 216–217, *218*, *227*
Profibrinolizin, 911
Progeria (erken yaşlanma), 88
Progesteron
  dişi üreme döngüsü ve, 914–915
  doğumda, 916
  gebelik boyunca, 916
  kaynağı, *858*
  önemi, 867
Progestin-sadece hap (Plan B®), *918*
Progimnospermler, 608
Programlanmış hücre ölümü
  *bakınız* Apoptoz
  gelişimsel, 417–418
Prokambiyum, 730, 731
Prokaryotik hücreler
  boyutları, 82
  glukoz metabolizmasının yerleşimi, *172*
  hücre duvarları, 83, 541
  hücre iskeleti, 84
  iç zarlar, 83
  kamçı ve pili, 83
  ribozomlar, 85
  temel yapı, 82
  tipik yapıları, *82*
Prokaryotik hücrelerin sitoplazması, 82
Prokaryotlar
  anaerobik ve aerobik metabolizmalar, 543
  azot ve kükürt metabolizması, 544
  belli başlı grupları, 547–553
  beslenme kategorileri, 543–544
  canlıların evriminde, 10
  çoğalma, 542
  diğer organizmalarla etkileşimler, 554
  element döngüsünde, 553–554
  filogenetik konular ve sorunlar, 545–546
  gen düzenlenmesi, 348–351, *352*
  genel bakış, 80
  genetik rekombinasyon, 542
  genlerin aktarılması, 260–261
  hareket, 541–543
  ikiye bölünme, 210–211
  iletişim, 542–543
  komüniteler, 539–540
  kuşak süresi, 542
  ökaryotlarla karşılaştırma, 537–538
  patojenler, 554–555
  prokaryotlardan ortaya çıkan ökaryotlar, 11
  protein düzeylerinin düzenlenmesi, 348
  translasyonun başlaması, 307
Proksimal kıvrıntılı tubül (PCT), 1100, *1101*, 1102
Prolaktin salgılamayı inhibe eden hormon, 861
Prolaktin salgılatıcı hormon, 861
Prolaktin, *854*, *858*, 917
Prolin, *43*, 44
*Promerops caffer*, 1153
Prometafaz
  mayoz I, *224*
  mitoz, *218*, 219
Promotör, 300
Propan, 30
Propranolol, 961
Prosedürel hafıza, 1002
Prosimii, 713
*Prosopis*, 825
*Prosopsis*, 825
Prostaglandinler, 878
Prostat bezi, *909*, 911
Prostat kanseri, *382*
Prostat sıvısı, 911
Prostetik gruplar, 160
Proteaz inhibitörleri, 312
Proteazlar, 312, 1076
Protein dışı amino asitler, *820*
Protein fosfataz, *141*
Protein hormonlar, 856
Protein infektif partikül (prion), 329–330
Protein kinaz A, 143, 342
Protein kinaz C (PKC), 139
Protein kinaz reseptörleri, 134, 136
Protein kinaz şelalesi
  doğrudan transdüksiyon, 136–137
  ikinci mesajcılar ve, 137–139
Protein kinazlar, 131, 313
Protein salıcı faktör, 308, *309*
Protein sentezi
  DNA'nın transkripsiyonu, 296–303
  granüllü endoplazmik retikulum ve, 89
  moleküler biyolojide santral dogma, 294–295
  polipeptid trafiği, 310–312
  translasyon sonrası değişiklikler, 312–313
  translasyon, 304–309
Protein transportu
Protein yapısı
  birincil, 44–46
  dördüncül, 47–48
  genel bakış, 39, *45*
  ikincil, 46
  moleküler şaperonlar ve, 49
  protein işlevi üzerine etkisi, 48
  protein yapısını etkileyen çevresel koşullar, 48
  üçüncül, 46–47
Protein yapısının çubuk modeli, *46*, 47
Proteinin üç boyutlu yapı modeli, *46*, 47
Proteinler
  amino asitler, 42–44
  biçim ve yapı tarafından etkilenen işlevi, 48
  bir gen bir enzim hipotezi, 291–293
  bir gen bir polipeptid ilişkisi, 294
  denatürasyon, 48
  diğer moleküllerle kovalent olmayan etkileşimleri, *48*
  domainler, 131
  enerji değeri, 1069
  evrimi, 69–71
  fosforilasyon, 131–132
  insan hastalıkları ve, 327–328
  işlevleri, 6, 41
  metabolizma, 185, 1070
  özellikleri, 42
  peptid bağları, 44
  uzunluğunun düzenlenmesi, 362
  zar bağlantılı, 108–109
Proteobacteria, 550–551, 565
Proteoglikan, 100, *101*
Proteoliz, 312, *313*
Proteom, 382–383
Proteomik, 382–383
Proteozom, 362
Prothorasikotropik hormon (PTTH), 854
Protistler
  büyük kategorileri, 567
  çeşitliliği, 561
  çoğalmaları, 572–575
  endosimbiyontlar olarak, 569–570
  genel bakış, 12
  hareketlilik, 567
  hücre yüzeyleri, 568–569
  kofullar, 567–568
  önemi, 569, 571–572
  parafiletik grup olarak , 561
  patojenler, 570–571
  tarafından işgal edilen nişler, 566–567
Protoderm, 730–731
Protohominidler, 715
Protohücreler, 72–73
Proton pompası, 743
Proton-motiv güç, 178–179
Protonefridyumlar, 1095–1096
Protonema, 600
Protonlar
  asitler, 33
  atom numarası, 22–23
  kemiozmoz, 179–181
  proton-motiv güç, 178–179
  tanımı, 21
Protoplast, bitki hücreleri, 724
*Protopterus annectens*, *704*
Protostomlar
  anahtar özellikleri, 667–668
  belli başlı kladları, *659*, 667
  deuterostomlardan ayırımları, 648
  evrimlerine genel bakış, 689–690
  filogeni, *668*
  gastrulasyon şekli, 648
Prototheria , 710, 908
Prototrof, 292
Protozoa , 567
Protrombin, 1058
Provirüs, 346, 557
Prozac, 961
$PrP^c$ protein, 329–330
$PrP^{sc}$ protein, 329, *330*
Prusiner, Stanley, 329
Przewalski atı, 1150, *1161*
*Pseudobiceros*, *1027*
*Pseudomonas*, 386–387, 544
  *P. aeruginosa*, *82*
  *P. fluorescens*, 503–504
*Pseudomyrmex*, 1197
*Pseudouroctonus minimus*, *684*
Psikoaktif ilaçlar, 139
Psikoz, 358
*Psilophyton*, 588
Psilotophyta, *590*, 601, 603
*Psilotum*, 603

*P. flaccidum*, 603
*Psocoptera*, 686
Psödogenler, 378, 505, 508
Psödopeptidoglikan, 541
Psödoplazmodyum, 584
Psödopod, 95, *96*
Psödopodlar, 567, 582, 583
Psödosölom, 667
Psödosölomat, 650
*Pterapogon kauderni*, 1249
Pterobranchia, 697
*Pteroeides*, *662*
Pterosaurs, *437*, *706*
Pubis, *1019*
*Puccinia graminis*, 632, 815
Pulmonar dolaşım
  amfibilerde, 1049
  balıklar, 1048, 1049
  elemanları, 1048
  kuşlarda ve memelilerde, 1050
  sürüngenler, 1050
Pulmonar kapakçıklar, 1051, 1052
Pulpa boşluğu, 1075
Punnett karesi, 242, 245
Punnett, Reginald Crundall, 242
Pupa devresi, 855
Pupa, *655*, 688
Purkinje hücreleri, *946*
Purkinje lifleri, 1054, *1055*
Pusula hissi, 1130
Pürinler
  baz eşleşmesi, 62–63
  Chargaff kuralı, 273
  DNA'daki, 272–273
  tanımı, 61
  yapısı, *62*
Pycnogonida, 683
*Pycnophyes kielensis*, *680*
*Pygoscelis papua*, *656*
*Pyrenestes ostrinus*, 453

## – R –

R faktörleri, 261
R grupları, 42, 158
*r*-Stratejistler, 1176, *1177*, 1215
*R. prolixus*, 854, 855
Radcliffe, Paula, 832
Radikula, 721, 773
Radiolaria, *562*, *563*, 569–570, 582, *583*
Radius, *1019*
Radula, 677, 1075
Radyal kanallar, 695
Radyal segmentasyon, 648, 693, 926
Radyal simetri, 649
Radyasyon tedavisi, 232
Radyasyon
  ısı transferinde, 841
  kaynakları, 322
  mutasyon ve, 321–322
Radyoaktif bozunma, 23
Radyoimmünolojik yöntem, 868–869
Radyoizotoplar, 23
  etiketlenen deneyler, 199–200
  tarihlendirilen kayaçlar, 520, 521
Rahim içi araç (IUD), *918*
Rahim, 908
Rainey, Paul, 503–504
Rakım, oksijen durumu ve, 1028
Ralph, Martin, 1128
*Rana*
  *R. berlandeieri*, *489*
  *R. blairi*, *489*
  *R. pipiens*, *15*, *1007*
  *R. sphenocephala*, *489*
  *R. sylvatica*, *656*, 1145
*Randallia ornata*, *685*
*Rangifer tarandus*, *712*, 1167–1168
Ranvier boğumları, 956
Raportör genler, 390–391
Ras proteini, 136, *137*
Ras sinyalizasyon yolu, 144
Raschke, Klaus, 749
Rastgele dağılım, 1170
Rastgele olmayan çiftleşme, 451
Raven, Peter, 1192
RB engelleme, 214
RB protein, 231–232
Reaksiyon merkezi, 195
Reaksiyona girenler, 30
Redi, Francesco, 65
Redoks reaksiyonları
  fotosentez ve, 191
  tanımı, 170–171
Refleksler, 988–989
Refraksiyon periyodu (aksiyon potansiyeli), 954
Refraksiyon periyodu (seksüel), 917
Regülatif gelişme, 928
Reissner zarı, *972*, 973
Rejenerasyon, 900–901
Rekabet
  genel bakış, 1186, *1187*, 1198
  sonuçları, 1198–1200
Rekabette dışlama, 1198
Rekombinant DNA
  genlerin klonlanması, 389
  hücrelere genlerin sokulması, 389–390
  klonlama için DNA kaynakları, 392–393
  raportör genler, 390–391
  tanımı, 387–388
Rekombinant fenotipler, 244
Rekombinant frekansları, 254
Rekombinant kromatidler, 226
Rektum, 1076, *1077*
Ren geyiği, 1167–1168, 1175
Renal arter, 1100, *1101*
Renal diyaliz, 1105–1107
Renal medulla, 1100, *1101*, 1102, 1104
Renal piramitler, 1104
Renal ven, 1100, *1101*
Renin-anjiotensin-aldosteron sistemi (RAAS), 1107, *1108*
Renin, 1107, *1108*
Renk körlüğü, 981
  kırmızı-yeşil, *258*, 259
Renklenme, aposematik, 678–679, 1189–1190
Renkli görme, 981
*Repenomamus giganticus*, 533
Replikasyon çatalı, 281, 283
Replikasyon kompleksi, 211, 279, 283
Replikasyon orijini (*ori*), 279, 283
Replikatör ilk hipotez, 70–71
Replikon, 389
Repressör proteinler, 350, 361
Reseptör aracılıklı endositoz, 123–124
Reseptör potansiyeli, 966
Reseptörler
  *bakınız özgül çeşitleri*
  duyu iletiminde, 965, *966*
  G protein-bağlantılı, 134–135
  inhibitörler ve, 133
  iyon kanalları, 133–134
  kütle eylem yasası ve, 132
  özgüllüğü, 132
  protein kinaz reseptörleri, 134
  reseptör proteinler, 123
  sitoplazmik, 135–136
  sınıflandırma, 133
Reservoirs, 1238
Resiprokal çaprazlamalar, 237
Respiratuar distres sendromu, 1035
Restorasyon ekolojisi, 1252–1253
Restriksiyon endonükleazları, 323–324, 387–388
Restriksiyon enzimleri, 323–324, 367
Restriksiyon fragment uzunluk polimorfizmi (RFLP), 331–332
Restriksiyon sindirimi, 323
Retikulum (börkenek), 1084
Retiküler aktive edici sistem, 989
Retiküler sistem, 989
Retina
  alıcı alanları, 995, *996*
  bilgi akışı, 981–982
  fotoreseptörleri, 980–981
  omurgalılarda, 980–982
  yerleşimi, 979
Retinal, 552–553
Retinoblastoma proteini, 209–210, 214, 362
Retinol, *1073*
Retinula hücresi, *979*
Retrotranspozonlar, 379, *380*, 509
Retrovirüsler, 296, 346
Revers transkripsiyon, 296, 557
Revers transkriptaz, 346, 557
Rezidüel volüm (RV), 1033
Reznick, David, 1174
RFLP. *Bakınız* Restriksiyon fragment uzunluk polimorfizmi
*Rhagoletis pomonella*, 488
Rhcg proteini, *1105*
*Rhea pennata*, 1150
*Rheobatrachus silus*, *692*
Rhizaria, *562*, *563*, 582
*Rhizobium*, 551
Rhizobium, 764–765, 768
Rhizom , 596, 809
*Rhizophora mangle*, 1213
*Rhizopus stolonifer*, 640
Rhizosfer, 1198
*Rhodnius*, *560*
Rhodopsin, 976, *977*
*Rhogeessa*, 484
Rhynchosöl, 673
*Rhynia*, 588
Rhynie çört, 588
Rhyniophyta, *588*, 596
Riboflavin, *1073*
Ribonükleik asit (RNA)
  baz eşleşmesi, 62–63
  canlıların kökeni *70*, 71
  DNA'dan ayırt edilmesi, *63*
  DNA'dan farklılıkları, 294
  hidrojen bağları, 63
  nükleotidler, 61, *62*
  yapısı, *62*
Ribonükleotidler, 62
Riboz, 61, 69
Ribozimler, 71, 156
Ribozomal RNA (rRNA), 294
  *Bakınız* Ribozomlar
Ribozomal RNA genleri, *380*
  prokaryotik filogeniler ve, 545
  tekrarlı diziler olarak, 378–379
  uyumlu evrim, 511
Ribozomlar
  bitki hücreleri, *87*
  eşey-bağlantılı genler ve, 259
  hayvan hücreleri, *86*
  ökaryotik hücreler, 84, 85
  prokaryotik hücreler, 82, 85
  translasyonda, 306–308
  yapı ve işlev, 306
Ribuloz 1,5-bisfosfat (RuBP), 200
Ribuloz bisfosfat karboksilaz/oksijenaz (rubisco), 200, 202–203
Ribuloz monofosfat (RuMP), 200
Rice, William, 481
*Rickettsia prowazekii*, 373, 508
Ridley–Ağaç Kondor Koruma Yasası, 1257
Rifampin, 290
*Riftia*, *676*
Rigor mortis (ölü katılığı), 1010
Risk maliyetleri, 1124
Ritim yöntemi, *918*
Ritossa, Ferruccio, 49
Ritüeller, insan, 716
Rizoid, 596, 629
RNA dünyası, 70, 71
RNA interferans (RNAi), 395, 818
RNA polimeraz II, 353, *354*
RNA polimeraz
  ortak özellikleri, 296
  transkripsiyonda, 296, *297*, 298
RNA primer, 279, *280*
RNA retrovirüsler, 556–557
RNA splayzı, 303
RNA virüsleri
  bitki bağışıklığı, 818
  negatif anlamlı tek zincirli, 555, *556*
  özellikleri, 295–296, 346
  pozitif anlamlı tek zincirli, 556, *557*
  retrovirüsler, 556–557
RNA-bağımlı RNA polimeraz, 555
RNA. *Bakınız* Ribonükleik asit
RNAi. *Bakınız* RNA interferans
Rodentia, *712*
Rokfor peyniri, 641
Romatoid artrit, 879, 895
Rooibos, 1256
Rosie the Ribeter, 1006
Rotasyonal segmentasyon, 926–927
Rothamsted Deney İstasyonu, 1207
Rotiferler, *659*, *669*, 672–673
Royal Ulusal Park, *1206*
rRNA genleri, 378–379, *380*
rRNA. *Bakınız* Ribozomal RNA
RU-486, *918*
Ruben, Samuel, 190
Rubisco. *Bakınız* Ribuloz bisfosfat karboksilaz/oksijenaz
Ruffini uçları, 971
Rumen (işkembe), 554, 1084
Russell, Liane, 359
Rüya görme, 999–1000
Rüzgar modelleri
  küresel, 1142–1143
  okyanus dolaşımı ve, 1143, *1144*
Rüzgar, göllerde turnover ve, 1226
Ryanodin reseptörleri, 1011, 1012

## – Q –

$Q_{10}$ faktör, 838–839
Quechua, 814
Quiring, Rebecca, 426

## – S –

S fazı, 213
*S* lokus, 799
*S* orbitali, 24
Sabit bölgeler, immünoglobulinler, 886, *892*
*Saccharomyces*
  *S. cerevisiae*, *376*, *629*, 641, 937–938
  *S. pombe*, *376*
*Saccoglossus kowalevskii*, *697*
Saçak çiçekler, 451
Saçak kök sistemi, *721*, 722
Saççimi, 1145
Safra tuzları, 878, 1081, 1083
Safra, 1081, 1082
Safrakesesi, *1077*, 1081, 1082
Sağ karıncık, *1051*, 1052
Sağ kulakçık, 1051
Sağırlık, 974
Sakin merkez, 730
Sakmann, B., 951
Sakral bölge, 993, *994*
Sakrum (kuyruksokumu kemiği), *1019*

Salamone, Daniel, 399–400
Salgı(bitkiler), 730
Salgınlar, 1218
Salıcı hormonlar, 861
Salıcılar, 1115–1116
Salisilik asit, 818, 879
*Salix*, 818, 879
Sallanma dansı, 1132, *1133*
*Salmonella*, 373, 555
  *S. typhi*, *884*
  *S. typhimurium*, 551
Salt, George, 481
*Salvinia*, *603*
Salviniaceae, 604–605
Salyangozlar, 1019
Sanger, Frederick, 368
Saprofitler, 1074
*Saprolegnia*, *563*, 578, 579
*Sarcophilus harrisii*, *711*
Sarcopterygia, 703, *704*
*Sarcoscypha coccinea*, *641*
Sargasso Denizi, 578
*Sargassum*, 578
Sarı denizyıldızı, 1209
Sarı desenli yaban arısı, *688*
Sarı karınlı kurbağa, 492–493
Sarin (sinir gazı), 162
Sarkomer, 1008–1009, *1016*
Sarkoplazma, 1010, 1011, 1055
Sarkoplazmik retikulum, 1010–1011, 1055
*Sarracenia*, *767*
  *S. purpurea*, 450
SARS. *Bakınız* Ani Akut Solunum Yetmezliği Sendromu
Sarmal uç, 603
*Sau3* enzimi, 367
Savan, 1154
Savunak davranışları, 1124–1125
Savunma cevabı, 874
Savunma mekanizmaları, 874
*SBE1* geni, 318
SBE1 proteini, 318
Scandentia, *712*
*Sceloporus*
  *S. jarrovii*, 1124
  *S. olivaceus*, *1173*
Schally, Andrew, 860
Schindler, David, 1235
*Schizosaccharomyces*, *508*
Schleiden, Matthias, 4
Scholander, Per, 747
Schopf, J. William, 73
Schulze, Franz, 645
Schwann hücreleri, 947
Schwann, Theodor, 4
Schweitzer, Mary, 38
*Scleria*
  *S. goossensii*, 453
  *S. verrucosa*, 453
Sclerotium, 584
*Scolopendra heros*, *683*
Scyphozoa , 662, 663
*Sebastes melanops*, 1180
*Secale cereale*, 721
Seçici geçirgen zar, 79, 114
Seçilebilir markör genleri, 389
Sefalizasyon, 649
Segment polarite genleri, 422
Segmentasyon biçimleri, 648
Segmentasyon genleri, 421–422
Segmentasyon. *Bakınız* Vücut segmentasyonu
Segmentasyon
  memelilerde, 926–927
  tam ve tam olmayan, 648
  tanımı, 648
  tipleri, 925–296
Seğirme, 1014–1015
γ-Sekretaz, 105, 106
Sekonder aktif taşıma, 121, 122
Sekonder bitki gövdesi, 729
Sekonder büyüme, 608, 729, 733–375
Sekonder hücre duvarı, 724
Sekonder lizozomlar, 91
Sekonder metabolitler, 820–821
Sekonder süksesyon, 1215
Sekoya, 435, 613
Sekoya, 613
Sekretin, 1085
Seksüel cevaplar, insan, 916–917
Seksüel davranış
  *Bakınız* Kur yapma davranışı; İnsan cinselliği
  sıçanlar, 1120
*Selasphorus rufus*, 1155
Selenyum, *1072*, 1236
Sellobiyoz, 51
Selülaz, 554, 1083–1084
Selüloz
  genel bakış, 53
  herbivorlar tarafından sindirimi, 1083–1084
  ön bağırsak fermentasyonu, 506
  primer hücre duvarlarında, 723
  prokaryotlar tarafından sindirimi, 554
  yapısı, *52*
Selvi, 774, 825
Semelpariti, 1173–1174
Semen, 909
Semenderler
  genel bakış, 705
  heterokroni, 430
  kodlama yapmayan DNA, *509*
  larval, *1027*
*Semibalanus balanoides*, 1200
Seminal sıvı, 911
Seminal vezikül kanalı, *909*
Seminal veziküller, *909*, 911
Seminifer tubüller, 910
*Senecio brassica*, 1147
Senkronize kas, 1018
Senozoik çağ, *520–521*, 533
Sentimorgan (cM), 255
Sentrik füzyon, 484, *485*
Sentriyoller
  hayvan hücreleri, *86*
  iğ ipliği aygıtında, *218*
  sentrozom ve, 216
  tanımı, 97
  yumurta, 923, 924
Sentromerler, 215, *223*
Sentrozom, 216, 217, *218*, 923
Sepaller, *611*, 616, 796
Separaz, 219
Sepsis (kan zehirlenmesi), 879
Septum, 629
Septumlu hifler, 629
*Sequoia*, 747
  *S. sempervirens*, 745
*Sequoiadendron giganteum*, *612*
Sera etkisi, 373, 552
Sera gazları, 1224, *1225*
Serbest çalışan saat, 1128
Serbest enerji
Serbest radikaller, 321
Serbest-hava konsantrasyonunu zenginleştirme (FACE), 189, 190
Serebellum, *946*, 987
Serebral korteks
  kıvrımlaşma, 992
  tanım, 988, 990
  uyku ve rüya, 999–1000
Serin, *43*, 202
Serotonin, 959, 961
Sersem fide hastalığı, *776–777*
Sert derili semender, 459–460
*Sertella septentrionalis*, *671*
Sertoli hücreleri, 910, *911*, 912
Servikal kapak, *918*
Serviks bölgesi, *994*
Serviks kanseri, 209–210, *231*
Serviks, 912, 916
Ses kutusu, 1035
  *Bakınız* Larinks
Ses perdesi, 974
Sesil organizmalar, 651
  besin elde etme ve, 756
  dispersal, 655
Sessiz baz değişimi, 505
Sessiz mutasyonlar, 317, 318, *319*
Sfigmomanometre, 1053
Sfinkterler
  İdrar boşaltımıyla ilgili, 1100
  Oddi sfinkteri, 1082
  sindirim sistemi, 1078–1079, *1080*
Shannon çeşitlilik indeksi, 1210–1211
Sherman, Paul, 1137
*Shigella*, 373
Shine–Dalgarno dizisi, 307
Shine, Richard, 434
Shotgun sekanslama, *367*, 368
Shull, George, 250
Sıcak çöller, 1151
Sıcak gölcükler, 69
Sıcak kaynaklar, *537*
Sıcak noktalar, 1159, 1251–1252
Sıcaklık-bağımlı eşey saptanması, 433–434
Sıcaklık
  *Bakınız* Vücut sıcaklığı; Termoregülasyon
  bazal metabolik hız ve, 844–845
  çiçeklenmenin uyarılması, 808
  ekstremlere bitki adaptasyonları, 826–827
  enzimler üzerine etkisi, 165
  hayvanlar tarafından uyum, 839
  ısı çıkarıcı, 832–833
  küresel modelleri, 1142
  mantarlar ve, 630
  proteinler üzerine etkisi, 48
  $Q_{10}$ faktörü, 838–839
  suda solunum gazlarının değişimi ve, 1028
  termal stres ve sıcak çarpması, 832
Sıçan sarkoma tümörü, 136
Sıçanlar
  alkolizm çalışmaları, 342–343
  kontrol etme, 1181
  seksüel davranış, 1120
Sıçrar kılkuyruk, *686*, 687
Sıçrar kuyruklar, 686–687
Sıfır hipotezi, 15
Sıfır populasyon büyümesi, 1173
Sığır, 554
Sığırlar, transjenik, 400
Sıkı bağlantılar, 112–113
Sıkı kemik, 1020, 1021
Sıkıcı halka, 633
Sınıf (Linnae sınıflandırması), 477
Sınıf değiştirme, 893–894
Sınıf I MHC, 888, 889, *890*
Sınıf II MHC, 888, 889, *890*
Sınıflandırma
Sınır etkisi, 1247
Sınırlı büyüme, 728, 803
Sınırsız büyüme, 728, 803
Sıradağlar, yağmur gölgelemesi, 1157
Sıralı hermafroditler, 907
Sıtma tedavisi
  kinin, 624, 814
  *Artemisia annua*, 814–815
Sıtma, 570–571
Sıvı mozaik model
  dinamik özelliği, 109–110
  genel bakış, 106, *107*
  lipidler, 106–108
  zar proteinleri, 108–109
  zar-ilişkili karbonhidratlar, 110
Sıvıyla beslenenler, 1074
Sızdırıcı kanallar, 951
*siamois* geni, 932
Siamois transkripsiyon faktörü, 932
Sierra Madre Occidental, 1155
Sifonlar, midyeler, *677*
Sigara dumanı, 323
Sigara içme, amfizem ve, 1035
Sigara öksürüğü, 1035
*Sigmoria trimaculata*, *683*
Sikaslar (Cycadophyta), *590*, 612
Siklik AMP (siklik adenozin monofosfat; cAMP)
  epinefrin tarafından aktivasyonu, 135
  hedefleri, 138–139
  ikincil mesajcı olarak, 138
  işlevi, 65
  yapısı, *139*
Siklik GMP (cGMP), kan damarlarındaki düz kasların gevşemesinde, 140, *141*
Siklik guanozin monofosfat. *Bakınız* Siklik GMP
Siklin-bağımlı kinazlar (Cdk'ler), 214–215
Siklin-Cdk, 219
Siklinler, 214–215, 362
Siklosporin, 891
Silahlanma yarışı, 1188
Sildenafil (Viagra), 140–141
*Silene vulgaris*, *796*
Silier kaslar, *979*, 980
Silikatlar, 69
Silikon mikroçipleri, 395
Silis, 577
Siller
  Lophotrochozoa üyeleri, 668
  motor proteinler ve hücre hareketi, 98
  protistler, 567
  rotiferler, 672
  silliler, 576
  yapı ve işlev, 97, *98*
Silüriyen periyodu, *520–521*, 528, 595
Simberloff, Daniel, 1213
Simbiyontlar, 101
Simbiyoz
  alglerle, 93, *94*
  *Bakınız* Endosimbiyoz
  mantarlar ve, 633
  mikoriza, 762
Simetri, vücut planında, 649
Simian bağışıklık yetersizliği virüsü (SIV), *474*
Simpatik bölüm, 993–994
Simpatrik türleşme, 486, 488
Simplast, 145, 743–744
Simplastik hareket
  floem özsuyu, 752
  su, 743–744
Simporterlar, 121, 1083
Sinapomorfiler, 467
Sinaps, 226
Sinapslar, 945
  elektriksel, 959
  iyonotropik ve metabotropik, 958–959
  nörotransmitterlerin temizlenmesi, 960–961
  tipleri, 956
  uyarıcı ve inhibe edici, 958
Sinaptik aralık, 956, *957*
Sindirim enzimleri, 1076, *1083*
Sindirim kofulu, 567–568
Sindirim sistemleri
Sindirim
  *Bakınız* Sindirim kanalı; İç sindirim
  etkileyen hormonlar, 1085
  sindirim enzimleri, 1076, *1083*
SINE (kısa serpiştirilmiş elemanlar), 379, *380*
Sinekler
  göz gelişimi ve *eyeless* geni, 426–427, *428*
  tozlaştırıcı olarak, *798*
Sinerjitler, 796, *797*, 799, 800
Singami, 592, *593*
Sinir ağları, 661, 944, *945*, 1078
Sinir dokusu, 837
Sinir gazları, 162
Sinir impulsları. *Bakınız* Aksiyon potansiyelleri
Sinir sağırlığı, 974
Sinir sistemi
  *Bakınız* Beyin; Merkezi sinir sistemi; Çevresel sinir sistemi
  endokrin sistemle etkileşimleri, 858–861
  glia, 947–948
  hücre tipleri, 944

kan glukozu ve, 1086
memelilerdeki işlevsel organizasyonu, 986, *987*
nöronların özellikleri, 945–947
otonom, 993–994, 1012
Sinir-kas kavşakları, 956, *957*, 1010
Sinirler, 944
Sinoartriyal düğüm, 1053, 1054, *1055*
Sinonim baz değişimi, 505, 506, 507
Sinonim olmayan baz değişimleri, 505, 506, 507
Sinsitiyum, *925*, 926
Sinyal iletim yolları, 128
*Bakınız* Bitki sinyal iletimi
basamaklar, 132
elemanları, 130–132
özgül olmayan savunmalar ve, 879–880
sinyal kaynakları, 129–130
tanımı, 129
Sinyal iletimi
DNA üzerindeki etkisi, 144
doğrudan ve dolaylı, 136
enzimler üzerine etkisi, 143
iyon kanalları üzerine etkisi, 142–143
kalsiyum iyonları ve, 140
nitrik oksit ve, 140–141
regülasyon, 141
Sinyal reseptörleri. *Bakınız* Reseptörler
Sinyal sekansları, 310–312
Sinyal tanıma partikülleri, 311
Sinyaller
enzimler üzerine etkisi, 143
iyon kanalları üzerine etkisi, 142–143
kaynakları, 129–130
sinyal iletim yollarındaki, 130–131
*Siphonaptera*, *686*
Siphonophora, 661–662
*Siphonops annulatus*, *705*
Sirenia, *712*
Sirius Passet, 527
siRNA, 395
Siroz, 1058
Sis, 1234
Siste-güneşlenen kınkanatlı, 1151
Sistein, *43*, 44
Sistem biyolojisi, 161
Sistematikçi, 12
Sistemik dolaşım
amfibiler, 1049
balıklar, 1048, 1049
elemanları, 1048
kuşlar ve memeliler, 1050
sürüngenler, 1050
Sistemik kazanılmış dayanıklılık, 818
Sistemik lupus eritematozis (SLE), 895
Sisternalar (tekili sisterna), 90, 91
Sistik kanal, 1081, 1082
Sistol, 1052, 1053
Sitogenetik, 223
Sitokin fırtınası, 440
Sitokinez, 210
bitki hücreleri, 723
eşit olmayan (*bakınız* Sitoplazmik ayrılma)
genel bakış, 219–220
prokaryotlar, 211
Sitokininler, *775*, 784–785
Sitokinler, 876, 878
Sitokrom *c* oksidaz, 178, *179*
Sitokrom *c* redüktaz, 178, *179*
Sitokrom *c*, 178, *179*, *502–503*
Sitokrom oksidaz geni, 327
Sitoplazma içerisine sperm enjeksiyonu (ICSI), 919
Sitoplazmik akış, 584
Sitoplazmik asimetri ve, 414
ara filamentler, 96
işlevlerinin ispatlanması, 98–99
mikrofilamentler, 95–96, *97*
mikrotubüller, *96*, 97
ökaryotik hücrenin evrimi ve, 565
ökaryotlardaki işlevsel rolü, 84
prokaryotik hücrelerin, 84
rolleri, 95
Sitoplazmik asimetri ve, 414
yapı ve işlev, 95–96, *97*
Sitoplazmik ayrılma, 413–414
Sitoplazmik belirleyiciler, 414
Sitoplazmik dineyin, 219
Sitoplazmik kalıtım, 259, *260*
Sitoplazmik köprüler, 902, *903*
Sitoplazmik reseptörler, 133, 135–136
Sitosöl, prokaryotik hücrelerin, 82
Sitotoksik T hücreler ($T_c$ hücreler), 888, 889, *890*
Sitozin deaminasyonu, 321
Sitozin
baz eşleşmesi, 63
Chargaff kuralı, 273
deaminasyon, 321
DNA'da, 272–273
metillenme, 322, 356
nükleik asitlerde, 62
Sitrat, *176*, 177, 187
Sitrik asit döngüsü
allosterik düzenleme , 186–187
basamakları, 175–177
düzenleme, 177
enerji dinamikleri, *175*
enerji verimi, *183*
Sitrik asit
bitki kökleri tarafından dışarıya verilen, 762
sitrik asit döngüsü, *176*
Situs inversus, 922–923
Siyah ayılar, 1149
Siyah ekmek küfü, 640
Siyah gövde pası, 632
Siyah idrar, 291–292
Siyah karınlı tohumkırıcı, 453
Siyah kayabalığı, 1180
Siyam kedileri
"nokta kısıtlamalı" kürk desenleri, 252
pleiotropi, 250
Siyanid, 458, 823
Skinner, B. F., 1114
Sklera, 979
Sklerenkima, 726, *727*
Skleridler, 726, *727*
Skoog, Folke, 785
Skrapi, 329
Skrotum, 909–910
*Smilodon*, *1244*
*Sminthurides aquaticus*, *687*
Smith, Alan, 1221
Smith, Hamilton, 371
Smith, William, 519
Smithies, Oliver, 394
SNP markörleri, 331, 332–333
SNP. *Bakınız* Tek nükleotid polimorfizmi
Sodanın bikarbonatı, 35
Sodyum hidroksit, 33
Sodyum iyonları
Sodyum kanalları
aksiyon potansiyelleri ve, 953–954, 955
akson tepeciği, 958
*Bakınız* Voltaj kapılı sodyum kanalları
çubuk hücrelerinde ışık absorbsiyonu ve, 978
pacemaker potansiyeli ve, 1053
presinaptik zarda aktivasyon, 958
zar potansiyelleri ve, *949*
Sodyum klorür, 28
Sodyum taşıyıcılar, bağırsak epitelinde, 1083
Sodyum tripolifosfat (STPP), 1235–1236
Sodyum–potasyum ($Na^+$–$K^+$) pompası
aksiyon potansiyeli, 955
genel bakış, 121–122
zar potansiyelleri, 949
Sodyum–potasyum ATPaz, 949
Sodyum
elektronegatifliği, *28*
hayvan beslenmesinde, *1072*
önemi, 22
Soğanlar, 809–810
Soğanlar, 809–810
Soğuğa karşı adaptasyonlar, 1145
Soğuk çöller, 1152
Soğuk sertleşmesi, 827
Soğuk yaraları, *556*
Soğuk zararı, 827
Soğutma eldiveni, 832–833
Sol karıncık, *1051*, 1052
Sol kulakçık, *1051*
*Solenopsis*, *527*
*Solidago*, *768*
Solowey, Elaine, 607
*Solucanların Faaliyetiyle Bitkisel Gübre Oluşumu* (Darwin), 654
Soluma, 846
Solungaç filamentleri, *1030*, 1031
Solungaç yayları, 1030, 1049
Solungaçlar (hayvanlar)
balık, 1030–1031
yumuşakça, 676–677
yüzey alanı, 1029
Solungaçlar (şapkalı mantarlar), 642
Solunum gazları
gazların kanda taşınması, 1037–1040
difüzyon, 1026–1028
solunumun geribildirimle düzenlenmesi, 1041–1042
oksijen ve karbondioksit, 1026
Solunum gazlarının alışverişi
balık solungaçları, 1030–1031
böcekler, 686
filler, 1025–1026
insan akciğeri, *1034*, 1035–1037
kısmi basınç gradiyenti ve, 1029
kuşlar, 1031–1032
solunum gazlarının kanda taşınması, 1037–1040
solunum organlarının yüzey alanı, 1029
solunum ortamları olarak hava ve su, 1027–1028
solunumun düzenlenmesi, 1040–1042
tidal ventilasyon, 1032–1033
yöneten fiziksel faktörler, 1026–1028
Solunum organları
balık solungaçları, 1030–1031
böcek trake sistemi, 1029–130
insan akciğerleri, *1034*, 1035–1037
tidal ventilasyonla akciğerler, 1032–1033
yüzey alanı, 1029
Solunum zinciri
elemanlar ve çalışması, 178, *179*
genel bakış, 172, 177
yerleşimi, 178
Somatik hücreler, 222
Somatik mutasyonlar, 317
Somatomedinler, 860
Somatostatin, *858*, 861, 865
Somitler, *935*, 936
Somon balığı, 703
*Sonic hedgehog* geni, 436
Sonic hedgehog, 420, 936
Sonlandırıcılar, 300
Sonlandırma
transkripsiyon, *297*, 298
translasyon, 308, *309*
Sonösitik hifler, 629
Sonösitler, 579
Sonraki-hiperpolarizasyon, 954
Soredium, 634
Sorenson indeksi, 1211
Soricomorpha, *712*
Sorus, 604
Sosyal davranış, 1133–1137
*Sosyobiyoloji* (Wilson), 1133
Sosyobiyoloji, 1133
Soy ağaçları, 246–247
Soy hattı tür kavramı, 483
Soy içi üreme çöküntüsü, 250–251
Soy içi üreme
bitkilerde önlenmesi, 798–799
ile ilgili problemler, 250–251
Mendel tarafından uygulanan, 239
Soy seçilimi (kin seleksiyon), 1135
Soya sosu, 641
Söğüt, 818
Sölakantlar, 703, *704*
Sölom, 667–668, 1096
Sölomat, 650
Sönmüş akciğer, 1036
Sömürü rekabeti, 1198–1199
Sparta, 873
Speaker, Andrew, 290
Spemann, Hans, 930–931
Sperm öldürücü jeller, *918*
Sperm-yumurta etkileşimleri, *904*, 905–906
Sperm
angiospermler, 799, 800
hayvan, 902
semen içerisinde, 909
sperm-yumurta etkileşimi, *904*, 905–906
spermatogenez, 902, 910
zigota katkısı, 923
Spermatidler, 902, *903*, *910*
Spermatoforlar, 705, 907
Spermatogenez, 902, *903*, 910
Spermatogonia (tekili spermatogonium), 902, *903*, *910*
Spermatozoa, *910*
Spermiogenez, 902
*Spermophilus beldingi*, *1136*
Sperry, Roger, 1000
*Sphaerechinus granularis*, *696*
*Sphagnum*, 600, *601*
*Sphenodon punctatus*, *707*
Spiküller, *653*, 658
Spina bifida, 935
Spinal refleksler, 988–989
Spinal sinirler, 987, 988
Spirakulumlar, 686, 1029, *1030*
Spiral segmentasyon, 648, 668–669, 926
Spiralia , 648, 668–669
*Spirobranchus*, *652*
Spiroketler, 541, *542*, 547
Spirometre, 1033
Splaysozom, 303
Spontan abortus, 917
Spontan jenerasyon, 65, 66
Spontan mutasyonlar, 320–321
Spor duvarları, 591
Sporangiofor, 638, 640
Sporangiyum, 583, 629
Sporangiyum, 638
ciğerotları, 599
eğreltiotları, 604
karasal bitkilerin yaşam döngüsü, 592, *593*
leptosporangiyat eğreltiler, 603
mantarlar, 630, *640*
plazmodial cıvıksı mantarlar, 584
Sporangiyumlar, kulüp mantarlarında, 642, *643*
Sporlar
döl almaşı, 223
haplontik yaşam döngüsü, 222
mantarlar, 630, 631–632
protistler, 572
siyanobakteriler, 548, *549*
tohumsuz damarlı bitkiler, 601
Sporofiller, 602
Sporofit
damarlı bitkiler , 594
döl almaşı, 573
gametofitle ilişkisi, *610*
iletim demetsiz kara bitkileri, 593, 594
kara bitkilerinin yaşam döngüsü, 592, *593*
tanımı, 223
Sporopollenin, 609

Sporositler, 573
Sporozoitler, *570*, 576
*Spriggina floundersi*, *528*
Squamata, 707
*SRY* geni, 257
SRY proteini, 257
St. Clair Gölü, 1177
St. Matthew Adası, 1167, *1175*
Stafilokok, 550
Stahl, Franklin, 276–278
Stalin, Josef, 236
Stamenler, *611*, 616, *617*, 796
*Stapelia gigantea*, *798*
Stapes (üzengi), *972*, 973, 974
*Staphylococcus*, 550
  *S. aureus*, 550
Starling kuvvetleri, 1059, *1060*
Starling, E. H., 1059
Stearik asit, 108
*Stenella longirostris*, *712*
Steno, Nicholas, 519
*Stephanoceros fimbriatus*, 673
Stereosilia
  işitme kıl hücreleri, *972*, 973, 974
  vestibüler kıl hücreleri, *975*
  yanal çizgi sistemi kıl hücreleri, *976*
Sterilizasyon, seksüel, *918*
Sternum, *1019*
  kuşların, 709
Steroid hormonlar, 56, *57*, 856
  *Bakınız* Eşey steroid hormonları
Sterol, *820*
Steward, Frederick, 408–409
Stigma, *611*, 616
Stile, *611*, 616
Stilet, 751
Stok, 811
Stolon, 809
  *Bakınız* Sürünücü gövde
Stoma bekçi hücreleri, 726, 733
Stoma çöküntüleri, 824
Stoma
  atmosferik karbon dioksit ve, 597, *598*
  function and operation of, 748–749
  genel bakış, 733
  land plants, 591
  mosses, 600
  photorespiration and, 203
STR markörleri, 331
STR. *Bakınız* Kısa tekrarlı diziler
Stramenopila, *562*, *563*, 577–579
Strasburger, Eduard, 745
Strata, 519
Stratosfer, 1224
Strepsiptera üyeleri, 666–667, *686*
*Strepsiptera*, *686*
*Streptococcus pneumoniae*, 267–268, *884*
Streptokinaz, 398
Streptomisin, 548
*Streptomyces*, 548
  *S. coelicolor*, 373
Streptophyta, 589
Stres cevabı, 866–867
Stres cevap elementi (SRE), 355
Stres cevap proteinleri, 355–356
Stres
  epigenetik değişiklikler ve, 358
  kortizol ve, 866–867
*Striga*, 626, 635, 768
*Striga*, 626, 768
Strigolaktonlar, 762, *763*, 768
Strobilus, 602
Stroma, 93, 196–197
Stromatolitler, 523, 539–540
*Struthio camelus*, *708*
Sturtevant, Alfred, 255
Su (bitkilerde)
  akuaporinler ve, 742
  alınımı, 740–742
  apoplastik ve simplastik hareket, 743–744
  *Bakınız* Ksilem öz suyu
  terlemenin stoma sayesinde kontrolü, 748–749
  tohumun su alması (imbibisyon), 774
  transpirasyon–kohezyon–gerilim transportu, 746–747
Su ayıları, 682
Su çıkış sifonu, 677, 679
Su damar sistemi, derisidikenliler, 695
Su giriş sifonu, 677
Su kanalları, 1103
  *Bakınız* Akuaporinler
Su kullanım etkinliği, 739–740
Su küfleri, 578–579
Su potansiyeli, 740–742, 825
Su rezervuarı, 1238
Su samurları, 711
Su ve tuz dengesi
  omurgalılar, 1097–1100
  *Bakınız* Boşaltım sistemleri
Su
  kalın bağırsaklarda emilimi, 1083
  ince bağırsaklarda emilimi, 1083
  sulu çözeltiler, 33–35
  kondensasyon reaksiyonları, 41–42
  akuaporinlerden difüzyonu, 118–119
  hidrolojik döngü, 1229–1230
  hidroliz reaksiyonları, *41*, 42
  iyonlar ile etkileşimi, 28–29
  iyonlaşması, 34
  kıldaki izotopları, 20–21
  Mars'da, 60, 61
  ozmotik hareket, 115–117, 1092–1093
  fiziksel özellikleri, 31–32
  polar kovalent bağlar, 27, 28
  asit ve baz olarak özellikleri, 33–34
  çözücü olarak, 32–33
  yapısı, 30
Su kırılması, 938
Suaygırları, 711
Submukoza, 1078
Substrat-düzeyinde fosforilasyon, 174
Substratlar
  enzim katalizli reaksiyonlarda, 157
  enzimlerle etkileşimler, 158–161
  reaksiyon hızı ve, 160, *161*
Sucul ortamlar
  canlıların dağılımı, 1163–1164
  kaybı, 1238
Suçiçeği, *556*
Sukkulent, 824
Sulak alan restorasyonu, 1253
Sulak alanlar, 1238
*Sulfolobus*, *4*, 552
Sulkus, 990
Sulston, John, 266
Sulu çözeltiler, 32, 33–35
Superior Gölü, 1229
Superior vena cava, 1051
Supireleri, 1125–1126
Suprakiyazmatik çekirdekler (SCN), 1128
Susturucular, 354
Suş 121, *551*
Sutherland, Earl, 137
Süberin, *731*
Sükraz, *1083*
Sükroz–proton simportu, 752–753
Sükroz, 50, *51*
Süksesyon
  döngüsel, 1216
  heterotrofik, 1216–1217
  kolaylaştırma ve inhibisyonun etkileri, 1215–1216
  yönelik, 1214–1215
Süksinat dehidrogenaz, 178
Süksinat, *176*
Süksinik asit, 69
Süksinil CoA, *176*, 177
Sülfat, 28
  toprak içine süzülmesi, 760
Sülfidril grubu, *40*
Sülfürik asit, 33, 1234
Sülük dal, 722
Sülükler, 676, 1076
Sümüklüböcek (hayvan), 679, 1189
Süngerimsi kemik, 1020, *1021*
Süngerimsi mezofil, 732, *733*
Süngerler, *1027*
  gastrovasküler sistem, 1046
  hayvan filogenisinde, *647*
  hücre tanıma ve adhezyon, 111
  süzerek beslenme, 652, *653*
  tanımı, 658–660
Sünnet derisi, *909*, 911
Sünnet, 911
Süperfisiyal segmentasyon, *925*, 926
Süpürge darısı, 823
Sürdürülebilirlik, 1238–1239
Sürekli donmuş toprak, 1147
Sürfaktan, 1035
Sürgün apikal meristemi
  embriyonik, 725
  genel bakış, 730
  yapraklar, 732–733
Sürgünler
  *Bakınız* Gövde
  Erken gelişme, *773*
  genel bakış, 721
  primer meristem, 731–732
Sürme hastalığı mantarı, 642
Sürüklenme
  bitkiler, 790–791
  hayvanlar, 1128
Sürüngenler
  archosaur, 708
  dolaşım sistemleri, 1049–1050
  gastrulasyon, 933–934
  genel bakış, 707–708
  su kaybından (kurumadan) kaçınma, 1098
  üreme, 908
Süspensor, 725, 800, 801
Süslü güvercinler, 443
Süzülme, idrar oluşumunda, 1098, 1099–1100
Süzüntü yiyiciler, 527, 651, 652, *653*, 1074
Svalbard Küresel Tohum Deposu, 719
*Synaptula*, *696*
Szostak, Jack, 72
Şahin güve kelebeği, *491*
Şahinler, 980
Şaman, 623
Şamdan, 1151
Şaparal, 1153
Şaperonin proteinleri, 311
Şaperonlar, 49
Şaraplık üzüm, 811
Şarbon, 549, 554–555
Şartlandırma, 1114–1115
Şartlı refleks, 1001, 1114, *1115*
Şaşılık, 940
Şef hücreler, 1079, *1080*
Şeker fosfatlar, 53
Şeker hastalığı (diabetes mellitus)
  atherosclerosis and, 1062
  genel bakış, 864
  Pima halkı ve, 1067–1068
  SNP, *382*
  tip I, 864, 895
  tip II, 864, 870
Şeker pancarı, 721
Şekerkamışı kurbağası, 1181, 1249
Şempanze, 713, 714
  AIDS ve, *465*
  beslenme davranış biçimi, 1126
  genom, 64
Şemsiye şeklinde , *617*
Şiddetli akut respiratuar sendromu (SARS), 373
Şilomikronlar, 1083, 1086
Şirden (abomasum), 1084
Şişe hücreleri, 929, *930*
Şnorkel, 1025
Şubeler (Linnae sınıflandırması), 477

– T –

T DNA, 390
T hücreleri
  *Bakınız* Sitotoksik T hücreleri; Düzenleyici T hücreleri; T-yardımcı hücreleri
  DNA yeniden düzenlenmesi ve klonal seçilim, 882–883
  hücresel bağışık cevap, 882, 888–889, *890*
  özgüllük, 880
  timüs ve, *875*
T hücresi reseptörleri, 876, 882, 888, *889*, *890*
T lenfositler, *876*
T tubülleri, 1010, 1012
T-yardımcı ($T_H$) hücreler, 882, 885, 888, 889, *890*, 895–896
Tabakalı epitel, 836
*Tachyglossus aculeatus*, *710*
Taç eğreltiler, *603*
Taç gali, 390, 551
Taçlı lemur, *714*
*Taeniopygia guttata*, 455
*Taeniura lymma*, *459*
Tahıl
  *Aspergillus* mantarları, 641
  *Bakınız spesifik tahıllar*
  yarı cüce, 771–772
Takas rüzgarları, 1143
Takım (Linnae sınıflandırması), 477
Takımyıldızlar, hayvan navigasyonu ve, 1130
Taksi şoförleri, 985
Taksol, 232, 623
Takson (çoğulu taxa), 465–466, 477
Taksonomi, 1160, *1161*
Talamus, 987, 989
α-talasemi, 299
β–talasemi, 303
Talassemi, 320
Tam başkalaşım, 688
Tam çiçekler, 616, 618, 796
Tam çiçekler, 796
Tam olmayan segmentasyon, 648, *925*, 926
Tam sayım, 1169
Tam segmentasyon, 648, 925
Tam sindirim kanalı, 660
Tamamlayıcı diyetler, 1071
Tamarinler, 1134–1135
Tamponlar, 34–35
  böbrekler ve, 1104–1105
Tanenler, *820*
Tanganyika Gölü, 457
Tanıma dizisi, 323, 353
Tarak, 660
Taraklı hayvanlar, *647*, 649, *659*, 660–661
Taraklı hayvanlar, 660–661
Tarantulalar, *684*
Taramalı elektron mikroskobu (SEM), *5*, 81
*Taraxacum officinale*, *1195*
Tardigradlar, *659*, 682
Tarım alanı, 1238
Tarım
  biyoteknoloji ve, 400–402
  ekolojik boyutları, 1238
  insan tarafından geliştirilmesi, 716
  monokültürler ve polikültürler, 1218
  poliploid bitkiler ve, 229
  vejetatif üremenin önemi, 810–811
*Taricha granulosa*, 459–460
Tarsal kemikler, *1019*
*Tarsius pumilus*, 1245
*Tarsius pumilus*, 1245
Tasmanya canavarı, *711*
Taş hücreler, 726
Taşıma kapasitesi, 1175
Taşıyıcı proteinler
  kolaylaştırılmış difüzyonda, 119, *120*
  pasif taşımada, 114
  tanımı, 117
Taşıyıcılar, 259
Taşsinekleri, *686*
Tat protein, 346

Tat tomurcuğu duyu hücreleri, 970
Tat tomurcuğu gözeneği, *970*
Tat tomurcukları, 969–970
Tatarcık, 1170
Tatlı patates- mısır ikili kültürü, 1218
Tatlı patates, *721*
Tatlı reseptörleri, 970
Tatlısu komüniteleri, çeşitlilik modelleri, 1211
Tatlısu ortamları, 1164, 1225–1226
Tatma, 969–970
Tatum, Edward, 260, 292
Tautomerler, 321
Tavşanlar
  "nokta kısıtlamalı" kürk desenleri, 252
  kürk renginin kalıtımı, 248
  sindirim sistemi, *1076*
Tavuk yumurtası, 908, 933–934
Tavuk
  ayak parmakları arasında dokunun yokluğu, 430, *431*
  ekstraembriyonik zarlar, 937–938
  genom, *376*
*Taxus brevifolia*, 623
Tay-Sachs hastalığı, 92
Tayga, 1148
Taylor Buzulu, 536
Taylor, Thomas "Grif," 536
Tazılar, 365–366
*Tegeticula yuccasella*, *1195*
Tehlike altındaki türler, 1246
Tehlikedeki Türler Yasası, 1242
Tehlikedeki türler, 1246
Tehlikedeki Türlerin Uluslararası Ticaretine İlişkin Sözleşme (CITES), 1254
Tek çekirdekli kas hücreleri, 1012
Tek iplik bağlayıcı proteinler, *280*, 281
Tek nükleotid polimorfizmi (SNPs)
  genel bakış, 325
  haplotip haritalamada, 381
  insan genom taramaları ve hastalıklar, *382*
  kullanılması ve önemi, 332–333
Tek yumurta ikizleri, 358, 928
Tek yumurta ikizleri, 928
Tekrarlanan diziler, 378–380
Teksas dikenli kertenkelesi, *1173*
Teksas Longhorn sığırı, 453
Tektoriyal zar, *972*, 973
Telensefalizasyon, 988
Telensefalon, 987, 988, 989, 990
Telofaz
  mayoz I, *225*, *227*
  mayoz II, *225*
  mitoz, 219
Telomeraz, 284
Telomerler, 283–284, 284
*Teloschistes exilis*, *633*
Tembelhayvanlar, 1156
Temel doku sistemi, 726
Temel meristem, 730, 731
Temel niş, 1200
Temiz Hava Yasası 1990, 1234–1235
Temporal lob, 990, *991*
Tendonlar, 1022
Tentaküller, 679
*teosinte branched 1 (tb1)* geni, 736
Teosinte, 736
Tepal, 616
Tepegözler, 707
Ter bezleri, memelilerin, 709
*ter* bölgesi, 211
Terapötik kürtaj, 917, 919
Tercihli gen dönüşümü, 511, *512*
Tere. *Bakınız Arabidopsis thaliana*
Terleme, 846
Termal sınıflandırma sistemleri, 839
Termal stres, 832
  *Bakınız* Sıcaklık stresi
Termal yalıtım, 845–846
Terminal tomurcuklar, *721*, 722, *729*
Terminal transferaz, 893
Termitler, *686*, 1154
Termodinamiğin ikinci yasası, 150–152
Termodinamiğin ilk yasası, 150, *151*
Termodinamik yasaları
  birinci yasa, 150, *151*
  ikinci yasa, 150–152
Termofiller, 547, 552
Termogenin, 181, 845
Termoklin, 1226
Termonötral zon, 844, 845
Termoregülasyon
  ateş, 847
  balıklar, 843
  davranış, 840–841
  ektotermlerde ısı üretimi, 843, *844*
  endotermler, 845–846
  endotermlerde metabolik ısı üretimi, 839–840
  enerji bütçeleri, 841–842
  evaporasyon, 846
  hipotermi ve hibernasyon, 847–848
  memelilerin termostatı, 846–847
  sıcaklıktaki değişiklikler cevaplar, 840–841
  termal sınıflandırma sistemleri, 839
Termoreseptörler, 965, *966*
Ters akımla çoğaltma, 1102
Ters akış, 1031
Ters akışla ısı alışverişi, 843
Tersine genetik, 330–333
Tersinir inhibisyon, 162, *163*
Tersinir reaksiyonlar, 33
Tersiyer periyot, *520–521*, *531*, 533, 615
Tesadüfi değişimler, 501
Tespit edilmiş alleller, 446
Test çaprazlaması, 242–244
Test-tüpü bebeği, 919
Testis, *858*, 902, 909, 910
Testosteron reseptörü, 854–855
Testosteron
  bir steroid hormon, 851, 856
  erkek seksüel işlevi, 911, 912
  genel bakış, *858*
  kan konsantrasyonu, 868
  kaynağı, 867
  kuş ötüşlerinin kontrolü, 1122
  seks steroid sentezinde, 433
  sıçanlarda seksüel davranış, 1120
  yapısı, *57*, *866*
Tetanos (hastalık), 555, 957
Tetanos (kas kasılması), 1015
Tetradlar, *224*, 226
Tetraiyodotironin, 862
*Tetraopes tetraophthalamus*, *1190*
Tetraploid, *488*
Tetrapodlar, 703
Tetrodotoksin (TTX), 459–460, 513
TFIID proteini, 353
*Thalassarche chrysostoma*, *1130*
*Thalassiosira*, *508*, *563*
Thaliacea , 699
Thalloid gametofitler, 599
Thallus, 634
*Thalspi caerulescens*, 828
*Thamnophis sirtalis*, 459–460
*Thermoplasma*, 553
*Thermotoga maritima*, 546
*Thermus aquaticus*, 82, 286
Theropodlar, 708
Thioredoksin, 202
Threonin, *43*
Thysanoptera (ekinbiti), *686*
*Thysanoptera*, *686*
*Thysanura*, *686*
Thysanura, *686*, 687
Tıbbi kürtaj, 917, 919
Tıbbi sülükler, 676
Tıp
  bitkiler ve, 623–624
  biyoteknoloji ürünleri ve, 398–400
  DNA mikroarray teknolojisi ve, 395–396
  genomik ve, 381–382
  moleküler evrim çalışmaları ve, 514–515
Tırpana balıkları, 459, 701, *702*
Tırtıllar, 655, 688
Ti plazmid, 390
Tiamin, 1073
Tibia, *1019*
Tidal ventilasyon, 1032–1033
Tidal volüm (TV), 1033
Tiflosöl, *1077*
Tifo, 873
Tifüs, 373
Tijuana Estuari, 1253
*Tiktaalik roseae*, *704*
Tilakoid zarlar
  fotofosforilasyon, 198
Tilakoidler, 93
Till, James, 411
Tilman, David, 1217
Timidin kinaz, 271, *272*
Timin
  5-metilsitozin ve, 322
  baz eşleşmesi, 63
  Chargaff kuralı, 273
  DNA'da, 272–273
  nükleik asitlerde, 62
  ultraviyole radyasyonu ve, 322
Timosin, *858*
Timpanik zar, *972*, 973
Timsahlar, 708, 1257
Timüs, *858*, *875*
Tinbergen, Niko, 1115, 1116
Tipe I diyabet, 864, 895
Tipe II diyabet, 864, 870
Tiroglobulin, 862
Tiroit bezi, *858*, 861–864
Tiroit-uyarıcı hormon (TSH), 862–863, 1122
Tiroksin, 856, *858*, 861–863, 1236
Tirotropin-salıcı hormon (TRH), 861, 862–863
Tirotropin, *858*, 860, 862–863
Tirozin, *43*, 1071
Titin, 1009
Titrek kavak, 810
Titreme olmadan ısı üretimi, 845
Titreyerek ısı üretimi, 845
Tiyol, *40*
*Tmesipteris*, 603
Tohum bankaları, 719–720, 736
Tohum kılıfı, 611, 800
Tohum yaprağı, 620, 725
Tohumlar
  absisik asit ve gelişme, 801
  çimlenme, 773, 774, 777–778
  dormansi, 773, 774, 801
  en eski çimlenmiş, 607
  genel bakış, 610–611
  gibberellinler ve aleuron tabakası, 777–778
  kırmızı ve uzak-kırmızı ışığa duyarlılık, *789*
  kuruma, 801
  tanımı, 594
Tohumlu bitkiler
  ağaçlık, 611
  angiospermler, 615–622
  besin kaynağı olarak, 622–623
  bitkilerin filogenisinde, *595*
  büyük gruplar, *590*, 608, *609*
  erken fosil kanıtı, 608
  fosil kayıt, *609*
  gimnospermler, 612–615
  tıbbi önemi, 623–624
  yaprağın evrimi, 597
  yaşam döngüsü, 608–610
Tohumlu eğreltiotu, 608
Tohumsuz bitkiler
  belli başlı kladlar, 599–605
  fosil kayıt, 588
  iletim demetli, 601–605
Tokoferol, *1073*
Toksijenisite, patojenlerin, 554–555
Toksinler
  avcılar ve, 652–653
  *Bakınız özgül toksinler*
  nörotransmitterler ve, 957
Tokyo metro saldırıları, 162
Toll proteini, 879
Toll-benzeri reseptörler, 879–880
Tomurcuk pulları, *724*, 733
Tomurcuk taslakları, 732
Tomurcuklanma
  fungi, 630
  hayvanlar, 900, *901*
  kese mantarları, 641
  protistler, 572
Tomurcuklar
  *Bakınız* Apikal tomurcuklar; Aksiller (koltukaltı) tomurcuklar
  bitkiler, 722
  karayosunları, 600
*Tonicella lineata*, *678*
Tonik su, 814
Tonoplast (koful zarı), 723
Top-ve- soket eklem, *1021*
Toplam çevresel direnç (TPR), 1062
Toplama kanalı, 1101, 1104
Toplardamarlar (dolaşım sistemi)
  anatomi, *1059*
  içerisinden kan akışı, 1060–1061
  işlevi, 1048
Toprak bakterileri, azot tespiti, 762–766
Toprak çözeltisi, 756
Toprak oluşumunda ayrışma, 760
Toprak pH'sı
  bitkilerin etkisi, 762
  toprak nütrientleri üzerine etkisi, 761
Toprak profili, 760
Toprak solucanları
  anatomi, *675*
  boşaltım sistemi, 1096
  çiftleşme, *676*
  Darwin'in çalışması, 654
  dolaşım sistemi, 1047
  gangliyonlar, 944, *945*
  hermafroditlik, 907
  hidrostatik iskelet ve hareket, 1018–1019
  sindirim sistemi, *1076*
  vücut boşluğu, *650*
Toprak verimliliği, 760, 761
Toprak yeme, 1126, *1127*
Toprakaltı, 760
Topraklar
  bitkilerle ilişkileri, 759
  elemanları ve yapısı, 759–760
  oluşumu, 760
  suyla doymuşluğu, 825–826
Topuk kemiği, *1019*
Torasik kanallar, 875, 1061
Torpido evresi, 801
Torpil balığı, *499*
Tortu, 828
Tortul kayaçlar, 519
Totipotentlik, 76
  bitki hücreleri, 408–409
  zigotlar, 408
*Toxoplasma*, 576
*Toxostoma gutatum*, 1246
Tozlaşma sendromları, 1194–1196
Tozlaşma
  angiospermler, *611*, 615
  bir evrimsel adaptasyon, 798
  tanımı, *610*
Tozlaştırıcılar
  bitkilerde davranış izolasyonu ve, 490, *491*
  bitkilerle birlikte evrimleşme, 618–619
  çiçek rengi ve, 798
*TP53* geni, 319
TP53 protein, 319
*Trachelophorus giraffa*, *1159*
Tracheophyta, 589
  *Bakınız* Damarlı bitkiler
Trahom, 548
Trake (kuşlar), 1031, *1032*
Trake (nefes borusu), 1078, *1079*
Trake elemanları, 728
Trake sistemi, 1029–1030

Trakeidler, 589, 594, 613, *727*, 728
Trakeler (böcekler), 686, 1029–1030
Trakeoller, 1030
Transduksiyon, 345
  *Bakınız* Sinyal iletimi
Transdusin, *977*, 978
Transfeksiyon, 271, *272*, 389
Transfer RNA (tRNA)
  amino asit tanınmasında hata oranı, 305
  translasyonda, 295
  yapı ve işlev, 294, 304–305
  yükleme, 305–306
Transformasyon prensibi, 268
Transformasyon, 389
  *Bakınız* Genetik transformasyon
Transgenik organizmalar
  çiftliği, 399–400
  tanımı, 271
Transgenler, 397
Transkripsiyon başlatma kompleksi, 419
Transkripsiyon faktörleri
  gen takımlarının ifade edilmesi, 355–356
  genel bakış, 353–354
  sinyal iletiminin etkisi, 144
  yapısal motifler, 354, *355*
Transkripsiyon
  basamaklar, 296–298
  başla ve dur sinyalleri, *309*
  elemanları, 296
  genetik kod, 298–300
  HIV tarafından düzenlenme, 348
  intron ve ekzonlar, 300–301, *302*
  messenger hipotezi, 295
  ökaryotlarda başlaması, 353
  RNA polimeraz, 296, *297*, 298
  tanımı, 64, 294
Transkripsiyonal düzenleme
  DNA metilasyonu, 356–357
  kromatin yeniden biçimlendirme, 357–358
  ökaryot ve prokaryotların karşılaştırılması, *353*
  ökaryotlar, 352–356
  prokaryotlar, 348–351, *352*
Transkriptler, 295
Translasyon
  adaptör hipotezi, 295
  başla ve dur sinyalleri, *309*
  düzenlenme, 361–362
  poliribozomlar, 308, *309*
  ribozomlar, 306–308, *309*
  tanımı, 64, 294
  translasyondaki basamaklar, 306–308, *309*
  tRNA yapı ve işlevi, 304–305
  tRNA yüklenmesi, 305–306
Translokasyon (floeınde), 750–753
Translokasyon (kromozomal), 229, 320
Transmembran proteini, 109
Transınisyon elektron mikroskopisi, 81
Transpirasyon–kohezyon–gerilim transportu, 746–747
Transpirasyon, 746, 748–749
Transpozıbıl elementler, 372–373
Transpozonlar, 373, 374, *375*, 379–380
Transversiyonlar, 501
Travisano, Michael, 503–504
Treg, 888, 891
Trenç (yarılım vadileri), 522
*Treponema pallidum*, *547*
Trias periyodu, *520–521*, *530*, 532
*Trichinella spiralis*, *680*, 681
*Trichomonas*, *563*
  *T. vaginalis*, 581
*Trichoplax adhaerens*, 645
*Trichoptera*, *686*
Trichoptera, *686*, *688*
*Tridacna gigas*, *678*
*Trifolium repens*, 457–458
Trigliseritler
  bağırsaklardan emilimi, 1083
  genel bakış, 54–55
  sentezi, *54*
Triiyodotironin, 862
Trikomlar, 726
Trikosistler, 576–577
Trilobitler, 682–683
Trimetilamin oksit, 1095, 1098
*Triops longicaudatus*, *685*
*Triops longicaudatus*, *685*
Trioz fosfat dehidrogenaz, *173*, 174
Triploblastik hayvanlar, 648
Triploid çekirdek, 799
Tripsin, 1082
Triptofan, *43*, 351
Trisomi, 228–229
Trişinoz, 681
Triterpenler, *820*
*Triticum aestivum*, *622*
Trityum, 23
tRNA genleri, 378, *380*
tRNA. *Bakınız* Transfer RNA
Trofik düzey, 1205–1206
Trofik şelale, 1208–1209
Trofoblast, 926, *927*, 938
Trofosom, 675
Trokofor, 655, 668
Trombin, 1058
Trombosit kökenli büyüme faktörü, 215
Trombositler, 215, *876*, 1057–1058
Trombus, 1062
Trompet hücreleri, 578
Tropikal alpin tundra, 1147
Tropikal her dem yeşil ormanlar, 1156, 1246, 1248
Tropikal savanalar, 1154
Tropikal yaprak döken ormanlar, 1155
Tropikler, küresel ısınma ve, 1250
Tropomiyozin, 1009, 1011
Troponin, 1009, 1011
Troposfer, 1223, *1224*
*Trp* operon, 351
*Trypanosoma* üyeleri
  Chagas hastalığı, 560–561
  karşılaştırılması, *582*
  yaşam döngüleri, 575
  yol açtığı hastalıklar, 571
*Trypanosoma*, *508*, *563*
  *T. brucei*, *582*
  *T. cruzi*, 560, *582*
Tschermak, Erich von, 238
Tsunami 2004, 316, 1238
Tubal gebelik, 927
Tubokurarin, *623*
*Tubulanus sexlineatus*, *673*
Tubulidentata, *712*
Tubulin, 97
*Tubulinosema ratisbonensis*, *639*
Tubüler salgılama, 1098
Tubüler sindirim sistemi, 1075–1076
Tubüllerde geri emilim, 1098
Tucson (Arizona), 1257
Tukididis, 873, *874*
Tumpey, Terence, *441*
Tundra, 1147
Tunik, 698
Tunikatlar, 698
Turba bataklıkları, 600, *601*
Turba, 600, *601*, 631
Turbellaria, 672
Turgor basıncı
  basınç akış modeli ve, 751
  bekçi hücrelerindeki, 748–749
  bitki büyümesi ve, 116–117
  merkezi koful ve, 723
  tanımı, 742
Turgorluk, 742
Turkey Point güç santrali, 1257
Turner sendromu, 257
Turnover sayısı, 160
Turnover, 1226
Tutsak ıslah programları, 1257
Tutumlu genler, 1067
Tuz atılımı, deniz balıklarında, 1098
Tuz bezleri (bitkiler), 828
Tuz bezleri (hayvanlar), 1094
Tuz toleransı, 401–402
Tuzlu ortamlar, 828
Tuzluluk reseptörleri, 970
Tükürük amilazı, *1083*
Tükürük bezleri, *1076*, *1077*, *1083*
Tümdengelim mantığı, 14
Tümör baskılayıcılar, 231–232
Tümör nekroz faktörü, 878
Tümörler
  iyi huylu (benign) ve kötü huylu (malignant), 230–231
  ısı şok proteinleri, 49
  tanımı, 230
Tüp ayak, 650, 695, 696
Tüp hücresi, *797*, 798
Tüplerin bağlanması, *918*
Tüplü bağlantılar (Gap junctions)
  elektriksel sinapslar ve, 959
  genel bakış, *112*, 113
  hücre-hücre iletişiminde, 144–145
  kalp kası hücreleri, 1012, 1053
Tür ağacı, prokaryotik, 545, *546*
Tür çeşitliliği
  ada biyocoğrafya teorisi, 1212–1213, *1214*
  çeşitlilik indeksi, 1210–1211
  elemanları, 1210
  enlemlere göre değişim derecesi, 1211–1212
Tür etkileşimleri
  antagonistik, 1188–1193
  mutualizm, 1194–1197
  rekabet, 1198–1200
  tipleri, 1186–1188
  yaprak kesen karıncalar, 1185–1186
Tür havuzu, 1212
Tür içi rekabet, 1198
Tür kavramları, 482–483
Tür zenginliği
  genel bakış, 1204
  komünite kararlılığı ve, 1217–1218
  sulak alan restorasyonu ve, *1253*
  verimliliğe bağlı, 1206–1207
Tür-alan ilişkisi, 1212
Tür
  aşırı kullanma ve, 1248–1249
  endemik, 1158–1159
  habitat kaybı ve, 1247–1248
  istilacı türler ve, 1249
  kavramı, 5
  patojenler ve, 1249
  tanımı, 482–483
  türler arasındaki farklılıkların evrimi, 432–433
  türlerin kökeni (*bakınız* Türleşme)
Türdeş, 1123
Türemiş özellik, 467
Türler arası rekabet, 1198, 1207
*Türlerin Kökeni* (Darwin), 5, 443, 444, 453, 470, 1188, 1199
Türleşme
  allopatrik, 485–486, *487*
  Cuatro Ciéngas'da, 481
  *Drosophila* deneyi, 481, *482*
  gen uyumsuzlukları sayesinde üreme izolasyonu, 484, *485*
  genetik farklılık nedeniyle üreme izolasyonu, 485
  kavramı, 11
  simpatrik, 486, 488
  türleşme hızlarındaki varyasyon, 493–495
Tütün mozaik virüsü, 818
Tütün, 804, 820–821
Tüy yıldızlar, 695
Tüyler
  evrimi, 708–709
  filogenetik perspektifleri hakkında, 467–468
  yapısı, *709*
Tüylerin teleği, 708, *709*
Tüylü küf, 578
Tüylü solucanlar, *676*
*Tympanuchus cupido*, 449–450
*Tyrannosaurus rex*, 38
*Tyto alba*, *710*

## – U –

U.S. Coast Guard, 1167
Ubikinon (Q), 178, *179*
Ubikuitin, 362
Ubx proteini, 429, 432
Uç tabakalar, 809
Uçamayan buğdaybiti, 1162
Uçan memeliler, *712*
Uçma kasları, böcekler, 1018
*Ulmus procera*, 810
Ulna, *1019*
*Ulothrix*, 574
*Ultrabithorax* (*Ubx*) geni, 429, 432
Ultraviyole (UV) radyasyonu
  mutasyon ve, 322
  ozon tabakası ve, 11
  tozlaştırıcılar ve, 1195
Ulusal Tohum Bankası, 720
Ulusal Yaban Hayatı Federasyonu, 1257
Uluslararası Hayvanları Koruma Fonu, 1254
*Ulva*, *544*, *563*
  *U. lactuca*, 574, 580
Umami, 970
Umbelliferon, *820*
Undershoot, 954
Unikonta, *562*, 583–585
Uniporter, 120–121
Unutulmuş organlar," 1076
Uranyum-238 ($^{238}$U), *520*
Urasil, 63, 294
Urey, Harold, 68
Urochordata, *659*, 697–699
*Urus americanus*, 1149
*Ustilago*, *508*
Uterus döngüsü, 913–915
Uterus, 710, 908, 912, 913–914, 927
Utriculus (kesecik), 975
Uydu gangliyonu, *945*
Uydu hücreleri, 1017
Uyku hastalığı, 561, 571, *582*
Uyku, 999–1000
Uyum gücü
  bireysel ve kapsamlı, 1135
  çiftleşme sistemleri ve , 1134–1135
  cinsiyete özgü farklılıklar, 434
  tanımı, 451
Uyumlu evrim, 511–512
Uyumsal açılım, 494–495
Uzak-kırmızı ışık, 789
Uzama
  transkripsiyon, *297*, 298
  translasyon, 307, *308*
Uzlaşma ekolojisi, 1256–1257
Uzmanlar, 687
Uzun bacaklı örümcekler, *684*
Uzun gün bitkileri (LDP), 804
Uzun kemikler, *1021*
Uzun kuyruklu dul kuşları, 454–455
Uzun serpiştirilmiş elemanlar (LINE), 379, *380*
Uzun uç tekrarları (LTR), 509
Uzun-süreli depresyon (LTD), 1001
Uzun-süreli hafıza, 1002
Uzun-süreli potansiyelizasyon (LTP), 960, *961*, 1001
Uzunlamasına kas tabakası, 1078
Uzunlamasına kaslar, 650

## – Ü –

Üç dikenli dikence balığı, 436–437
Üç odacıklı kalp, 1049, 1050
Üç parmaklı tembel hayvan, 1156
Üçlü bağlar, 27
Üçlü cevap, 786
Üçüncül endosimbiyoz, 566
Üçüncül tüketiciler, 1205
Ülserler, 1079–1080, *1081*
Üre, 1094–1095, 1098, 1104
Üreme başarısı, eşeysel seçilim ve, 453–455
Üreme izolasyonu
  artan genetik divergensle, 485
  *Bakınız* Türleşme

gen uyumsuzlukları tarafından, 484, *485*
hibrid zonları, 492–493
kısmi, 485
postzigotik engeller, 491–492
prezigotik engeller, 489–491
tanımı, 483
Üreme kapasitesi, hesaplaması, 1171–1172
Üreme organları, 907
Üreme sistemi
insan erkek, 909–911
insan kadın, 912–916
Üreme
*Bakınız* Eşeysiz üreme; Eşeyli üreme
prokaryolar, 542
Üremik zehirlenme, 1105
Üreotelik hayvanlar, 1094–1095
Üreter, *909*, 1100, *1101*
Üretim, 1205
Üretra, *909*, 910–911, 1100, *1101*
Ürik asit, 1095
Ürikotelik hayvanlar, 1095
Ürün (ziraat), 204, 1075
Ürün, 1205
Ürünler (kimyasal), 30
Üstel büyüme eşitliği, 1175
Üstün gelerek büyüme, 596
Üye tomurcuğu, 420
Üyeler iskeleti, 1019
Üyeler, 420, 651
Üyeler
eklembacaklıların, 670
hayvanların, 650–651
Üzümler, 777

– V –

Vaccinia virüsü, *884*
Vajina, 907, *912*, 916
Valin, *43*
Vampir yarasa, 1091–1092
van der Waals kuvvetleri, *26*, 30, 47
Van Leeuwenhoek, Antony, 4
Varisella-zoster virüsü, *884*
Vas deferens, *909*, 910
Vasa deferentia, *918*
Vasa rekta, 1101, 1102, *1103*
Vasektomi, *918*
Vasküler doku sistemi (bitkiler), 594, *726*, 728
Vasküler hastalık, 1061–1062
Vasküler kambiyum, *724*, *729*, 733
Vasküler sistem (hayvan), 1047–1048
*Bakınız* Dolaşım sistemleri
Vasopressin, 128–129, *858*, 859, 1064, 1107–1109
Vavilov, Nicolai, 236, 237
Veer, Laura van't, 395
Vejetal kutup, 414
Vejetal yarımküre, 924, *925*
Vejetaryen ispinoz, *487*
Vejetaryenizm, tamamlayıcı diyetler, 1071
Vejetatif hücreler, siyanobakteriler, 548, *549*
Vejetatif meristemler, 730, 732
Vejetatif üreme, 221
angiospermler, 809–810
*Bakınız* Eşeysiz çoğalma
dezavantajları, 810
tarım için önemi, 810–811
Vektörler
frekombinant DNA için, 389–390
ifade vektörleri, 397–398
Velcro, *802*
Venter, Craig, 371
Ventilasyon, 1029
Ventral boynuz, 988
Ventral kök, 988
Ventral, 649
Ventromedial hipotalamus, 1087
*Venturia canescens*, 1199
Venüller, 1048
Venüs sinekkapanı, 767
Verem (tüberküloz), 290, 373, 548
Verem, 290
*bakınız* Tüberküloz
Veri, 15
Verimli toprak, 760
Verimlilik, 1171–1172, 1173
Verimlilik, 1205
tür zenginliği ile bağlantısı, 1206–1207
Vernalizasyon, 808
*Vernonia amygdalina*, 1126
Vernoniosid B1, 1126
Vertebrata
belli başlı gruplar, *659*
çeneler, 700–701
filogeni, *699*
karalara yerleşip çoğalma, 703–712
kordalılarda, 697
Myxini ve Petromyzon, 699–700
tuz ve su dengesi, 1097–1100
Vücut planı, 700
*Vespula vulgaris*, *688*, *1191*
Vestibüler sistem, *972*, 973, 975
Viagra, 140–141
*Vibrio*, 543
*V. cholerae*, 551, 555, *884*
*Vicugna vicugna*, 1152
Victor, 464
Vietnam Savaşı, 815
Vikariant olaylar, 1161–1162
Viking projesi, 60
Vikunya, 1039, 1152
Villus, 1076, *1077*
Vinkristin, *623*
Vinograd, Jerome, 277
Virion, 343
Virjinya çançiçeği, *477*
Virjinya opossum, 685
Virülans, patojenlerin, 1193
Virüsler
*Bakınız* DNA virüsleri; RNA virüsleri
canlı organizmalar olarak, 555
çekirdeğe yerleşim sinyali, 88
filogenetik konular, 555
gen ifadesinin düzenlenmesi, 343–348
hücresiz organizmalar olarak, 4
moleküler evrim, 502–503
ortaya çıkan hastalıklar, 514–515
özellikleri, 343
plazmodezmlerden hareket, 145
protein düzenlenmesinin bozulması, 362
rekombinant DNA için vektörler olarak, 390
virüsler için aşılar, *884*
yaşamın sınırlarındakiler, 3
Vital kapasite (VC), 1033
Vitamin A, 56, 401, *1073*
Vitamin $B_1$, 1073
Vitamin $B_{12}$, 554, 1073–1074, 1078, 1236
Vitamin $B_2$, *1073*
Vitamin $B_6$, 69, *1073*
Vitamin C, 1072, 1073
Vitamin D, 864, 1073, 1104
Vitamin $D_2$, *57*
Vitamin E, *1073*
Vitamin K, 554, *1073*, 1076
Vitaminler
genel bakış, 56
hayvan beslenmesi, 1072–1073
Vitellin zarf, *904*, 905, 906
Vitellüs kesesi, *706*
Vitellüs
amniyot yumurta, 706
tavuk yumurtası, 937
Viviparlık, 705, 908
Volisitin, 822
Volkanlar, 525
Voltaj-kapılı iyon kanalları, 117, 952
aksiyon potansiyelleri, 953–954
Voltaj-kapılı sodyum kanalları
elektrik organlarında, 498
gen evriminde ve, 513
Voltaj, 948
*Volvox*, 580
Vomeronazal organ (VNO), 969, 1117–1118
*Vorticella*, *576*
Vulva, nematodlarda farklılaşması, 415–416
Vücut boşluğu yapısı, 649–650
Vücut büyüklüğü
bazal metabolik hız ve, 844–845
beyin büyüklüğü ve, 992
Vücut planları
anahtar özellikler, 649
segmentasyon, 650, *651*
simetri, 649
süngerler, 659
üyeler, 650–651
vücut boşluğu yapıs, 649–650
Vücut segmentasyonu
*Drosophila*'da, 420–423
halkalı solucanlar, 674–675
hayvan vücut planları, 650, *651*
*Hox* genleri ve, 936, *937*
nörulasyon sırasında, 935–936
Vücut sıcaklığı
*Bakınız* Termoregülasyon
düzenleme için adaptasyonlar, 841–842
Vücut yapıcılar, 851–852

– W –

Wächterhäuser, Günter, 70
Waddington, Conrad Hal, 356
*Walchia piniformis*, *530*
Wallace hattı, 1158
Wallace, Alfred Russel, 443, 1157–1158
Warner, Daniel, 434
Warren Anatomi Müzesi, 991
Warren, Robin, 1080, *1081*
*Washingtonia filifera*, 450
Wasser, Samuel, 1254
Watson, James, 266, 273, 274, 275, 370, 381
Watt, 1069
Wegener, Alfred, 522
Weinberg, Wilhelm, 447
Weiss, Benjamin, 67
*Welwitschia*, 612
*W. mirabilis*, *612*
Went, Frits, *780*, 781
Werner, Earl, 1125, 1126
Wernicke alanı, 1000, *1001*
Whitman, Charles, 943, 944
Wiesel, Torsten, 995
Wigglesworth, Sir Vincent, 854, 855
*Wilkesia hobdyi*, *495*
Wilkins, Maurice, 272
Wilmut, Ian, 409–410
Wilson, Edward O., 1133, 1212, 1213, 1244
Wilson, Matt, 985
Wishart, David, 383–384
Wobble, 305
Wolpert, Lewis, 419
Woodward, John, 739
Woolfenden, Glen, 1135
Wu, Ray, 826, *827*

– X –

X kromozomu
Duchenne musküler distrofi, 333
inaktivasyonu, 359–360
eşey saptanması ve, 256–257
spermatogenez ve, 902
X-bağlı kalıtılan hastalıklar
kırılgan-X sendromu, 333
IPEX, 891
X-Gal, 391
X-ışını kristallografisi, 272, *273*
*Xanthusia vigilis*, *1173*
*Xenopus laevis*, 632
*Xestospongia testudinaria*, *658*
*Xiphophorus*, 474
*Xiphophorus*, 474–475
*Xist* geni, 360
XO genotipi, 257
XXY genotipi, 257
*Xylocopa darwinii*, 1199

– Y –

Y kromozomu
eşey saptanması ve, 257
evrimi, 359
Yaban arıları, 489–490, *686*
Yaban eşeği, *1161*
Yaban köpekleri, 1137, 1255–1256
Yabanıl tip, 248
Yabani enginar, 1151
Yabani eşekler, 1152
Yabani hardal, *445*, 736
Yabani öküz, 410
Yağ asidi sentaz, 187
Yağ asitleri
esansiyel, 1071
ilkin hücrede, 72
lipid metabolizmasında, 184
sentezi, 185
tanımı, 54
zarlarda, 108
Yağ dokusu hücreleri, 837
Yağlar, 54–55
Yağlar
bağırsaktan emilimi, 1083
depolanmış enerji olarak, 1070
enerji değeri, 1069
enerji depolanması, 185
sindirim ve emilim, 1082
tanımı, 54–55
Yağmur ormanı, 1156
Yağmur perdesi, 1157
Yahudi otu, *768*
Yaka, Hemichordata, 697
Yakalı kamçılılar, 583
Yakalı kertenkele, 1152
Yakalı sinekkapan, 1123
Yakalı-kamçılı hücreler, 652, *653*
Yakın tükenme merkezleri," 1252
Yalancı doğum kasılmaları, 916
Yalancı meyveler, 620
Yalancı koridorlar," 1179
Yalıtım, 845–846
Yalow, Rosalyn, 868–869
Yalvarma davranışı, 1115–1116
Yamanaka, Shinya, 412
Yan zincirler, 42
Yanal çizgi sistemi, 975–976
Yanal tomurcuklar, *721*, 722, *729*, 785
Yangınlar
*Bakınız* Orman yangınları
elementlerin döngüsü ve, 1230
kontrollü yangın, 1254
tohum dormansisi ve, 773
Yani Zelanda, 1162
Yankılanmayla yön belirleme, 964–965
Yanlış anlamlı değişimler, 505
Yanlış anlamlı mutasyonlar, 318–319
Yanlış eşleşme onarımı, 285, 286
Yapay böbrekler, 1105–1107
Yapay döllenme, 919
Yapay rezervuarlar, 1238
Yapay seçilim, 5, 443–444
Yapıcı (konstitütif) proteinler, 349
Yapısal genler, 349
Yapışık ikizler, 928
Yapışkan uçlar, 387–388
Yaprak döken ağaçlar, 1149
Yaprak kesen karıncalar, 1185–1186
Yaprak tomurcuğu, *729*, 732
Yaprakbitleri, *686*, 751, 1171
Yapraklar
adaptasyonlar, *6*
anatomi, *203*, 732–733
çiçeklenme için fotoperiyodik uyarı ve, 805–807
evrim, 597
işlevi, 721, 722
kurakçıl bitkilerin, 824
mantar enfeksiyonu, *632*
modifikasyonları, 722
porlar (*bakınız* Stoma)
sitokinin ve yaşlanma, 785

sıcaklık ve suyun buharlaşması, 747
yaprakların dökülmesi, 782
Yaprakların ayası, 722
Yapraktan gübreleme, 761
Yarasalar
kanat, *437*, 467, *468*
türlerinin sayısı, 711
türleşme, 484, *485*
yankılanmayla yer belirleme, 964–965
Yardımcı eşey organları, 907
Yardımcı kalpler, 699
Yardımcı pigmentler, 194
Yardımcı T hücreleri. *Bakınız* T-yardımcı hücreleri
Yardımcı üreme teknolojileri (ARTler), 919
Yarı başkalaşım, 688
Yarı bodur taneler, 771–772
Yarı korunumlu replikasyon, 276–278
Yarı ömür
hormonlar, 869
radyoizotoplar, 520
Yarı parazitler , 767
Yarı-hücre reaksiyonları, 191
Yarımdaire kanalları, 975
Yarrow dikenli kertenkele, 1124
Yassı hücreler, 835
Yassı solucanlar, *1027*
anatomik özellikleri, *669*
asölomat, 649, *650*, 667
boşaltım sistemi, 1095–1096
göz çukuru, 978
parazitik, 654, 672
tür sayısı, *659*
Yaş yapısı, 1168, 1169–1170
Yaşa bağlı hayat tabloları, 1171
Yaşam ağacı, 11–13, 466–467, 533–534
Yaşam döngüleri
angiospermler, 619–620
eğreltiler, 604–605
hayvan, 654–657
iletim demetsiz kara bitkileri, 592–594
kara bitkileri, 592, *593*
mantarlar, 630, 635–638
protistler, 572–575
Yaşam ölçeği, *78*
Yaşam öyküsü özellikleri, 1173–1174
Yaşam öyküsü stratejisi, 1173
Yaşamın evrimsel ağacı, 11–12
Yaşamın kökeni
büyük moleküllerin evrimi, 69–71
hücre yapısının evrimi ve, 10
hücrelerin kökeni, 72–73
kendiliğinden meydana gelme hipotezi, 65, 66
kimyasal evrim ve, 10
meteoridler ve, 66–67
prebiyotik sentez deneyleri, 67–69
su ve, 65–66
zaman çizelgesi, *73*
Yaşlanma
nükleer lamina yıkılması ve, 88
telomeraz ve, 284
Yavaş-dalga uykusu, 999
Yavaş-kasılan lifler, 168, 1015, *1016*
Yaygın jartiyer yılanı, 459–460
Yedi transmembran etki reseptörleri, 134–135
Yellowstone - Yukon girişimi, 1248
Yellowstone Ulusal Parkı, *537*, 615, 1208
Yelpaze solucanları, *676*
Yemek borusu (özofagus) , 695, *1077*, 1078, *1079*
Yemek borusu. *Bakınız* özofagus
Yengeçbiti, 1193
Yeni Dünya maymunları, 713
Yenidoğan, 334, 335
Yer altı suyu, 1225
Yer hücresi, 986
Yer ispinozları, *487*
Yerçekimi, bitki büyümesi ve, 781–782
Yerdomuzu, *712*
Yerini belirleme dizileri. *Bakınız* Sinyal dizileri
Yerleşme tepkisi, 1123
*Yersinia pestis*, 551, 555
Yeşil algler
kloroplastlar ve endosimbiyoz, 566
karasal bitkilerle paylaşılan türemiş özellikleri, 589
karasal bitkilerin kökeni ve, 590–591
genel bakış, 580
Yeşil alıç, *623*
Yeşil bitkiler, 589
Yeşil devrim, 772
Yeşil deniz kaplumbağası, *707*, *908*
Yeşil flöresan protein, 391
Yeşil kaplan böceği, *1189*
Yeşil şişe sineği, *688*
Yeşil şişe sinekleri, 1217
Yeşilbaş ördekler, *1116*
Yeter yoğunluk algılaması, 542
Yetersiz beslenme, 185, 1070
Yetişkin başlangıçlı diyabet, 864, 895
Yılanlar
hemipenis, 908
ön üyelerin kaybı, 436
özellikleri 708
vomeronazal organ, 969
Yılbaşı ağaç solucanı, *652*
Yıldız anason, 620, *621*
Yıllık (sirkannual) ritimler, 1129
Yıllık evapotranspirasyon, 1207
Yıllık halkalar, 735
Yoğunluğa bağlı düzenleme faktörleri, 1176
Yoğunluğu etiketleme, 276–277
Yoğunluktan bağımsız düzenleme faktörleri, 1176
Yoksun bırakına deneyleri, 1115
Yolcu güvercin, 1245
Yonca, 804
Yoshimura, Takashi, 1122
Yosun hayvanları, 671–672
Yönelik seçme, 452–453, 524
Yönelik süksesyon, 1214–1215
*Yucca filamentosa*, *1195*
Yukka kelebeği, 1195–1196
Yukka, 1195–1196
Yumrular (tuber), 722, 809
Yumurta (tekili ovum)
*Bakınız* Yumurtalar
oogenez, 902–905
sperm-yumurta etkileşimi, *904*, 905–906
Yumurtalar
amfibi, 704
amniyot, 706, 908
angiosperm, 796–797
*bakınız* Yumurta
döllenmenin ardından sitoplazmik yeniden düzenlenme, 924–925
hayvan yaşam döngülerindeki fedakarlıklar, 655–656
hayvan, 902
sperm-yumurta etkileşimleri, *904*, 905–906
zigota katkısı, 923
Yumuşak damak, 1078, *1079*
Yumuşak kabuklu yengeçler, 1019
Yumuşakçalar
açık dolaşım sistemi, *1047*
anatomik özellikler, *669*
belli başlı kladlar, *659*, 677–679
genel vücut planı, 676–677
kabuklar, 1019
sölom ve, 668
Yunnanozoa üyeleri, 694
*Yunnanozoon lividum*, *694*
yunuslar, 711, 992
Yutma, 1078, *1079*
Yuvada yardım, 1135
Yuvarlak pencere, *972*, 973
Yuvarlak solucanlar, *650*
*Bakınız* Nematodlar
Yuvarlakağızlılar, 699
Yuvaya dönme, 1129
Yük hattı, 1258
Yük kolu, 1022
Yükleme, kalburlu borular, 751, 752–753
Yüklenmemiş, kalburlu borular, 751, 753
Yüksek işlem hacimli dizileme, 369–370
Yüksek kan basıncı, 1062, 1105
Yüksek tekrarlı diziler, 378
Yüksek tekrarlı kısa diziler, *380*
Yüksek-GC Gram-pozitifler, 548
Yüksek-yoğunluklu lipoproteinler (HDL'ler), 1086
Yüksükotu, *623*
Yüz nöronları, 990, *991*
Yüz tanıma, 990, *991*
Yüzey gerilimi, 32, 1035
Yüzey ördekleri, 1116
Yüzey-hacim oranı, hücreler ve, 77–79
Yüzgeç, 711
Yüzgeçler, eklemli, 703, *704*
Yüzme kesesi, 701


## – Z –


Z çizgisi, 1008, 1009
Z düzeni elektron taşıma ve, 196, 197
Z şeması, 196–197
Zafiyet, 1073–1074
Zaks, Paul, 129
Zaman hipotezi, 1212
Zamana dayalı izolasyon, 489
Zamana göre ayarlanan güneş pusulası, 1130, *1131*
Zamansal birikim (temporal summation), 958, *959*
Zambaklar, *509*, 794, *796*, 809–810
Zambiya, 1254
Zar lipitleri
*Bakınız* Fosfolipid ikili tabaka; Fosfolipidler
düşük sıcaklıklara bitki adaptasyonu, 827
genel bakış, 106–108
Zar potansiyeli
dinlenme, 948, 951
genel bakış, 117–118
kademeli, 952–953
kapılı iyon kanalları ve, 952
kaynağı, 948
ölçülmesi, 948, *949*
üretilmesi, 948–951
Zar proteinleri
bilgi işleme ve, 125
hızlı difüzyonu, 110
kimyasal reaksiyonların organizasyonu ve, 124–125
tipleri, 108–109
Zar reseptörleri, 133–135
Zar sinyalizasyonu, 821–822
Zarda taşıma olayı
aktif süreçler, 120–122
makromoleküllerin hareketi, 122–124
mekanizmalarına genel bakış, *120*
pasif, 114–119
Zarflı virüsler, 346
Zarlar
akışkanlığı, 108
Alzheimer hastalığı ve, 105–106
Archaea, 552
*Bakınız* Plazma zarı
bilgi işleme ve, 125
dinamik özelliği, 109–110
enerji dönüşümleri ve, 124, *125*
geçirgenlik ve geçirgensizlik, 114–115
kaçak akımlar, 948
kimyasal reaksiyonların organizasyonu ve, 124–125
lipitler ve lipid kompozisyonu, 106–108
sıvı mozaik model, 106–110
tanımı, 72
zar proteinleri, 108–109
zarla ilişkili karbonhidratlar, *107*, 110
zarlardan pasif taşıma, 114–119
Zarların geçirgensizliği, 114–115
Zarsı kemik, 1020
Zatürree, 548, 632
Zeaksantin, 788
Zeatin, 785
Zebra ispinozları, 455
Zebra kelebekleri, *1191*
Zebra midyeleri, 1177–1178, 1249
Zebralar, 1154
Zehirli ok kurbağalarının, 693, *1190*
Zehirli sarmaşık, 895
Zeka geriliği
fenilketonuri, 327–328
kırılgan-X sendromu, 333
Zıt yönde taşıyıcılar (Antiporter)
midede, 1079
tanımı, 121
zar potansiyelleri ve, 949
Zigosporangiyum, *636*, 638
Zigosporlar, *636*, 638
Zigosporlu mantarlar (Zygomycota), 627, *628*, *636*, 638, 640
Zigot
hayvan, 905
polarite (kutuplaşma), 414
sperm ve yumurtanın zigota katkısı, 923
tanımı, 222, 406
totipotentlik, 408
Zimojenler, 1076, 1082
Zona pellucida, 905, 927
*Zonotrichia leucophrys*, 1121–1122
Zoonotik hastalıklar, 474
Zoopagomycotina, *628*
Zoosporangiyum, 640
Zoosporlar, 574, 640
*Zoraptera*, *686*
Zorunlu aeroblar, 543
zorunlu anaeroblar, 543
Zorunlu parazitler, 548, 632
Zuckerkandl, Emile, 475
Zur-Hansen, Harald, 209
Zürafalar, 430
Zürefa boyunlu kınkanatlı, *1159*
Zygomycota, *628*

## ANİMASYONLA ÖĞRENME (AT) ve WEB AKTİVİTESİ (WA)

| BÖLÜM | SAYFA | BAŞLIK |
|---|---|---|
| 1 | 8 | Yaşamın Hiyerarşisi (WA) |
| 1 | 12 | Belli Başlı Organizma Grupları (WA) |
| 1 | 15 | Bilimsel Yöntem (AT) |
| 2 | 24 | Elektron Yörüngeleri (WA) |
| 2 | 25 | Kimyasal Bağ Oluşumu (AT) |
| 3 | 39 | Makromoleküller (AT) |
| 3 | 40 | Fonksiyonel Gruplar (WA) |
| 3 | 44 | Amino Asitlerin Özellikleri (WA) |
| 3 | 50 | Glukozun Formları (WA) |
| 4 | 62 | Nükleik Asit Yapı Blokları (WA) |
| 4 | 63 | DNA Yapısı (WA) |
| 4 | 65 | Pasteur'ün Deneyi (AT) |
| 4 | 68 | Prebiyotik Moleküllerin Sentezi (AT) |
| 5 | 78 | Yaşam Ölçeği (WA) |
| 5 | 81 | Tekniklerinizi Bilin (WA) |
| 5 | 90 | Golgi Aygıtı (AT) |
| 5 | 91 | Lizozomlarda Sindirim (WA) |
| 5 | 99 | Ökaryotik Hücre Turu (AT) |
| 6 | 107 | Sıvı-Mozaik Model (WA) |
| 6 | 112 | Hayvan Hücresi Bağlantıları (WA) |
| 6 | 119 | Pasif Taşıma (AT) |
| 6 | 122 | Aktif Taşıma (AT) |
| 6 | 124 | Endositoz ve Ekzositoz (AT) |
| 7 | 131 | Sinyal Dönüştürülmesi (WA) |
| 7 | 135 | Sinyal Dönüştürme Yolu (AT) |
| 7 | 137 | Sinyal Dönüşümü ve Kanser (AT) |
| 7 | 146 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 8 | 155 | ATP ve Eşleşmiş Reaksiyonlar (WA) |
| 8 | 157 | Serbest Enerji Değişiklikleri (WA) |
| 8 | 163 | Enzim Katalizi (AT) |
| 8 | 163 | Enzimlerin Allosterik Düzenlenmesi (AT) |
| 9 | 172 | Hücrelerde Enerji Metabolik Yolları (WA) |
| 9 | 172 | Glikoliz ve Fermantasyon (WA) |
| 9 | 176 | Sitrik Asit Döngüsü (WA) |
| 9 | 178 | Solunum Zinciri (WA) |
| 9 | 179 | Elektron Taşınması ve ATP Sentezi (AT) |
| 9 | 180 | Kemiozmotik Mekanizmayı Kanıtlayan İki Deney (AT) |
| 9 | 183 | Enerji Düzeyleri (WA) |
| 9 | 186 | Enerji Metabolik Yollarının Düzenlenmesi (WA) |
| 10 | 191 | Fotosentezle Üretilen Oksijenin Kaynağı (AT) |
| 10 | 198 | Fotofosforilasyon (AT) |
| 10 | 199 | $CO_2$ Metabolik Yolunu İzleme (AT) |
| 10 | 201 | Calvin Döngüsü (WA) |
| 10 | 203 | $C_3$ ve $C_4$ Yaprak Anatomisi (WA) |
| 11 | 218 | Mitotik İğ İplikleri (WA) |
| 11 | 218 | Mitoz Görüntüleri (WA) |
| 11 | 220 | Mitoz (AT) |
| 11 | 222 | Eşeyli Yaşam Döngüsü (WA) |
| 11 | 225 | Mayoz Görüntüleri (WA) |
| 11 | 228 | Mayoz (AT) |
| 12 | 243 | Homozigot veya Heterozigot (WA) |
| 12 | 245 | Allellerin Bağımsız Dağılımı (AT) |
| 12 | 253 | Bağımsız Dağılmayan Alleller (AT) |
| 12 | 263 | Kavram Eşleştirme I (WA) |
| 12 | 263 | Kavram Eşleştirme II (WA) |
| 13 | 276 | DNA Replikasyonu, Kısım 1: Kromozom Replikasyonu ve DNA Polimerizasyonu (AT) |
| 13 | 277 | Meselson-Stahl Deneyi (AT) |
| 13 | 280 | Replikasyon Kompleksi (WA) |
| 13 | 281 | DNA Replikasyonu, Kısım 2: Kesintili ve Kesintisiz Zincirlerin Standart Sentezinin Koordinasyonu (AT) |
| 14 | 295 | Ökaryotik Gen İfadesi (WA) |
| 14 | 297 | Transkripsiyon (AT) |
| 14 | 298 | Genetik Kodon Çözülmesi (AT) |
| 14 | 299 | Genetik Kod (WA) |
| 14 | 303 | RNA Splayzı (AT) |
| 14 | 304 | Protein Sentezi (AT) |
| 15 | 325 | Jel Elektroforeziyle DNA Fragmentlerinin Ayrılması (AT) |
| 15 | 331 | Allel Spesifik Ayrılma (WA) |
| 15 | 336 | Allel Spesifik Ayrılma ile DNA'yı Test Etme (AT) |
| 16 | 350 | *Lac* Operonu (AT) |
| 16 | 351 | *Trp* Operonu (AT) |
| 16 | 352 | Ökaryotik Gen İfadesinin Kontrol Noktaları (WA) |
| 16 | 353 | Transkripsiyonun Başlaması (AT) |
| 16 | 363 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 17 | 367 | Genom Dizileme (WA) |
| 17 | 369 | Yüksek Verimli Sekanslama (AT) |
| 17 | 384 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 18 | 396 | DNA Çip Teknolojisi (AT) |
| 18 | 397 | Ekspresyon Vektörleri (WA) |
| 19 | 407 | Gelişimin Evreleri (WA) |
| 19 | 412 | Embriyonik Kök Hücreler (AT) |
| 19 | 414 | Embriyoda Erken Asimetri (AT) |
| 19 | 422 | *Drosophila* Embriyosunda Örüntü Oluşumu (AT) |
| 20 | 429 | Modülerite (AT) |
| 20 | 435 | Bitki ve Hayvan Gelişimi (WA) |
| 21 | 444 | Doğal Seçme(AT) |
| 21 | 448 | Hardy-Weinberg Eşitliği (AT) |
| 21 | 460 | Adaptasyonların Maliyetlerini Değerlendirmek (AT) |
| 22 | 470 | Filogenetik Ağaç Yapmak (WA) |
| 22 | 472 | Evrimsel Geçmişi İnşa Etmek İçin Filogenetik Analizleri Kullanmak (AT) |
| 22 | 478 | Taksonların Tipleri (WA) |
| 23 | 486 | Kurucu Olayları ve Allopatrik Türleşme (AT) |
| 23 | 489 | Türleşme Mekanizmaları (AT) |
| 23 | 496 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 24 | 500 | Amino Asit Sekans Hizalama (WA) |
| 24 | 501 | Benzerlik Matriksi Oluşturma (WA) |
| 24 | 511 | Gen Ağacı Oluşturma (WA) |
| 24 | 512 | Uyumlu Evrim (AT) |
| 24 | 522 | Kıtaların Evrimi (AT) |
| 25 | 534 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 26 | 538 | Üç Domainin Evrimi (AT) |
| 26 | 541 | Gram Boyama ve Bakteriler (WA) |
| 27 | 566 | Kloroplastların Aile Ağacı (AT) |
| 27 | 568 | Sindirimi ve Boşaltımı Halleden Besin Kofulları (AT) |
| 27 | 574 | İzomorfik Yaşam Döngüsü (WA) |
| 27 | 574 | Haplontik Yaşam Döngüsü (WA) |
| 27 | 577 | *Parameciu*m'un Anatomisi İzomorfik Yaşam Döngüsü (WA) |
| 28 | 593 | Karayosununun Yaşam döngüsü İzomorfik Yaşam Döngüsü (AT) |
| 28 | 598 | Homospori (WA) |
| 28 | 598 | Heterospori (WA) |
| 28 | 604 | Eğreltiotunun Yaşam döngüsü (WA) |
| 29 | 611 | Çiçek Morfolojisi (WA) |
| 29 | 614 | Kozalaklının Yaşam Döngüsü (AT) |
| 29 | 614 | Kozalaklının Yaşam Döngüsü (WA) |
| 29 | 619 | Bir Angiospermin Yaşam Döngüsü (AT) |
| 30 | 628 | Fungal Filogeni (WA) |
| 30 | 638 | Zigomisetin yaşam Döngüsü (AT) |
| 30 | 638 | Dikaryotik Fungusun Yaşam Döngüsü (WA) |
| 31 | 647 | Sünger ve Diploblast Sınıflandırma (WA) |
| 31 | 650 | Hayvan Vücut Boşlukları (WA) |
| 31 | 661 | Bir Cnidaria Üyesinin Yaşam Döngüsü (WA) |
| 32 | 668 | Protostom Sınıflandırma (WA) |

## ANİMASYONLA ÖĞRENME (AT) ve WEB AKTİVİTESİ (WA)


| BÖLÜM | SAYFA | BAŞLIK |
|---|---|---|
| 32 | 668 | İlkin Ağızlıların Özellikleri (WA) |
| 33 | 694 | İkincil Ağızlıların Filogenisi (WA) |
| 33 | 704 | Bir Kurbağanın Yaşam Döngüsü (AT) |
| 33 | 706 | Amniyot Yumurta (WA) |
| 33 | 717 | İkincil Ağızlıların Sınıflandırılması (WA) |
| 34 | 731 | Eudikotil Kökü (WA) |
| 34 | 731 | Monokotil Kökü (WA) |
| 34 | 732 | Eudikotil Gövdesi (WA) |
| 34 | 732 | Monokotil Gövdesi (WA) |
| 34 | 733 | Eudikotil Yaprağı (WA) |
| 34 | 734 | Sekonder Büyüme: Vasküler Kambiyum (AT) |
| 35 | 744 | Kökün Apoplast ve Simplastı (WA) |
| 35 | 746 | Ksilemde Taşıma (AT) |
| 35 | 752 | Basınç Akış Hipotezi (AT) |
| 36 | 758 | Azot ve Demir Eksikliği (AT) |
| 36 | 766 | Azot Döngüsü (WA) |
| 37 | 773 | Monokotil Gövde Gelişimi (WA) |
| 37 | 773 | Eudikotil Gövde Gelişimi (WA) |
| 37 | 778 | Tohum Çimlenmesi Olayları (WA) |
| 37 | 779 | Yönelim (Tropizma) (AT) |
| 37 | 780 | Went'in Deneyi (AT) |
| 37 | 783 | Öksin Hücre Duvarlarını Etkiler (AT) |
| 38 | 797 | Çifte Döllenme (AT) |
| 38 | 800 | Bir Eudikotun Erken Gelişim dönemi (WA) |
| 38 | 806 | Gündüz ve Gecenin Kesintiye Uğratılmasının Etkileri (AT) |
| 39 | 816 | Bitkiler ve Patojenler Arasındaki Haberleşme (AT) |
| 39 | 830 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 40 | 845 | Bir Endotermde Termoregülasyon (WA) |
| 40 | 846 | Hipotalamus (AT) |
| 41 | 856 | Tam Başkalaşım (AT) |
| 41 | 858 | İnsan Endokrin Bezleri (WA) |
| 41 | 859 | Hipotalamus-Hipofiz-Endokrin Ekseni (AT) |
| 41 | 863 | Kalsiyumun Hormonal Düzenlenmesi (AT) |
| 41 | 871 | Kavram Eşleştirme: Omurgalı Hormonları (WA) |
| 42 | 875 | İnsan Savunma Sistemi (WA) |
| 42 | 876 | Bağışıklık Sisteminin Hücreleri (AT) |
| 42 | 879 | İnflamasyon Yanıtı (WA) |
| 42 | 880 | Hamilelik Testi (WA) |
| 42 | 885 | Humoral Bağışık Cevap (AT) |
| 42 | 885 | İmmünoglobulin Yapısı (WA) |
| 42 | 887 | Hücresel Bağışık Cevap (AT) |
| 42 | 892 | Bir B Hücresi bir Antikor Yapar (AT) |
| 43 | 904 | Denizkestanesinde Döllenme (AT) |
| 43 | 909 | İnsan Erkek Üreme Sistemi (WA) |
| 43 | 910 | Spermatogenez (WA) |
| 43 | 912 | İnsan Dişi Üreme Sistemi (WA) |
| 43 | 914 | Ovaryum ve Uterus Döngüleri (AT) |
| 44 | 929 | Gastrulasyon (AT) |
| 44 | 931 | Doku Nakilleri Determinasyon süreçlerini Ortaya Koyar(AT) |
| 44 | 937 | Ekstraembriyonik Zarlar (WA) |
| 45 | 948 | Dinlenme Zar Potansiyeli (AT) |
| 45 | 953 | Aksiyon Potansiyeli (AT) |
| 45 | 957 | Sinaptik İletim (AT) |
| 45 | 960 | Nörotransmitterler (WA) |
| 46 | 972 | İnsan Kulağının Yapısı (WA) |
| 46 | 973 | İnsan Kulağında Ses İletimi (AT) |
| 46 | 976 | Işığa Karşı Duyarlılık (AT) |
| 46 | 979 | İnsan Gözünün Yapısı (WA) |
| 46 | 981 | İnsan Retinasının Yapısı (WA) |
| 47 | 988 | Omurilik Kordonunda Bilgi İşlenmesi (AT) |
| 47 | 990 | İnsan Serebrumu (WA) |
| 47 | 995 | Retinada Bilgi İşlenmesi (AT) |
| 47 | 1001 | Korteksin Dil (lisan) Alanları (WA) |
| 47 | 1003 | İnsan Beyninin Yapısı (WA) |
| 48 | 1008 | Bir Sarkomerin Yapısı (WA) |
| 48 | 1009 | Kas Kasılmasının Moleküler Mekanizmaları (AT) |
| 48 | 1010 | Nöron-kas Bağlantısı (WA) |
| 48 | 1014 | Düz Kasın Çalışması (AT) |
| 48 | 1021 | Eklemler (WA) |
| 49 | 1032 | Kuşlarda Hava Akışı (AT) |
| 49 | 1034 | İnsan Solunum Sistemi (WA) |
| 49 | 1036 | Memelilerde Hava Akışı (AT) |
| 49 | 1038 | Oksijen Bağlama Eğrileri (WA) |
| 49 | 1043 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 50 | 1050 | Omurgalı Dolaşım Sistemleri (WA) |
| 50 | 1051 | İnsan Kalbi (WA) |
| 50 | 1052 | Kalp Döngüsü (AT) |
| 50 | 1059 | Bir Kan Damarının Yapısı (WA) |
| 51 | 1072 | Hayvanlar Tarafından Gereksinim Duyulan Mineral elementler (WA) |
| 51 | 1073 | İnsan Diyetindeki Vitaminler (WA) |
| 51 | 1075 | Memeli Dişi (WA) |
| 51 | 1077 | İnsan Sindirim Sistemi (WA) |
| 51 | 1082 | Yağların Sindirimi ve Emilimi (AT) |
| 51 | 1086 | İnsülin ve Glukagon Düzenlemesi (AT) |
| 52 | 1096 | Halkalı Solucan Metanefridyumları (WA) |
| 52 | 1099 | Omurgalı Nefronu (WA) |
| 52 | 1100 | Memeli Böbreği (AT) |
| 52 | 1101 | İnsan Boşaltım Sistemi (WA) |
| 52 | 1110 | Belli Başlı Organ Sistemleri (WA) |
| 53 | 1124 | Savunağı Savunmanın Maliyeti (AT) |
| 53 | 1126 | Beslenme Davranışı (AT) |
| 53 | 1128 | Sirkadiyen Ritimler (AT) |
| 53 | 1130 | Zamana Göre Ayarlanan Güneş Pusulası (AT) |
| 53 | 1133 | Bal arılarında Danslarla İletişim (WA) |
| 53 | 1138 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 54 | 1146 | Biyomlar (AT) |
| 54 | 1157 | Yağınurun Maskelenmesi (AT) |
| 54 | 1158 | Belli Başlı Biyocoğrafik Bölgeler (WA) |
| 55 | 1175 | Eksponansiyal Populasyon Büyümesi (AT) |
| 55 | 1176 | Lojistik Populasyon Büyümesi (AT) |
| 55 | 1176 | Lojistik Populasyon Büyümesi (WA) |
| 55 | 1179 | Habitat Parçalanması (AT) |
| 56 | 1187 | Ekolojik Etkileşimler (WA) |
| 56 | 1197 | Mutualizm (AT) |
| 57 | 1205 | Ekolojik Komünitede Enerji Akışı (WA) |
| 57 | 1206 | Belli Başlı Beslenme Düzeyleri (WA) |
| 57 | 1212 | Biyocoğrafik Simülasyon (AT) |
| 57 | 1215 | Buzul Morenleri Üzerinde Primer Süksesyon (AT) |
| 58 | 1229 | Küresel Hidrolojik Döngü (AT) |
| 58 | 1230 | Küresel Karbon Döngüsü (AT) |
| 58 | 1231 | Okyanus Taşıma Kuşağı (AT) |
| 58 | 1233 | Küresel Azot Döngüsü (AT) |
| 58 | 1240 | Kavram Eşleştirme (WA) |
| 59 | 1247 | Sınır Etkileri (AT) |
| 59 | 1258 | Kavram Eşleştirme (WA) |

# BIOPORTAL Kaynaklar—yourBioPortal.com

## VERİ ALIŞTIRMALARIYLA ÇALIŞMA

| BÖLÜM | BAŞLIK | BÖLÜM | BAŞLIK |
|---|---|---|---|
| 1 | Kurbağaların Dişileştirilmesi | 21 | Kelebek Larvalarında Babalık Tespiti |
| 3 | Üçüncül Yapıyı Özgülleştiren Birincil Yapı | 22 | Bir Filogenetik Ağaç Oluşturmak |
| 4 | Canlıların Kendiliğinden Meydana Geleceğinin Çürütülmesi | 23 | Prezigotik Engellerin Güçlendirilmesi İçin Gözden Geçirilen Kanıtlar |
| 4 | Deneysel Atmosferde Canlılık Öncesi Moleküllerin Sentezi | 31 | Hayvan Filogenisini Yeniden yapılandırmak |
| 6 | Akuaporinler Suya Karşı Zar Geçirgenliğini Artırır | 32 | Böceklerin Tür Sayısını Tahmin Etme |
| 7 | İkincil Habercinin Keşfedilmesi | 36 | Nikel, Bitki Büyümesi İçin Esansiyel Bir Element Midir? |
| 9 | İki Deney Kemiozmotik Mekanizmayı Kanıtlar | 37 | Darwin'in Fototropizma Deneyi |
| 10 | Su, Fotosentezde Üretilen Oksijenin Kaynağıdır | 39 | Nikotin, Otçullara Karşı Bir Savunmadır |
| 10 | $CO_2$ Metabolik Yolunun İzlenmesi | 40 | Kış Uykusuna Yatan Bir Hayvanın Termostatı |
| 12 | Mendel'in Monohibrid Deneyleri | 46 | Çubuk Hücre Yanıtı |
| 13 | Hershey-Chase Deneyi | 49 | Kuş Akciğerlerindeki Hava Akışının Tanımlanması |
| 13 | Meselson-Stahl Deneyi | 49 | Fonksiyonel Rezidüel Volümün Hesaplanması |
| 14 | Genetik Kodun Çözülmesi | 52 | Böbreğin Hangi Özellikleri İdrarı Yoğunlaştırma Yeteneğini Belirler? |
| 15 | Gen Terapisi: Ex Vivo Yaklaşım | 53 | Beslenme Davranışının Maliyeti ve Yararları |
| 18 | Rekombinant DNA | 55 | Ölü Koyun Bir Masal Söyle |
| 19 | Bir Memeli Klonlama | 55 | Habitat Parçalanması |
| 21 | Farklılıkların Önemini Test Etme | 57 | Deneysel Adanın Faunasızlaştırılması |
| 21 | Zebra İspinozlarında Dişilerin Çiftleşme Tercihi | 58 | Atmosferik $CO_2$ ve Azot Tespiti |

## İNTERAKTİF ÖĞRETİCİ

| BÖLÜM | BAŞLIK | BÖLÜM | BAŞLIK |
|---|---|---|---|
| 6 | Lipid İkili Tabaka: Bileşim Üzerine Sıcaklığın Etkileri | 45 | Nöronlar: Elektriksel ve Kimyasal İletim |
| 12 | Soyağacı Analizi | 46 | Duyu Reseptörleri |
| 13 | Polimeraz Zincir Reaksiyonu (PCR): Patojenlerin Tanımlanması | 47 | Görsel Alıcı Alanları |
| 15 | Gen Mutasyonları | 49 | Hemoglobin: Yüklü ve Yüksüz |
| 19 | Hücre Akıbeti: Genetik vb. Çevresel Etkiler | 50 | Kan Basıncı ve Kalp Atış Hızının Düzenlenmesi |
| 21 | Genetik Sürüklenme Simülasyonu | 51 | Parabiyotik Fareler: Besin Alımının Düzenlenmesi |
| 21 | Moleküler Evrim. Seçilim Baskısı | 52 | Glomerular Süzülme Hızı (GFR): Böbrek Düzenlemesi |
| 22 | Filogeni: Özelliklerin Evrimi | 53 | Sirkadiyen Ritimler: Zamana Göre Ayarlanan Güneş Pusulası |
| 23 | Türleşme: Eğilimler | 55 | Yaş Yapısı ve Hayatta Kalma İlişkileri |
| 39 | Bitkilerde Su Alımı | 56 | Birlikte Evrim: Hayatta Kalmak İçin Stratejiler |

## ÇEVİRİ KURULU

### Çeviri Editörleri

Prof. Dr. **Ertunç GÜNDÜZ**
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
ANKARA

Prof. Dr. **İsmail TÜRKAN**
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
İZMİR

### Çeviri Kurulu Üyeleri

Prof. Dr. **Afife İZBIRAK**
(Önsöz, Bölüm 1-2 ve Bölüm 14-15)
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
ANKARA

Prof. Dr. **Ertunç GÜNDÜZ**
(Bölüm 3, Bölüm 5-7, Bölüm 11-13, Bölüm 16, Bölüm 27, Bölüm 31-33, Bölüm 40-52, Bölüm 57, Ek A, Ek B, Sözlük, Dizin)
Hacettepe Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
ANKARA

Prof. Dr. **İsmail TÜRKAN**
(Bölüm 4, Bölüm 8-10, Bölüm 28-30, Bölüm 34-39, Bölüm 58)
Ege Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
İZMİR

Prof. Dr. **Ahu ALTINKUT UNCUOĞLU**
(Bölüm 17-20)
Marmara Üniversitesi Mühendislik Fakültesi Biyomühendislik Bölümü, İSTANBUL

Doç. Dr. **Serap MUTUN**
(Bölüm 21)
Abant İzzet Baysal Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, BOLU

Prof. Dr. **Hasan Hüseyin BAŞIBÜYÜK**
(Bölüm 22)
Cumhuriyet Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
SİVAS

Prof. Dr. **Süphan KARAYTUĞ**
(Bölüm 23)
Mersin Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü,
MERSİN

Prof. Dr. **İslam GÜNDÜZ**
(Bölüm 24)
Ondokuz Mayıs Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü, SAMSUN

Prof. Dr. **Battal ÇIPLAK**
(Bölüm 25)
Akdeniz Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
ANTALYA

Prof. Dr. **Özfer YEŞİLADA**
(Bölüm 26)
İnönü Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Biyoloji Bölümü,
MALATYA

Prof. Dr. **Murat BİRİCİK**
(Bölüm 53)
Dicle Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
DİYARBAKIR

Prof. Dr. **Ahmet AKSOY**
(Bölüm 54-56, Bölüm 59)
Akdeniz Üniversitesi Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü,
ANTALYA

www.palmeyayinevi.com

PALME
YAYIN, DAĞITIM, PAZARLAMA, İÇ VE DIŞ TİCARET LTD. ŞTİ.
Merkez: A. Adnan Saygun Cad. No: 10/A Sıhhiye-ANKARA
Tel: 0.312-433 37 57 • Fax: 0.312-433 52 72
www.palmeyayinevi.com e-mail: bilgi@palmeyayinevi.com
Ankara Şubesi : Olgunlar Sok. No: 4/5 Bakanlıklar/ANKARA Tel: 0.312 417 95 28 Faks: 0.312 419 69 64
İzmir Şubesi : Kazım Dirik Mah. Ankara Cad. No: 259/C Bornova/İZMİR Tel: 0.232 343 10 77 Faks: 0.232 343 10 78

ISBN 978-605-355-261-1
9 786053 552611